

FOR THE PEOPLE
FOR EDUCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY





REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL

Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT

Secrétaire général de la Société zoologique suisse

TOME 48

Avec 11 planches

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1941

43-154799 July 23

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 48

N ^{os}	Fascicule 1. Février 1941.	Pages
1.	Paul BOVEY. Contribution à l'étude génétique et biogéographique de <i>Zygaena ephialtes</i> L. Avec la planche 1, 16 figures et 17 tableaux dans le texte	1
2.	Robert MATTHEY. Etude biologique et cytologique de <i>Sagapedo</i> Pallas (Orthoptères- <i>Tettigoniidae</i>). Avec les planches 2, 3, 4 et 17 figures dans le texte.	91
3.	O. SCHMELZ. Quelques Cestodes nouveaux d'Oiseaux d'Asie. Avec 43 figures et 7 tableaux dans le texte.	143
Fascicule 2. Avril 1941.		
4.	Willy-A. PLATTNER. Etudes sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire des Poissons. Avec les planches 5 et 6 et 6 figures dans le texte	201
5.	A. WEBER. Action inhibitrice de l'ébauche oculaire sur l'évolution de la corde dorsale chez les embryons de Poulet. Avec 11 figures dans le texte.	339
6.	J. CARL. Orientalische Polydesmoiden. Mit 27 Textfiguren	359
7.	Emile GUYÉNOT et Ernest HELD. Action de l'urine de femme enceinte (U.F.E.) sur femelles de cobayes hypophysectomisées. Avec les planches 7 à 11	377
8.	F. BALTZER. Untersuchungen an Chimären von Urodelen und <i>Hyla</i> . I. Die Pigmentierung chimärischer Molch- und Axolotllarven mit <i>Hyla</i> -(Laubfrosch)-Ganglienleiste. Mit 36 Textabbildungen	413
Fascicule 3. Août 1941.		
9.	Rud. GEIGY. Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination. Mit 3 Textabbildungen	483
10.	Ernst HADORN. Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose	495

N ^{os}	Pages
11. Adolf PORTMANN. Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Biologie	511
12. S. NEUKOMM. Le centre organisateur dans la régénération des Amphibiens	519
13. R. MATTHEY. La cytologie de la parthénogénèse chez <i>Sagapedo</i> Pallas.	523
14. P. STEINMANN. Neue Probleme der Salmonidensystematik	525
15. Monika MEYER-HOLZAPFEL. Das Territorium als Grundlage der sozialen Organisation bei einer Gruppe von Schwanzbandsalmern (<i>Hemigrammus caudovittatus</i> E. Ahl). Mit 2 Textabbildungen	531
16. J. SEILER und K. SCHÄFFER. Der Chromosomenzyklus einer diploidparthenogenetischen <i>Solenobia triquetrella</i> . Die automiktischen Vorgänge zu Beginn der Furchung	537
17. M ^{lle} Kitty PONSE. La proportion sexuelle dans la descendance issue des œufs produits par l'organe de Bidder des Crapauds femelles. Note préliminaire	541
18. M ^{lle} Kitty PONSE. Sur l'ectromélie bithoracique et diverses anomalies présentées par les descendants issus d'une ponte biddérienne d'un Crapaud femelle. Note préliminaire	545
19. J. KÄELIN. Über Coracoscapularwinkel und die Beziehungen der Rumpfform zum Lokomotionstypus bei den Vögeln.	553
20. F. E. LEHMANN. Die Zucht von <i>Tubifex</i> für Laboratoriumszwecke	559
21. H. MISLIN. Über die Venenperistaltik der <i>Chiroptera</i> . Mit 1 Textabbildung	563

Fascicule 4. Octobre 1941.

22. J. CARL. Diplopoden aus Südindien und Ceylon. 2. Teil: <i>Nematophora</i> und <i>Juliformia</i> . Mit 227 Textfiguren und 1 Karte	569
---	-----

Fascicule supplémentaire. Juillet 1941.

Hans MISLIN. Der Phasenwechsel des Rheinlaches (<i>Salmo salar</i> L.) unter besonderer Berücksichtigung des Ernährungsapparates. Mit 60 Textabbildungen und 7 Tabellen	1
--	---

TABLE DES AUTEURS
PAR
ORDRE ALPHABÉTIQUE

	Pages
BALTZER, F. Untersuchungen an Chimären von Urodelen und <i>Hyla</i> . I. Die Pigmentierung chimärischer Moleh- und Axolotllarven mit <i>Hyla</i> -(Laubfrosch)-Ganglienleiste. Mit 36 Textabbildungen	413
BOVEY, Paul. Contribution à l'étude génétique et biogéographique de <i>Zygaena ephialtes</i> L. Avec la planche 1, 16 figures et 17 tableaux dans le texte	1
CARL, J. Orientalische Polydesmoiden. Mit 27 Textfiguren . .	359
CARL, J. Diplopoden aus Südindien und Ceylon. 2 Teil: <i>Nemato-phora</i> und <i>Juliformia</i> . Mit 227 Textfiguren und 1 Karte.	569
GEIGY, Rud. Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination. Mit 3 Textabbildungen	483
GUYÉNOT, Emile et HELD, Ernest. Action de l'urine de femme enceinte (U.F.E.) sur femelles de cobayes hypophysectomisées. Avec les planches 7 à 11	377
HADORN, Ernst. Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose	495
KAELIN, J. Über Coracoscapularwinkel und die Beziehungen der Rumpfform zum Lokomotionstypus bei den Vögeln. . . .	553
LEHMANN, F. E. Die Zucht von <i>Tubifex</i> für Laboratoriumszwecke	559
MATTHEY, Robert. Etude biologique et cytologique de <i>Saga pedo</i> Pallas (Orthoptères- <i>Tettigoniidae</i>). Avec les planches 2, 3, 4 et 17 figures dans le texte.	91
MATTHEY, Robert. La cytologie de la parthénogénèse chez <i>Saga pedo</i> Pallas	523

	Pages
MEYER-HOLZAPFEL, Monika. Das Territorium als Grundlage der sozialén Organisation bei einer Gruppe von Schwanzbandsalmern (<i>Hemigrammus caudovittatus</i> E. Ahl). Mit 2 Textabbildungen	531
MISLIN, Hans. Über die Venenperistaltik der <i>Chiroptera</i> . Mit 1 Textabbildung	563
MISLIN, Hans. Der Phasenwechsel des Rheinlachsés (<i>Salmo salar</i> L.) unter besonderer Berücksichtigung des Ernährungsapparates	Supplément
NEUKOMM, S. Le centre organisateur dans la régénération des Amphibiens	519
PLATTNER, Willy-A. Etudes sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire des Poissons. Avec les planches 5 et 6 et 6 figures dans le texte	201
PONSE, M ^{lle} Kitty. La proportion sexuelle dans la descendance issue des œufs produits par l'organe de Bidder des Crapauds femelles. Note préliminaire.	541
PONSE, M ^{lle} Kitty. Sur l'ectromélie bithoracique et diverses anomalies présentées par les descendants issus d'une ponte biddérienne d'un Crapaud femelle. Note préliminaire . . .	545
PORTMANN, Adolf. Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Biologie	511
SCHMELZ, O. Quelques Cestodes nouveaux d'Oiseaux d'Asie. Avec 43 figures et 7 tableaux dans le texte	143
SEILER, J. et SCHÄFFER, K. Der Chromosómenzyklus einer diploidparthenogenetischen <i>Solenobia triquetrella</i> . Die automiktischen Vorgänge zu Beginn der Furchung	537
STEINMANN, P. Neue Probleme der Salmonidensystematik . .	525
WEBER, A. Action inhibitrice de l'ébauche oculaire sur l'évolution de la corde dorsale chez les embryons de Poulet. Avec 11 figures dans le texte	339

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET D'ANATOMIE COMPARÉE
DE L'UNIVERSITÉ DE LAUSANNE

Directeur: Prof. R. MATHEY

Contribution à l'étude génétique et biogéographique de *Zygaena ephialtes* L.

par

Paul BOVEY

Entomologiste à la Station fédérale d'essais viticoles et arboricoles,
à Lausanne.

Avec la planche 1, une carte, 16 figures
et 17 tableaux dans le texte.

Travail subventionné par la Société vaudoise des Sciences naturelles
(Fonds Agassiz) et par la Société académique vaudoise.

SOMMAIRE

	Pages
Introduction	3

PREMIÈRE PARTIE.

<i>Zygaena ephialtes</i> au point de vue morphologique et systématique	6
1. Morphologie générale du papillon, disposition des taches, pigmentation	6
2. Systématique	10
a) Les formes principales	10
b) Les formes intermédiaires	14
c) Les formes ou aberrations secondaires	17

DEUXIÈME PARTIE.

	Pages
Recherches personnelles	20
1. Historique, but et limite des recherches	20
2. Matériel et technique	22
a) Origine du matériel	22
b) Technique d'élevage	23
3. Biologie et cycle évolutif	24
4. La formule chromosomiale de <i>Zygaena ephialtes</i> et de ses variétés	30
5. Le déterminisme des caractères distinctifs des quatre groupes de formes	31
A. Croisements entre les formes peucédanoïde et éphialtoïde rouges	32
1 ^o Première génération (F ₁)	32
2 ^o Seconde génération (F ₂)	33
3 ^o Croisements de retour	34
4 ^o Croisements de contrôle	38
B. Croisements entre les formes éphialtoïde rouge et éphialtoïde jaune	42
C. Croisements entre les formes peucédanoïde rouge et éphialtoïde jaune	45
1 ^o Première génération (F ₁).	45
2 ^o Seconde génération (F ₂) et croisements de retour	46
6. Le déterminisme de la variabilité numérique des taches des ailes	52
7. Résumé et discussion des résultats	61

TROISIÈME PARTIE.

Biogéographie et résultats génétiques	67
1. La répartition géographique de <i>Zygaena ephialtes</i>	67
2. La répartition des formes principales de <i>Zygaena ephialtes</i>	69
3. Remarques générales, le cas des formes peucédanoïdes jaunes	80
4. Les races géographiques	81

INTRODUCTION.

“The fundamental units of racial variability are populations and genes, not the complexes of characters which connote in the popular mind a racial distinction.”

“The geography of the genes, not of the average phenotypes, must be studied.”

DOBZHANSKY, 1937.

La connaissance du déterminisme des caractères phénotypiques d'une espèce polymorphe présente un double intérêt.

Du point de vue biologique, elle nous renseigne sur le mécanisme qui a présidé à la diversification de l'espèce et l'inventaire du patrimoine héréditaire sert de base à l'étude des populations naturelles, vaste domaine de la Génétique que l'on commence seulement à explorer et qui est en rapport étroit avec le problème de l'Evolution.

Du point de vue systématique, elle permet l'élaboration d'une classification naturelle groupant dans des catégories de même valeur les formes homologues.

On sait, à l'heure actuelle, que les caractères morphologiques et physiologiques qui différencient les sous-espèces, races, variétés et aberrations d'une espèce sont de deux natures. Les uns, relevant de la constitution du patrimoine héréditaire, sont conditionnés par des gènes et se transmettent de génération en génération conformément aux lois classiques de l'hérédité mendélienne. Ce sont les caractères-mutations ou géovariables, apparus spontanément au cours de l'évolution et qui d'emblée se montrent héréditaires. Les autres résultent de l'action des facteurs du milieu sur le soma et ne se maintiennent constants que si les conditions persistent qui leur ont donné naissance. Ce sont les somations ou modifications dépourvues de valeur évolutive. Dès lors, le problème fondamental de la variation d'un être vivant consiste à rechercher quels en sont les divers géotypes et dans quelle mesure ils varient en fonction des facteurs du milieu.

Au cours des 40 années qui nous séparent de cet événement important — la redécouverte des lois de MENDEL — d'où naquit

la Génétique, l'analyse de nombreuses espèces animales et végétales nous a renseignés sur la nature de leur variation, en même temps qu'elle a permis de préciser avec une rigueur de méthode remarquable le mécanisme de la transmission héréditaire. Mais si nombreuses et si variées qu'aient été les recherches dans ce domaine, d'importants groupes d'organismes ont échappé, jusqu'à maintenant, à toute investigation génétique méthodique. C'est le cas, dans l'ordre des Lépidoptères, de la famille des *Zygaenidae* dont plusieurs espèces, caractérisées par un polymorphisme remarquable, présentent pourtant, de ce fait, un réel intérêt biologique.

A vrai dire, ces papillons, en raison même de leur grande variabilité, ont depuis longtemps retenu l'attention des collectionneurs et des systématiciens qui, avec un zèle parfois exagéré, se sont appliqués à décrire et à nommer les nombreuses formes rencontrées dans la nature. Chez plusieurs Zygènes, la variabilité géographique a été l'objet d'études détaillées et l'espèce subdivisée en races géographiques d'importances diverses (sous-espèces, variétés) correspondant à des phénotypes déterminés. Mais ces travaux, basés sur l'examen de collections plus ou moins importantes, ne peuvent qu'exprimer cette variabilité sans parvenir à l'expliquer et, de ce fait, leurs résultats n'apportent qu'une faible contribution au problème de l'espèce et de son évolution qui reste l'une des préoccupations dominantes de la biologie contemporaine.

Dès 1910, cependant, BURGEFF, auquel on doit d'intéressants travaux sur les *Zygaenidae*, entreprit divers croisements en vue de préciser le déterminisme des caractères chez les principales formes de *Zygaena ephialtes* L. qui est l'une des plus intéressantes espèces de la famille. Malheureusement, ses recherches furent prématurément interrompues par la guerre en 1914 et ses conclusions, basées sur des résultats fragmentaires, demandaient, en raison de l'intérêt que présente cette espèce, à être contrôlées. C'est le thème qui me fut confié, comme travail de thèse, en 1931, par M. le Prof. R. MATHEY à qui je tiens à exprimer ici ma très vive gratitude pour l'intérêt constant qu'il a témoigné à mes recherches, poursuivies durant plus de huit années, et pour les encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer. J'ai également une grande dette de reconnaissance envers M. le Dr H. FAES, directeur de la Station fédérale d'essais viticoles et arboricoles, à Lausanne. Je le remercie, en particulier, de m'avoir accordé, pour

ce travail que j'ai presque entièrement effectué durant mes heures de loisirs, l'usage des installations de la Station, spécialement de l'insectarium qui m'a rendu de grands services pour l'entretien de mes élevages. En maintes circonstances, M. le Dr P. MURISIER, directeur du Musée zoologique de Lausanne, et M. le Dr J. DE BEAUMONT, privat-docent, chef des travaux à l'Institut de Zoologie, m'ont aidé de leurs conseils. Je leur en exprime ma vive gratitude.

Plusieurs collègues suisses et étrangers, directeurs de Musées, spécialistes ou amateurs, m'ont transmis de précieuses indications sur la répartition géographique de l'Insecte dans leurs contrées respectives. Pour la grande amabilité avec laquelle ils ont répondu à mes demandes, il m'est agréable de remercier ici MM. Prof. Dr BURGEFF (Würzburg), Dr J. CARL (Genève), Prof. Dr GRADJEVIĆ (Belgrade), Prof. Dr HANDSCHIN (Bâle), Prof. Dr M. HERING (Berlin), O. HOLIK (Prague), Ch. LACREUZE (Genève), M. LECHARLES (Paris), L. LHOMME (Douelle, Lot), M^{lle} Dr G. MONTET (Berne), MM. Dr A. PICTET (Genève), Prof. Dr H. REBEL (Vienne), Dr U. ROCCI (Turin), Prof. Dr SCHNEIDER-ORELLI (Zürich), Dr R. VERITY (Florence).

Je n'aurais pu mener à bonne fin la partie expérimentale de ce travail si je n'avais, par ailleurs, bénéficié de précieuses collaborations. Mon frère, R. BOVEY, stud. sc., MM. P. CHATELANAT et H. HÜGI, aides de laboratoire à la Station, m'ont prêté leur aide en maintes circonstances pour l'entretien des élevages. Ma femme a été une collaboratrice dévouée et s'est en particulier chargée de la préparation des quelque 4.800 papillons qui constituent la base de cette étude. Qu'ils veuillent trouver ici l'expression de ma reconnaissance.

Je voudrais remercier aussi tous ceux qui, de près ou de loin, se sont intéressés à mes recherches et qui ont ainsi contribué à entretenir la petite flamme sans laquelle il ne m'aurait pas été possible de les poursuivre avec le même plaisir, dans des conditions parfois difficiles.

Enfin, je dois à la générosité de la Société vaudoise des Sciences naturelles (Fonds Agassiz) et de la Société académique vaudoise, la planche en couleurs qui illustre ce travail.

PREMIÈRE PARTIE

ZYGAENA EPHIALTES AU POINT DE VUE MORPHOLOGIQUE
ET SYSTÉMATIQUE.1. MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU PAPILLON, DISPOSITION DES
TACHES, PIGMENTATION.

Mieux qu'une longue description, les figures 1-3 rendent compte de la morphologie générale de *Zygaena ephialtes* L. qui, avec *Z. transalpina* Esp., *Z. elegans* Bgff., *Z. angelicae* O., *Z. aratica* Stgr., *Z. dorycni* O. et *Z. Johannae* Le Cerf, constitue le sous-genre *Polymorpha* de Burgeff.

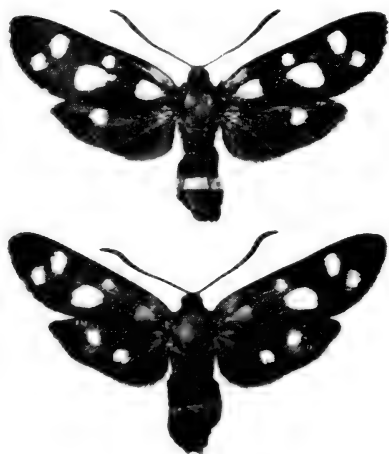


FIG. 1.

En haut: *Zygaena ephialtes* L. f. typique.

En bas: *Zygaena ephialtes* L.

f. *Sophiae* Favre.

C'est une Zygène d'assez grandes dimensions — elle mesure de 30-40mm d'envergure — et ses ailes antérieures sont caractérisées par la présence de trois groupes formés chacun de deux taches non confluentes dont la coloration, de même que l'aspect des ailes postérieures, varie suivant les formes considérées.

Elle se distingue facilement des autres espèces du sous-genre par l'anneau coloré que forme le 5^{me} segment abdominal, com-

plètement recouvert d'écailles rouges ou jaunes ¹.

¹ Cet anneau coloré fait normalement défaut chez les autres espèces précitées, à l'exception de *Z. dorycni* O. de Russie, d'Arménie et de Perse, laquelle possède une bande abdominale rouge limitée à la face dorsale. Chez celles qui en sont dépourvues, cette ceinture peut apparaître comme aberration (exemple: ab. *cingulata* Hirschke de *Z. transalpina* Esp.) alors qu'elle est un caractère constant chez *Z. ephialtes* L.

Le fond de l'aile antérieure, noir avec reflets bleu verdâtre, comprend, à la face supérieure, deux types d'écailles (fig. 4):

a) Des écailles de fond, larges, à extrémité irrégulièrement dentée et étroitement imbriquées;

b) Des écailles de couverture (Deckschuppen) allongées, à extrémité bi- ou tridentée, insérées entre les rangées régulières des précédentes qu'elles recouvrent et moins étroitement imbriquées que ces dernières. Ce sont ces écailles qui donnent à l'aile son reflet bleu verdâtre caractéristique.

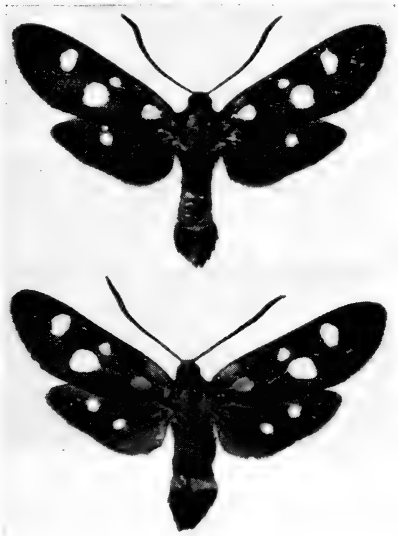


FIG. 2.

En haut: *Zygaena ephialtes* L.
f. *medusa* Pall.

En bas: *Zygaena ephialtes* L.
f. *aemilii* Favre.

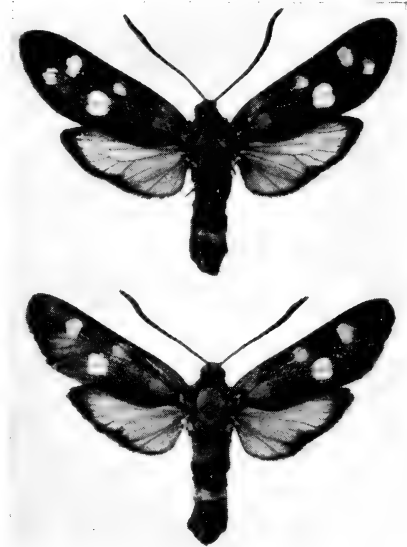


FIG. 3.

En haut: *Zygaena ephialtes* L.
f. *peucedani* Esp.

En bas: *Zygaena ephialtes* L.
f. *athamanthae* Esp.
(Gr. 1,5 fois.)

A la face inférieure, les écailles sont toutes du même type et semblables aux écailles de fond de la face supérieure.

La bordure de l'aile antérieure porte une frange d'écailles longues à extrémité spatulée.

Les taches au nombre de six, cinq chez certaines formes, constituent trois groupes: basilaire, médian et terminal (fig. 5). Le groupe basilaire comprend deux taches localisées à la naissance

de l'aile. La première (tache 1), sub-ovale, est comprise entre le radius et la costale. Chez certaines formes, elle marque une tendance à s'allonger en pointe le long de cette dernière. La seconde (tache 2), plus grande, sub-triangulaire, est tangente au cubitus d'une part, aux axillaires d'autre part.

Le groupe médian comprend deux taches de dimensions très inégales: une antérieure (tache 3) petite, plus ou moins circulaire,

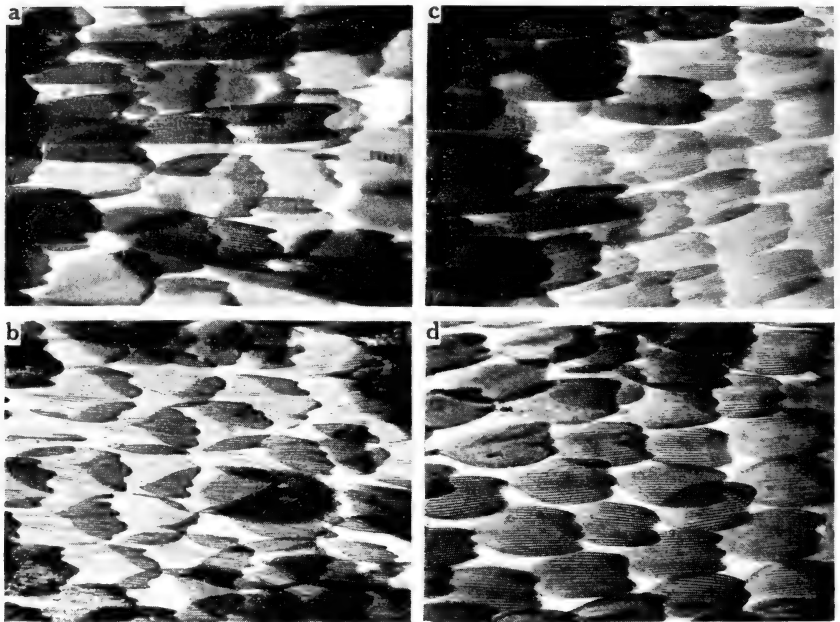


FIG. 4.

Disposition des écailles sur l'aile antérieure.

- a) Fond noir de l'aile, face supérieure. Remarquer les deux types d'écailles.
 b) Tache 4, face supérieure. Un seul type d'écailles. c) Passage du fond noir à la tache 4. d) Fond noir, face inférieure.

tangente au cubitus, et mesurant 1mm-1mm,52 de diamètre; une postérieure (tache 4), grande, comprise entre le cubitus et l'axillaire. Plus ou moins circulaire chez certaines formes (fig. 2 et 3), cette 4^{me} tache tend à s'allonger parallèlement aux nervures *cu* et *ax* (fig. 1), et sa largeur, mesurée perpendiculairement à ces dernières, est d'environ 2^{mm}.

Le groupe terminal comprend également deux taches de dimensions très différentes. La plus grande (tache 5) est ovalaire ou plus ou moins polygonale; elle chevauche à la fois sur l'extrémité de la cellule radiale et sur la base des nervures r_3 à m_3 . La dernière (tache 6), sub-ovale et dont les dimensions sont maxima chez les individus reproduits (fig. 1), peut disparaître complètement ou présenter tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes.

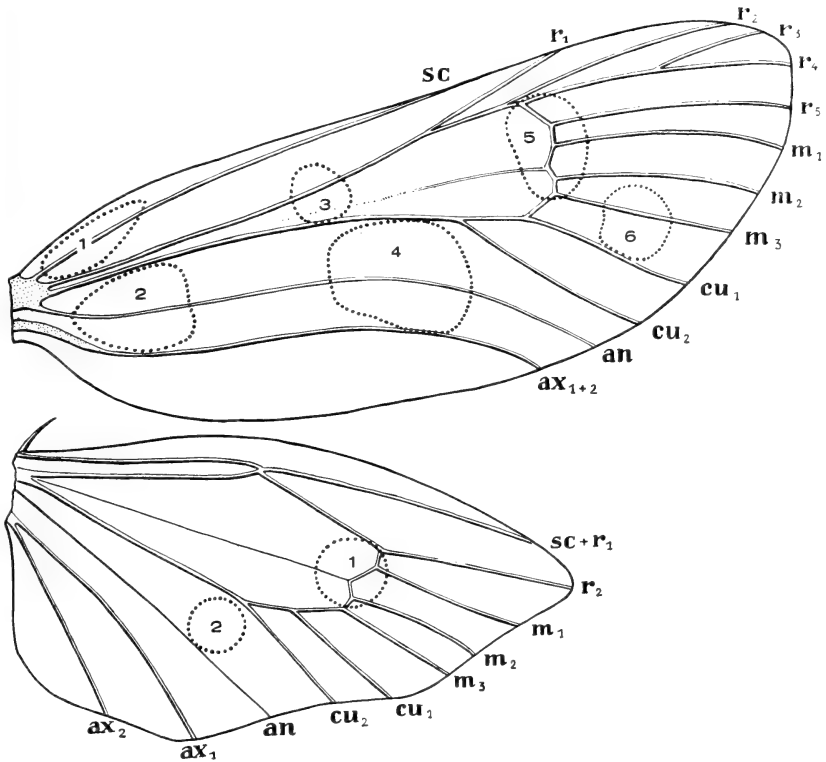


FIG. 5.

Nervulation et disposition des taches sur les ailes.

Au point de vue morphologique, ces taches sont caractérisées par l'absence d'écaillés de couverture et la figure 4c montre précisément le passage du fond noir de l'aile à la tache colorée. On y remarque nettement la disparition des écaillés allongées et l'existence des seules écaillés de fond semblables à celles de la partie noire.

L'extraordinaire polymorphisme de *Zygaena ephialtes* résulte principalement de la coloration de ces taches, qui, suivant la nature du pigment qui imprègne les écailles, apparaissent rouges, jaunes ou blanches, et de l'extension du pigment coloré, rouge ou jaune, tantôt localisé sur les écailles des taches basilaires, tantôt les envahissant toutes.

Cette variabilité affecte également l'aile postérieure dont les deux faces sont recouvertes d'écailles du même type et, à quelques variations près, semblables aux écailles de fond de l'aile antérieure. Les caractères de cette aile sont précisés au paragraphe suivant.

Le corps du papillon est recouvert d'écailles étroites et allongées, bleu noir, — rouges ou jaunes sur le 5^{me} segment abdominal, — mêlées de poils noirs sur le thorax et la tête. Les antennes sont bleues, avec une petite tache blanche à l'extrémité.

2. SYSTÉMATIQUE.

La variabilité de *Zygaena ephialtes* affecte plusieurs caractères et résulte principalement de la nature d'un pigment coloré rouge ou jaune, de l'extension ou de la réduction sur les ailes de ce pigment coloré, et du nombre des taches des ailes antérieure et postérieure. Elle conduit à la différenciation de nombreuses formes que l'on peut grouper en :

- 1^o Formes principales;
- 2^o » intermédiaires;
- 3^o » ou aberrations secondaires.

a) *Les formes principales.*

Au nombre de douze, que je mentionne dans le tableau I, ces formes présentent la particularité de pouvoir être classées en quatre groupes, parallèles deux à deux, à chaque forme rouge correspondant une forme jaune.

TABLEAU I.

		Formes éphialtoïdes rouges 1 ^{er} groupe		Formes éphialtoïdes jaunes 2 ^m e groupe	
		Aile antérieure à 6 taches	Aile antérieure à 5 taches	Aile antérieure à 6 taches	Aile antérieure à 5 taches
Aile postérieure à 1 point	<i>ephialtes</i> L. forme typique	<i>medusa</i> Pall.		<i>coronillae</i> Esp.	<i>trigonellae</i> Esp.
Aile postérieure à 2 points	<i>Sophiae</i> Favre	<i>Aemilii</i> Favre		<i>flavobipunctata</i> Favre	<i>Wutzdorffi</i> Hirschke
		Formes peucedanoïdes rouges 3 ^m e groupe		Formes peucedanoïdes jaunes 4 ^m e groupe	
		Aile antérieure à 6 taches	Aile antérieure à 5 taches	Aile antérieure à 6 taches	Aile antérieure à 5 taches
	<i>peucedani</i> Esp.	<i>athamanthae</i> Esp.		<i>icterica</i> Led.	<i>aeacus</i> Esp.

Chez les formes éphialtoïdes, le pigment coloré rouge ou jaune est surtout localisé sur les taches basilaires de l'aile antérieure et sur l'anneau abdominal, les taches 3-6 étant recouvertes d'écaillés blanches, parfois plus ou moins intensément mêlées d'écaillés rouges ou jaunes. L'aile postérieure, noir bleu, présente un ou deux points blancs dont la position est indiquée sur la figure 5.

Quatre formes éphialtoïdes rouges et quatre formes éphialtoïdes jaunes constituent respectivement les premier et deuxième groupes, au sein desquels elles se distinguent par le nombre des taches des ailes antérieure et postérieure (voir pl. 1, fig. 1-12).

Au premier groupe, je rattache arbitrairement la forme nominale, *Zygaena ephialtes*, décrite par LINNÉ, en 1767, d'après des individus que OBERTHÜR (1910) suppose provenir du Valais. Elle est caractérisée par deux taches basilaires rouges et quatre taches blanches, plus ou moins légèrement teintées de rouge, sur l'aile antérieure, et par un point blanc sur l'aile postérieure.

La disparition de la sixième tache conduit à la forme *medusa* Pallas (1771) = *falcatae* Hb. (1796).

L'existence d'un deuxième point sur l'aile postérieure caractérise les formes *Sophiae* et *Aemilii* décrites en 1897 par le chanoine Favre, de Martigny-Bâtiaz où elles sont particulièrement abondantes. Elles correspondent respectivement à *ephialtes* et *medusa*; ce sont *ephialtes-bipunctata* et *medusa-bipunctata* d'après la terminologie de VORBRODT (1914).

Le deuxième groupe comprend quatre formes identiques aux précédentes, mais chez lesquelles le pigment rouge est remplacé par un pigment jaune. Ce sont *coronillae* Esp. (1783), *trigonellae* Esp. (1783), *flavobipunctata* Favre (1902) = *Bahri* Hirschke (1905) et *Wutzdorffi* Hirschke (1905) dont les rapports avec les précédentes formes sont précisés dans le tableau.

Chez les formes peucedanoïdes, le pigment rouge ou jaune envahit toutes les taches de l'aile antérieure et la surface presque complète de l'aile postérieure, ne laissant subsister qu'une étroite bande marginale noire. On a décrit deux formes peucedanoïdes rouges typiques, l'une *peucedani* Esp. (1779) à six taches à l'aile antérieure, l'autre *athamanthae* Esp. (1789) à cinq taches et, parallèlement, deux formes jaunes *icterica* Led. (1852) et *aeacus* Esp. (1783). Elles constituent respectivement les troisième et quatrième groupes.

La variabilité du nombre des taches présente chez les *Zygaenidae* un remarquable parallélisme, mais une grande confusion règne dans la nomenclature des formes qui en résultent. Dans le but louable d'y apporter un peu de clarté, VORBRODT (1914) a préconisé pour les aberrations de taches une terminologie uniforme qui, dans le cas qui nous intéresse, consiste à faire suivre le nom de l'espèce, ou celui de la tête de ligne d'un groupe subsppécifique, des termes *sexmaculata* ou *quinquemaculata*, *unipunctata* ou *bipunctata* suivant que l'aile antérieure présente six ou cinq taches, l'aile postérieure un ou deux points.

Ainsi:

F. *medusa* Pall. = f. *ephialtes quinquemaculata-unipunctata* Vorbrodtd.

F. *Sophiae* Favre = f. *ephialtes sexmaculata-bipunctata* Vorbrodtd.

F. *athamanthae* Esp. = f. *peucedani quinquemaculata* Vorbrodtd, etc.

J'aurai recours à cette nomenclature dans l'exposé des résultats de croisements entre des formes différant par le nombre des taches.

En résumé, les quatre groupes, nettement séparés, que constituent les 12 formes principales décrites se distinguent par deux couples de caractères, à savoir:

1. Pigment coloré (rouge ou jaune) étendu: *peucedani*, *athamanthae*, *icterica*, *aeacus*.
 Pigment coloré (rouge ou jaune) réduit: *ephialtes*, *medusa*, *Sophiae*, *Aemilii*, *coronillae*, *trigonellae*, *flavobipunctata*, *Wutzdorffi*.
2. Pigment coloré rouge: *peucedani*, *athamanthae*, *ephialtes*, *medusa*, *Sophiae*, *Aemilii*.
 Pigment coloré jaune: *icterica*, *aeacus*, *coronillae*, *trigonellae*, *flavobipunctata*, *Wutzdorffi*.

Au sein de chacun de ces groupes, la variabilité phénotypique est très grande. En ce qui concerne les taches des ailes, on observe tous les termes de passage entre les formes *sexmaculata* à sixième tache très développée et les formes *quinquemaculata* d'une part, entre les formes *uni-* et *bipunctata* d'autre part. Dans ce dernier cas, le deuxième point de l'aile postérieure, presque de mêmes dimensions que le premier chez les formes *bipunctata* extrêmes, régresse peu à peu, puis disparaît d'abord de la face supérieure, tout en continuant de subsister, réduit à quelques écailles blanches, à la face inférieure. C'est ainsi que je possède, dans ma collection, plusieurs individus éphialtoïdes rouges présentant un seul point à la face supérieure de l'aile postérieure et deux points à la face inférieure, formes que l'on peut être embarrassé de rattacher à l'une ou l'autre catégorie.

Le premier point de l'aile postérieure varie aussi dans ses dimensions et la figure 42 de la planche 1 représente une f. *medusa* ♂ chez laquelle il est très réduit. Il peut occasionnellement disparaître et KOCH (1938) a décrit de Grèce, sous le nom de *av. immaculata*, des éphialtoïdes rouges dont l'aile postérieure est entièrement noire.

Chez les formes éphialtoïdes, l'intensité de la pigmentation rouge est également très variable sur l'aile antérieure. Les pigments rouge ou jaune sont, ou bien localisés exclusivement sur les deux taches basilaires, les autres présentant alors une coloration d'un blanc pur,

ou bien ils envahissent un nombre variable d'écaillés des taches 3-6. Chez les formes rouges, ces dernières prennent alors une teinte rosée, parfois même d'un rouge assez prononcé (pl. 1, fig. 3), mais l'aile postérieure reste tout entière noire, marquant ainsi le caractère éphialtoïde de ces aberrations.

OBERTHÜR (1910) établit une distinction entre les formes éphialtoïdes du premier groupe selon que les taches 3-6 sont plus ou moins envahies de pigment rouge et propose de réserver le nom d'*ephialtes* aux formes chez lesquelles ces taches sont fortement rouges, conformément à la description de LINNÉ (1767). Il désigne alors sous le nom d'ab. *Esperi* les formes dont les taches 3-6 sont d'un blanc pur et qui correspondent à la description d'*ephialtes* que donne ESPER, sous le nom d'ab. *Scheveni*, celles qui établissent la transition entre les deux précédentes. De même l'ab. *falcatae* Oberth. est une f. *medusa* dont les taches 3-5 sont plus ou moins pupillées de rouge.

Ces subtiles subdivisions entre lesquelles il n'est pas possible de tracer de limite, en raison de leur caractère continu, ont été abandonnées et l'on doit considérer *Esperi* Oberth. et *Scheveni* Oberth. comme synonymes d'*ephialtes* L., et *falcatae* Oberth. comme synonyme de *medusa* Pall.

Chez les formes peucedanoïdes, la variabilité dans l'intensité de la pigmentation est plus grande encore que chez les précédentes et conduit aux formes intermédiaires que je décris ci-après.

b) *Les formes intermédiaires.*

Au sein de populations très mélangées (Bohême, Autriche, Podolie, Bukovine, etc.), dans les zones de contact de deux groupes de formes, plus rarement dans des populations peucedanoïdes homogènes, on observe en plus ou moins grand nombre des formes présentant des caractères de transition entre les types peucedanoïde et éphialtoïde d'une part, rouge et jaune d'autre part.

Les formes intermédiaires entre les deux premiers types sus-nommés qui ont été décrites et cataloguées sont *Günneri* Hirschke (1905), et *Metzgeri* Hirschke (1903) pour les rouges, *nigroictERICA* Holik (1919) et *nigroaeacus* Bgff. (1921) pour les jaunes. Leurs rapports avec les formes principales sont précisés dans le tableau suivant emprunté à BURGEFF (1921 b):

F. sexmaculata	F. quinquemaculata	
<i>peucedani</i> Günneri <i>ephialtes</i>	<i>athamanthae</i> Metzgeri <i>medusa</i>	F. typiques F. intermédiaires F. typiques
<i>icterica</i> nigroictERICA <i>coronillae</i>	<i>aecus</i> nigroaeacus <i>trigonellae</i>	F. typiques F. intermédiaires F. typiques

Chez ces quatre formes, les taches 4-6 de l'aile antérieure, plus ou moins fortement mêlées d'écailles blanches, apparaissent nettement plus claires que chez le type peucedanoïde correspondant; en même temps, le pigment coloré, qui a régressé vers la base de l'aile postérieure, ne l'a recouvre plus qu'à moitié et laisse réapparaître sur fond noir le point caractéristique des formes éphialtoïdes. Cette réapparition est due au fait que le pigment noir qui, à partir de la bordure de l'aile, se substitue progressivement aux pigments rouge ou jaune dans les écailles de cette dernière, ne se dépose jamais dans celles qui occupent l'emplacement du point. Dans ce cas, ce dernier apparaît rouge ou jaune — avec parfois quelques écailles blanches — sur un fond formé d'un mélange d'écailles noires et d'écailles rouges ou jaunes. Ce fait nous montre que la petite tache de l'aile postérieure des formes *ephialtes*, *medusa*, *coronillae* et *trigonellae* existe encore virtuellement, simplement masquée par le pigment coloré, chez les formes peucedanoïdes typiques correspondantes; elle s'observe d'ailleurs assez nettement par transparence sous la forme d'une zone plus claire, résultant d'une moindre densité des écailles colorées.

Entre les formes intermédiaires précitées, figurées par SEITZ (Suppl. Bd. II, pl. IV) et les formes peucedanoïdes typiques, on observe tous les termes de passage, caractérisés par un envahissement plus ou moins grand de la bordure de l'aile postérieure par des écailles noires d'une part, des taches 4-6 de l'aile antérieure par des écailles blanches d'autre part. De même, on a capturé dans la nature, à vrai dire en très petit nombre, des formes qui établissent la transition entre les formes intermédiaires et les éphialtoïdes typiques. Pour ces intermédiaires de second degré, SPULER (1910) a proposé une nomenclature particulière consistant à faire suivre le nom de la forme typique correspondante du terme *intermedia*. Par exemple, *peucedani-intermedia* et *ephialtes-intermedia* sont des

formes de transition reliant respectivement *peucedani* à *Günneri* et *Günneri* à *ephialtes*.

On peut discuter de l'utilité de multiplier ainsi les désignations sub-spécifiques; il n'en reste pas moins que cette nomenclature présente un intérêt évident lorsqu'il est nécessaire de préciser les caractères phénotypiques des individus auxquels on a affaire. J'aurai l'occasion d'y recourir dans l'exposé des résultats expérimentaux.

D'un type à l'autre s'échelonnent ainsi une série de formes de passage — exemple: *Peucedani*, *peucedani-intermedia*, *Günneri*, *ephialtes-intermedia*, *ephialtes* — qui présentent cependant cette particularité d'être de plus en plus rares dans la nature au fur et à mesure que s'accroît la réduction du pigment coloré sur l'aile postérieure. La très grande majorité d'entre elles se rattache nettement au type peucedanoïde — *peucedani* et *athamanthae-intermedia* resp. *icterica* et *aeacus-intermedia*. Les formes *Günneri*, *Metzgeri*, *nigroicterica* et *nigroaeacus* sont déjà assez rares et celles de l'échelon suivant de grandes raretés. HOLIK (1939) en a observé quelques individus du type rouge dans une population de Podolie polonaise et les a décrits sous les noms de f. *nigro-peucedani* et *nigro-athamanthae*. Ce sont presque des *ephialtes* ou *medusa* qui n'ont conservé du type peucedanoïde que quelques écailles rouges à la base de l'aile postérieure. Si l'existence de telles formes constitue le dernier chaînon reliant les types peucedanoïde et éphialtoïde, il n'en reste pas moins que, en tenant compte des données numériques, cette variabilité présente une indiscutable discontinuité.

Parallèlement à cette variabilité dans l'extension du pigment rouge ou jaune, la nature de ce dernier peut être sujette à modification et l'on a décrit quatre formes intermédiaires caractérisées par un pigment orange, à savoir: *Prinzi* Hirschke (1905), *aurantiaca* Hirschke (1903), *pseudocoronillae* Holik (1919) et *pseudotrigonella* Burgeff. (1921). Leurs rapports avec les formes rouges et jaunes typiques sont précisés ci-après:

F. sexmaculata	F. quinquemaculata	
<i>peucedani</i> Prinzi <i>icterica</i>	<i>athamanthae</i> aurantiaca <i>aeacus</i>	F. peucedanoïdes rouges F. » oranges F. » jaunes
<i>ephialtes</i> pseudocoronillae <i>coronillae</i>	<i>medusa</i> pseudotrigonellae <i>trigonellae</i>	F. éphialtoïdes rouges F. » oranges F. » jaunes

D'une façon générale, les formes intermédiaires nettement oranges (*aurantiaca*, *Prinzi*) sont très rares (HOLIK, BURGEFF) et n'ont été signalées que de quelques stations à population mélangée, tandis que les formes rouges avec une nuance orange sont plus fréquentes. BURGEFF (1921*b*) remarque d'autre part qu'il n'a observé la coloration orange que chez des individus faibles. Nous reviendrons sur ces faits lorsque nous discuterons les résultats de nos croisements.

c) *Les formes ou aberrations secondaires.*

Je groupe dans cette troisième catégorie un certain nombre d'aberrations sporadiques et qui peuvent affecter l'une ou l'autre des formes principales. A une exception près, nous ne savons rien de leur déterminisme, mais il est probable que la plupart d'entre elles sont de banales somations. Les principales de ces aberrations sont :

1. ab. *Wüllschlegeli* Oberthr. (1909/10). Forme éphialtoïde mélanique, très aberrante, dont les ailes sont entièrement noires à l'exception de deux petites taches (3 et 4) sur l'aile antérieure. Décrite d'après un seul individu de Martigny (Valais), elle n'a jamais été observée depuis lors.

2. ab. *Herrich-Schäfferi* Burgeff (1914). Forme éphialtoïde présentant, immédiatement au-dessous du point apical de l'aile postérieure, un deuxième point homologue de la sixième tache de l'aile antérieure, le premier point correspondant à la cinquième tache. Le type de BURGEFF est de Martigny. Plusieurs individus de cette aberration sont éclos dans mes élevages.

3. ab. *atritella* Hirschke (1910). Forme *trigonellae* sans troisième tache sur l'aile antérieure; un seul individu de Herkulesbad (Roumanie).

4. ab. *immaculata* Koch (1938). Forme dépourvue de taches blanches sur l'aile postérieure, décrite de Grèce (ssp. *Chalkidikae*).

5. ab. *tricingulata* Holik (1926). Forme dont l'anneau abdominal rouge s'étend sur trois segments. Décrite de Bohême.

6. ab. *Maureri* Dziurzynski (1913) = *acिंगulata* Franke (1920). Aberration caractérisée par la disparition de l'anneau coloré de l'abdomen. Très rare. D'après HOLIK (1929), observée en Bohême chez *ephialtes* (1 ind.), *peucedani* et *icterica*.

7. ab. *diffusa* Burgeff (1914). Forme éphialtoïde ou peucedanoïde dont les taches des ailes sont diffuses, parfois réunies. D'après BURGEFF, c'est une aberration (somatic) de température; un bel exemplaire, peucedanoïde rouge, capturé à Saint-Sulpice (Vaud), est reproduit sur la planche 1, figure 45.

8. ab. *extrema* Reiss (1927). Forme peucedanoïde avec rouge plus clair que chez le type et dont le fond noir de l'aile antérieure, dans le voisinage des taches, ainsi que l'abdomen, sont fortement saupoudrés de rouge. Type de Magdebourg.

9. ab. *rubricauda* Burgeff (1914). Forme avec les valves rouges. Un seul exemplaire *peucedani* de Saratov.

10. ab. *ephialtoïdes* Reiss (1922). REISS désigne sous ce nom les formes éphialtoïdes rouges (*ephialtes*) qui apparaissent sporadiquement au sein des populations peucedanoïdes rouges de l'Allemagne du Nord (ssp. *borealis* Bgff.). Cette désignation n'a aucun sens, car, ainsi que nous le verrons, de telles formes sont génétiquement et phénotypiquement semblables aux formes éphialtoïdes rouges d'autres régions.

* * *

En résumé, l'espèce polymorphe *Zygaena ephialtes* L. se subdivise en quatre grands groupes de formes dont les deux paires de caractères distinctifs fondamentaux accusent une variabilité nettement discontinue et sont beaucoup plus marqués que ceux qui séparent certaines bonnes espèces du même genre. Aussi n'est-il pas surprenant que les anciens auteurs tels ESPER, HÜBNER, FABRICIUS, FUESSLY, aient considéré les formes alors décrites comme des espèces différentes. OCHSENHEIMER (1808), le premier, reconnut l'étroite parenté des formes peucedanoïdes d'une part, éphialtoïdes d'autre part et distingua :

- 1^o *Zygaena ephialtes* et ses var. *medusa*, *coronillae* et *trigonellae* de
- 2^o *Zygaena peucedani* et ses var. *athamantae*, *icterica* et *aeacus*.

C'est en 1844 seulement que ZELLER constata que les deux précédentes espèces n'en formaient en réalité qu'une, qui, en raison des lois de priorité, devait porter le nom de la première.

Ce point de vue, actuellement indiscutable, ne fut pas admis sans difficulté et, en 1921, SCHAWERDA émettait encore des doutes sur la parenté raciale de *Z. ephialtes* et de sa var. *peucedani*¹.

Toutefois, indépendamment des données expérimentales récentes, qui ont mis en évidence l'interfécondité complète des diverses formes, quelques faits d'observation, que HOLIK (1922) relève avec pertinence dans une courte note réfutant les arguments de SCHAWERDA, plaident en faveur de leur appartenance à une seule espèce. Du point de vue morphologique, ce sont, d'abord, la parfaite similitude des chenilles et des cocons, ainsi que celles des armatures génitales des mâles et des femelles; du point de vue biogéographique, c'est le fait que, dans le nord de l'aire de répartition (Allemagne du Nord), les f. *ephialtes* et *medusa* apparaissent comme de grandes raretés au sein de populations peucedanoïdes rouges, tandis que dans le sud, notamment en Valais, les f. *peucedani* et *athamanthae* sont rarissimes au milieu des éphialtoïdes rouges. Or, lorsque deux espèces de Zygènes volent dans une même région, elles sont toutes deux représentées par un grand nombre d'individus.

La variabilité d'un second degré, qui, au sein de chaque groupe, contribue à la différenciation des formes *sex-* et *quinquemaculata*, *uni-* et *bipunctata* est, à l'inverse de la précédente, une variabilité continue.

Pour donner une idée complète du polymorphisme de *Zygaena ephialtes*, il conviendrait encore d'insister sur le fait que les diverses formes, inégalement réparties dans l'aire générale de l'espèce, présentent une certaine variabilité géographique qui porte sur la taille des individus, la grandeur des taches, l'intensité de la pigmentation rouge ou jaune, ainsi que sur la fréquence des formes composant les populations mélangées. Ces caractères ont été utilisés pour subdiviser l'espèce en un certain nombre de races géographiques dont nous reparlerons après l'exposé des résultats expérimentaux.

¹ A ce propos, il est savoureux de lire avec quelle véhémence indignation F. DE ROUGEMONT, dans son Catalogue des Lépidoptères neuchâtelois (1904), « proteste énergiquement contre l'opinion de ceux qui ne voient dans *Z. peucedani* qu'une nouvelle variété de *Z. ephialtes* ». « Autant il est évident, continue-t-il, que *Z. falcatae*, *trigonellae* et *coronillae* sont des variétés du type *ephialtes*, autant il est inadmissible que *Z. peucedani* en soit une aussi. »

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES PERSONNELLES.

1. HISTORIQUE, BUT ET LIMITE DES RECHERCHES.

Comme je l'ai déjà indiqué, les *Zygaenidae* ont été, jusqu'à maintenant, et malgré tout l'intérêt qu'ils présentent, très peu étudiés au point de vue génétique. La seule publication antérieure à mes recherches, et qui mérite d'être signalée ici, est une courte note de BURGEFF, « Polymorphismus und Erbllichkeit bei *Zygaena ephialtes* L. » publiée en 1921 et dans laquelle l'auteur expose les résultats de croisements effectués entre diverses formes (variétés) de cette intéressante espèce, de 1910 à 1915, époque à laquelle ses recherches durent être interrompues à la suite de la guerre.

Les croisements réalisés et les résultats obtenus furent les suivants :

Première génération :

Elevage n° 12. F. éphialtoïde jaune (*trigonellae* de Bolzano) ×
f. éphialtoïde jaune (*trigonellae* de Bolzano)
(VII.1911).

Résultat : 8 f. éphialtoïdes jaunes (*trigonellae*).

Elevage n° 9. F. éphialtoïde jaune (*trigonellae*, e. l. de Bolzano) × f. peucedanoïde rouge (*peucedani*, e. l. de Magdebourg) (VII.1911).

Résultat : 6 éphialtoïdes rouges,
7 peucedanoïdes rouges,
1 éphialtoïde jaune (douteux !).

Elevage n° 22. F. éphialtoïde jaune (*coronillae*, e. l. de Fishamend) × f. peucedanoïde rouge (*peucedani*, e. l. Magdebourg) (1912).

Résultat : 20 éphialtoïdes rouges,
25 peucedanoïdes rouges.

Seconde génération (F₂):

Elevage n° 51. (F. éphialtoïde rouge F₁, élevage n° 22)².

Résultat: 14 éphialtoïdes rouges,
3 éphialtoïdes jaunes.

Elevage n° 55. (F. éphialtoïde rouge F₁, élevage n° 22)².

Résultat: 3 éphialtoïdes rouges,
1 éphialtoïde jaune.

Elevage n° 54. (F. peucédanoïde rouge F₁, élevage n° 22)².

Résultat: 1 peucédanoïde rouge.

De ces données bien fragmentaires, BURGEFF conclut que les caractères distinctifs fondamentaux sont conditionnés par deux couples de gènes allélomorphes, le facteur Rouge (RR) dominant le facteur Jaune (rr), le facteur Peucédanoïde (PP) dominant le facteur Ephialtoïde (pp).

Si le premier fait de dominance ressort clairement des résultats exposés ci-dessus, la preuve du second est moins démonstrative, l'auteur ayant utilisé pour ses croisements de première génération un matériel génétiquement hétérogène (peucédanoïdes rouges des élevages 9 et 22). D'autre part, l'insuffisance numérique des résultats de la F₂ et surtout l'absence de croisements de retour ne permettaient pas de préciser le mécanisme de la transmission des caractères envisagés et, de l'aveu même de l'auteur, ses conclusions conservaient une part d'hypothèse. « So bleibt die Sache in einigem hypothetisch » (p. 8).

Cette étude demandait à être reprise avec un matériel plus abondant, et c'est la tâche à laquelle je me suis attaché dès 1931. De 1931-1938, j'ai réalisé plus de 80 croisements, à partir d'un matériel génétiquement homogène pour les caractères étudiés et 4.800 papillons environ forment la base de ce travail. Ils sont déposés en partie au Musée zoologique de Lausanne, en partie dans ma collection.

Etant donné la complexité du problème et la lenteur du développement de l'insecte, il ne pouvait être question, pour moi, de poursuivre l'analyse génétique de la variabilité de *Z. ephialtes* dans son ensemble. Des limites s'imposaient, et le but de ce travail a consisté essentiellement à analyser par les croisements les caractères distinctifs principaux, coloration rouge et jaune d'une part, types peucédanoïde et éphialtoïde d'autre part.

Toutefois, les croisements réalisés dans ce but m'ont permis de recueillir quelques indications précieuses sur la nature de la variabilité qui, au sein de chaque groupe, porte sur le nombre des taches des ailes antérieures et postérieures, des caractères *quinque-* et *sexmaculata*, *uni-* et *bipunctata*. Il m'a paru intéressant de consacrer un paragraphe à l'exposé de ces résultats préliminaires et d'attirer ainsi l'attention sur quelques particularités de cette variabilité, propres à orienter des recherches futures.

Parallèlement à l'exposé des résultats génétiques, j'ai d'autre part cherché à brosser, à la lumière de ces données et à l'aide d'indications biogéographiques éparses dans de nombreuses publications ou qui m'ont été communiquées par des spécialistes complaisants, une esquisse générale de la répartition géographique des quatre groupes de l'espèce en Europe.

2. MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

a) *Origine du matériel.*

Les papillons utilisés dans nos divers croisements sont les descendants, élevés en insectarium, de femelles capturées dans la nature, en 1930 pour les formes rouges, en 1932 et 1933 pour les formes éphialtoïdes jaunes.

Les formes peucédanoïdes rouges (♀♀ des élevages n^{os} 1 et 14) proviennent d'une petite station située au pied de la chaîne du Jura vaudois, non loin du village de Cheserex sur Nyon, où elles forment, comme dans toutes les localités jurassiennes, une population monomorphe. Leur descendance (voir p. 33) et celle de croisements entre formes de cette origine ne m'ont donné, durant deux générations, que des f. peucédanoïdes rouges.

Les formes souches éphialtoïdes rouges (♀♀ des élevages n^{os} 3, 4, 5, 7) furent capturées à Martigny (Valais), autour des ruines de la Bâtiaz où *Z. ephialtes* forme une population mélangée (var. *vulesiaca* Bgff.). Les formes éphialtoïdes rouges en constituent cependant la très grande majorité (plus de 95%) et dans mes élevages, ainsi que dans tous les croisements ultérieurs, les individus capturés se sont révélés purs pour le caractère envisagé.

Enfin les formes éphialtoïdes jaunes (*coronillae*, *trigonellae*) m'ont été envoyées, soit à l'état d'œufs, soit à l'état de cocons, par

Mr. Carl BAYER, de Fischamend près Vienne, à qui je tiens à exprimer ici ma très vive gratitude. Cette localité, située à l'est de Vienne (Autriche), est une station où ne volent que des éphialtoïdes jaunes, fait assez exceptionnel en Basse-Autriche, où coexistent tous les représentants de l'espèce.

b) *Technique d'élevage.*

L'élevage de *Zygaena ephialtes* ne présente en soi aucune difficulté. Il me paraît cependant utile, à l'intention des spécialistes ou amateurs qui désireraient s'intéresser à cette espèce, de donner ici quelques précisions sur la technique employée.

Zygaena ephialtes, comme d'ailleurs la plupart des espèces du genre, s'accouple facilement en captivité, à condition que les papillons disposent d'un espace suffisant et que le temps soit chaud et ensoleillé.

Sitôt après leur éclosion, qui a régulièrement lieu le matin de 8 à 11 heures, les papillons destinés aux croisements étaient isolés, puis chaque femelle enfermée avec 3-5 mâles d'un même élevage dans une cage d'assez grandes dimensions (25 × 30 × 60 cm.) munie de trois parois en mousseline, la quatrième étant fermée par une plaque de verre mobile. Un bouquet de scabieuses en fleurs assurait la nutrition des papillons.

Lorsque les conditions écologiques sont favorables, l'accouplement a généralement lieu dans le courant de l'après-midi du jour d'éclosion. Dès le début de l'accouplement, mâle et femelle étaient isolés dans un bocal en verre (bocal à confiture de ½ litre environ) que je fermais avec de la mousseline après y avoir introduit un rameau feuillé de *Coronilla varia* ou *C. emerus*. Une étiquette mentionnait l'état civil des deux individus et le numéro d'ordre de l'élevage. Dans de telles conditions les œufs sont déposés soit sur les feuilles, soit sur la mousseline, soit encore sur les parois de verre du bocal, et leur durée d'incubation est d'environ 10-15 jours. Au fur et à mesure de l'éclosion des petites chenilles, je transportais ces dernières, à l'aide d'un pinceau, sur des feuilles fraîches de *Coronilla*, dans une cage d'élevage du modèle de CULOT (1916). Comme plante nourricière, j'ai choisi *Coronilla emerus* de préférence à *C. varia*, parce que plus facile à manipuler et à obtenir en quantité suffisante au printemps. Je l'ai d'ailleurs cultivée, ce qui ne demande pas de soins spéciaux.

Pour maintenir le feuillage turgescant dans les cages d'élevage, j'ai régulièrement fait tremper l'extrémité inférieure des rameaux dans de l'eau. Cette façon de procéder, contre laquelle j'avais été mis en garde, ne présente aucun danger et durant huit années consécutives, au cours desquelles j'ai élevé plusieurs milliers de chenilles, je n'ai constaté aucune mortalité anormale imputable à l'alimentation. L'essentiel est de changer la nourriture assez régulièrement, tous les 2-3 jours.

Durant les longues périodes de diapause qui interrompent leur activité, d'août à avril de la première année de développement, ou, si elles évoluent en deux ans et plus, de mai à avril des années suivantes, les chenilles étaient maintenues dans les mêmes cages d'élevage, sur le fond desquelles je déposais une couche de mousse et de feuilles sèches. Les chenilles hibernantes se fixaient à la face inférieure des feuilles, ou sur le fond de la cage et le tout était humecté à intervalles réguliers une fois par mois en hiver, un peu plus souvent en été. Durant toute la période d'estivation et d'hibernation, les élevages étaient maintenus à la température extérieure, en insectarium.

Les chenilles parvenues au terme de leur croissance furent généralement conservées dans les mêmes cages d'élevage pour la nymphose et tissèrent leur cocon soit sur les rameaux de Coronille, soit à même les parois. Dès le début des éclosions, les papillons étaient anesthésiés chaque jour, étiquetés et étalés, à l'exception des individus utilisés pour les croisements.

3. BIOLOGIE ET CYCLE ÉVOLUTIF.

L'évolution de *Zygaena ephialtes* se complique de phénomènes de diapause et le développement complet de l'insecte — extrêmement irrégulier — s'effectue en 1, 2, 3, parfois même 4 ans, conditions évidemment peu favorables aux recherches génétiques.

Ces diapauses affectent les larves à divers stades de développement, la première se manifestant toujours après la troisième mue, les autres après la deuxième ou troisième mue qui suit le réveil printanier.

Les papillons volent en juillet et au début d'août. Ils apparaissent généralement au début de ce premier mois, plus ou moins tôt suivant les conditions climatiques de l'année.

Sitôt après l'accouplement, la femelle commence à pondre et dépose ses œufs à la face inférieure des feuilles de la plante nourricière. Cette ponte est échelonnée et le nombre total des œufs pondus a oscillé, dans mes élevages, de 108 à 335. Contrairement à ce qu'affirme BURGEFF (1921a), plusieurs copulations ne paraissent pas nécessaires à la fécondation de la totalité des œufs, car, dans la grande majorité de mes élevages, dont les femelles n'ont été accouplées qu'une fois, les œufs se sont tous normalement développés. Je n'ai observé qu'à 2-3 reprises des pontes partiellement ou totalement stériles, en particulier dans des croisements entre f. *Sophiae*.

La durée d'incubation des œufs, variable en fonction de la température, oscille, dans la nature, de 8-14 jours. Les chenilles apparaissent donc dès la seconde quinzaine de juillet et en août. Elles se nourrissent aussitôt des feuilles de la plante-hôte — *Coronilla varia* ou *Coronilla emerus*¹ — subissent une première mue au bout de 8-10 jours, puis une seconde 8-10 jours plus tard. A la fin du stade III — elles ont atteint 4-5^{mm} de long — elles perdent leur coloration vert jaunâtre, s'immobilisent, acquièrent une teinte brun clair, deviennent plus ou moins translucides et la troisième mue marque le début de la diapause hivernale.

Cette dernière prend fin au commencement d'avril, avec la quatrième mue, et, dès lors, les chenilles qui se développeront en un an subiront une cinquième mue, puis une sixième et seront adultes à la fin du stade VII². Elles tisseront aussitôt leur cocon,

¹ Les ouvrages de Lépidotérologie ont propagé de grossières erreurs concernant la plante nourricière de *Z. ephialtes* L. D'après BURGEFF (1912), qui a fait de nombreuses observations sur ce point, la chenille des formes peucedanoïdes rouges ne vit que sur *Coronilla varia* en Allemagne et en Autriche; celle des formes éphialtoïdes jaunes, à la fois sur *Coronilla varia* et *C. emerus* dans le Haut-Adige. En Valais, FAVRE (1899) signale que les chenilles de cette espèce — il s'agit surtout des formes éphialtoïdes rouges et jaunes — ne se rencontrent que sur *C. varia*.

Ces deux espèces de Coronilles sont donc les plantes-hôtes principales de *Z. ephialtes* et les indications bibliographiques concernant *Trifolium pratense*, *Peucedanum officinale*, *Thymus Serpyllum*, *Medicago falcata*, *Lotus corniculatus*, *Hippocrepis comosa*, etc. doivent être considérées comme inexactes. Dans une publication récente, HOLIK (1939) signale toutefois que des chenilles de *Z. ephialtes* ont été observées en grand nombre sur *Vicia craca* L., aux environs de Kiwerce, en Volhynie (Pologne). Cette légumineuse n'avait jamais été citée comme plante-hôte de l'espèce.

² D'après BURGEFF (1921 a), les chenilles évoluant en un an présenteraient 7 mues, donc 8 stades larvaires. J'ai observé ce cas en 1936 dans mes élevages, mais seuls quelques individus ont évolué de la sorte.

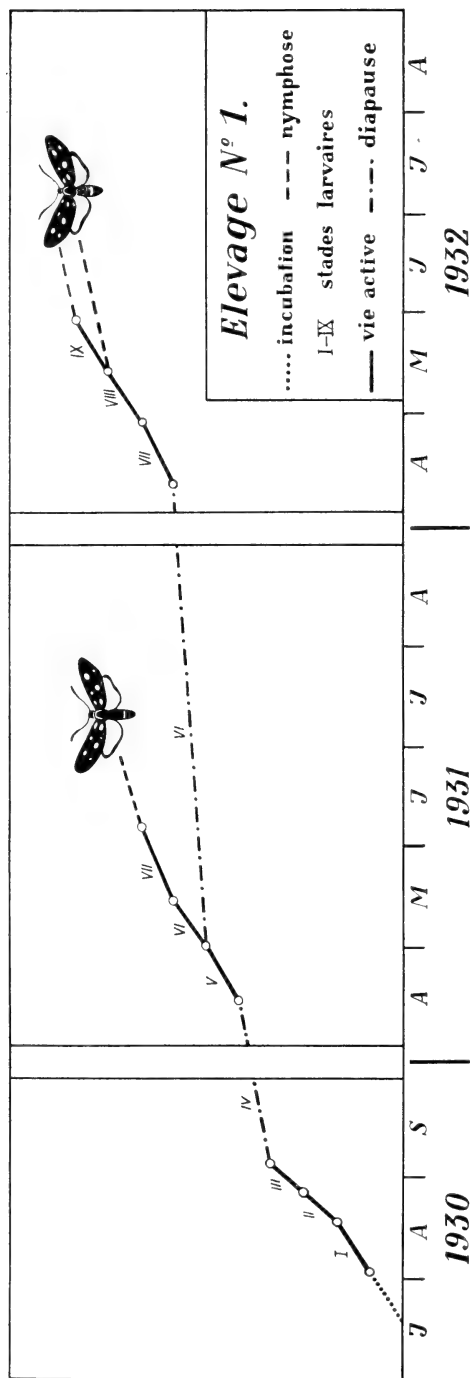


FIG. 6. — Schéma représentant le développement de l'élevage n° 1, constitué par la descendance d'une ♀ *peucedani* de Cheserex s/Nyon.

se nymphosent et le papillon apparaîtra 20-25 jours plus tard. Le cycle annuel est donc caractérisé par sept stades larvaires (exceptionnellement huit), le quatrième étant tout entier un stade de diapause.

Les chenilles ne terminant pas leur évolution la première année entrent à nouveau en diapause après une courte période d'activité, soit, cas le plus fréquent, au début du stade VI (immédiatement après la cinquième mue), soit au début du stade VII. Elles passeront dans cet état, et sans prendre aucune nourriture, tout l'été, l'automne et le second hiver. Au printemps, la reprise d'activité débute par la sixième ou septième mue et, dès lors, les chenilles se scinderont à nouveau en deux groupes. Celles qui deviendront papillons en juillet parviendront au dernier stade après

la deuxième ou troisième mue de l'année, tandis que les autres entreront une troisième fois en diapause immédiatement après la deuxième mue de l'année, soit au début des stades VIII ou IX. Comme la saison précédente, elles passeront sous cette forme l'été, l'automne et le troisième hiver, pour achever leur évolution au printemps suivant, après avoir subi à nouveau deux ou trois mues. Quelques individus pourront même présenter une quatrième diapause, après la deuxième mue de la troisième année et hiverner une quatrième fois.

Ces divers cycles de développement ne caractérisent pas chacun des lignées ou des populations déterminées, mais se manifestent au contraire au sein d'un même élevage, les chenilles issues d'une femelle déterminée comprenant à la fois des individus à évolution annuelle, bisannuelle, trisannuelle et même quadriennale. Dans mes élevages, les chenilles des formes peucedanoïdes et éphialtoïdes rouges, issues de papillons de nos régions (pied du Jura, Valais) et celles de leurs hybrides, ont évolué en un ou deux ans, exceptionnellement trois, avec prédominance tantôt du cycle annuel, tantôt du cycle bisannuel. Par contre, les chenilles des formes éphialtoïdes jaunes issues d'œufs de Fischamend près Vienne, ont accusé dans les élevages 54 et 64, un développement moyen beaucoup plus lent. Moins de 1% ont évolué en un an, la majorité en deux et trois ans, quelques-unes en quatre ans. Il en fut de même des chenilles de l'hybride (♀ *coronillae* de Fischamend p. Vienne × ♂ *athamanthae* de Promenthoux (Vaud)) constituant l'élevage 63 (voir fig. 7).

Pour illustrer ces faits, je reproduis (fig. 6 et 7) sous une forme schématique le développement de deux de mes élevages. Ces schémas font bien ressortir les particularités ontogénétiques très spéciales de *Z. ephialtes* et d'une façon générale des *Zygaenidae*, car ces diapauses larvaires se manifestent à des degrés divers chez toutes les espèces de cette intéressante famille.

A chaque mue précédant la diapause, les chenilles subissent d'importantes modifications (voir BURGEFF, 1921), acquièrent une « peau d'hiver » (Winterhaut) dans laquelle elles ne prennent aucune nourriture. De ce fait, le nombre des mues larvaires n'est pas constant comme chez la plupart des Lépidoptères, mais varie avec la durée du développement.

Ces diapauses, survenant à un moment où les conditions de

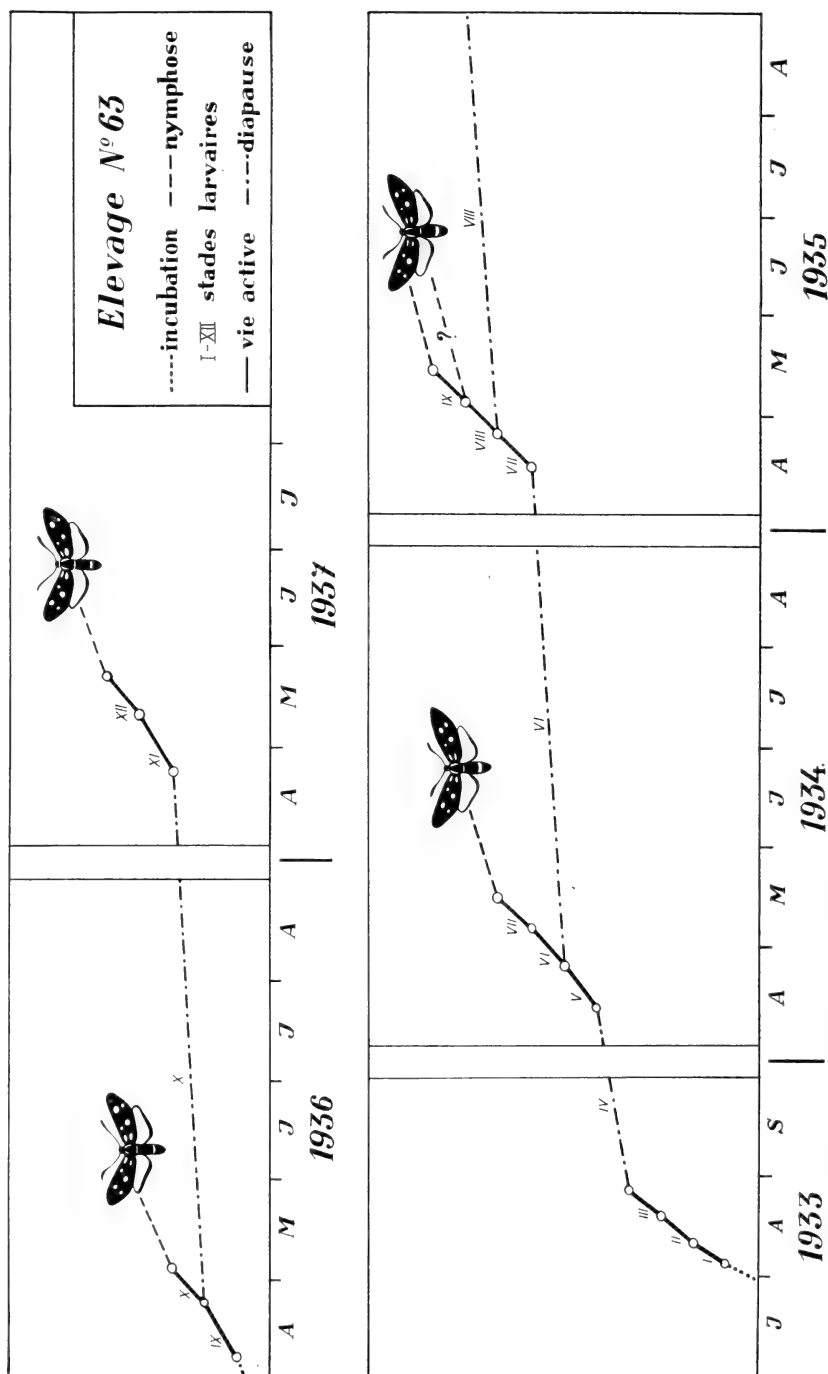


FIG. 7. — Schéma représentant le développement de l'élevage n° 63, issu du croisement (♀ *coronillae* de Fischamend près Vienne × ♂ *athanantha* de Promenthoux près Nyon).

température sont toujours favorables à l'évolution des chenilles, sont-elles sous la dépendance étroite et exclusive des facteurs du milieu, ou bien des facteurs génétiques interviennent-ils ? L'absence complète de données expérimentales ne me permet pas de répondre à cette question; toutefois plusieurs faits d'observation, en particulier l'existence d'une deuxième génération annuelle chez certaines Zygènes méridionales (var. *stochadis* et *Ochsenheimeri* de *Z. filipendulae* L.) semblent indiquer que ces diapauses n'ont pas un caractère obligatoire.

N'ayant effectué aucune expérience décisive à ce sujet, je me borne à signaler l'intérêt que présente *Zygaena ephialtes*, comme d'ailleurs d'autres espèces du genre, pour l'étude de ce phénomène de la diapause qui nous est encore si mal connu ¹.

Parvenues à leur complet développement, les chenilles se métamorphosent dans un cocon blanc brillant, fusiforme, tissé sur les tiges des plantes. La durée de nymphose varie de 20-25 jours et l'éclosion des papillons a toujours lieu le matin, de 8 à 11 heures.

C'est un fait bien connu des spécialistes que certaines bonnes espèces de Zygènes manifestent encore entre elles une attirance sexuelle et il n'est pas rare d'observer en copula, dans la nature, des individus de deux espèces nettement distinctes. D'après HOLIK (1933), *Z. ephialtes* a été trouvée en copula avec les espèces suivantes:

♀ <i>Z. ephialtes</i> et var.	× ♂ <i>Z. filipendulae</i> L.
♂ <i>F. ephialtes</i>	× ♀ <i>Z. filipendulae</i> L.
♂ <i>F. coronillae</i> et	
<i>trigonellae</i>	× ♀ <i>Z. filipendulae</i> L.
♂ Id.	× ♀ <i>Z. transalpina</i> Esp.
♂ Id.	× ♀ <i>Z. cynarae</i> Esp.
♂ <i>F. peucedani</i>	× ♀ <i>Z. filipendulae</i> L.
♂ Id.	× ♀ <i>Z. meliloti</i> Esp.
♂ Id.	× ♀ <i>Z. transalpina</i> Esp.

L'accouplement hybride le plus fréquent est celui de ♀ *Z. ephialtes* et var. × ♂ *Z. filipendulae*, et HOLIK (1937) cite avoir observé, en Moravie, en 1936, plus de 20 de ces couples hétérogènes. La

¹ La découverte d'un moyen sûr de rompre cette diapause serait de nature à faciliter grandement l'étude génétique des *Zygaenidae*.

descendance de tels couples a été élevée et dans chaque cas a présenté des caractères maternels purs. Mais, bien qu'il se soit agi de femelles fraîchement écloses, aucune preuve n'a pu être fournie qu'elles n'avaient été préalablement fécondées par des mâles de leur propre espèce. Cette question intéressante mérite donc d'être reprise sur une base expérimentale car son étude est susceptible d'apporter une utile contribution au problème de l'espèce.

4. LA FORMULE CHROMOSOMIALE DE *Zygaena ephialtes* ET DE SES VARIÉTÉS.

Aucune étude n'ayant été publiée sur la formule chromosomiale des *Zygaenidae*, il m'a paru intéressant de préciser les conditions chromosomiques chez *Z. ephialtes*. A cet effet, des testicules appartenant à des formes éphialtoïdes rouges (élevage n° 10), peucédanoïdes rouges (élevage n° 14), éphialtoïdes jaunes (élevage n° 54), ainsi qu'à une forme hybride issue du croisement ♀ peucédanoïde rouge × ♂ éphialtoïde rouge (élevage n° 29) furent fixés au liquide de CAROTHERS durant les derniers jours de la vie larvaire.

L'étude cytologique de ce matériel a fait l'objet d'une note préliminaire publiée en collaboration avec le Prof. MATTHEY (1938).

La structure de la gonade, avec ses quatre follicules disposés en éventail, ainsi que l'évolution générale des éléments germinaux sont en tous points conformes à l'excellente description qu'a faite A. NAVILLE (1937) de la spermatogénèse chez *Bombyx mori*.

Les divisions goniales sont assez fréquentes, mais d'une analyse très difficile. Par contre, les auxocytes livrent, en grand nombre, des images d'une clarté parfaite. Il y a chez toutes les formes étudiées (fig. 8) 30 tétrades extrêmement condensées et dont les dimensions ne varient que très peu; l'une d'entre elles, pourtant, est en général reconnaissable à sa taille plus grande. Dans les spermatocytes de second ordre, on retrouve 30 dyades. Il est superflu d'ajouter, puisque toutes les observations concordent sur ce point, que les chromosomes sexuels ne sont pas identifiables.

Dans un travail paru en 1930, BELAJEFF a donné une liste des espèces de Lépidoptères cytologiquement étudiées et tiré, de son étude, la conclusion que le nombre fondamental de chromosomes était de 30 à l'état haploïde. Cette constatation lui a en outre permis de rattacher de façon étroite les Lépidoptères aux Trichoptères, ce

dernier groupe possédant le même nombre fondamental de 30 chromosomes. Cette induction est fort intéressante, puisque les morphologistes envisagent également une étroite parenté entre les deux ordres.

Plus récemment, MAKINO (1935) a publié une énumération des Lépidoptères dont la formule chromosomiale nous est connue. Cette liste confirme les résultats antérieurs de BELAJEFF, puisque, sur une centaine d'espèces étudiées, 77 possèdent de 28-31 chromosomes et pas moins de 20 le nombre haploïde 30.

En ce qui concerne nos résultats, il est intéressant de noter que chez les *Zygaenidae*, famille que les systématiciens considèrent comme passablement primitive, nous retrouvons ce nombre haploïde fondamental $N = 30$, tel que BELAJEFF l'a établi il y a quelques années.

5. LE DÉTERMINISME DES CARACTÈRES DISTINCTIFS DES QUATRE GROUPES DE FORMES.

Ainsi que je l'ai précisé plus haut, je me suis attaché principalement, dans ce travail, à vérifier et à déterminer le mode de transmission héréditaire des caractères peucédanoïde et éphialtoïde d'une part, rouge et jaune d'autre part, dont BURGEFF (1921*b*) a reconnu le déterminisme génétique.

Dans ce but, j'ai réalisé, de 1931 à 1936, trois séries de croisements, à savoir:

- I. F. peucédanoïde rouge \times F. éphialtoïde rouge.
- II. F. éphialtoïde rouge \times F. éphialtoïde jaune.
- III. F. peucédanoïde rouge \times F. éphialtoïde jaune.

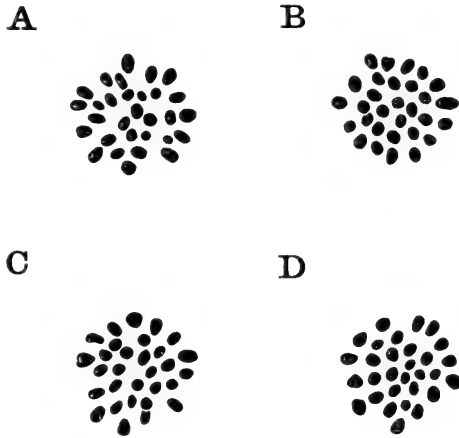


FIG. 8.

Chromosomes de *Zygaena ephialtes* L.

- A) Forme peucédanoïde rouge.
- B) Forme éphialtoïde rouge.
- C) Forme éphialtoïde jaune.
- D) Hybride (peucédanoïde rouge \times éphialtoïde rouge).

Métaphases auxocytaires. Plaques équatoriales. Gr. 2.900 fois.

Les individus utilisés pour ces croisements sont issus des élevages-souches mentionnés dans le tableau n° II et, dans chaque cas, j'ai exprimé les résultats des F_1 , F_2 et des croisements de retour en nombre d'individus de chaque groupe, sans spécifier de quelles formes il s'agissait, les précisions recueillies sur le déterminisme du nombre des taches, caractère sur lequel se base la distinction des formes, faisant l'objet du paragraphe suivant.

A. Croisements entre les formes peucedanoïde et éphialtoïde rouges.

1. Première génération (F_1).

Du 30 juin au 8 juillet 1931, j'ai réalisé cinq croisements ♀ peucedanoïde rouge \times ♂ éphialtoïde rouge et trois croisements réciproques ♀ éphialtoïde rouge \times ♂ peucedanoïde rouge, à savoir :

El. n° 27:	♀ peucedanoïde rouge	él. n° 1	\times	♂ éphialtoïde rouge	él. n° 5
» 28:	♀	»	»	» 1 \times ♂	» 3
» 29:	♀	»	»	» 1 \times ♂	» 3
» 30:	♀	»	»	» 1 \times ♂	» 7
» 31:	♀	»	»	» 1 \times ♂	» 4
» 32:	♀ éphialtoïde rouge	él. n° 3	\times	♂ peucedanoïde rouge	él. n° 1
» 33:	♀	»	»	» 3 \times ♂	» 1
» 34:	♀	»	»	» 5 \times ♂	» Cheserex ¹

Les chenilles issues de ces huit croisements ont évolué en un ou deux ans, et les résultats de la F_1 , obtenus en 1932 et 1933, furent les suivants :

a) ♀ peucedanoïde rouge \times ♂ éphialtoïde rouge.

Elevage n° 27:	33 ♂♂,	33 ♀♀	peucedanoïdes rouges
» 28:	43 ♂♂,	31 ♀♀	»
» 29:	38 ♂♂,	42 ♀♀	»
» 30:	16 ♂♂,	18 ♀♀	»
» 31:	33 ♂♂,	27 ♀♀	»

Total: 163 ♂♂, 151 ♀♀ peucedanoïdes rouges

¹ Individu capturé dans la nature, à Cheserex s/Nyon, le 6 juillet 1931.

b) ♀ éphialtoïde rouge × ♂ peucédanoïde rouge.

Elevage n° 32: 12 ♂♂, 12 ♀♀ peucédanoïdes rouges

» 33: 28 ♂♂, 19 ♀♀ » »

» 34: 31 ♂♂, 31 ♀♀ » »

Total: 71 ♂♂, 62 ♀♀ peucédanoïdes rouges

TABLEAU II.

Liste des élevages souches.

Elevage	Origine de l'élevage	Résultats	Dates de capture ou d'accouplement
1	♀ peucédanoïde rouge de Cheserex × ♂ inconnu	20 ♂♂, 12 ♀♀ peucédanoïdes rouges	16.VII.30
14	♀ peucédanoïde rouge él. n° 1 × ♂ peucédanoïde rouge él. n° 1	20 ♂♂, 10 ♀♀ id.	6.VII.31
3	♀ éphialtoïde rouge, Martigny × ♂ inconnu	48 ♂♂, 40 ♀♀ éphialtoïdes rouges	20.VII.30
4	♀ id.	29 ♂♂, 28 ♀♀ id.	id.
5	♀ id.	27 ♂♂, 21 ♀♀ id.	id.
7	♀ id.	24 ♂♂, 14 ♀♀ id.	id.
15	♀ éphialtoïde rouge él. n° 3 × ♂ éphialtoïde rouge él. n° 3	10 ♂♂, 9 ♀♀ id.	30.VI.31
22	♀ éphialtoïde rouge él. n° 4 × ♂ éphialtoïde rouge él. n° 4	44 ♂♂, 35 ♀♀ id.	4.VII.31
25	♀ éphialtoïde rouge él. n° 7 × ♂ éphialtoïde rouge él. n° 7	28 ♂♂, 21 ♀♀ id.	4.VII.31
55	♀ éphialtoïde rouge él. n° 15 × ♂ éphialtoïde rouge él. n° 43	89 ♂♂, 66 ♀♀ id.	4.VII.31
54	♀♀ éphialtoïdes jaunes, Fischamend près Vienne × ♂♂ inconnus	11 ♂♂ éphialtoïdes jaunes	15.VII.32
64	♀♀ id.	106 ♂♀ id.	1.VIII.33

2. Seconde génération (F₂).

En 1932 et 1933, ces hybrides F₁, présentant tous le caractère peucédanoïde qui se révèle donc dominant, furent croisés entre eux,

et les résultats des cinq croisements réalisés, obtenus en 1933, 1934 et 1935, sont résumés dans le tableau n° III.

TABLEAU III.

♀ peucedanoïde rouge hybride F₁ × ♂ peucedanoïde rouge hybride F₁.

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. peucedanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀
40	♀ hybride F ₁ él. n° 28 × ♂ hybride F ₁ él. n° 28	9	3	1	3
41	id.	10	7	4	2
42	♀ hybride F ₁ él. n° 29 × ♂ hybride F ₁ él. n° 29	8	5	1	0
43	id.	18	11	6	1
59	♀ hybride F ₁ él. n° 33 × ♂ hybride F ₁ él. n° 29	43	49	21	17
Totaux		163		56	
Proportion calculée pour 3 : 1:		164,25		54,75	
D		— 1,25		+ 1,25	
$\frac{D}{m} = 0,19$					

Nous obtenons donc en F₂ la disjonction caractéristique du monohybridisme et la proportion 3: 1 est ici réalisée avec une remarquable approximation, ce qu'exprime le quotient $\frac{D}{m}$ ¹.

3. Croisements de retour.

Parallèlement à ces dernières expériences, j'ai effectué, en 1932, une série de croisements de retour de l'hybride peucedanoïde rouge F₁, avec les deux formes parentales; les tableaux IV, V et VI résument les résultats obtenus en 1933 et 1934.

¹ Suivant la valeur qu'il prend entre 0 et 3, le quotient $\frac{D}{m}$ exprime, dans les cas d'hérédité alternative, l'approximation avec laquelle les résultats empiriques se rapprochent des prévisions théoriques. Cette approximation est d'autant plus grande que la valeur du quotient est plus petite. La déviation D est la différence entre les nombres obtenus et calculés; m, l'erreur moyenne. Dans le cas ci-dessus, $D = \pm 1,25$; $m = \pm \sqrt{\frac{163 \times 56}{219}} = \pm 4,8$ et $\frac{D}{m} = 0,19$; en d'autres termes, la déviation est inférieure au $\frac{1}{5}$ de l'erreur moyenne.

TABLEAU IV.

♀ peucédanoïde rouge hybride $F_1 \times \text{♂}$ éphialtoïde rouge pur¹.

Élevage n°	Origine de l'élevage	F. peucédanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
44	♀ hybride F_1 él. n° 28 × ♂ éphialtoïde rouge él. n° 22	16	13	17	18
45	id.	23	13	19	18
47	♀ hybride F_1 él. n° 28 × ♂ éphialtoïde rouge él. n° 25	2	2	2	0
Totaux:		69		74	
Proportion calculée pour 1 : 1:		71,5		71,5	
Déviation:		-2,5		+2,5	
$\frac{D}{m} = 0,42$					

TABLEAU V.

♂ peucédanoïde rouge hybride $F_1 \times \text{♀}$ éphialtoïde rouge pure.

Élevage n°	Origine de l'élevage	F. peucédanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
48	♂ hybride F_1 él. n° 28 × ♀ éphialtoïde rouge él. n° 22	7	13	13	9
49	id.	14	9	20	9
Totaux:		43		51	
Proportion calculée pour 1 : 1:		47		47	
Déviation:		-4		+4	
$\frac{D}{m} = 0,83$					

¹ A ce cas se rattache un croisement de contrôle effectué entre une ♀ peucédanoïde rouge hybride F_1 de l'élevage 27 et un ♂ éphialtoïde rouge apparu dans le même élevage, mais d'origine douteuse. Nous avons obtenu la descendance suivante:

Peucédanoïdes rouges 11 ♂♂, 13 ♀♀ = 24 (25,5)

Ephialtoïdes rouges 18 ♂♂, 9 ♀♀ = 27 (25,5).

Ces résultats démontrent que le ♂ en question est un éphialtoïde rouge pur, étranger à l'élevage n° 27.

TABLEAU VI.

♂ peucédanoïde rouge hybride F₁ × ♀ peucédanoïde rouge pure.

Élevage n°	Origine de l'élevage	F. peucédanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀
52	♂ hybride F ₁ él. n° 28 × ♀ peucédanoïde rouge él. n° 14	15	14	—	—
53	♂ hybride F ₁ él. n° 29 × ♀ peucédanoïde rouge él. n° 14	14	12	—	—
Total:		55			

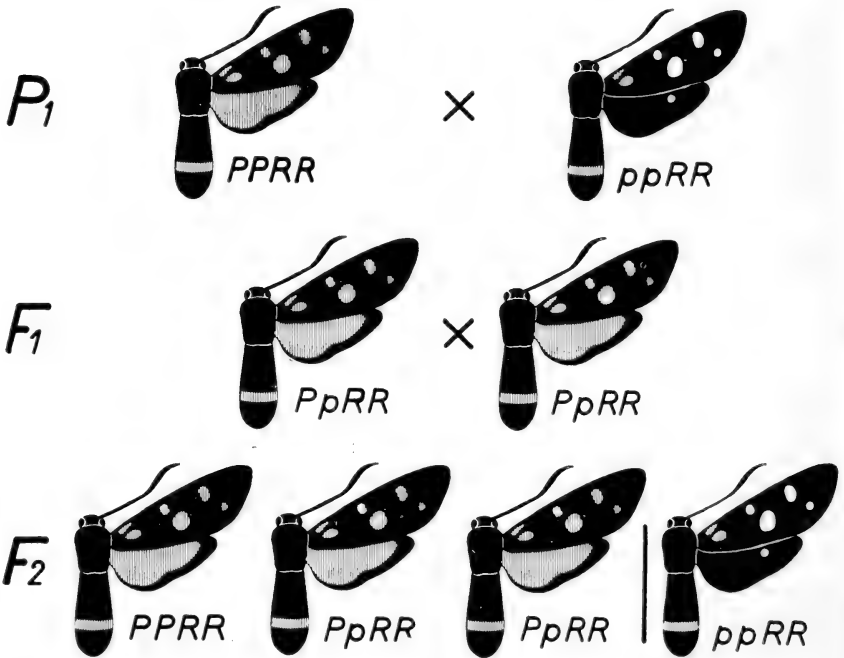


FIG. 9.

Schéma du croisement *F. peucédanoïde rouge* × *F. éphialtoïde rouge*.
Première et seconde générations.

Dans les deux premières séries d'élevages (tab. IV et V), la descendance se compose donc des deux phénotypes en nombres sensiblement égaux et la proportion 1 : 1, qui caractérise le résultat du croisement d'un monohybride par le parent récessif, est obtenue dans chaque cas avec une approximation très satisfaisante, la déviation étant inférieure à l'erreur moyenne.

Enfin, les deux croisements de l'hybride F_1 avec le parent dominant (tab. VI) ont donné une descendance peucédanoïde rouge, phénotypiquement homogène, comme le laissaient prévoir

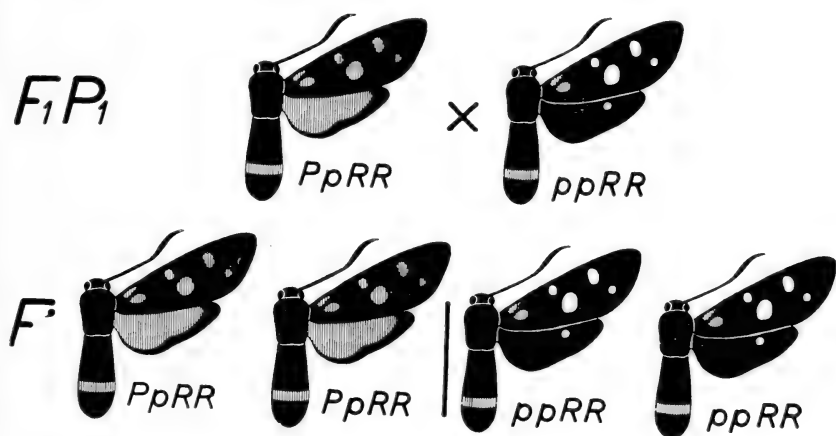


FIG. 10.

Schéma du croisement *F. peucédanoïde rouge* × *F. éphialtoïde rouge*.

Croisement de retour de l'hybride F_1 avec le parent récessif éphialtoïde rouge.

les résultats antérieurs, mais qui doit se répartir en 50% d'homozygotes et 50% d'hétérozygotes.

L'existence d'hybrides F_1 , tous peucédanoïdes rouges, et les proportions des phénotypes à la F_2 et dans les croisements de retour, démontrent donc, de façon très claire, que les caractères analysés relèvent d'un déterminisme génétique simple.

A cet égard, mes résultats, basés sur un matériel abondant, confirment ceux, très fragmentaires, de BURGEFF et ils s'expliquent si, avec cet auteur, nous admettons que les caractères envisagés, qui s'opposent dans les croisements, sont conditionnés par un couple de gènes allélomorphes.

Si nous représentons par P le gène peucédanoïde dominant, par *p* le gène éphialtoïde récessif, les croisements dont je viens d'exposer les résultats sont conformes aux schémas représentés figures 9 à 11.

4. Croisements de contrôle.

En 1933, deux femelles peucédanoïdes rouges, issues du croisement de retour d'un peucédanoïde rouge hybride F₁ avec le parent récessif éphialtoïde rouge (F'), furent croisées l'une avec un mâle peucédanoïde rouge du même élevage, l'autre avec un mâle peucédanoïde rouge hybride F₁. D'après les conclusions énoncées ci-dessus, tous ces individus répondaient à la formule Pp et nous devions obtenir une descendance composée de 1/4 d'éphialtoïdes rouges et 3/4 de peucédanoïdes rouges. Les résultats, exprimés dans le tableau VII, sont une éloquente confirmation de ces conclusions.

TABLEAU VII.

Croisements de contrôle.

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. peucédanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀
60	♀ peucédanoïde rouge F' él. n° 47 × ♂ peucédanoïde rouge F ₁ él. n° 29	66	33	24	18
	Totaux:	99		42	
	Proportion calculée pour 3 : 1: Déviation:	105,75 - 6,25		35,25 + 6,25	
	$\frac{D}{m} = 1,15$				
61	♀ peucédanoïde rouge F' él. n° 45 × ♂ peucédanoïde rouge F' él. n° 45	39	32	12	11
	Totaux:	71		23	
	Proportion calculée pour 3 : 1: Déviation:	70,5 + 0,5		23,5 - 0,5	
	$\frac{D}{m} = 0,12$				

Les résultats de cette première série de croisements apparaissent donc très démonstratifs. L'examen phénotypique de notre abondant matériel, notamment celui des formes peucédanoïdes, appelle

cependant quelques remarques. Si, dans l'ensemble, tous les hybrides de la F_1 présentent un faciès peucedanoïde indiscutable, la dominance du facteur P ne se manifeste pas chez tous les individus avec la même intensité et le cas de ce croisement ne se rattache ni au type *Pisum*, ni au type *Zea*.

Au sein d'un même élevage on constate, en effet, dans l'extension du pigment rouge, une variabilité très appréciable, nettement plus grande que dans les élevages des peucedanoïdes purs d'où proviennent les souches de ces croisements.

A côté d'individus qui ne peuvent être distingués de ces derniers, il en est un certain nombre chez lesquels réapparaissent les carac-

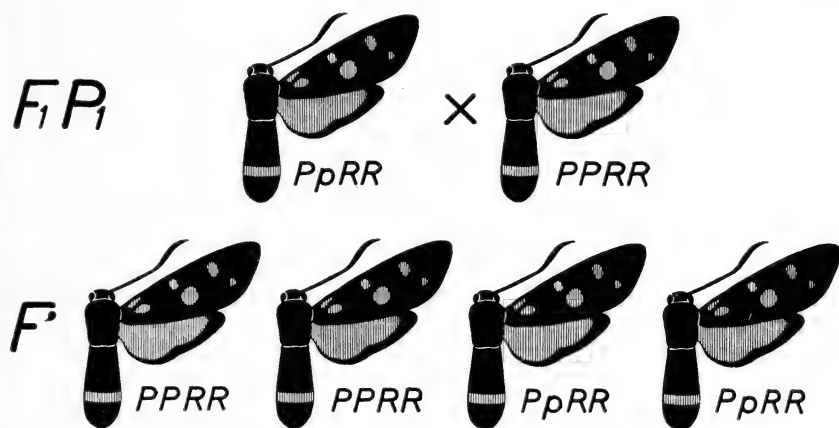


FIG. 11.

Schéma du croisement *F. peucedanoïde rouge* × *F. éphialtoïde rouge*.

Croisement de retour de l'hybride F_1 avec le parent dominant peucedanoïde rouge.

tères de la forme récessive. Le pigment rouge marque une régression progressive vers la base de l'aile postérieure, rendant visible la tache caractéristique de cette dernière; les taches 3-5 de l'aile antérieure deviennent plus claires par suite de la présence d'écaillés blanches.

Les individus de mes élevages chez lesquels cette dominance fut la moins marquée (pl. 1, fig. 13 et 14), correspondent assez exactement aux formes *Metzgeri* Hirschke et *Günneri* Hirschke, décrites d'Autriche.

Le fait que ces dernières apparaissent surtout au sein de populations mélangées comprenant à la fois des peucedanoïdes et des

éphialtoïdes rouges, notamment en Autriche, en Bohême aux environs de Prague (HOLIK), en Styrie près de Judenburg (HOFMANN et KLOS), en Bukovine (HORMUZAKI), en Podolie (HOLIK) est une preuve que leurs caractères phénotypiques intermédiaires relèvent de leur constitution génotypique hétérozygote.

Ces hybrides intermédiaires extrêmes furent relativement peu nombreux dans mes divers croisements et tous se rattachent au sexe mâle. La grande majorité des individus à dominance incomplète présentent des états intermédiaires entre *Günneri* et *Metzgeri* d'une part, *peucedani* et *athamanthae* d'autre part, et correspondent aux formes *peucedani-intermedia* ou *athamanthae-intermedia* définies plus haut (voir p. 15).

D'une façon générale, l'étendue de cette variabilité phénotypique des hybrides F_1 est nettement plus grande chez les mâles que chez les femelles. Tandis que la plupart de ces dernières sont identiques ou se rapprochent beaucoup des formes peucedanoïdes rouges pures de mes élevages-souches, l'hétérozygotie de la majorité des mâles est marquée par une régression plus ou moins prononcée du pigment rouge sur l'aile postérieure et les taches des ailes antérieures. D'aucuns cependant sont des peucedanoïdes typiques. La planche en couleurs reproduit précisément (fig. 13-15 et 19-20) 3 ♂♂ et 3 ♀♀ de ces hybrides F_1 , représentés pour chaque sexe par les deux formes extrêmes et le type moyen obtenus dans mes élevages. Ces figures donnent une bonne idée de cette variabilité, qui est continue, et dont il m'est difficile de préciser le degré sans recourir aux méthodes biométriques.

Une variabilité de même intensité se manifeste naturellement dans la descendance des croisements de retour dont tous les peucedanoïdes sont hétérozygotes et également en F_2 où ces formes comprennent $1/3$ d'homozygotes et $2/3$ d'hétérozygotes. Dans ce dernier cas, s'il est raisonnable de rattacher les formes intermédiaires à la seconde catégorie, l'aspect phénotypique des peucedanoïdes ne permet cependant pas de séparer de façon absolue les deux génotypes.

Quant aux formes éphialtoïdes rouges qui composent le $1/4$ des individus de la F_2 et la moitié de ceux des croisements de retour, elles présentent une homogénéité phénotypique remarquable, expression de leur homogénéité génotypique, et correspondent toutes à l'une ou l'autre des formes typiques du 1^{er} groupe.

En ce qui concerne cette variabilité du type peucedanoïde, il convient de noter ici qu'elle n'est pas la conséquence exclusive de l'hybridation. Bien qu'à un degré moindre, elle se manifeste aussi dans certaines populations géographiquement déterminées et exclusivement peucedanoïdes. C'est en particulier le cas des papillons qui volent au pied du Jura d'où proviennent les souches de mes élevages. Le Musée d'histoire naturelle de Genève possède, dans la collection REVERDIN, une série de ♂♂, étiquetés ab. *pallidor* et caractérisés par une assez forte régression du rouge de l'aile postérieure ainsi que par des taches 3-6 presque blanches. De la même région, LACREUZE (1919) a décrit un ♂ correspondant à une ab. *Günneri* typique. Capturé aux environs de Genève où l'on n'a jamais observé de formes éphialtoïdes, cet individu est vraisemblablement un peucedanoïde pur, à moins qu'il ne s'agisse d'un mutant hétérozygote, ce qu'il eût été intéressant de vérifier par l'élevage.

Si de telles formes sont extrêmement rares au sein des populations peucedanoïdes jurassiennes, des individus marquant une tendance à la régression du pigment rouge de l'aile postérieure, s'échelonnant des *peucedani* et *athamanthae* à *peucedani-intermedia*, respectivement *athamanthae-intermedia*, sont plus fréquentes. Les figures 43 et 44 de la planche reproduisent deux mâles de ce type, le premier capturé à Cheserex sur Nyon, le second issu d'un œuf pondu par la femelle *peucedani* ab. *diffusa* de Saint-Sulpice, représentée figure 46.

En raison de la lenteur du développement de l'insecte, l'analyse génétique de mon matériel n'a pu être poussée assez loin pour me permettre de préciser la véritable nature de cette variabilité dans la distribution du pigment rouge chez les peucedanoïdes, variabilité que l'hybridation avec les formes éphialtoïdes accentue nettement. Serait-elle individuelle et purement somatique ? La chose est possible. Le croisement peucedanoïde \times éphialtoïde se ramènerait alors à un cas de monohybridisme avec dominance inconstante du facteur peucedanoïde.

Mais il se pourrait que le gène P ait muté plusieurs fois, au cours de l'évolution de l'espèce, et que le caractère peucedanoïde soit en réalité sous la dépendance de plusieurs allélomorphes P_1 , P_2 , etc. tous dominant p . Nous nous trouverions alors en présence d'un cas de polyallélie dominante.

Certains faits semblent plaider en faveur de cette dernière hypothèse. Dans l'un des élevages de la F_2 (n° 59), résultant du croisement d'une ♀ peucedanoïde rouge hybride F_1 de l'élevage 33, phénotypiquement *peucedani-intermedia*, avec un ♂ peucedanoïde rouge F_1 de l'élevage 29, typiquement *Metzgeri*, deux formes extrêmes de la génération F_1 , l'effet de la sélection semble se manifester assez nettement. Presque tous les mâles peucedanoïdes rouges présentent un aspect phénotypique plus ou moins intermédiaire et le nombre de ceux qui se rapprochent des formes *Günneri* et *Metzgeri* est nettement plus élevé que dans les élevages correspondants. Or cet aspect phénotypique ne peut être exclusivement attribué à la présence du gène *p*, puisque le $1/3$ de ces mâles en est dépourvu.

La variabilité des hybrides et des peucedanoïdes purs étant continue, de nouvelles recherches, portant sur un matériel préalablement sélectionné avec soin et faisant appel aux méthodes biométriques, seront nécessaires pour en préciser le déterminisme. Elle ne soulève d'ailleurs qu'un point de détail et, dans l'ensemble, les résultats de cette première série de croisements sont conformes au schéma que nous avons tracé. Réserve faite que des facteurs secondaires indéterminés puissent modifier l'effet du gène fondamental *P*, nous pouvons donc admettre que le mode de répartition du pigment coloré sur les ailes est sous la dépendance d'un couple de gènes allélomorphes, non liés au sexe.

Les phénotypes peucedanoïdes que l'on observe dans la nature peuvent donc correspondre, quant au caractère considéré, à deux génotypes, l'homozygote dominant *PP* et l'hétérozygote *Pp*, tandis que tous les éphialtoïdes sont homozygotes récessifs *pp*.

B. Croisements entre les formes éphialtoïde rouge et éphialtoïde jaune.

Connaissant, dans ses grandes lignes, le déterminisme et le mode de transmission des caractères peucedanoïde et éphialtoïde, nous pouvons aborder maintenant l'analyse des caractères rouge et jaune, qui, avec les précédents, concourent à différencier l'espèce en quatre grands groupes de formes.

A cet effet j'ai réalisé, tout d'abord, en 1934, un croisement entre deux formes éphialtoïdes, homozygotes pour ce caractère, mais l'une à pigment jaune, issue du matériel de Vienne (Autriche),

l'autre à pigment rouge, descendant de papillons de Martigny (Valais). Elles ne se distinguaient donc que par la seule nature du pigment coloré des taches basales de l'aile antérieure et de l'anneau de l'abdomen.

Ce croisement m'a donné une abondante descendance composée d'hybrides tous éphialtoïdes rouges. En 1935, deux de ces derniers furent croisés et les résultats de la F_2 , obtenus en 1936 et 1937, sont, avec ceux de la F_1 , résumés dans le tableau VIII.

TABLEAU VIII.

F_1 et F_2 : F. éphialtoïde rouge \times F. éphialtoïde jaune.

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. éphialtoïdes rouges		F. éphialtoïdes jaunes	
		♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀
72	♀ éphialtoïde jaune pure, él. n° 54 \times ♂ éphialtoïde rouge pur, él. n° 55	66	55	—	—
	Total:	121		—	
78	♀ éphialtoïde rouge hybride, él. n° 72 \times ♂ éphialtoïde rouge hybride, él. n° 72	59	47	16	14
	Totaux:	106		30	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	102		34	
	Déviation:	+ 4		— 4	
	$\frac{D}{m} = 0,83$				

Nous obtenons ainsi, en F_2 , une disjonction monohybride parfaitement caractéristique et la proportion 3 : 1 est réalisée avec une approximation très satisfaisante, la déviation étant inférieure à l'erreur moyenne.

Au point de vue phénotypique, les 121 éphialtoïdes hybrides rouges F_1 et les 106 éphialtoïdes rouges F_2 , qui doivent se subdiviser en $1/3$ d'homozygotes et $2/3$ d'hétérozygotes, sont rigoureusement semblables et correspondent à des formes *ephialtes* et *medusa* typiques. Quatre individus F_1 sont représentés figures 25, 26, 31 et 32 de la planche 1, à côté de deux éphialtoïdes jaunes (*coronillae*)

de la F_2 . On peut constater que le pigment qui imprègne les écailles de l'anneau abdominal, des taches basales et, chez certains individus, quelques écailles des taches 3-6 des ailes antérieures, est d'un rouge de même teinte que chez les formes correspondantes des lignées pures.

L'absence de formes intermédiaires et les résultats numériques de la F_2 démontrent clairement que les caractères envisagés, qui s'opposent l'un à l'autre, sont conditionnés par un couple de gènes

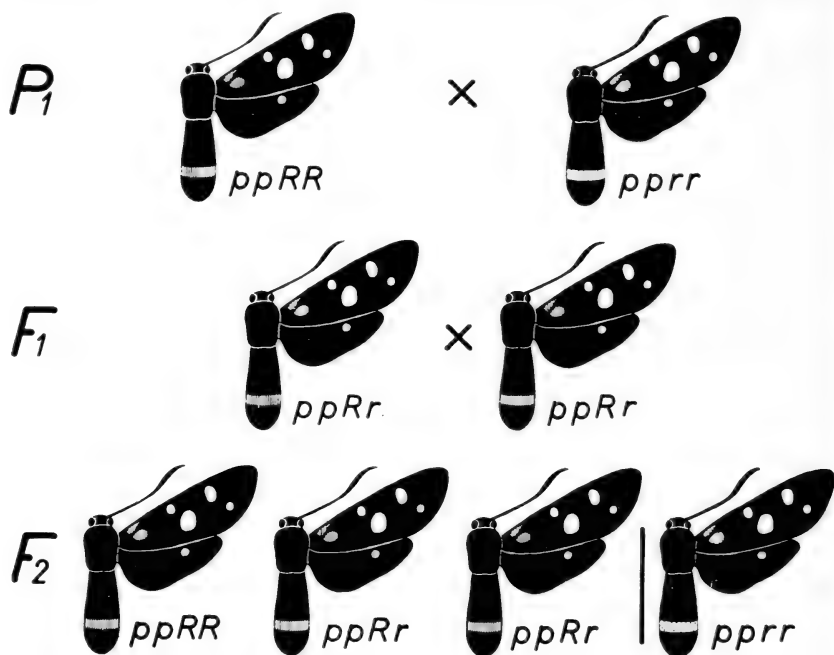


FIG. 12.

Schéma du croisement *F. éphialtoïde* rouge × *F. éphialtoïde* jaune.
Première et seconde générations.

alléomorphes, le facteur rouge dominant complètement le facteur jaune. Nous nous trouvons en présence d'un cas d'hérédité du type *Pisum*, ce que confirment les résultats exposés dans le paragraphe suivant.

Si nous représentons par R le gène rouge dominant, par r son allèle récessif jaune, les parents éphialtoïdes de l'élevage 72 ont respectivement les formules $(pp) RR$ et $(pp) rr$; le croisement réalisé est donc conforme au schéma représenté figure 12.

D'après ces données, les phénotypes rouges peuvent exister sous deux formes génotypiques, homozygote (RR) et hétérozygote (Rr), tandis que toutes les formes jaunes sont pures pour ce caractère (rr). Ici encore, mes résultats sont en accord avec les conclusions de BURGEFF.

C. Croisements entre les formes peucédanoïde rouge et éphialtoïde jaune.

Dans les deux paragraphes précédents, nous avons étudié isolément le comportement des deux couples de caractères, peucédanoïde et éphialtoïde d'une part, rouge et jaune d'autre part, en utilisant pour les croisements des individus dont les différences ne portaient que sur un seul de ces couples, et nous avons démontré, à l'aide d'un matériel abondant, que deux paires de gènes alléomorphes en commandent le déterminisme. Les résultats obtenus, qui permettent de prévoir à quels génotypes peuvent correspondre les quatre phénotypes principaux, sont cependant incomplets en ce sens qu'ils ne nous donnent aucune précision sur le comportement réciproque des gènes PP/pp et RR/r.

Une dernière série de croisements mettant en présence deux formes distinctes par l'un et l'autre caractère devait nous renseigner sur ce point en même temps qu'elle constituait une contre-épreuve des précédentes expériences.

1. Première génération (F₁).

Le 17 juillet 1933, je croisai dans ce but une ♀ éphialtoïde jaune (*F. coronillae*), issue d'un cocon reçu de Fischamend près Vienne (Autriche), avec un ♂ peucédanoïde rouge (*F. athamanthae*) de Promenthoux près Nyon¹ (voir p. 71). Les deux parents, issus de populations monomorphes, pouvaient être considérés comme homozygotes. D'après les données acquises, les formules étaient respectivement ppr pour la femelle et PPR pour le mâle. Les dihybrides PpRr issus de ce croisement devaient donc répondre au phénotype peucédanoïde rouge. Conformément aux prévisions,

¹ L'éclosion des peucédanoïdes rouges étant terminée dans mes élevages, ce croisement fut effectué sur place, dans la petite station de Promenthoux.

En 1935, j'ai également croisé une ♀ éphialtoïde jaune pure (pprr) de l'élevage 64, avec un ♂ peucédanoïde rouge hétéro-homozygote (PpRr) de l'élevage 43 (voir p. 34). La descendance devait donc se composer de 50% de peucédanoïdes rouges (PpRr) et de 50% d'éphialtoïdes rouges (ppRr). Les résultats ont été rigoureusement conformes aux prévisions: 21 ♂♂, 20 ♀♀ de la première catégorie, 24 ♂♂, 17 ♀♀ de la seconde.

j'obtins en 1934, 1935 et 1936 -- le développement de cet élevage fut très lent -- les résultats suivants :

Elevage n° 63. ♀éphialtoïde jaune pure × ♂peucédanoïde rouge pur.
Descendance: 54 ♂♂, 50 ♀♀ tous peucédanoïdes rouges.

2. Seconde génération (F₂) et croisements de retour.

En 1934 et 1935, trois ♀♀ peucédanoïdes rouges dihybrides F₁ furent accouplées avec des ♂♂ du même élevage. Parallèlement, j'ai réalisé deux croisements de retour avec le parent éphialtoïde jaune dirécessif, l'un, ♀ peucédanoïde rouge dihybride F₁ × ♂ éphialtoïde jaune pur, l'autre réciproque.

Les résultats de ces divers élevages, obtenus en 1935, 1936 et 1937, sont résumés dans les cinq tableaux IX à XIII.

TABLEAU IX.

Elevage n° 69.

♀ peucédanoïde rouge dihybride F₁, él. n° 63 × ♂ peucédanoïde rouge dihybride F₁, él. n° 63.

Phénotypes	Nombres obtenus	Prop. théor. p. 9:3:3:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	5 ♂♂ 10 ♀♀	12,94	+ 2,06	0,9
Peucédanoïdes jaunes	—	4,31	— 4,31	—
Ephialtoïdes rouges	5 ♂♂ 2 ♀♀	4,31	+ 2,69	1,2
Ephialtoïdes jaunes	0 ♂ 1 ♀	1,44	— 0,44	0,4
Total:	23 ♂♀			

TABLEAU X.

Elevage n° 79.

♀ peucédanoïde rouge dihybride F₁, él. n° 63 × ♂ peucédanoïde rouge dihybride F₁, él. n° 63.

Phénotypes	Nombres obtenus	Prop. théor. p. 9:3:3:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	13 ♂♂ 15 ♀♀	21,94	+ 6,06	2,1
Peucédanoïdes jaunes	3 ♂♂ 1 ♀	7,31	— 3,31	1,8
Ephialtoïdes rouges	3 ♂♂ 3 ♀♀	7,31	— 1,31	0,6
Ephialtoïdes jaunes	1 ♂ 0 ♀	2,44	— 1,44	1,6
Total:	39 ♂♀			

TABLEAU XI.

Elevage n° 80.♀ peucédanoïde rouge dihybride F₁, él. n° 63 × ♂ peucédanoïde rouge dihybrides F₁, él. n° 63.

Phénotypes	Nombres obtenus	Prop. théor. p. 9:3:3:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	7 ♂♂ 6 ♀♀	11,25	+ 1,75	0,8
Peucédanoïdes jaunes	0 ♂ 1 ♀	3,75	— 2,75	2,8
Ephialtoïdes rouges	6 ♂♂ 0 ♀	3,75	+ 2,25	1,1
Ephialtoïdes jaunes	—	1,25	— 1,25	—
Total:	20 ♂♀			

TABLEAU XII.

Elevage n° 70.♀ peucédanoïde rouge dihybride F₁, él. n° 63 × ♂ éphialtoïde jaune pur, él. n° 54.

Phénotypes	Nombres obtenus	Prop. théor. p. 1:1:1:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	13 ♂♂ 10 ♀♀	20	+ 3	0,7
Peucédanoïdes jaunes	14 ♂♂ 13 ♀♀	20	+ 7	1,6
Ephialtoïdes rouges	7 ♂♂ 7 ♀♀	20	— 6	1,7
Ephialtoïdes jaunes	7 ♂♂ 9 ♀♀	20	— 4	1,1
Total	80 ♂♀			

TABLEAU XIII.

Elevage n° 81.♀ éphialtoïde jaune pure, él. n° 64 × ♂ peucédanoïde rouge dihybride F₁, él. n° 63.

Phénotypes	Nombres obtenus	Prop. théor. p. 1:1:1:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	10 ♂♂ 15 ♀♀	17,25	+ 7,75	1,9
Peucédanoïdes jaunes	9 ♂♂ 3 ♀♀	17,25	— 5,25	1,7
Ephialtoïdes rouges	13 ♂♂ 4 ♀♀	17,25	— 0,25	0,07
Ephialtoïdes jaunes	7 ♂♂ 8 ♀♀	17,25	— 2,25	0,6
Total	69 ♂♀			

Il ressort clairement de l'ensemble de ces résultats que les caractères en présence qui s'opposent deux à deux, type éphialtoïde ou peucédanoïde, coloration rouge ou jaune, subissent dans les croisements la ségrégation indépendante; ils sont donc déterminés par deux couples de gènes localisés dans des chromosomes différents et ne sont pas liés au sexe.

En effet, en plus des phénotypes parentaux, nous voyons apparaître en F_2 et dans les croisements de retour, deux formes nouvelles résultant de la recombinaison en sens inverse des caractères en présence, d'une part des éphialtoïdes rouges, d'autre part des peucédanoïdes jaunes.

A partir des formes de deux groupes opposés, nous avons donc ainsi réalisé la synthèse du linnéon et obtenu en particulier, en assez grand nombre, ces formes peucédanoïdes jaunes (*F. aeacus* et *icterica*) très rares dans la nature et que l'on n'observe qu'au sein de quelques populations mélangées, dans ces circonstances que nous préciserons en traitant de la biogéographie de l'espèce.

Nous devons obtenir théoriquement en F_2 la proportion classique de:

9	peucédanoïdes	rouges,
3	»	jaunes,
3	éphialtoïdes	rouges,
1	éphialtoïde	jaune,

et dans les croisements de retour les quatre phénotypes en nombres égaux.

En raison du petit nombre des descendants de la F_2 (imputable pour une part à un accident) cette proportion n'a pas été réalisée avec une grande approximation. Toutefois, à l'échelle des expériences, il y a un accord satisfaisant entre les données théoriques et les résultats qui, dans chaque cas, sont encore compris dans les limites de la probabilité. Il en est de même dans les croisements de retour où l'on note des déviations appréciables.

Nous nous trouvons en présence d'un cas classique de dihybridisme conforme aux schémas des figures 13 et 14.

L'aspect phénotypique des papillons des F_1 , F_2 et des croisements de retour suggère les mêmes remarques que dans les cas précédents.

En ce qui concerne la nature du pigment coloré, nous notons à nouveau la dominance complète et constante du caractère rouge

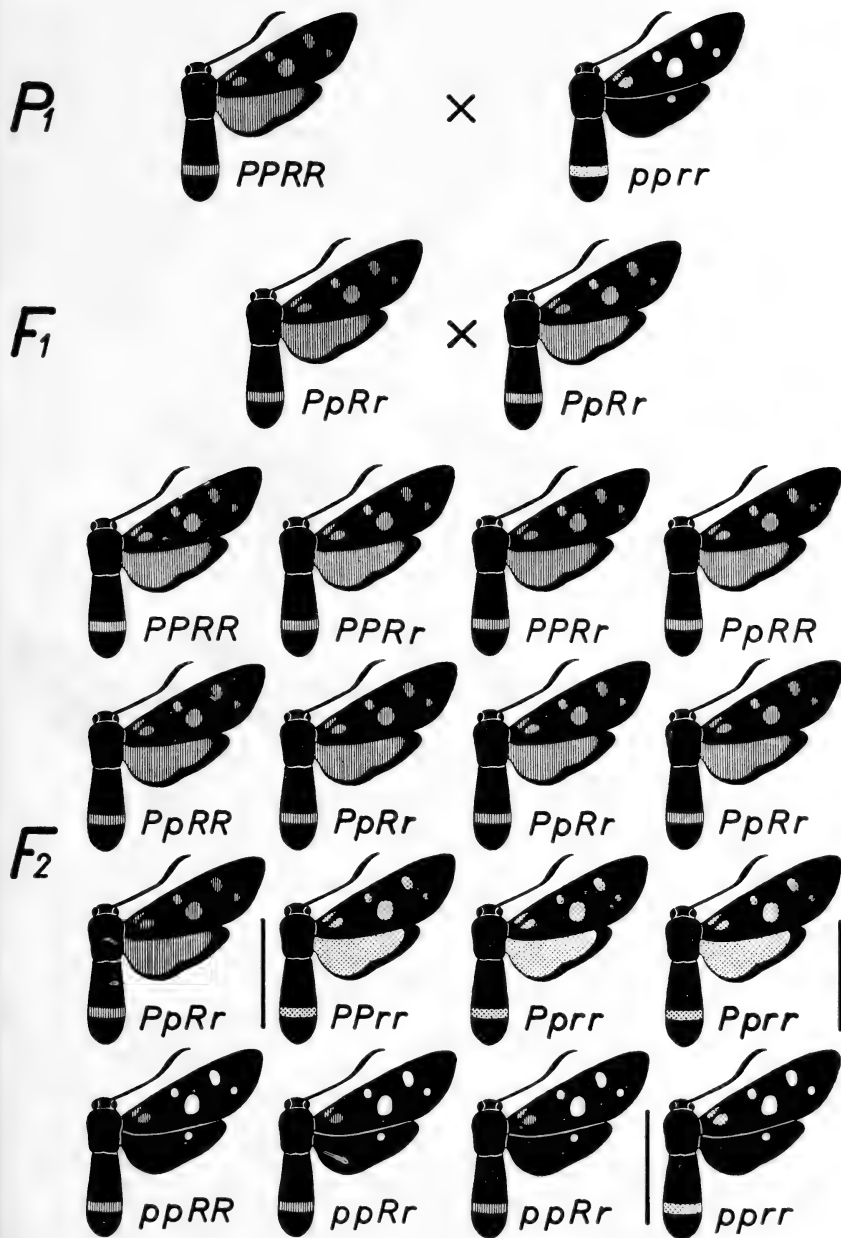


FIG. 13.

Schéma du croisement *F. peucedanoïde rouge* × *F. éphialtoïde jaune*.
Première et seconde générations.

dans tous les élevages et, à ce point de vue, les formes hétérozygotes (Rr) sont rigoureusement semblables aux formes homozygotes (RR)¹. Par contre, la dominance du facteur peucédanoïde se révèle à nouveau labile, et bien qu'il ne soit pas possible de séparer les formes PP des formes Pp , l'hétérozygotie se manifeste chez de nombreux individus, et toujours plus intensément chez les mâles que chez les femelles, par une régression plus ou moins accentuée du pigment rouge, respectivement jaune, sur l'aile postérieure et sur les taches 3-6 de l'aile antérieure. L'examen des figures 16-18 et 22 à 24 de la planche en couleurs qui représentent trois couples

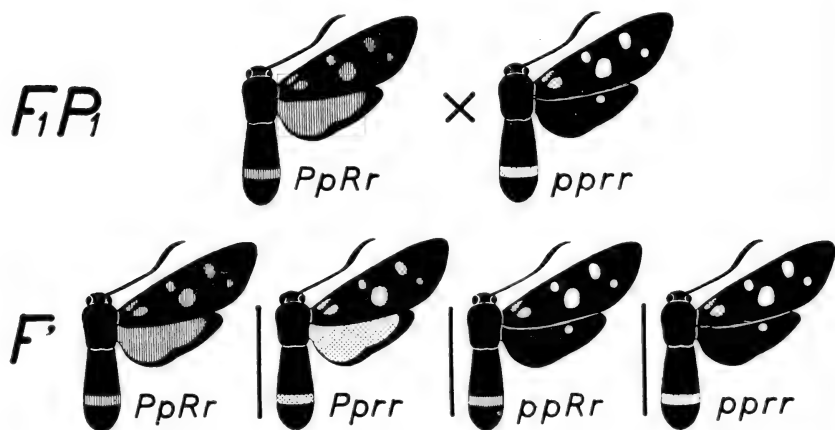


FIG. 14.

Schéma du croisement *F. peucedanoïde rouge* × *F. éphialtoïde jaune*.
Croisement de retour du dihybride F_1 avec le parent dirécessif éphialtoïde jaune.

de peucédanoïdes rouges dihybrides F_1 de l'élevage 63 et groupent, pour chaque sexe, les deux types extrêmes et le type moyen obtenus dans ce croisement, permet de constater que l'ampleur de cette variabilité du caractère peucédanoïde est de même ordre que celle que nous avons observée dans les croisements *F. peucedanoïde rouge* × *F. éphialtoïde rouge* (fig. 13-15 et 19-21).

¹ A vrai dire, l'examen d'un grand nombre d'individus révèle de petites variations dans la nuance du rouge. Mais il s'agit là d'une variabilité purement somatique, car elle se manifeste avec la même intensité chez les formes homo- et hétérozygotes.

Remarquons, par ailleurs, que tous les individus de ces deux séries parallèles, les uns RR, les autres Rr, sont de coloration identique.

Cette variabilité du caractère peucédanoïde se retrouve naturellement dans les croisements de retour et en F₂. Dans deux de mes élevages F₂ (69 et 79), dont les parents ♂♂ (F₁) accusaient un état intermédiaire assez prononcé, il est frappant de constater que les individus extrêmes sont caractérisés par une régression plus accentuée qu'en F₁ du pigment rouge sur l'aile postérieure et l'élevage 69 m'a fourni, en particulier, une ♀ typique de la forme *Metzgeri*, la seule que j'aie obtenue dans tous mes croisements (pl. 1, fig. 35). Est-ce là l'effet de la sélection et la conséquence d'un déterminisme plurifactoriel du caractère en question ? Rien ne m'autorise à l'affirmer et j'ai indiqué plus haut que la solution de cette question nécessite de nouvelles recherches.

En ce qui concerne les formes peucédanoïdes jaunes reconstituées, nous devons en obtenir théoriquement $15 = 3,4$ pour l'ensemble des élevages de la F₂ comprenant un total de 80 individus. Or les cinq individus éclos, dont 3 sont représentés sur la pl. 1, figures 28-30, accusent tous des caractères phénotypiques plus ou moins intermédiaires. Ces particularités semblent trahir une constitution hétérozygote et l'on peut se demander si la forme homozygote PPr_r qui devait apparaître dans la proportion de 1/3 n'a pas été éliminée à l'état larvaire dans nos conditions d'élevage, ce qui expliquerait dans une certaine mesure le déficit frappant des peucédanoïdes jaunes.

Dans les croisements de retour, les peucédanoïdes jaunes, plus nombreux et répondant tous à la formule Ppr_r sont représentés par une série de formes dont la variabilité correspond à celle des homologues rouges. Les unes sont des *icterica* et *aeacus* typiques, d'autres présentent un aspect plus ou moins intermédiaire et les plus accentuées de ces dernières correspondent aux f. *nigroicterica* et *nigroaeacus*. Les figures 40-47 de la planche 1 reproduisant 2♂♂ et 2♀♀ donnent une bonne idée de cette variabilité.

Il eût été intéressant de pouvoir poursuivre l'analyse génétique de ces peucédanoïdes jaunes et en particulier de chercher à les obtenir à l'état homozygote, afin de déterminer si et dans quelle mesure les lignées pures sont viables. Cette question est susceptible d'expliquer certaines particularités de leur étroite localisation

géographique. Diverses circonstances, indépendantes de ma volonté, m'en ont empêché au moment voulu; mais de nouveaux croisements ont été entrepris en 1939, en vue d'obtenir le matériel nécessaire pour cette étude.

Quant aux éphialtoïdes rouges (reconstitués) et jaunes des F_2 et croisements de retour, il est superflu d'ajouter qu'ils présentent tous les caractères des formes typiques.

6. LE DÉTERMINISME DE LA VARIABILITÉ NUMÉRIQUE DES TACHES DES AILES.

Observations et résultats préliminaires.

Dans la première partie de ce travail, nous avons vu que chacun des groupes du linnéon *Z. ephialtes* se différenciait en deux ou quatre formes caractérisées par le nombre des taches des ailes antérieures et postérieures et que, dans la nature, se trouvaient réalisées les combinaisons suivantes:

Groupes éphialtoïdes:

- Six taches/un point *ephialtes, coronillae.*
- Cinq taches/un point *medusa, trigonellae,*
- Six taches/deux points . . . *Sophiae, flavobipunctata.*
- Cinq taches/deux points . . . *Aemilii, Wutzdorffi.*

Groupes peucedanoïdes:

- Six taches *peucedani, icterica.*
- Cinq taches *athamantiae, aeacus.*

Si l'aile postérieure des formes peucedanoïdes est tout entière recouverte d'écaillés rouges ou jaunes, la tache caractéristique des formes éphialtoïdes est cependant encore virtuellement présente et s'observe très nettement par transparence. Elle réapparaît visiblement chez les formes intermédiaires et il est intéressant de noter ici que les formes peucedanoïdes observées dans la nature ne présentent qu'un seul point à l'aile postérieure et, de ce fait, correspondent aux formes *unipunctata* des groupes éphialtoïdes rouge et jaune.

Pour des raisons précédemment indiquées, l'étude de cette variabilité du nombre des taches des ailes devait rester en dehors

des limites de ce travail. Cependant, plusieurs de mes croisements m'ayant donné sur ce point des résultats intéressants, il m'a paru indiqué de les communiquer ici, dans l'incertitude où je suis de pouvoir poursuivre cette étude. Mais je tiens à bien préciser qu'il s'agit de résultats préliminaires et que toute cette question, fort intéressante, mérite d'être reprise en faisant appel aux méthodes biométriques, puisqu'il s'agit d'une variabilité continue.

Envisageons tout d'abord le cas de l'aile antérieure dont la caractéristique principale réside dans la présence ou l'absence de la sixième tache.

La disparition de cette dernière, qui conduit aux formes *quinquemaculata*, résulte du fait que les écailles qui la recouvrent, toutes de même type chez les formes *sexmaculata* (écailles de fond), s'imprègnent de pigment noir, le nombre des écailles rouges, jaunes ou blanches diminuant progressivement à partir de la périphérie, de sorte que l'on observe tous les intermédiaires entre les types extrêmes. Mais l'examen d'un grand nombre d'individus révèle certaines particularités de cette variabilité qui témoignent de sa complexité.

Chez les uns, l'emplacement de la sixième tache est encore marqué par l'absence d'écailles allongées et, examiné à la loupe binoculaire, il apparaît de coloration bleu noir mat sur le fond de l'aile auquel les écailles de couverture confèrent un reflet bleu verdâtre. Chez d'autres, qui à première vue ne se distinguent pas des précédents, toute la surface correspondant à cette sixième tache est envahie d'écailles des deux types et sa position ne peut plus être repérée. La variabilité résulte donc d'un double phénomène de pigmentogénèse et de morphogénèse, et ces deux processus ne sont pas liés.

D'autre part, la variabilité de cette sixième tache dépend dans une certaine mesure du sexe, en ce sens que la tendance à la réduction est généralement plus forte chez les mâles que chez les femelles. Dans des élevages composés des deux types, les femelles constituent la majorité des formes à six taches, les mâles celle des formes à cinq taches. Cette particularité se manifeste encore dans les élevages exclusivement *sexmaculata* et l'on constate que la sixième tache est en moyenne plus petite chez les mâles que chez les femelles.

L'analyse de mon matériel ne me permet malheureusement pas, en raison de la relative complexité de cette variabilité, de

tirer des conclusions bien précises quant à sa nature et à son déterminisme. Toutefois, en croisant, durant plusieurs générations consécutives, des individus extrêmes, *quinquemaculata* d'une part, *sexmaculata* d'autre part, j'ai pu constater, dans deux lignées, l'effet très net de la sélection, ainsi qu'il ressort de l'examen du tableau XIV.

TABLEAU XIV.

Effets de la sélection dans deux lignées de formes éphialtoïdes rouges.

n°	Origine de l'élevage	F. 5-maculata		F. 6-maculata	
		♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀
<i>Première série.</i>					
57	(f. <i>quinquemaculata</i> , él. n° 50) ²	21	11	8 *	20 *
66	(f. <i>quinquemaculata</i> , él. n° 57) ²	30	24	—	—
73	(f. <i>quinquemaculata</i> , él. n° 66) ²	24	38	1	19 *
<i>Deuxième série.</i>					
55	♀ f. <i>sexmaculata</i> , él. n° 15 × ♂ f. <i>quinquemaculata</i> , él. n° 43	15	—	78	56
65	(f. <i>sexmaculata</i> , él. n° 55)	—	—	12	22
58	♀ f. <i>sexmaculata</i> , él. n° 25 × ♂ f. <i>sexmaculata</i> , él. n° 51	4	—	32	31
68	(f. <i>sexmaculata</i> , él. n° 58) ²	—	—	40	31
76	♀ f. <i>sexmaculata</i> , él. n° 65 × ♂ f. <i>sexmaculata</i> , él. n° 68	—	—	44	53
83	(f. <i>sexmaculata</i> , él. n° 76) ²	—	—	31	26

* Individus à 6^{me} tache très réduite.

Dans la première série, j'ai obtenu, dans les élevages 57 et 73, une descendance mixte, mais cependant très homogène. Les individus *sexmaculata* étaient en effet phénotypiquement très voisins des *quinquemaculata*, la sixième tache de leur aile antérieure, à peine visible à l'œil nu, ne comprenant que quelques écailles blanches.

Dans la seconde série, l'action de la sélection est beaucoup plus nette et tous les descendants de parents (♂ et ♀) à sixième tache bien développée sont, à quatre exceptions près, des formes *sexmaculata* typiques. Ces résultats ne sauraient être l'effet du hasard; ils témoignent au contraire de l'hétérogénéité génétique de ce matériel, quant aux caractères envisagés, mais ils ne nous permet-

tent pas d'en séparer les génotypes ni même de préciser les faits de dominance et de récessivité. D'un croisement *ephialtes-trigonellae* (*5-maculata*) × *ephialtes-peucedani* (*6-maculata*) dont la descendance comprenait des individus à sixième tache très réduite ou effacée, BURGEFF (1914) admet la récessivité du caractère *sexmaculata*. Il est possible que la tendance à la formation d'une sixième tache soit liée à l'existence d'un gène récessif, ce qui expliquerait pourquoi l'effet de la sélection s'est manifesté de façon beaucoup plus nette dans la seconde série des croisements auxquels je viens de faire allusion. Mais le problème paraît être complexe et sa solution exige de nouvelles expériences méthodiquement poursuivies.

Le déterminisme et le mode de transmission des caractères *uni-* et *bipunctata* paraissent être beaucoup plus simples et ressortent assez clairement de l'examen de mon abondant matériel. Une première constatation s'en dégage, à savoir que la descendance de deux formes *unipunctata* est exclusivement composée d'individus semblables aux parents, tandis que celle de deux formes *bipunctata* est tantôt homogène (*bipunctata*), tantôt mixte. Dans ce dernier cas, la proportion des formes *uni-* et *bipunctata* démontre que ces caractères sont mendéliens, car ils s'opposent dans les croisements et subissent une ségrégation 3 : 1 très nette, le caractère *bipunctata* (BB) dominant *unipunctata* (bb).

Quelques exemples très démonstratifs de croisements entre formes *uni-* et *bipunctata* du groupe éphialtoïde rouge sont résumés dans le tableau XV.

TABLEAU XV.

Croisements entre formes éphialtoïdes rouges *uni-* et *bipunctata*.

Élevage n°	Origine de l'élevage	F. <i>bipunctata</i>		F. <i>unipunctata</i>	
		♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀
50	♀ <i>ephialtes 6-maculata bipunctata</i> × ♂ » <i>5-maculata unipunctata</i>	9	9	—	—
57	(<i>ephialtes 5-maculata bipunctata</i> él. 50) ² Total: Proportion calculée pour 3 : 1: Déviation:	20 41 45 — 4	21 19 15 + 4	9	10
	$\frac{D}{m} = 1,1$				

Ele- vage n°	Origine de l'élevage	F. bipunctata		F. unipunctata	
		♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀
55	♀ <i>ephialtes 6-maculata unipunctata</i> él. 15 × ♂ <i>ephialtes 5-maculata unipunctata</i> él. 43	—	—	93	66
65	(<i>ephialtes 6-maculata unipunctata</i> él. 55) ²	—	—	12	22
66	(<i>ephialtes 5-maculata bipunctata</i> él. 57) ²	30	24	—	—
75	♀ <i>ephialtes 6-maculata unipunctata</i> él. 65 × ♂ <i>ephialtes 5-maculata bipunctata</i> él. 66	95	96	—	—
82	(<i>ephialtes 6-maculata bipunctata</i> él. 75) ²	39	31	17	19
	Total:	70		36	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	79,5		26,5	
	Déviation:	— 9,5		+ 9,5	
	$\frac{D}{m} = 1,9$				
58	♀ <i>ephialtes 6-maculata bipunctata</i> él. 25 × ♂ <i>ephialtes 6-maculata bipunctata</i> él. 51	25	23	11	8
	Total:	48		19	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	50,25		16,75	
	Déviation:	— 3,25		+ 3,25	
	$\frac{D}{m} = 0,8$				
76	♀ <i>ephialtes 6-maculata unipunctata</i> él. 65 × ♂ <i>ephialtes 6-maculata bipunctata</i> él. 68	44	13	—	—
83	(<i>ephialtes 6-maculata bipunctata</i> él. 76) ²	24	19	7	7
	Total:	43		14	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	42,75		14,25	
	Déviation:	+ 0,25		— 0,25	
	$\frac{D}{m} = 0,08$				
56	♀ <i>ephialtes 6-maculata bipunctata</i> él. 35 × ♂ <i>ephialtes 5-maculata bipunctata</i> él. 45	38	53	19	12
	Total:	91		31	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	91,5		30,5	
	Déviation:	— 0,5		+ 0,5	
	$\frac{D}{m} = 0,10$				

Des résultats non moins significatifs, et à un certain point de vue plus intéressants encore, m'ont été fournis par les croisements de retour des hybrides F_1 peucédanoïdes rouges des élevages 27 et 28 (voir p. 32) avec leur parent récessif, éphialtoïde rouge, croisements dont les résultats généraux ont été exposés plus haut.

Tous ces hybrides peucédanoïdes rouges ne présentant comme leurs parents ♂ et ♀ qu'un seul point à l'aile postérieure, nettement visible par transparence, pouvaient donc être considérés comme homozygotes pour ce caractère.

Or, par hasard, cinq de ces individus ont été croisés avec des formes éphialtoïdes rouges *bipunctata* (*Sophiae* ou *Aemilii*) et le dénombrement des formes *bi-* et *unipunctata* dans ces cinq croisements de retour (él. nos 45, 47, 48, 49 et 51) nous a donné les résultats suivants :

Elevage n° 45 :

♀ peucédanoïde rouge hybride F_1 , *unipunctata*, él. 28 ×

♂ éphialtoïde rouge *bipunctata*, él. n° 22.

Descendance : 23 ♂♂, 13 ♀♀ peucédanoïdes rouges *bipunctata*,
19 ♂♂, 18 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata*
(1 ♂, éphialtoïde rouge *unipunctata* ?).

Elevage n° 47 :

♀ peucédanoïde rouge hybride F_1 , *unipunctata*, él. 28 ×

♂ éphialtoïde rouge *bipunctata*, él. n° 25.

Descendance : 4 ♂♂ peucédanoïdes rouges *bipunctata*,
2 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata*.

Elevage n° 48 :

♀ éphialtoïde rouge *bipunctata*, él. 22 ×

♂ peucédanoïde rouge hybride F_1 , *unipunctata*, él. 28.

Descendance : 7 ♂♂, 13 ♀♀ peucédanoïdes rouges *bipunctata*
13 ♂♂, 9 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata*.

Elevage n° 49 :

♀ éphialtoïde rouge *bipunctata*, él. 22 ×

♂ peucédanoïde rouge hybride F_1 , *unipunctata*, él. 28.

Descendance : 4 ♂♂, 3 ♀♀ peucédanoïdes rouges *bipunctata*,
10 ♂♂, 7 ♀♀ » » *unipunctata*,
12 ♂♂, 6 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata*,
8 ♂♂, 3 ♀♀ » » *unipunctata*.

Elevage n° 51:

♀ peucédanoïde rouge hybride F₁, *unipunctata*, él. 27 ×
♂ éphialtoïde rouge *bipunctata*.

Descendance: 11 ♂♂, 18 ♀♀ peucédanoïdes rouges *bipunctata*
13 ♂♂, 9 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata*.

De ces résultats se dégage la conclusion que dans trois cas (él. 45, 48 et 51) le parent éphialtoïde rouge était une forme *bipunctata* homozygote, car ce caractère a été transmis à toute la descendance. Par contre, dans l'élevage 49, la ♀ se révèle être hétérozygote et transmet le caractère *bipunctata* à 25 individus sur 53, soit, avec une approximation très satisfaisante, à la moitié de la descendance. Il en est de même dans l'élevage 47.

Si nous tenons compte des caractères déjà analysés, les croisements précédents correspondent aux schémas suivants:

Elevages nos 45, 47 et 51:

♀ (♂) PpRRbb × ♂ (♀) ppRRBB
50% PpRRBb — 50% ppRRBb.

Elevage n° 49:

♀ ppRRBb × ♂ PpRRbb = 25% PpRRBb 11 ± 3,03 (14,25)
25% PpRRbb 17 ± 3,45 (14,25)
25% ppRRBb 18 ± 3,50 (14,25)
25% ppRRbb 11 ± 3,03 (14,25)

En ce qui concerne ce dernier élevage, il y a un accord satisfaisant entre les nombres obtenus et les nombres calculés mentionnés entre parenthèses.

L'analyse de la descendance des élevages 61 et 60 est également très instructive.

Le premier, ayant pour parents deux formes peucédanoïdes rouges *bipunctata* de l'élevage 45, répondant à la formule PpRRBb, devait comprendre, comme dans un cas de dihybridisme, 4 phénotypes dans la proportion de 9:3:3:1. Les résultats résumés ci-contre montrent que les prévisions théoriques se sont réalisées avec une bonne approximation.

TABLEAU XVI.

Elevage n° 61.♀ peucédanoïde rouge *bipunctata*, él. n° 45.× ♂ peucédanoïde rouge *bipunctata*, él. n° 45.

Phénotypes	Nombres obtenus		Prop. théor. p. 9:3:3:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges <i>bipunctata</i>	♂ ♂	♀ ♀			
	25	22	52,87	— 5,87	1,2
Ephialtoïdes rouges <i>bipunctata</i>	9	6	17,63	— 2,63	0,6
Peucédanoïdes rouges <i>unipunctata</i>	13	11	17,63	+ 6,37	1,5
Ephialtoïdes rouges <i>unipunctata</i>	3	5	5,87	+ 2,13	0,7
	94 ♂♀				

Quant à l'élevage 60, il s'agit d'un croisement de contrôle entre une ♀ peucédanoïde rouge *bipunctata*, dihéterozygote (PpBbRR) de l'élevage 47 et un ♂ peucédanoïde rouge hybride F₁ *unipunctata* de l'élevage 29 (PpbRR).

D'après les formules attribuées à ces deux individus, leur descendance devait se composer des six génotypes suivants dans la proportion de :

1 PPBb (RR); 2 PpBb (RR); 1 ppBb (RR)
1 PPbb (RR); 2 Ppb (RR); 1 ppbb (RR),

lesquels, en raison des faits de dominance se répartissent phénotypiquement en :

3 peucédanoïdes rouges *bipunctata*,
3 » » *unipunctata*,
1 éphialtoïde rouge *bipunctata*,
1 » » *unipunctata*.

Les résultats sont résumés dans le tableau XVII et l'on constate une fois de plus qu'ils sont en accord avec les prévisions.

TABLEAU XVII.

Elevage n° 60 (voir ci-dessus).

Phénotypes	Nombres obtenus		Prop. théor. p. 3:3:1:1	D	$\frac{D}{m}$
	♂ ♂	♀ ♀			
Peucédanoïdes rouges <i>bipunctata</i>	30	18	52,98	— 4,98	0,8
Peucédanoïdes rouges <i>unipunctata</i>	36	15	52,98	— 1,98	0,3
Ephialtoïdes rouges <i>bipunctata</i>	11	8	17,62	+ 1,38	0,3
Ephialtoïdes rouges <i>unipunctata</i>	13	10	17,62	+ 5,38	1,2
	141 ♂♀				

Ainsi donc, tous ces résultats remarquablement concordants mettent bien en évidence la nature génétique des caractères *uni-* et *bipunctata* qui se sont comportés dans les élevages auxquels nous venons de faire allusion comme s'ils étaient conditionnés par un couple de gènes allélomorphes.



FIG. 15.

Forme *athamanthae-bipunctata* ♂ de l'élevage n° 48 (gr. 1,5 fois).

(Le même individu est reproduit pl. 1, fig. 38).

Dans les tableaux précédents, nous avons considéré comme formes *bipunctata* tous les individus présentant une deuxième tache à l'aile postérieure, quelle que soit sa dimension, y compris ceux dont ce deuxième point n'était visible que sur la face inférieure de l'aile. Etant donné la grande variabilité de ce caractère, à laquelle j'ai fait allusion plus haut (p. 13), il reste à savoir si

elle résulte d'une simple fluctuation somatique du génotype BB ou de l'hybride Bb ou si au contraire elle a pour cause un déterminisme plurifactoriel de ce caractère. Il m'est actuellement impossible de répondre à cette question, mes croisements ayant été effectués avec des formes *bipunctata* sur lesquelles je n'avais pu vérifier préalablement l'effet de la sélection.

Quoique incomplets, les résultats acquis n'en sont pas moins instructifs et leur principal intérêt réside dans le fait que quelques-uns de ces croisements nous ont permis de réaliser la synthèse de formes peucedanoïdes rouges *bipunctata* très caractéristiques, lesquelles ne paraissent jamais avoir été observées dans la nature. Phénotypiquement, elles ressemblent aux f. *peucedani* et *athamanthae* normales, mais elles laissent voir par transparence non pas un, mais deux points sur l'aile postérieure, lesquels deviennent bien visibles chez les formes intermédiaires, lorsque le pigment rouge régresse vers la base de l'aile.

Deux mâles et une femelle présentant ce caractère sont reproduits sur la planche en couleurs, figures 37-39. Les deux points, bien visibles chez les premiers, correspondant au phénotype *athamanthae-intermedia*, n'apparaissent malheureusement pas avec toute la clarté désirable sur la reproduction. Ils sont par contre très nets sur la figure 15 qui représente l'un de ces deux individus.

La distinction des deux types peucedanoïdes *uni-* et *bipunctata* est généralement assez facile si l'on examine les ailes par transparence, l'emplacement de chaque point étant marqué par une petite tache claire. Cependant cette discrimination devient délicate au fur et à mesure que diminue le diamètre du deuxième point et il est probable qu'à la limite les deux génotypes ne peuvent être séparés par le seul examen visuel.

7. RÉSUMÉ ET DISCUSSION DES RÉSULTATS.

Tels qu'ils ont été exposés dans les pages précédentes, les résultats généraux de mes divers croisements sont suffisamment explicites pour que je puisse me dispenser de les discuter longuement. Je me bornerai donc, en les résumant, à formuler quelques brefs commentaires à leur sujet.

La différenciation du linnéon *Z. ephialtes* L. en quatre groupes parallèles résulte, avons-nous vu, de variations dans le métabolisme d'un pigment coloré, rouge ou jaune, et dans sa répartition sur les ailes, qui, suivant son intensité, conduit à deux types fondamentaux que relie une série de formes intermédiaires. Ces pigments, rouge et jaune, dont la nature chimique n'a, à ma connaissance, jamais été précisée chez les *Zygaena*, ne sont vraisemblablement que deux degrés d'oxydation d'un même composé et l'aptitude de l'insecte

à les former, dépendante de deux couples de gènes alléomorphes, est donc héréditaire. La présence dans l'organisme du gène R, à l'état homo- ou hétérozygote, conduit à la forme rouge, celle de r à l'état homozygote à la forme jaune et nous avons constaté, dans tous nos croisements, la dominance complète et constante du gène R sur r.

Mais ce pigment peut prendre chez certaines formes une couleur plus ou moins intermédiaire entre le rouge et le jaune, une teinte orange qui caractérise les f. *Prinzi* et *aurantiaca*, *pseudocoronillae* et *pseudotrigonellae*.

A ce propos, il convient de relever tout d'abord que la coloration du pigment rouge peut être sujette à variations durant la vie imaginale de l'insecte, sous l'effet des agents atmosphériques et que des formes rouges à l'éclosion peuvent prendre une teinte orange plus ou moins accentuée. Sur ce point les expériences de KITT (1912) sont particulièrement instructives. Dans la vallée d'Ötz (Tyrol autrichien), où ne volent que des peucedanoïdes et des éphialtoïdes rouges (donc homozygotes RR pour le caractère de coloration) des aberrations oranges ont été souvent observées, mais il s'agissait toujours d'individus « *deren Rot unter den Einflüssen der Atmosphären verändert wurde* ». Pour en acquérir la certitude, KITT a, au début de la période de vol, marqué d'une incision de l'aile un certain nombre d'individus *peucedani* et *athamantae* qu'il a retrouvés quelques jours plus tard modifiés en ab. *Prinzi* et *aurantiaca*. Ces pseudo-aberrations ne doivent cependant pas être confondues avec les vraies *Prinzi* et *aurantiaca* qui apparaissent oranges à l'éclosion¹. Très rares dans la nature, ces dernières ont surtout été signalées de régions où volent à la fois des formes rouges et jaunes, notamment d'Autriche, de Bohême, de Podolie, etc. et BURGEFF (1921*b*) note qu'elles correspondent généralement à des individus faibles. Leur localisation géographique, comme aussi leur relation avec un certain état déficient de l'organisme, semblent témoigner en faveur de l'hypothèse exprimée par plusieurs auteurs qu'il

¹ Il est d'ailleurs probable que les deux catégories de ces intermédiaires que KITT confond sous un même nom se distinguent par le degré de leur coloration, les premières ne présentent pas la belle coloration orange que l'on observe chez les secondes. A propos de ces formes, HOLIK écrit: « Was in den Sammlungen unter diesem Namen steckt, sind meist verblasste oder etwas gelblich getönte Stücke. »

s'agit là d'hybrides chez lesquels, pour des causes individuelles, la dominance du rouge est incomplète.

Dans les croisements qui font l'objet de ce travail, aucune aberration orange caractéristique n'est apparue. Ainsi que je l'ai relevé plus haut, tous les hétérozygotes Rr furent nettement rouges et la variabilité de leur coloration ne dépassa pas en amplitude celle des individus homozygotes. De ce fait, je n'ai pu apporter aucune preuve qui confirme ou infirme l'hypothèse précitée.

Toutefois, en vue de recherches nouvelles, j'ai croisé en 1939 une ♀ *peucedani* issue d'un cocon des environs de Berlin (var. *borealis* Bgff) avec un ♂ *coronillae* capturé à Brançon près Martigny (var. *valesiaca* Bgff.). De cet élevage (102), auquel je n'ai pu vouer tous mes soins en raison de la mobilisation, sont éclos en 1940 six papillons hybrides peucedanoïdes. Quatre d'entre eux étaient franchement rouges, tandis que les deux autres (1 ♂, 1 ♀) présentaient une belle coloration orange, nettement intermédiaire entre le rouge et le jaune, et correspondaient à l'ab. *Prinzi*. En l'absence de formes éphialtoïdes jaunes dirécessives, avec lesquelles il eût été particulièrement intéressant de croiser ces deux individus aberrants, nous les avons mis en présence, mais sans résultat. Mâle et femelle n'ont manifesté aucune excitation, ni aucune attirance l'un pour l'autre.

Le problème de l'origine des formes oranges reste donc entier.

La répartition du pigment rouge ou jaune sur les ailes obéit également à un déterminisme génétique et nous avons vu que les deux types fondamentaux, éphialtoïde et peucedanoïde, correspondaient à des génotypes différents. Dans tous les élevages, la dominance du type peucedanoïde sur le type éphialtoïde fut nette et, considérée de façon globale, la transmission de ces caractères conforme au schéma du monohybridisme.

Dans l'état actuel de nos connaissances, les quatre phénotypes qui caractérisent les quatre groupes de formes principales peuvent donc correspondre, quant aux caractères considérés, aux génotypes suivants :

Peucedanoïdes rouges : PPRR, PpRR, PPRr, PpRr.

» jaunes : PPrr, Pprr.

Ephialtoïdes rouges : ppRR, ppRr.

» jaunes : pprr.

Ces formules permettent de prévoir quel sera le résultat du croisement de deux quelconques de ces quatre phénotypes. Il en ressort que la descendance de deux peucédanoïdes rouges peut comprendre les quatre phénotypes; que celle de deux peucédanoïdes jaunes ne peut se composer que de peucédanoïdes jaunes, ou de peucédanoïdes et éphialtoïdes jaunes; celle de deux éphialtoïdes rouges, d'éphialtoïdes rouges ou rouges et jaunes; tandis que les éphialtoïdes jaunes dirécessifs donnent toujours une descendance homogène.

A l'état pur, ces quatre phénotypes, correspondant à quatre génotypes bien définis, constituent quatre génovariations, quatre grandes races génétiques qui sont le résultat de l'évolution par mutation et hybridation d'un type primitif. Mais l'analyse génétique de l'espèce ne nous indique pas quelle est de ces quatre formes la plus ancienne. Avec ZELLER (1844 et 1854), on peut cependant présumer, avec beaucoup de vraisemblance, que les formes peucédanoïdes rouges constituent la souche de l'espèce, leurs caractères se rapprochant le plus de ceux des espèces voisines du même genre. Dans ces conditions, le type éphialtoïde serait une mutation récessive du type fondamental peucédanoïde, la forme jaune une mutation également récessive de la forme rouge.

L'existence de formes jaunes, que les systématiciens cataloguent comme aberrations, n'est pas propre à l'espèce qui nous intéresse. Elle est au contraire un phénomène assez général au sein du genre *Zygaena* et presque chaque espèce présente une ou plusieurs ab. jaunes, généralement beaucoup plus rares et localisées que le type. Le gène de coloration RR se rencontre vraisemblablement chez tous les *Zygaena* et il est probable que, dans la majorité des cas, la forme jaune est, comme chez *Zygaena ephialtes*, une génovariation, récessive par rapport au type. Mais il serait du plus haut intérêt de le vérifier pour chaque espèce.

Par contre, l'existence de formes à pigment rouge ou jaune réduit, homologues des formes éphialtoïdes de *Z. ephialtes*, ne se manifeste chez aucune autre espèce du genre.

En ce qui concerne la variabilité numérique des taches des ailes, qui concourt à la différenciation des formes de chaque groupe, mes résultats, quoique très fragmentaires, ont cependant montré qu'elle résulte également de l'action de facteurs génétiques et j'ai pu établir que les caractères *uni-* et *bipunctata* sont mendéliens. Ce

fait m'a permis de réaliser la synthèse de formes peucedanoïdes rouges *bipunctata* auxquelles j'ai déjà fait allusion au chapitre précédent.

Je n'ai trouvé dans la littérature aucun renseignement qui permit de supposer que de telles formes aient été observées dans la nature. Comme nous avons affaire à un groupe dans lequel les plus subtiles variations sont cataloguées, on peut en conclure qu'elles n'y ont jamais apparu ou qu'elles ont échappé jusqu'à ce jour à l'attention des collectionneurs parce que rarissimes. Cette particularité trouve une explication logique dans le fait que les formes éphialtoïdes *bipunctata* (*Sophiae*, *Aemilii*, *flavobipunctata*, *Wutzdorffi*), porteuses du gène B, d'ailleurs assez rares, sont en général isolées géographiquement des populations peucedanoïdes. Elles cohabitent cependant avec ces dernières en quelques régions, notamment en Bohême et en Moravie, mais la grande rareté des premières limite les chances de rencontre des deux gènes. C'est également le cas aux environs de Martigny; les peucedanoïdes rouges sont très rares au sein d'une population où dominent les éphialtoïdes rouges parmi lesquels les f. *Sophiae* et *Aemilii* sont fréquentes.

Il n'est donc pas exclu que les f. peucedanoïdes rouges *bipunctata* aient pu prendre naissance dans la nature et il suffirait qu'une modification dans la répartition actuelle des populations mît en contact, en assez grand nombre, les f. *peucedani* et *athamanthae*, avec les f. *Sophiae* et *Aemilii* pour qu'elles deviennent plus abondantes.

Il ressort de l'ensemble de ces constatations, que le groupe peucedanoïde rouge, auquel nous avons rattaché les deux f. *peucedani* et *athamanthae*, en comprend en réalité quatre rigoureusement homologues des quatre formes décrites du groupe éphialtoïde rouge. *A ephialtes* et *medusa* correspondent les f. *peucedani* et *athamanthae* typiques, à *Sophiae* et *Aemilii* deux formes que je désignerai sous les noms de *peucedani-bipunctata* et *athamanthae-bipunctata*, estimant inutile d'encombrer la systématique de l'espèce en leur donnant un nom spécial nouveau, la terminologie de VORBRÖDT suffisant à les caractériser. Parallèlement aux formes intermédiaires décrites, peuvent exister des *Günneri-bipunctata* et *Metzgeri-bipunctata*. Le tableau I du début est donc à compléter comme suit pour les deux groupes de formes rouges:

	Six taches un point	Six taches deux points	Cinq taches un point	Cinq taches deux points
1 ^{er} groupe	<i>ephialtes</i>	<i>Sophiae</i>	<i>medusa</i>	<i>Aemilii</i>
Formes inter- médiaires	<i>Günneri</i>	<i>Günneri- bipunctata</i>	<i>Metzgeri</i>	<i>Metzgeri- bipunctata</i>
3 ^{me} groupe	<i>peucedani</i>	<i>peucedani- bipunctata</i>	<i>athamanthae</i>	<i>athamanthae. bipunctata</i>

Les mêmes remarques sont naturellement valables pour les formes jaunes et il serait certainement tout aussi facile d'obtenir, par des croisements judicieux, des f. *icterica-bipunctata* et *aecus-bipunctata* ainsi que toute la gamme des intermédiaires correspondants. De sorte que le linnéon *Z. ephialtes* représenté dans la nature par 12 formes principales pourrait l'être, en réalité, par 16 formes réparties en quatre groupes parallèles que relieraient huit formes intermédiaires entre les types peucedanoïde et éphialtoïde et huit formes oranges.

L'obtention de ces formes nouvelles peucedanoïdes rouges *bipunctata* met en évidence le rôle de l'hybridation comme facteur de l'évolution et le fait que plusieurs d'entre elles n'ont jamais été rencontrées dans la nature montre que, indépendamment de l'apparition de nouvelles mutations, les potentialités évolutives de l'espèce ne sont pas épuisées.

En résumé, si cette étude pose peut-être plus de questions qu'elle n'en résout, elle nous a permis d'apporter cependant quelques résultats précis et l'on peut déjà en conclure que la grande variabilité de *Z. ephialtes* résulte principalement de l'action de facteurs génétiques, l'influence du milieu ne jouant qu'un rôle secondaire dont il importera d'ailleurs de préciser l'ampleur.

TROISIÈME PARTIE

BIOGÉOGRAPHIE ET RÉSULTATS GÉNÉTIQUES.

Aucune étude d'ensemble n'ayant été publiée sur la biogéographie de *Zygaena ephialtes*, j'ai jugé utile de consacrer un chapitre à l'exposé de cette question, intéressante à envisager à la lumière des résultats génétiques. A l'aide de données éparses dans la littérature, complétées par les précieux renseignements que m'ont communiqués des collègues complaisants, j'ai dressé une carte de la répartition des quatre groupes de formes en faisant abstraction de la variabilité du nombre des taches dont le déterminisme nous est encore mal connu. Cette esquisse, qui n'a pas la prétention d'être complète, est une première contribution à l'analyse génétique des populations naturelles de l'espèce étudiée. Lorsque le patrimoine héréditaire de cette dernière, en particulier le déterminisme des caractères distinctifs des formes de chaque groupe, sera mieux connu, cette esquisse générale pourra être complétée par des travaux de détail du plus haut intérêt.

Je n'ai pu faire appel qu'à des données qualitatives, mais, envisagée sous cette forme, cette étude nous permettra cependant de faire quelques constatations importantes du point de vue génétique et évolutif.

1. LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *Zygaena ephialtes*.

Zygaena ephialtes est une espèce exclusivement paléarctique. Son aire de répartition s'étend des côtes de l'Atlantique et de la chaîne des Pyrénées aux plaines de l'Ukraine et de la Russie centrale, sur la plupart des pays d'Europe occidentale, centrale et méridionale. La limite nord de cette aire correspond à une ligne qui, partant du cours de la Loire, englobe la région parisienne jusqu'à Compiègne, passe au sud de la frontière

franco-belge et franco-luxembourgeoise et, de là, se dirige vers le nord-est par Coblenze, Ludwigslust dans le Mecklembourg, pour atteindre la mer Baltique dans la région de Dantzig, qui est la station la plus septentrionale de l'espèce ($54,7^{\circ}$ lat. nord). De là, cette limite s'infléchit vers le sud-est en passant par Rastembourg en Prusse orientale, Grodno en Pologne; elle contourne au sud la région des grands marais de Pinsk, passe par Kiwerce en Wolhynie, puis remonte vers le nord pour dépasser à nouveau le 54° de latitude nord à Kaluga ($54,5^{\circ}$) situé à quelque 200 km. au sud-ouest de Moscou. A partir de cette localité, la limite est assez mal fixée et plus à l'est l'espèce ne m'est connue que dans les environs de Saratov, sur le cours de la Volga.

Au sud, *Z. ephialtes* se rencontre en France jusque dans la zone méditerranéenne et les Pyrénées, en Italie jusqu'aux environs de Naples, tandis qu'elle est absente de l'Espagne à l'exception de quelques stations pyrénéennes. Elle apparaît dans toute la péninsule balkanique où se trouvent les stations les plus méridionales: Corfou dans l'Adriatique (Musée de Vienne), le mont Athos sur la mer Egée (HOLIK, 1937) et l'île de Crète (REBEL, 1938). Plus à l'est, cette aire atteint à Varna et Balçic dans la Dobroudja, à Odessa en U.R.S.S., les rivages de la mer Noire.

Dans la vaste aire ainsi délimitée, la répartition de l'espèce est nettement discontinue. L'Insecte se rencontre surtout dans les lieux secs, généralement incultes (clairières, coteaux rocailleux, bord des chemins, etc.) où croît la plante-hôte. Il y constitue des populations d'importance variable, souvent très petites, et géographiquement isolées les unes des autres. Cette étroite localisation en un endroit déterminé est parfois très frappante et l'on connaît certaines stations qui ne comprennent que quelques centaines de m^2 . Bien que le biotope y soit apparemment identique sur une assez vaste surface, année après année le papillon ne se rencontre que sur un espace très restreint.

Chacune de ces populations, entre lesquelles les échanges paraissent être peu fréquents, conserve une certaine autonomie, évolue pour soi, et les particularités de cette répartition expliquent la grande variabilité géographique de *Z. ephialtes*. Les caractères et la composition de chaque population sont le résultat de la mutation, de la sélection qui élimine les génotypes mal adaptés au biotope et du hasard qui, ainsi que l'ont montré les études théoriques des

auteurs américains (v. DOBZHANSKY, 1937), joue un grand rôle comme facteur de l'évolution des petites populations.

2. LA RÉPARTITION DES FORMES PRINCIPALES DE *Z. ephialtes*.

Les représentants des quatre groupes de formes de *Z. ephialtes* se distinguent non seulement par leurs caractères morphologiques extérieurs, mais également par certaines particularités physiologiques, notamment par leur valence écologique¹. Elles ont, de ce fait, des habitats différents, quoique chevauchants en maintes régions. Ainsi que le montre la carte, les populations de l'espèce se divisent en deux grands complexes, l'un à faciès peucedanoïde au nord, l'autre à faciès éphialtoïde au sud. Les formes peucedanoïdes rouges bidominantes (PR) peuplent à l'état homozygote, avec parfois une faible hétérozygotie, de nombreuses stations disséminées dans la large zone qui occupe le Nord de l'aire spécifique et dont la limite sud correspond à peu près à la bordure des Alpes et des Carpathes, la Bohême en étant exclue. Elle s'étend ainsi sur le centre et l'est de la France, le Jura suisse, une grande partie de l'Allemagne et de la Pologne, l'Ukraine et la Russie centrale.

Des populations exclusivement éphialtoïdes, rouges ou jaunes, se rencontrent dans le sud de la Suisse (Valais, Tessin) et de la France (Alpes maritimes, Pyrénées), en Italie, dans la péninsule balkanique, dans les plaines de Hongrie, de la Roumanie et le sud de la Russie.

A l'ouest, les formes peucedanoïdes et éphialtoïdes sont en contact dans quelques stations au sud de la France et en Savoie, au nord de l'Italie et dans le sud de la Suisse, notamment aux environs de Martigny et dans le Val Calanca; plus à l'est, leurs habitats chevauchent largement et les formes éphialtoïdes rouges et jaunes cohabitent avec les formes peucedanoïdes rouges, s'hybrident avec elles, donnant naissance à des populations mélangées plus ou moins complexes où apparaissent également les formes intermédiaires, et ce n'est qu'au sein de ces populations que l'on rencontre de façon constante les rares et belles formes peucedanoïdes jaunes, *icterica*

¹ La notion de « valence écologique » a été formulée en 1924 par le biologiste allemand HESSE, qui désigne par là « die Weite des Spielraums (Amplitude) der Lebensbedingungen, innerhalb deren eine Tierart heute lebt » (REINIG, 1938).

et *aeacus*. De telles populations volent en Bohême centrale, en Basse-Autriche, en Moravie, en Styrie, en Slovaquie, en Galicie aux environs de Lemberg, en Hongrie, en Podolie, en Bukovine et en Transylvanie.

D'après REBEL (1904), l'espèce existe aussi en Asie occidentale et en Sibérie; mais je ne possède pas de données précises sur les formes que l'on rencontre dans ces régions.

Après cette brève introduction, examinons, avec un peu plus de détails, quels sont les particularités de cette répartition géographique dans les divers pays qui composent l'habitat de l'Insecte.

FRANCE. — Dans les Pyrénées-Orientales, l'Ariège et les Alpes-Maritimes, les éphialtoïdes rouges forment des populations pures, représentées surtout par la f. *medusa*, le type y étant très rare. Aux environs de Digne, au Pont du Gard, à Florac-Le Rosier en Lorèze et dans la vallée de l'Isère, aux environs de Brides-les-Bains et Moûtiers, volent à la fois des formes peucedanoïdes et éphialtoïdes rouges. Elles s'y hybrident et l'on y voit apparaître des formes intermédiaires. Je possède de Digne une belle f. *Metzgeri* ♂. Partout ailleurs on ne rencontre, en France, que des peucedanoïdes rouges représentés par les f. *peucedani* et *athamanthae*. Elles ont été signalées d'un certain nombre de stations éparses sur le territoire de ce pays, jusqu'à la Loire à l'ouest, au nord de Paris dans le centre, au Rhin à l'est. Les stations actuellement connues sont énumérées par LHOMME (1923-35) et il est probable qu'une exploration plus méthodique du pays permettrait d'en augmenter le nombre.

Les formes jaunes, ainsi que les f. *Sophiae* et *Aemilii* ne sont pas connues en France.

SUISSE. — *Zygaena ephialtes* est répartie en Suisse dans deux régions très nettement distinctes, de part et d'autre du Plateau.

De Genève à Bâle, s'échelonnent une série de stations où ne volent que des f. peucedanoïdes rouges constituant des populations qui, biogéographiquement, se rattachent à celles de la France centrale et de l'Allemagne occidentale.

Dans le bassin genevois, dont la faune lépidoptérologique nous est actuellement bien connue, grâce à l'activité d'une pléiade d'entomologistes, l'Insecte, représenté par ses f. *peucedani* et *athamanthae*, vole en plusieurs localités, les unes sur territoire suisse, les autres plus nombreuses sur territoire français. On le rencontre

en particulier au pied du Vuache (Arcine), du Salève (Crevin, Veyrier), des Voirons en Haute-Savoie; au Signal de Bernex et à Versoix sur territoire genevois; puis à Crozet et à Thoiry dans le département de l'Ain (coll. BLACHIER et REVERDIN, Musée de Genève, coll. LACREUZE).

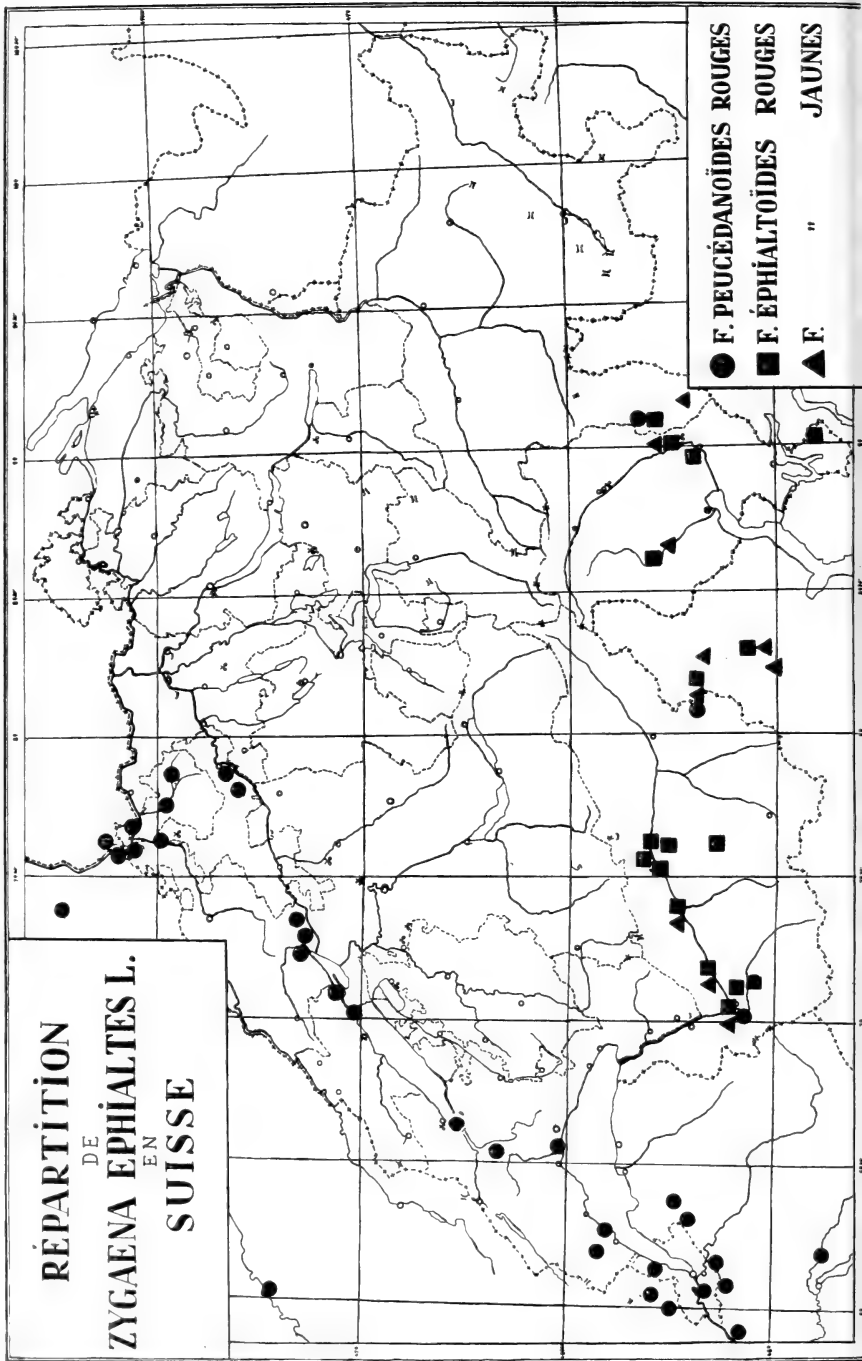
Dans le canton de Vaud, cinq stations nous sont actuellement connues. Deux se trouvent aux environs de Nyon; au nord-est du village de Cheserex et près du hameau de Promenthoux (coll. MATTHEY et DE BEAUMONT). La troisième, que j'ai repérée en 1938, est située au bord du lac Léman, à mi-chemin entre le débarcadère de Saint-Sulpice et l'embouchure de la Venoge. Dans le massif du Mormont, près d'Eclépens, *peucedani* et *athamanthae* volent assez nombreux dans le petit vallon situé entre les deux tunnels du chemin de fer, une station bien connue des entomologistes. Enfin, la f. *peucedani* a été signalée par ROUGEMONT des environs d'Yverdon, où elle ne serait « point rare », mais j'ignore où se trouve exactement cette station et si elle existe encore.

Plus à l'est, sur le versant sud de la chaîne du Jura, les peucedanoïdes rouges se rencontrent à Saint-Blaise (ROUGEMONT, VORBRODT), à Neuveville, Bienne et environs (coll. BENTELI, RÄTZER, VORBRODT) (Mus. Berne), près d'Olten, à Egerkingen et Hägendorf (MÜLLER, 1917/21).

Sur l'autre versant du Jura, ces mêmes formes volent en plusieurs stations du canton de Bâle: Bâle et environs (coll. HONNEGER, STAEHELIN, Mus. Bâle), Liestal (MÜLLER, HANDSCHIN), Alesheim (FREY, 1880) auxquelles font directement suite vers le nord les stations d'Alsace (v. PEYERHIMHOF, 1880) et du Grand-Duché de Bade (v. REUTTI, 1898).

La deuxième région dans laquelle apparaît *Z. ephialtes* comprend les cantons du Valais et du Tessin, ainsi que le Val Calanca et les populations qui y volent se rattachent au complexe méridional éphialtoïde. Elles sont dans la plupart des stations composées ou de formes éphialtoïdes rouges ou jaunes pures, ou d'un mélange des deux. En deux ou trois localités, des peucedanoïdes rouges ont été signalés en très petit nombre.

En Valais, l'espèce se rencontre sur les coteaux ensoleillés de la région inférieure, jusqu'à 1200 mètres (FAVRE, 1899); la station la plus connue est située aux abords de la ville de Martigny, sur la colline que dominant les ruines du château de la Bâtiaz, le

Fig. 16. — Répartition de *Zygaena ephialtes* en Suisse.

long des chemins de vigne ou dans les places incultes jusqu'au-dessus de Plan-Cerisier. Cette population est essentiellement composée d'éphialtoïdes rouges représentés par les quatre formes et c'est la région de l'aire où les f. *Sophiae* et *Aemilii* sont les plus fréquentes. Sporadiquement apparaissent des éphialtoïdes jaunes et des peucedanoïdes rouges, ces derniers d'une si grande rareté que FAVRE (1899) ne les signale pas de Martigny. BURGEFF (1914), qui possède une riche collection de *Z. ephialtes* de cette région, note la proportion de 1 *peucedani* pour 275 individus. MATHEY y a capturé un ♂ *peucedani* en 1930.

Sur la rive droite du Rhône, de Follaterres à Sion, plusieurs stations sont connues dont les populations se distinguent de la précédente par l'absence de peucedanoïdes rouges et par une fréquence plus grande des éphialtoïdes jaunes. Très rares à Martigny, ces dernières sont assez fréquentes dans les stations que l'on a repérées à Brançon, Fully, Saillon et près de Sion et Savièze. Elles disparaissent complètement en aval de Sion et les populations de Loèche, la Souste, Varone, de Zinal, Niouc et Susillon en Anniviers ne comprennent que des éphialtoïdes rouges. C'est également le cas dans quelques localités du Valais central, notamment à Sembrancher, Chemin, Salins.

Sur le versant méridional du Simplon, en particulier à Gondo-Iselle et dans plusieurs localités des vals Anzasca et Vedro, volent des populations où dominant les f. éphialtoïdes jaunes, seules représentées dans les collections de REVERDIN et BLACHIER qui ont à plusieurs reprises exploré cette région. Cependant, d'anciens entomologistes (FREY, 1880) y ont signalé la présence d'éphialtoïdes rouges, notamment à Gondo et Crevola. D'autre part, d'après le même auteur, la f. *peucedani* aurait été capturée « au Simplon », mais la présence de cette forme demanderait à être confirmée.

Aux Grisons, l'espèce, représentée par les f. peucedanoïdes et éphialtoïdes rouges, vole dans le val Calanca (VORBRODT, 1931), tandis que des éphialtoïdes jaunes m'ont été signalés de Grono par BURGEFF.

Dans le Tessin, on ne rencontre que des éphialtoïdes rouges et jaunes. Les premières constituent des populations pures en plusieurs stations (Monte Carosso, Monte Generoso, Bellinzona), tandis que des populations mixtes volent dans le Val Maggia et à Castione (VORBRODT 1931).

ALLEMAGNE. (*Ancien Reich*) : Le territoire de l'ancien Reich, dans ses limites d'avant 1938, est presque tout entier compris dans la zone des populations peucedanoïdes rouges. De nombreuses stations sont actuellement connues, de la Forêt Noire et des derniers contreforts des Alpes de Bavière jusqu'à la limite nord de l'aire que nous avons par ailleurs précisée. Aux stations jurassiennes suisses, font directement suite, sur la rive droite du Rhin, de Bâle à Mayence, une série de stations qui sont la réplique de celles que PEYERHIMHOFF (1880) a signalées en Alsace. Elles s'échelonnent sur les collines qui dominent la plaine, dans le Grand-Duché de Bade (REUTTI 1898), en Hesse et sur les deux rives du fleuve, dans la province rhénane, jusqu'à Coblençe (coll. BURGEFF). L'espèce est abondante en Wurtemberg, notamment dans le Jura de Souabe (SCHNEIDER, 1937), en Bavière, aux environs de Munich (OSTHELDER, 1932), de Wurzburg, Ratisbonne (BURGEFF in litt.) et en plusieurs localités de Franconie. Elle apparaît encore en Thuringe, en Saxe, en Silésie, ainsi que dans les plaines de l'Allemagne du nord, en Brandebourg aux environs de Magdebourg, de Berlin (nombreuses stations), de Francfort s/Oder, en Mecklembourg à Neustrelitz et Ludwigslust (HOLIK, 1939), en Poméranie aux environs de Danzig et en Prusse orientale à Osterode, Willenbourg, Rastembourg (HOLIK, 1939). Ces populations sont caractérisées par une prédominance numérique très nette de la forme *peucedani* Esp., particulièrement marquée dans le nord où la f. *athamanthae* n'apparaît que comme individus isolés.

En quelques localités, notamment dans le Jura de Souabe (SCHNEIDER, 1937), aux environs de Munich (OSTHELDER, 1932), de Dresde (1905) et de Iéna (BURGEFF, in litt.), dans plusieurs localités de Silésie (WOCKE, 1872) et en Prusse aux environs de Magdebourg et de Berlin (BURGEFF, in litt.), ont été capturés quelques rares individus de la forme typique *ephialtes*, souvent en un seul exemplaire. Ces apparitions sporadiques dans des régions où l'on ne rencontre habituellement que des peucedanoïdes rouges ont suscité l'étonnement des collectionneurs. Pour le généticien, elles attestent tout simplement la présence dans ces populations du gène p. En raison de sa très faible fréquence, il s'y maintient surtout à l'état hétérozygote et il faut la rencontre fortuite de deux individus Pp pour qu'apparaisse dans leur descendance des éphialtoïdes rouges.

Les formes jaunes ne sont à ma connaissance connues dans l'ancien Reich qu'en un seul point, aux environs de Zittau en Saxe, où volent des peucedanoïdes rouges et jaunes et des éphialtoïdes jaunes.

BOHÊME. — Les *Zygaenidae* de Bohême ont fait l'objet d'une étude détaillée de la part de HOLIK (1929) qui a donné une liste complète des stations connues à cette date de *Z. ephialtes*. Ces stations sont répandues dans presque tout le pays, à l'exception des montagnes qui le bordent. Les quatre groupes de formes y sont représentés, mais la composition des populations varie considérablement d'un point à l'autre.

En Bohême centrale, elles se composent de 30-40% d'éphialtoïdes et 60-70% de peucedanoïdes. Dans les Mittelgebirge, la proportion des premières s'abaisse à 10-15%; elle diminue progressivement vers l'est et l'ouest et atteint 1-2% à peine, à Liboch d'une part, à Welchau d'autre part (HOLIK). Les formes jaunes, *trigonellae* et *coronillae*, *icterica* et *aeacus*, ne se rencontrent régulièrement, mêlées aux formes rouges, qu'aux environs de Prague et dans les « Mittelgebirge ». Il est intéressant de noter que les peucedanoïdes jaunes y sont en général très rares et n'apparaissent relativement nombreuses que certaines « bonnes années ». Ce fut le cas en 1917, 1919 et 1921 (HOLIK). Partout ailleurs en Bohême et dans la région des Sudètes ne volent que des formes rouges, peucedanoïdes pures ou peucedanoïdes et éphialtoïdes mélangées. Leur répartition est indiquée sur la carte.

AUTRICHE — MORAVIE: En Haute-Autriche, dans le Salzbourg et dans le Tyrol l'espèce est, comme dans le sud de la Bavière, essentiellement représenté par les f. peucedanoïdes rouges (*peucedani*, *athamanthae*) qui constituent des populations pures dans plusieurs localités ainsi que dans le nord de la Styrie (Mariazell, env. de Thörl). Dans la vallée de l'Inn, où *Z. ephialtes* est fréquente de Landeck à Tratzbourg, dans la vallée latérale de d'Otz et près de Salzbourg, on a capturé à plusieurs reprises en petit nombre des éphialtoïdes rouges (OSTHELDER 1932, KITT 1912). Plus à l'est, le complexe peucedanoïde rouge du nord entre largement en contact avec le complexe méridional des formes éphialtoïdes rouges et jaunes, et une zone s'étendant, en direction du sud-est, de la Haute-Silésie jusqu'en Styrie et en Carinthie, est caractérisée par des

populations très mélangées dans lesquelles se trouvent représentés, à des fréquences variables, les quatre groupes de formes principales. Des formes intermédiaires résultant de l'hybridation de ces dernières y apparaissent régulièrement.

Les peucedanoïdes et éphialtoïdes, rouges et jaunes, volent ensemble dans l'ouest et le nord de la Moravie à Mähr.-Trübau, Olmütz, Neutitschein (SKALA, 1912), en Basse-Autriche dans la Wachau, en plusieurs localités de Krems jusqu'aux environs de Vienne, à Neuhaus et Saint-Aegyd dans le sud de la province (Musée de Vienne) et en Styrie (voir HOFMANN et KLOS, 1926). En Carinthie, dans le Lavantal, volent encore des populations mélangées caractérisées cependant par l'absence de peucedanoïdes jaunes, tandis que plus au sud, aux environs de Pörtlach, on ne rencontre que des éphialtoïdes rouges et jaunes où dominent les formes à cinq taches (WAGNER, 1900).

Dans le sud de la Moravie, les populations sont essentiellement éphialtoïdes avec prédominance du type jaune; cependant, en quelques stations, apparaissent de rarissimes f. peucedanoïdes. Au Mont Polau, actuellement rattaché à la Basse Autriche, les éphialtoïdes rouges forment au plus 2% de la population et, parmi des centaines d'individus, HOLIK (1937) cite n'avoir observé qu'un seul peucedanoïde rouge. A l'est de Vienne, dans la «Wienerbecke», les populations sont également 100% éphialtoïdes, rouges et jaunes, ou jaunes pures comme c'est le cas à Fischamend, près de Vienne, localité d'où proviennent les souches de mes élevages.

ANCIENNE POLOGNE. U.R.S.S. — Les peucedanoïdes rouges constituent des populations pures dans la plupart des stations que l'on a repérées dans le nord, le centre et le sud-est de l'ancienne Pologne (voir HOLIK, 1939). Les f. *ephialtes* et *medusa* ont été capturées en très petit nombre dans deux stations des régions précitées, à Lomza (act. U.R.S.S.) près de Lodz et, en Silésie, à Katowitz et Tarnowitz. HOLIK relève dans cette dernière région la présence, très rare, de la f. *aeacus*.

Des populations de composition analogue à celle de la Pologne centrale volent dans le nord de l'Ukraine, en particulier près de Zitomir, de Kiev, de Tchernigow (HOLIK, 1937, 1939). D'après SCHELJUZHKO, cité par HOLIK (1937), les formes *peucedani* et *athamanthae* sont répandues et très fréquentes dans le gouvernement

de Kiev. La forme-type *ephialtes* n'y a pas été observée, par contre la f. *medusa* y apparaît sporadiquement. Les f. jaunes y sont rarissimes. Dans la Russie centrale, les peucedanoïdes rouges remontent jusqu'aux environs de Moscou où ils constituent des populations pures.

Dans le sud-est de la Galicie, en Podolie et en Bukovine, nous retrouvons comme en Bohême, en Moravie et en Basse-Autriche des populations très mélangées. Dans quelques localités n'apparaissent que des peucedanoïdes rouges, dans d'autres une proportion plus ou moins forte d'éphialtoïdes rouges se mêlent aux précédentes, tandis qu'aux environs de Lemberg en Galicie, de Zaleszczyki et Kamenetz-Podolsk, sur le cours du Dniestr en Podolie, et de Czernovitz en Bukovine sont représentés les quatre groupes de formes principales (Holik, 1937, 1939; HORMUZAKI, 1897). Vers l'est et le sud, les f. peucedanoïdes diminuent et seules subsistent dans le sud de l'Ukraine les f. éphialtoïdes rouges et jaunes.

SLOVAQUIE, HONGRIE, ROUMANIE. — Les formes peucedanoïdes rouges se rencontrent encore en plusieurs points au sud de la chaîne des Carpathes.

En Slovaquie, HOLIK (1937) signale la présence des quatre groupes de formes à Strecsno, dans la Fatra Mineure. Sur le cours inférieur du Waag près de Pistyan, à Poprad situé à l'est de la Tatra, ainsi qu'à Tisovec et Murany dans les Montagnes Ferrugineuses, n'existent que des éphialtoïdes, jaunes purs dans ces deux dernières stations, jaunes avec une faible proportion de rouges dans les premières.

En Hongrie, les formes peucedanoïdes rouges se rencontrent seules près de Klausenbourg (f. *peucedani*, CZEKELIUS, 1898), mêlées aux f. éphialtoïdes aux environs de Budapest (BURGEFF). Par contre, dans toute la Hongrie centrale, ne volent que des éphialtoïdes jaunes, *coronillae* et *trigonellae* (DANIEL et KOLB, 1930).

En Roumanie sont représentés les quatre groupes de formes dans des proportions très variables suivant les régions. Les peucedanoïdes rouges forment des populations pures à Elopatak (*peucedani*) et au Rotenturmpass (*peucedani* et *athamanthae*) en Transylvanie (CZEKELIUS, 1898). A Comanesti, en Moldavie, CARADJA (1895-96) a relevé la présence des trois formes *athamanthae*, *medusa* et *trigonellae*, tandis que les quatre groupes sont représentés à Nagyàg en Transylvanie (CZEKELIUS, 1898) et aux environs de Bucarest (FLECK, 1899, 1902; SALAY, 1910). Dans toutes les autres stations

connues de Roumanie ne volent que des éphialtoïdes rouges purs (Mehely, Kronstadt) ou rouges et jaunes mélangées (Neamtz, Grumanesti, Hango, Costicha, Slanic, Dulcesti en Moldavie, Hermannstadt en Transylvanie, Herkulesbad à la frontière serbo-roumaine, et dans la Dobroudja). La plupart de ces populations sont caractérisées par une prédominance très marquée des f. *quinquemaculata* et l'absence de f. *bipunctata*.

PÉNINSULE BALKANIQUE (Bulgarie, Yougoslavie, Albanie, Grèce). — Dans les quatre pays sus-mentionnés ne volent que des formes éphialtoïdes rouges et jaunes qui constituent tantôt des populations pures, tantôt des populations mélangées. Les éphialtoïdes jaunes se rencontrent seuls aux environs de Belgrade (*coronillae*, *trigonellae*, GRADOJEVIČ in litt.), en Bosnie-Herzégovine (*trigonellae*, REBEL, 1904), en Dalmatie (*coronillae*) et en Croatie-Slavonie (*trigonellae* prédominante, REBEL, 1904).

D'Albanie et du Monténégro, REBEL et ZERNY (1934), ne signalent que la f. *medusa* qui apparaît également seule dans quelques stations serbes et bulgares, Monastir (REBEL), Rtanj (Musée de Vienne), Miroč Planina, Ribarska Banja (GRADOJEVIČ in litt.), environs du cloître Kalofer (DRENOWSKY), Roustchouk (REBEL, 1903), ainsi qu'au Mont Athos, en Grèce (HOLIK, 1937), tandis que des populations rouges et jaunes sont connues de Macédoine (pl. stations, voir REBEL et ZERNY, 1934), des environs de Sofia et Slivno (REBEL, 1903) et de la Côte d'Argent, dans le sud de la Dobroudja (CARADJA, 1930).

ITALIE. — Les conditions de la répartition de *Z. ephialtes* en Italie présentent de grandes analogies avec celles que je viens de décrire pour les Balkans. Cependant, dans trois vallées alpines du Piémont, à Champoluc et Cogne dans le val d'Aoste, dans le val di Stura et dans le val di Susa, Rocci (in litt.) a constaté la présence de la f. *peucedani* qui se maintient ainsi en quelques points — en Suisse au Simplon (?) et au val Calanca — sur le versant méridional des Alpes.

Partout ailleurs, en Italie, n'existent que des formes éphialtoïdes. Les deux types de coloration sont surtout représentés dans le Piémont et la Lombardie où ils apparaissent suivant les localités en populations pures ou mélangées. Les éphialtoïdes jaunes purs (*coronillae* et *trigonellae*) m'ont été signalés, par Rocci, de Ceva

et Orméa dans les Alpes de Ligurie et des bords du lac Majeur. BLACHIER et REVERDIN, dont les collections sont au Musée de Genève, n'ont récolté que ces formes dans le val Vedro et le val Anzasca, sur le versant méridional du Simplon. Les éphialtoïdes rouges (*ephialtes* et *medusa*) seuls ont été observés à Voltaggio dans les Alpes de Ligurie, à Alexandrie, à Gerola Alta dans la Valteline (ROCCI) et à Palazzolo sull'Oglio près de Brescia (VERITY), tandis que les deux groupes sont représentés aux environs de Turin et au Montferrat au Piémont, à Turbigio Ticino en Lombardie (ROCCI).

Dans le Tyrol méridional (Venezia Tridentina), les populations sont 100% éphialtoïdes jaunes et l'on y connaît de nombreuses stations dans les vallées jusqu'à 1000 m. d'altitude: Merano, Bolzano, Trente, etc. (DANNEHL, 1929). En Istrie, aux formes jaunes, observées aux environs de Fiume, Trieste, Montefalcone (Musée de Vienne) se mêlent des formes rouges qui m'ont été signalées notamment des environs de Trieste (Musée de Vienne).

Enfin, l'espèce est assez largement représentée dans la partie péninsulaire de l'Italie et les stations actuellement connues, pour la plupart localisées dans la chaîne des Apennins, se rencontrent jusque dans la Campanie, non loin de Naples. Si l'on fait exception d'une petite station située aux portes de la ville de Florence et dans laquelle VERITY (in litt.) n'a trouvé durant plusieurs années que la f. *medusa*, seules les f. éphialtoïdes jaunes ont été observées dans cette partie du pays. Elles m'ont été signalées en Emilie, de Bologne (CURO), du Monte Grande (DANNEHL), Bobio val Trebia (ROCCI), Santa Maria del Taro (ROCCI); dans la Marche, de Camerino (VERITY); dans l'Apennin toscan du Monte Prato Fiorito s/Lucques (VERITY), de Gavinana Pistoiese et Pontremoli (ROCCI); du Gran Sasso et du Monte Sirente dans les Abruzzes (BURGEFF); des Monts Sabins (BURGEFF); de Atina (TURATI), Monte Arunci (ROSTAGNO) et de la vallée del Fioio (ROSTAGNO) dans le Latium; enfin, du Monte Mainarde et de la Villa Lantina dans la province de Caserte (VERITY). Ces diverses populations sont caractérisées par la présence des deux f. *coronillae* et *trigonellae* auxquelles se mêlent, dans quelques stations, notamment dans le Latium, les f. *flavobipunctata* et *Wutzdorffi* totalement absentes de la péninsule balkanique. Les deux formes rouges correspondant à ces dernières, *Sophiae* et *Aemilii*, fréquentes en Valais aux environs de Martigny, n'ont jamais été capturées en Italie.

3. — REMARQUES GÉNÉRALES, LE CAS DES FORMES PEUCÉDANOÏDES JAUNES.

Ce rapide aperçu biogéographique et l'examen des cartes mettent en évidence la grande hétérogénéité génétique des populations naturelles de *Z. ephialtes*, laquelle nous apparaîtrait de façon plus frappante encore si nous avions pu présenter des données numériques précises sur la fréquence relative des principales formes.

Il en ressort cependant que des quatre groupes fondamentaux, trois constituent des types privilégiés et abondants, le quatrième un type peu vigoureux, rare et très localisé.

Alors que les f. peucédanoïdes rouges (PR) d'une part, les f. éphialtoïdes rouges (pR) et jaunes (pr) d'autre part sont répandues sur de vastes territoires, les premières dans la partie septentrionale de l'aire de l'espèce où elles sont avantagées par la sélection naturelle, les autres dans sa partie méridionale, et que ces trois types constituent chacun en plusieurs régions de leurs aires respectives des populations pures, des biotypes, les peucédanoïdes jaunes (Pr) sont très étroitement localisés et ne se rencontrent qu'au sein de populations mélangées. Bien plus, on ne les voit apparaître régulièrement, mais toujours rares, que dans les régions où volent à la fois des éphialtoïdes jaunes et des peucédanoïdes rouges, respectivement porteurs des gènes P et r et capables, en s'hybridant, de leur donner naissance. Nous avons vu qu'elles apparaissent dans de telles conditions aux environs de Prague et dans les « Mittelgebirge » en Bohême, à Zittau en Saxe, dans plusieurs stations de Haute-Silésie, de Moravie, de Basse-Autriche et de Styrie, à Stresno en Slovaquie, à Lemberg en Galicie, Nagyàg en Transylvanie, près de Bucarest, en Podolie et en Bukovine. La relation existant entre leur présence et celle des deux types précités nous est apparue partout de façon frappante et plus particulièrement en Transylvanie. Dans son étude critique sur la faune lépidoptérologique de ce pays, CZÉKELIUS (1898) cite *Z. ephialtes* de six localités suffisamment éloignées les unes des autres pour que les populations de l'espèce puissent y être considérées comme complètement autonomes. Or, des peucédanoïdes jaunes (f. *aeacus*) n'ont été signalés que de Nagyàg, la seule localité où l'on avait observé des peucédanoïdes rouges et des éphialtoïdes jaunes.

D'autre part, les observations de HOLIK (1929) relevées plus haut (voir p. 75) et concernant la fréquence relative de ces formes peucédanoïdes jaunes en Bohême mettent en relief leur grande sensibilité aux facteurs climatiques.

Il semble ressortir de ces constatations que le type peucédanoïde jaune ne se maintient dans la nature que dans la mesure où il peut être recréé à chaque génération par la recombinaison des gènes P et r qui persistent au sein de la population dans les formes peucédanoïdes rouges et éphialtoïdes jaunes. Si une modification dans la répartition actuelle de ces dernières devait aboutir à la séparation de leurs aires respectives, elle entraînerait vraisemblablement la disparition totale de ce type peucédanoïde jaune.

Nous avons vu que ce dernier peut exister sous les formes génotypiques, PPr et Ppr, mais nous ignorons si toutes deux se rencontrent dans la nature. Il serait intéressant de le vérifier dans les diverses stations où ce type est connu.

4. LES RACES GÉOGRAPHIQUES.

La subdivision de *Z. ephialtes* en un certain nombre de races géographiques se heurte, comme le remarque BURGEFF (1914), à de grandes difficultés. Cependant, plusieurs auteurs ont tenté de surmonter ces dernières et nous énumérons ci-après les races qui ont été décrites jusqu'ici en précisant dans chaque cas leur localisation.

Z. ephialtes :

race typique Bgff.	Basse-Autriche, Hongrie.
= ssp. <i>pannonica</i> Holik (p.p.)	
var. <i>borealis</i> Bgff.	Plaines de l'Allemagne du nord, montagnes de l'Allemagne centrale.
var. <i>baltica</i> Holik	Prusse orientale.
= sous-race de <i>borealis</i> .	
var. <i>bohémica</i> Reiss	Bohême centrale.
var. <i>kiewensis</i> Reiss	Ukraine.
var. <i>fatica</i> Holik	Slovaquie.
var. <i>styria</i> Bgff.	Haute-Autriche, Styrie.
ssp. <i>albaflavens</i> Vérité	Italie centrale.
var. <i>meridionalis</i> Bgff.	Tyrol italien, Balkans.

var. <i>valesiaca</i> Bgff.	Valais, env. de Martigny.
ssp. <i>pannonica</i> Holik	Bassin pannonique.
ssp. <i>podolica</i> Holik	Podolie.
ssp. <i>strandii</i> Obraztsov	Sud de la Russie.
ssp. <i>chalkidikae</i> Holik	Chalcidique (Grèce).

Ces diverses races géographiques, dont la validité est déjà discutable du point de vue strictement systématique, sont d'un médiocre intérêt pour l'étude du problème de l'espèce et de sa variation. Etablies d'après les méthodes de la taxonomie ordinaire, que RICHARDS (1938) oppose à la taxonomie analytique, et après examen de collections plus ou moins importantes, souvent limitées à quelques dizaines d'individus des régions considérées, quand ce n'est pas moins, leurs diagnoses sont très imprécises et définissent de façon vague et imparfaite les caractères des races auxquelles elles se rapportent. D'ailleurs, les auteurs sont loin d'être tous d'accord lorsqu'il s'agit de préciser les limites des sous-espèces ou variétés décrites et ces divergences mettent en évidence les difficultés du problème qui, dans le cas particulier, tiennent bien plus à la nature du polymorphisme de l'espèce qu'aux méthodes elles-mêmes.

En effet, la fréquence des diverses formes et les autres caractères distinctifs envisagés par les auteurs (intensité de la pigmentation, dimensions des taches et des ailes, etc.) sont si variables qu'il n'est pas possible de grouper les populations naturelles en unités biogéographiques bien définies et suffisamment distinctes les unes des autres pour que l'on puisse les considérer comme de bonnes sous-espèces. Le polymorphisme de *Z. ephialtes* présente de grandes analogies avec celui des gastéropodes terrestres du genre *Cepea* et, comme ces derniers, notre papillon rentre dans la catégorie de ce que CUÉNOT (1936) désigne sous le nom d'espèce collective. C'est un vaste linnéon qui renferme un certain nombre de mutants et de combinaisons homo- et hétérozygotes dont la fréquence dans les diverses populations — qui, elles, constituent les véritables unités biogéographiques de l'espèce — est due à l'action de plusieurs facteurs évolutifs. Et ce n'est pas en créant des races nouvelles d'après l'examen de papillons conservés en collections que l'on progressera dans la connaissance de la variabilité et de l'évolution de cette intéressante espèce. Persévérer dans la voie

suivie jusqu'à maintenant ne fait que rendre plus confuse la systématique de cette dernière sans grand bénéfice pour la science¹. A vrai dire, tout le problème de la variabilité géographique de *Z. ephialtes* est à reprendre et des progrès ne seront réalisés qu'en s'inspirant de méthodes modernes (voir DOBZHANSKY, 1937, RICHARDS, 1938). « C'est une étude écologique entreprise du point de vue génétique qui est nécessaire » (STURTEVANT, 1936).

En terminant ce travail, nous voulons espérer que la contribution expérimentale que nous avons apportée à l'étude du patrimoine héréditaire de *Zygaena ephialtes* suscitera de nouvelles recherches qui permettront d'approfondir nos connaissances, encore très fragmentaires, et d'aborder ensuite, avec un réel profit pour la science, l'analyse des populations naturelles.

¹ A ce propos, le récent essai de REISS (1940) n'apporte aucune solution satisfaisante. Partant de l'idée que les principales formes de *Z. ephialtes* ont été décrites par les anciens auteurs comme de bonnes espèces, de biotopes où elles étaient numériquement dominantes, REISS propose de conserver les noms qui sont devenus ceux des formes principales, pour désigner les sous-espèces. Ainsi l'ancienne espèce *Sphinx peucedani* décrite par ESPER, de l'Allemagne centrale, devient la ssp. *peucedani* et correspond en gros à la var. *borealis* Bgff. Toutes les f. *peucedani* qui volent en dehors de l'aire de la ssp. sont alors désignées sous le nom de f. *peucedanoides* Reiss. De même l'ancienne *Sphinx ephialtes* L. devient la ssp. typique *Z. e. ephialtes* avec comme habitat le Valais. En dehors de cette aire, la forme type devient f. *ephialtoides* Reiss, et ainsi pour les ssp. *athamanthae*, *coronillae*, etc.

De la sorte, chaque forme génotypique peut être désignée sous deux noms suivant sa localisation, ce qui est ridicule.

CONCLUSIONS

Le linnéon *Zygaena ephialtes* L. comprend quatre groupes de formes dont les caractères distinctifs fondamentaux: type peucédanoïde ou éphialtoïde, coloration rouge ou jaune, sont conditionnés par deux couples de gènes alléomorphes qui ne sont pas liés au sexe et subissent la ségrégation indépendante.

Le facteur peucédanoïde (P) domine le facteur éphialtoïde (p). Cette dominance est cependant inconstante en ce sens que les f. hétérozygotes (Pp) présentent une variabilité plus grande que les f. homozygotes. Les hybrides intermédiaires extrêmes obtenus dans nos élevages correspondent aux f. *Metzgeri* et *Günneri* pour les rouges, *nigroaeacus* pour les jaunes.

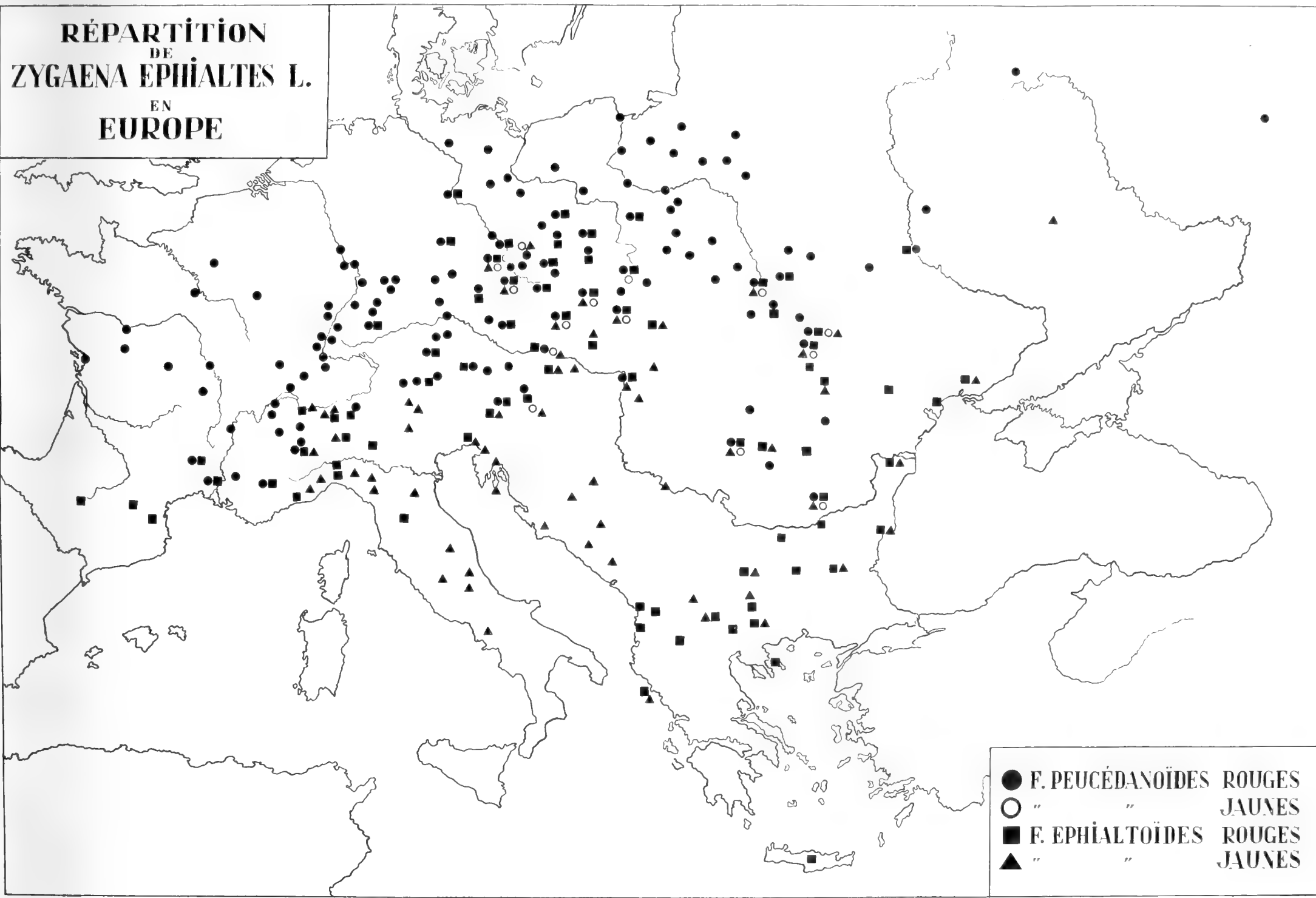
Le facteur rouge domine le facteur jaune. Dans tous nos croisements réalisés à partir de f. rouges de Promenthoux (Vaud) et Martigny (Valais) et de f. jaunes de Fischamend près de Vienne, nous avons constaté la dominance complète et constante du rouge.

La variabilité numérique des taches des ailes résulte de l'action de facteurs génétiques et le caractère *bipunctata* (deux points sur l'aile postérieure) domine *unipunctata* (un seul point). Ces deux caractères subissent une ségrégation monohybride très nette.

Par croisement de f. peucédanoïdes rouges *unipunctata* avec des f. éphialtoïdes rouges *bipunctata*, nous avons réalisé la synthèse de f. peucédanoïdes rouges *bipunctata* qui ne paraissent jamais avoir été observées dans la nature.

Nous avons précisé la répartition des quatre groupes de formes, et esquissé une critique des méthodes généralement employées en entomologie pour l'identification et la désignation des sous-espèces.

RÉPARTITION
DE
ZYGAENA EPHIALTES L.
EN
EUROPE



BIBLIOGRAPHIE

1930. BELIAJEFF, N. K. *Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren*. Zeitschr. f. Indukt. Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 54.
1934. BOVEY, P. *Recherches génétiques sur Zygaena ephialtes L.* Rev. suisse de zool., t. 41.
1936. — *Résultats de croisements entre diverses formes de Zygaena ephialtes L.*, C. R. Soc. Biol., t. CXXII.
1912. BURGEFF, H. *Beiträge zur Biologie der Gattung Zygaena Fab. III. Über die Futterpflanze der Zygaenenraupen*. Zeitschr. für Insektenbiologie, Bd. VIII.
- 1914a. — *Gattung Zygaena Fab. in: Lepidopterorum Catalogus*, Pars 33. W. Junk, éd. Berlin.
- 1914b. — *Kommentar zum paläarktischen Teil der Gattung Zygaena des von Chr. Aurivillius und H. Wagner herausgegebenen Catalogus Lepidopterorum*. Mitt. Münchener Ent. Ges., 5. Jahrg. Nr. 5-8.
- 1921a. — *Beiträge zur Biologie der Gattung Zygaena F. IV. Über die Entwicklung der Zygaenenraupen*. Mitt. der Münchener Ent. Gesell., 11. Jahrg., Nr. 9.
- 1921b. — *Polymorphismus und Erblichkeit bei Zygaena ephialtes L.* Ent. Zeitschr. Frankfurt a.M., Jahrg. XXXV, Nr. 6.
1916. — *Kommentar zum paläarktischen Teil der Gattung Zygaena Fab. des früher von Ch. Aurivillius und H. Wagner, jetzt von E. Strand herausgegebenen Lepidopterorum Catalogus*. Teil II. Mitt. Münchener Ent. Gesell., 16. Jahrg., Nr. 1-8.
- 1895/96. CARADJA, A. VON. *Die Grossmetterlinge des Königreiches Rumänien*. Iris, Bd. VIII-IX.
1930. — *Beitrag zur Lepidopterenfauna der südlichen Dobrogea, insbesondere der sogenannten «Coasta de Argint»*. Bull. sect. scient. Acad. Roumaine, XIII an, n° 3.
- 1926-28. CARRARA, G. *I macrolepidotteri del Territorio di Trieste*. Atti Mus. stor. nat. Trieste. XI.
1887. CALBERLA, H. *Die Macrolepidopterenfauna der römischen Campagna und der angrenzenden Provinzen Mittel-Italiens*. Iris, Bd. I.

1932. CUÉNOT, L. *La genèse des espèces animales*. Librairie Félix Alcan, Paris.
1936. — *L'Espèce*. G. Doin & C^{ie}, éd. Paris.
1916. CULOT, J. *Guide du Lépidoptériste*. A. Jullien, éd. Genève.
1898. CZEKELIUS, D. *Kritisches Verzeichnis der Schmetterlinge Siebenbürgens*. Verh. u. Mitt. des Sieb. Vereins für Naturw., Bd. XLVII.
1930. DANIEL, F. und KOLB, L. *Beiträge zur Lepidopterenfauna Zentral-Ungarns*. Mitt. Münchener Ent. Ges., 20. Jahrg.
1930. DANNEHL, F. *Beiträge zur Makrolepidopteren-Fauna Südtirols, III. Teil*. Ent. Zeitschr. Frankfurt a.M., Jahrg. XXXXIII.
1937. DOBZHANSKY, Th. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New-York.
1851. DONZEL, H. *Notice entomologique sur les environs de Digne et quelques points des Basses-Alpes*. Lyon.
1899. FAVRE, E. *Faune des Macro-Lépidoptères du Valais et des régions limitrophes*. Schaffhouse.
1899. FLECK, E. *Die Macrolepidopteren Rumäniens*. Bulletin Soc. des Sciences, Jahrg. VIII. Bucarest.
1880. FREY, H. *Die Lepidopteren der Schweiz*. Leipzig.
1923. HEINRICH, R. *Beitrag zur Makrolepidopterenfauna von Digne (Basses-Alpes)*. Beiheft zum Jahrg. 1923 der Deutschen Ent. Zeit.
 I. Nachtrag. D. Ent. Zeit. 1928.
 II. Nachtrag. Id. 1938.
1923. HOFMANN, F. und KLOS, R. *Die Schmetterlinge Steiermarks*. Mitt. naturw. Ver. Steiermark, Bd. 59.
1911. HÖFNER, G. *Die Schmetterlinge Kärntens*. Mitt. des naturhist. Landesmuseums für Kärnten, Nr. 1-2.
1922. HOLIK, O. *Zyg. ephialtes v. peucedani Esp., eine eigene Art?* Zeitschr. des Österr. Ent. Vereines, 7. Jahrg., Nr. 7/9.
1929. — *Die Zygaenen Böhmens*. Sonderdruck aus Dr. J. STERNECK: «Prodromus der Schmetterlinge Böhmens».
1932. — *Polnische und ukrainische Zygaenen*. Iris, Bd. 46.
1933. — *Über Zygaenen-Bastardierungen im allgemeinen und die Kreuzung Z. filipendulae L. ♀ × Z. ephialtes L. ♂ im besonderen*. Iris, Bd. 47.
1937. — *Nouvelles races de Zygaena ephialtes L.* «Lambillionea». Revue mensuelle belge d'Entomologie, n^o 6.
1939. — *Rassenanalytische Untersuchungen an den in Polen vorkommenden Arten der Gattung Zygaena Fabr. (Lepidoptera)*. Ann. Mus. Zool. Polonici, Tom XII, Nr. 1.

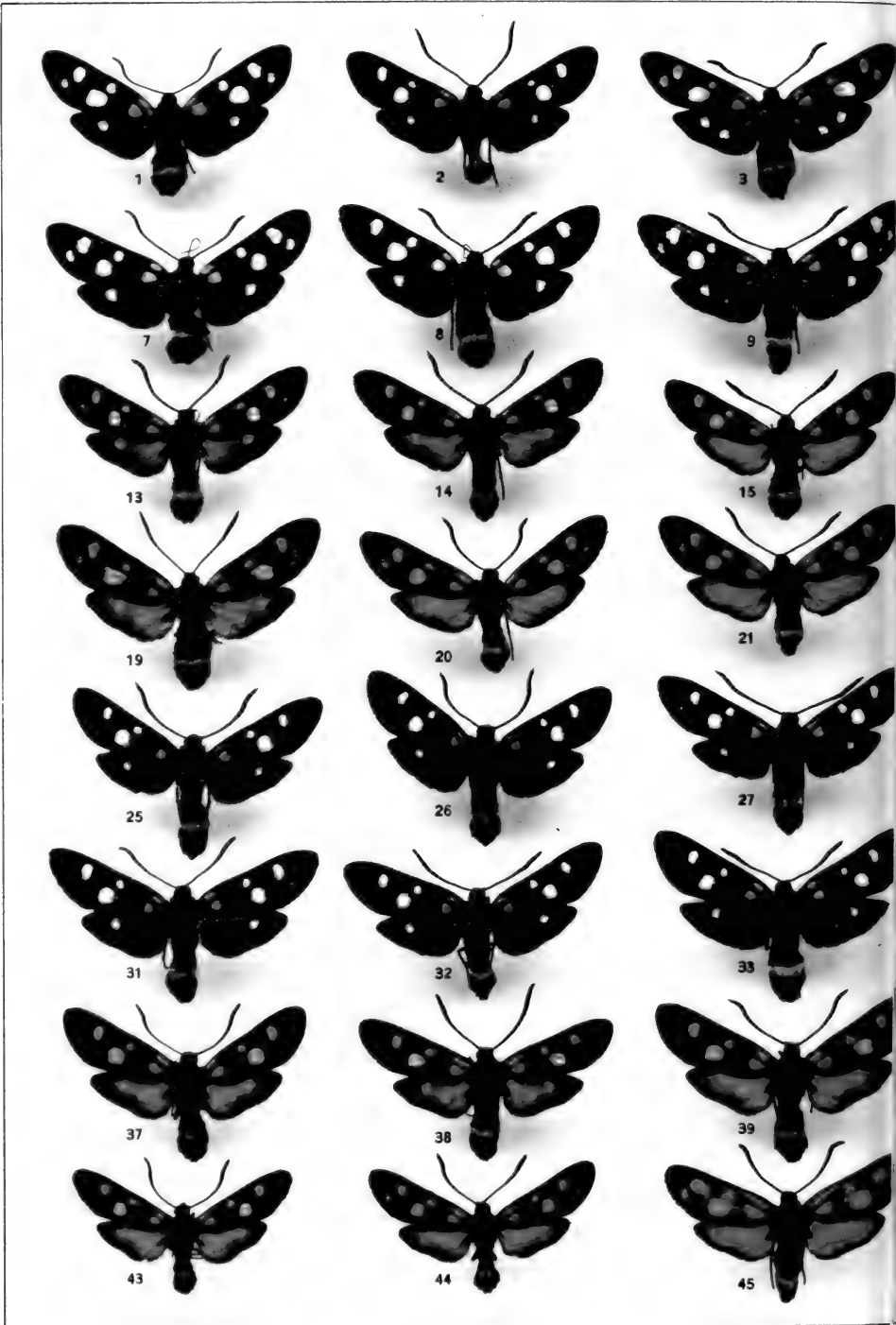
1897. HORMUZAKI, C. VON. *Die Schmetterlinge (Lepidoptera) der Bukovina*. Verh. zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. XLVII.
1912. KITT, M. *Über die Lepidopterenfauna des Ötztales*. Verh. zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. LXII.
1938. KOCH, M. *Zygaena Fab. III*. Ent. Zeitschr. Frankfurt a.M., Jahrg. LI, Nr. 45.
1919. LACREUZE, Ch. *Description de Lépidoptères peu connus du bassin du lac de Genève*. Bull. Soc. lépid. de Genève, vol. IV. fasc. 2.
- 1923/35. LHOMME, L. *Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique*. Edité par l'auteur.
1938. MATTHEY, R. et BOVEY, P. *La formule chromosomiale de Zygaena ephialtes L., de ses var. peucedani Esp. et coronillae Esp. et de l'hybride ephialtes ♂ × peucedani ♀*. C. R. Soc. Biol., t. CXXVII.
1935. MAKINO, S. *Phylogenetic relation of Lepidoptera and Trichoptera, reviewed from the studies on their chromosome-complex*. Jap. Journ. of Genetics, vol. XI.
1905. [MÖBIUS, E.] *Die Grossschmetterlinge des Königsreichs Sachsen*. Iris, Bd. 18.
- 1917/21. MÜLLER, A. *Die Zygaeniden, ihre Arten, Formen und Fleckenaberrationen*. VI. Tät. Bericht der Naturforsch. Ges. Baselland.
1937. NAVILLE, A. *Les bases cytologiques du « Crossing-over ». La dissymétrie préméiotique chez Bombyx mori*. La Cellule, t. XLVI.
- 1904/10. OBERTHÜR, Ch. *Etudes de Lépidoptérologie comparée*, Fasc. I, Fasc. IV. Rennes.
1808. OCHSENHEIMER, F. *Die Schmetterlinge von Europa*. Bd. II, Leipzig.
1932. OSTHELDER, L. *Die Schmetterlinge Südbayerns und der angrenzenden nördlichen Kalkalpen. Teil I, Die Grossschmetterlinge*. Beilage zum 22. Jahrg. der Mitt. Münchener Ent. Gesell.
- 1879/80. PEYERHIMHOFF, H. DE. *Catalogue des lépidoptères d'Alsace, 2^{me} éd., 1^{re} part. Macrolépidoptères*. Bull. Soc. hist. nat. de Colmar, 20^{me} et 21^{me} années.
1903. REBEL, H. *Studien über die Lepidopterenfauna der Balkanländer. I. Teil. Bulgarien und Ostrumelien*. Ann. des K. K. Naturhist. Hofmuseum, Bd. XVII.
1904. — *Idem. II. Teil. Bosnien und Herzegovina*. Id., Bd. XIX.
1938. — *Zur Lepidopterenfauna Kretas*. Iris, Bd. 52.
1931. REBEL, H. und ZERNY, H. *Die Lepidopteren-Fauna Albaniens, mit Berücksichtigung der Nachbargebiete*. Denkschr. der Akad. der Wissenschaften, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 103. Wien.
1938. REINIG, W. *Elimination und Selektion*. Verlag von G. Fischer, Jena.

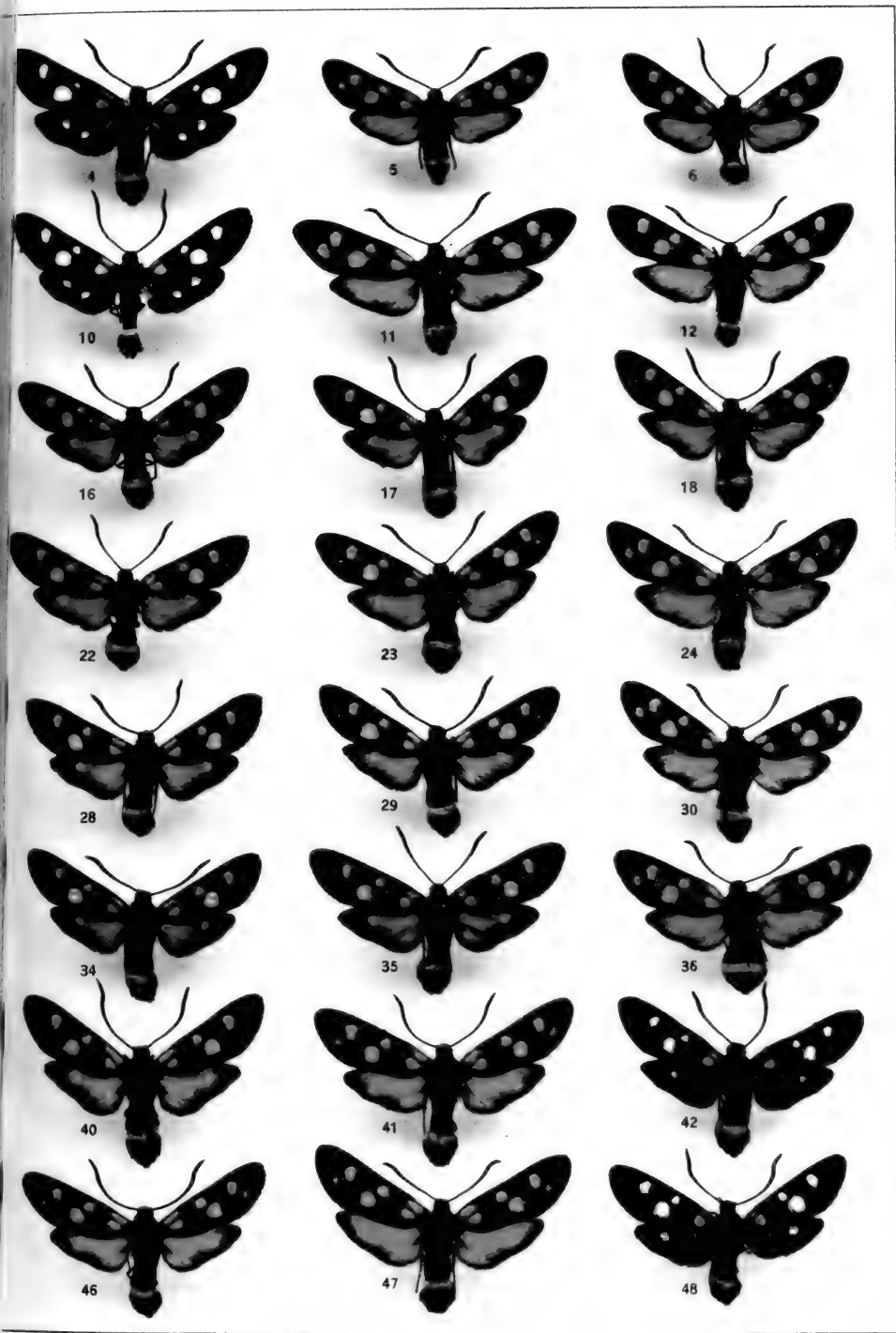
- 1930/31. REISS, H. *Die Grossschmetterlinge der Erde von Dr. A. Seitz: Gattung Zygaena Fab. Supplement, Bd. II.*
1940. — *Ein kleiner Ausschnitt über Zygaena ephialtes L. (Lep.)* Ent. Zeitschr., 54. Jahrg.
1898. REUTTI, K. *Uebersicht der Lepidopteren-Fauna des Grossherzogtums Baden, 2. Ausg. Verh. d. Naturw. Ver. in Karlsruhe, Bd. XII.*
1938. RICHARDS, O. W. *The formation of species. Methods of studying the early stages of evolutionary divergence in animals. Reprinted from « Evolution ». Essays presented to E. S. Goodrich. Ed. by G. R. de Beer. Oxford.*
1932. RONDOU, J. *Lépidoptères des Pyrénées. Ann. Soc. ent. de France, t. CI.*
1904. ROUGEMONT, F. DE. *Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtois. Bull. Soc. neuch. des sc. nat. Extrait des t. XXIX et XXXI.*
1910. SALAY, F. *Katalog der Makrolepidopteren Rumäniens. Bull. Soc. des Sciences.*
1921. SCHAWERDA, K. *Zeitschr. Oest. Ent.-Ver., Wien, 6. Jahrg. Nr. 12.*
1937. SCHNEIDER, C. *Die Lepidopterenfauna von Württemberg, Systematischer Teil I. Makrolepidoptera. Jahreshefte des Ver. f. vaterländische Naturkunde in Württemberg.*
1913. SEITZ, A. *Die Gross-Schmetterlinge der Erde. I. Abteilung, Bd. 2. Stuttgart.*
1912. SKALA, H. *Die Lepidopterenfauna Mährens. Verh. d. Naturforsch. Ver. in Brünn, Bd. 50.*
- 1931/32. — *Zur Lepidopterenfauna Mährens und Schlesiens. Acta Musei Moraviensis, Jahrg. XXX.*
1936. STURTEVANT, A. H. *Problèmes génétiques. Actualités scientifiques et industrielles, n° 408, Paris.*
1913. VORBRODT, K. *Bemerkungen zur Nomenklatur von Z. ephialtes L. Mitt. schw. ent. Gesell., vol. 12.*
1914. VORBRODT, K. und MÜLLER-RÜTZ, J. *Die Schmetterlinge der Schweiz. Bd. 2, Bern.*
1900. WAGNER, F. *Weiterer Beitrag zur Lepidopterenfauna von Pörtlach in Kärnten. Verh. zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. 50.*
1873. WÖCKE, M. F. *Verzeichniss der Falter Schlesiens. Zeitschr. f. Ent. N. F., Heft III. Breslau.*
1844. ZELLER, P. C. *Einige Bemerkungen über Zygänen. Stett. ent. Zeitung, Bd. 5.*
-

LÉGENDE DE LA PLANCHE EN COULEURS

- FIG. 1. — *Zygaena ephialtes* L. Forme typique, ♀ él. n° 21, Martigny.
 FIG. 2. — — *F. medusa* Pall., ♂ él. n° 20, Martigny.
 FIG. 3. — — *F. Sophiae* Favre, ♀ él. n° 68, Martigny.
 FIG. 4. — — *F. Aemilii* Favre, ♂ él. n° 65, Martigny.
 FIG. 5. — — *F. peucedani* Esp., ♀ él. n° 94, St.-Sulpice.
 FIG. 6. — — *F. athamanthae* Esp., ♂ él. n° 94, St.-Sulpice.
 FIG. 7. — — *F. coronillae* Esp., ♀ él. n° 64, Fischamend p. Vienne.
 FIG. 8. — — *F. trigonellae* Esp., ♀ él. n° 64, Fischamend p. Vienne.
 FIG. 9. — — *F. flavobipunctata* Favre, ♀ él. n° 64, Fischamend p. Vienne (2^{me} point de l'aile postérieure très petit !).
 FIG. 10. — — *F. Wutzdorffi* Hirschke, ♂ Brançon p. Martigny (Valais). Coll. J. Reverdin, Musée de Genève.
 FIG. 11. — — *F. ictERICA* Led., ♀ Wagstadt (Moravie).
 FIG. 12. — — *F. aeacus* Esp., ♀ reconstituée él. n° 70.
 FIG. 13. — ♂ hybride F₁ (♀ peucedanoïde rouge × ♂ éphialtoïde rouge) él. n° 29. *F. Günneri* Hirschke.
 FIG. 14. — ♂ hybride F₁ (♀ éphialtoïde rouge × ♂ peucedanoïde rouge) él. n° 33. *F. athamanthae-intermedia*.
 FIG. 15. — ♂ hybride F₁ (idem) él. n° 33. *F. athamanthae*.
 FIG. 16. — ♂ dihybride F₁ (♀ éphialtoïde jaune × ♂ peucedanoïde rouge) él. n° 63. *F. Metzgeri* Hirschke.
 FIG. 17. — (idem).
 FIG. 18. — (idem). *F. peucedani-intermedia*.
 FIG. 19. — ♀ hybride F₁ (♀ éphialtoïde rouge × ♂ peucedanoïde rouge) él. n° 33. *F. peucedani-intermedia*.
 FIG. 20. — ♀ hybride F₁ (idem) él. n° 33. *F. peucedani*.
 FIG. 21. — ♀ hybride F₁ (idem) él. n° 33. *F. peucedani*.
 FIG. 22. — ♀ dihybride F₁ (♀ éphialtoïde jaune × ♂ peucedanoïde rouge) él. n° 63. *F. peucedani-intermedia*.
 FIG. 23. — (idem). *F. peucedani*.
 FIG. 24. — (idem). *F. peucedani*.
 FIG. 25. — ♂ hybride F₁ (♀ éphialtoïde jaune × ♂ éphialtoïde rouge) él. n° 72. *F. medusa*.
 FIG. 26. — (idem).
 FIG. 27. — ♂ *coronillae* F₂ (♀ éphialtoïde jaune × ♂ éphialtoïde rouge) él. n° 78.
 FIG. 28-30. — *F. peucedanoïdes* jaunes reconstituées en F₂ du croisement (♀ éphialtoïde jaune × ♂ peucedanoïde rouge).
 Fig. 28. — *F. nigroaeacus* Bgff. ♂ él. n° 80 (dihybride F₁ él. n° 63)².
 Fig. 29. — *F. ictERICA-intermedia* ♂ él. n° 79 (dihybride F₁ él. n° 63)².
 Fig. 30. — *F. ictERICA* ♀ él. n° 79 (dihybride F₁ él. n° 63)².

- FIG. 31. — ♀ hybride F_1 (♀ éphialtoïde jaune × ♂ éphialtoïde rouge)
él. n° 72.
- FIG. 32. — (idem).
- FIG. 33. — ♀ *coronillae* F_2 (♀ éphialtoïde jaune × ♂ éphialtoïde rouge),
él. n° 78.
- FIG. 34-36. — F. peucedanoïdes rouges de la F_2 du croisement (♀ éphialtoïde jaune × ♂ peucedanoïde rouge).
- Fig. 34. — F. *Metzgeri* ♂ él. n° 79 (dihybride F_1 él. n° 63)².
- Fig. 35. — F. *Metzgeri* ♀ él. n° 69 (dihybride F_1 él. n° 63)².
- Fig. 36. — F. *peucedani* ♀ él. n° 79 (dihybride F_1 él. n° 63)².
- FIG. 37, 38, 39. — Formes peucedanoïdes rouges *bipunctata* réalisées par le croisement de retour: ♀ (♀ peucedanoïde rouge × ♂ éphialtoïde rouge) *unipunctata* × ♂ éphialtoïde rouge *bipunctata*.
- Fig. 37. — F. *athamanthae-bipunctata* ♂ él. n° 45.
- Fig. 38. — F. *athamanthae-bipunctata* ♂ él. n° 48.
- Fig. 39. — F. *peucedani-bipunctata* ♀ él. n° 51.
- FIG. 40, 41. — F. peucedanoïdes jaunes reconstitués par le croisement de retour ♀ (♀ éphialtoïde jaune × ♂ peucedanoïde rouge) × ♂ éphialtoïde jaune pur.
- Fig. 40. — F. *nigroaeacus* ♂ él. n° 70 (♀ dihybride F_1 él. n° 63 × ♂ éphialtoïde jaune él. n° 54).
- Fig. 41. — F. *icterica-intermedia* ♂ él. n° 70 (♀ dihybride F_1 él. n° 63 × ♂ éphialtoïde jaune él. n° 54).
- Fig. 42. — Forme éphialtoïde rouge reconstituée en F_2 du croisement (♀ éphialtoïde jaune × ♂ peucedanoïde rouge), f. *medusa* ♂ él. n° 69.
- FIG. 43. — F. *athamanthae* ♂ Cheserex sur Nyon.
- FIG. 44. — F. *peucedani* ♂ St.-Sulpice (Vaud).
- FIG. 45. — F. *peucedani* ab. *diffusa* Bgff. ♀ St.-Sulpice (Vaud).
- FIG. 46, 47. — F. peucedanoïdes jaunes reconstituées par le croisement de retour ♂ (♀ éphialtoïde jaune × ♂ peucedanoïde rouge) × ♀ éphialtoïde jaune pure.
- Fig. 46. — F. *icterica-intermedia* ♀ él. n° 81 (♀ éphialtoïde jaune él. n° 64 × dihybride F_1 él. n° 63).
- Fig. 47. — F. *icterica* ♀ él. n° 81 (idem).
- Fig. 48. — Forme éphialtoïde rouge reconstituée en F_2 du croisement (♀ éphialtoïde jaune × ♂ peucedanoïde rouge), f. *medusa* ♀ él. n° 69.





Etude biologique et cytologique de *Saga pedo* Pallas (Orthoptères-*Tettigoniidae*)

par

Robert MATTHEY

Avec les planches 2, 3, 4 et 17 figures dans le texte.

SOMMAIRE

	Pages
1. Introduction	92
2. Matériel	95
3. Morphologie et répartition des <i>Saga</i> valaisannes	97
4. Quelques données sur la biologie des <i>Saga</i> en liberté et en captivité; technique d'élevage	100
5. Techniques histologiques	105
6. Analyse cytologique	108
A. La formule chromosomiale	108
B. L'Ovogenèse	114
I. Le petit accroissement	115
II. Le grand accroissement	117
III. La maturation	121
IV. L'évolution des cellules folliculaires	122
V. Les débuts de la segmentation	125
7. La distribution géographique de <i>Saga pedo</i> et le problème de sa parthénogenèse	127
8. Conclusions	136
9. Bibliographie	137

INTRODUCTION

La Parthénogénèse — accidentelle ou naturelle — n'est pas phénomène très répandu chez les *Saltatoria*: parmi les *Gryllidae*, le cas de *Myrmecophila acervorum* PANZ. est classique, mais cytologiquement inexploré; nous savons seulement que ce commensal des Fourmis se reproduit presque exclusivement par thélytoquie, les ♂♂ étant toujours d'une grande rareté. Chez un autre Grillon, *Loxoblemmus frontalis* SHIR., OHMACHI (1929), à la suite de tentatives de croisements interspécifiques, a obtenu un certain nombre de larves ♀♀ de type maternel pur et possédant 12 chromosomes, comme leur mère. L'origine parthénogénétique de ces individus est donc infiniment probable: du fait que ces produits étaient diploïdes et parce que Mc NABB (1928) a montré que les divisions de maturation sont peut-être déclanchées par l'entrée du spermatozoïde, OHMACHI conclut qu'il n'y a pas eu de divisions réductionnelles; les observations de ROBERTSON (1930), comme celles de KING et SLIFER (1934), montrent que cette assertion est pour le moins douteuse, et que, bien plus probablement, il y aura eu régulation au cours de l'embryogénèse d'une formule primitivement haploïde.

Chez des *Acrididae* américains appartenant aux genres *Apotettix* et *Paratettix*, NABOURS (1919), NABOURS et FOSTER (1925), puis ROBERTSON (1930) ont mis en évidence les faits suivants: dans le cas le mieux étudié (*Paratettix texanus* Hancock), il s'agit d'une parthénogénèse accidentelle chez une espèce normalement bisexuée. Lorsqu'il y a fécondation, la descendance est normale et compte autant de ♂♂ que de ♀♀. La reproduction parthénogénétique donne par contre presque uniquement des ♀♀. Au point de vue cytologique, ces ♀♀, issues de mères thélytoques, possèdent un nombre de chromosomes qui varie de 7 à 14. Si les 14 éléments sont présents, les homologues sont placés côte à côte, ce qui laisse présumer l'inaccomplissement de la seconde division de maturation. Lorsqu'il y a 7 chromosomes, chacun d'entre eux est deux fois plus épais que dans le cas précédent, ce qui renforce l'hypothèse formulée précédemment. Enfin, lorsque ROBERTSON observe 7 plus 1, 7 plus 2,

7 plus N chromosomes, il remarque qu'il y a aussi 7 moins 1, 7 moins 2, 7 moins N éléments épais. On peut alors admettre que la seconde division est déclanchée dans le cas normal, c'est-à-dire lorsqu'il y a fécondation, par l'entrée du spermatozoïde et nous avons affaire, en somme, à une parthénogénèse diploïde, puisque, lors même que le nombre haploïde (7) est présent, il s'agit de chromosomes épais, de bivalents.

KING et SLIFER (1934) après avoir montré que la parthénogénèse facultative est très fréquente chez les *Acrididae* américains ont étudié le mécanisme cytologique du phénomène chez *Melanoplus differentialis*: la méiose est identique à ce qu'elle est dans un développement normal; c'est-à-dire que l'œuf commence son développement avec une formule haploïde qu'une régulation ultérieure ramène au chiffre 2N. D'après les auteurs eux-mêmes, il est très vraisemblable qu'une même explication est valable pour les cas analysés par ROBERTSON dont l'hypothèse n'est pas acceptable.

Chez les *Tettigoniidae*, il existe une tendance très nette à la parthénogénèse accidentelle, laquelle a été observée par ZACHER (1928) chez *Phlugiola redtenbacheri* Karny, par SWEZEY (1929) chez *Xiphidiopsis lita* Hebard, par EICHLER (1938) chez *Phlugiola dahlmica* n. sp. CAPPE DE BAILLON (1933) a obtenu au cours d'un élevage de *Drymadusa fletcheri* Burr., espèce bisexuée fréquente en Chine, plusieurs larves d'origine parthénogénétique, dont quelques-unes évoluèrent en imagos (sexe ?). Le même auteur a étudié les conditions cytologiques de la parthénogénèse chez *Leptophyes punctatissima* Bosc.: des ♀♀, séquestrées avant maturité, ont pondu quelques œufs (18 en moyenne) qui entrèrent en développement: « Au moment de la ponte, le noyau de l'ovocyte se trouve sur le bord convexe de l'œuf (face dorsale chez les *Phaneropterinae*), à peu près à égale distance des deux pôles. C'est là que s'opèrent les deux divisions de maturation: la première est achevée 24 heures après la ponte; la seconde, 12 heures plus tard. Les globules polaires ne sont pas expulsés et dégèrent sur place. A peine constitué, le noyau de l'œuf se divise, parfois tout à côté des globules polaires, mais le cytoplasme qui englobe les deux masses télophasiques demeure indivis, et deux faits permettent de croire que leur fusion suit de très près leur division: 1° l'apparition d'un noyau volumineux à la place qu'elles occupaient; 2° le nombre diploïde des chromosomes dans les éléments qui proviennent de la division de

ce noyau... Les plaques équatoriales ... comptent 32 chromosomes dont 2 hétérochromosomes en V. Cette formule, du type XX, est la formule caractéristique des femelles normales du *L. punctatissima*. Tous les embryons sont du sexe femelle. »

Accidentelle chez les *Tettigoniidae* précités, la parthénogénèse thélytoque devient l'unique mode de reproduction chez un Orthoptère très intéressant, la *Saga pedo* Pallas, type de la sous-famille des *Saginae* dont nous donnerons plus loin une esquisse systématique et zoogéographique. Pour l'instant, je me contenterai de dire que *S. pedo* possède une distribution géographique très vaste, de l'Espagne aux steppes de la Russie méridionale, en passant par le sud de la France, le canton du Valais, l'Autriche et les Balkans; très rare dans l'ouest de son habitat, la *Saga* devient un peu plus commune dans l'est, principalement dans la péninsule balkanique où elle coexiste avec d'autres espèces bisexuées. Biologiquement, notre espèce est caractérisée par une spanandrie extrême: les travaux de KRAUSS (1878), de CHOPARD (1922) et surtout de BUGNION (1931), ce dernier épuisant à peu près la bibliographie ancienne du sujet, nous livrent les renseignements que voici: en Espagne, en France en Suisse, le ♂ n'a jamais été trouvé. Il est vrai qu'en raison de la rareté de l'insecte, l'enquête n'a porté que sur un chiffre assez restreint d'individus: BUGNION évalue à 50 le nombre des *Saga* capturées en France jusqu'en 1905; depuis cette date l'insecte a été retrouvé un certain nombre de fois: cf. G. MINGAUD (1908), M. MOURGUE (1935), S. J. ALBAILLE (1932).

Avant 1939, seuls 5 exemplaires suisses étaient connus auxquels deux années de chasse me permettent d'ajouter 14 sujets, tous des femelles. Dans la région dalmate, un ♂ authentique a été trouvé près de Fiume (KRAUSS 1878) alors qu'en Bulgarie et en Yougoslavie on n'a jamais rencontré que des ♀♀. Dans sa révision récente des Orthoptères de l'Europe centrale, RAMME (1927) affirme que seuls deux ♂♂ sont connus.

BÉRENGUIER (1906) ayant obtenu des larves à partir d'œufs pondus par une ♀ séquestrée, le fait même de la parthénogénèse est parfaitement établi.

MATÉRIEL

Depuis une dizaine d'années j'ai cherché à me procurer un Insecte si intéressant au cours des quelques journées entomologiques que je consacre chaque année, en compagnie du Dr DE BEAUMONT, à la région xérothermique des Follaterres, près de Martigny, en Valais; c'est en effet à cet endroit que la *Saga* a été trouvée, pour la première fois sur sol suisse, par un Lépidoptérologue genevois, LACREUZE, en 1911. Et pourtant, de 1929 à 1939, je n'ai jamais rencontré l'espèce qui était devenue, pour mes compagnons de course et pour moi, un légendaire sujet de plaisanteries, un animal presque fabuleux. Le 23 juin 1939, alors que vers 11 heures, j'examinais le contenu de mon filet avec lequel j'avais fauché pendant quelques minutes des touffes d'Euphorbes en fleurs, j'eus la surprise d'y trouver une *Saga*! Après 3 heures de fauchage ininterrompu je me trouvai en possession de 5 larves, provenant visiblement de la même ponte: en effet leurs dimensions étaient presque identiques et toutes les cinq venaient de muer. C'est probablement à cette circonstance que je dois si riche récolte. Pour muer, les *Saga* montent au sommet des herbes et des touffes de fleurs où le filet les capture, alors qu'entre les mues, elles se tiennent dans l'épaisseur de la végétation et très près du sol; protégées alors par leur remarquable homochromie, et plus encore par leur immobilité, elles sont inaccessibles au chasseur. Le 27 juin, le Dr DE BEAUMONT trouvait encore, au même endroit, une *Saga*, plus jeune que les précédentes et qui mourut le lendemain, après avoir raté sa mue: il faut en effet noter que les insectes sont très délicats à l'époque des changements de peau, qu'ils ne supportent pas d'être dérangés, et que la brutalité du fauchoir agissant sur des téguments en pleine crise explique la forte mortalité observée, non seulement par moi, mais par divers auteurs.

En 1940, le désir de compléter l'étude ébauchée sur le matériel de 1939 me ramenait aux Follaterres: bredouille à deux reprises, je finissais, lors d'une troisième tentative, par capturer, le 31 juillet, 2 ♀♀ adultes. Me rendant alors compte que seul, je ne parviendrais jamais à réunir un nombre suffisant de sujets, je fis insérer une

annonce dans les journaux valaisans : le succès dépassa mon attente ; outre un nombre impressionnant de Mantès, de *Leptophyes*, d'*Orphanina*, de *Barbitistes*, et même de Sauterelles vertes, je reçus en effet 6 *Sagas*, soit une larve et 5 ♀♀ adultes.

C'est donc avec 14 animaux capturés dans la nature que j'ai pu entreprendre l'étude cytologique de la *Saga pedo*.

Au total, j'ai débité en coupes sérieées les appareils génitaux entiers de quatre larves et d'une ♀ adulte, matériel auquel il faut encore ajouter 81 œufs parvenus à leur taille définitive et qui ont été, soit pondus, soit prélevés dans les ovaires. Sous une lamelle de 25/35 il est possible de placer huit sections et, dans ces conditions il faut environ dix lames pour chaque œuf. C'est dire que mon enquête a été conduite sur des bases très larges puisque j'ai examiné plus d'un millier de préparations.

En 1940, j'ai encore pu réserver une trentaine d'œufs à partir desquels j'espère, au cours de la saison prochaine, réussir l'élevage « *ab initio* » de l'espèce qui nous occupe.

Pour compléter ce chapitre, relatif au « matériel » utilisé, je vais le faire suivre de quelques indications sur la morphologie, la biologie et la distribution de *Saga pedo* en Valais. Peut-être le lecteur estimera-t-il que ces données ne sont pas à leur place dans un travail dont l'intérêt est avant tout cytologique. Cependant, et puisque ce mémoire reçoit l'hospitalité de la *Revue suisse de Zoologie*, il m'a paru que les naturalistes de notre pays seraient heureux d'avoir quelques précisions sur l'un des Insectes les plus remarquables — mais aussi fort mal connu — de notre faune.

MORPHOLOGIE ET RÉPARTITION DES SAGA VALAISANNES

L'examen des 8 ♀♀ adultes que je possède permet de fixer la physionomie de la « race » valaisane. Par comparaison avec les données puisées dans la littérature, il apparaît nettement que c'est à une petite forme que nous avons affaire: comme le montre le tableau ci-contre, la plus grande de mes *Saga* n'atteignait, vivante, que 99 mm., alors que l'exemplaire figuré grandeur naturelle par BUGNION (1931) et provenant de la Camargue, mesurait 125 mm., ce qui correspond également aux chiffres maximaux de CHOPARD (95-123 mm.).

Saga adultes : mensurations.

Saga	L. T.	L. C.	Pr.	F. P.	Ov.
4	92	61	11	40	30
B	99	65	12	42,5	34
C	98	58	11	42	34,5
D	92	58	9	41	32
E	89	57,5	10	40	32,5
F	88	55	10	38	34
G	94	64	10	39	32
H	87	57	10	39	32
soit:	87-99	55-65	9-12	38-42,5	30-34,5
CHOPARD:		61-78	12-14	43-46	34-45
RAMME:					35
TÜMPEL:		60-66			33-36

La longueur totale (L. T.) a été prise sur l'animal vivant, les autres mesures sur l'insecte desséché. L. C. = longueur du corps; Pr. = pronotum; F. P. = fémur postérieur; OV. = oviscapte.

Le fémur postérieur a été mesuré avec le trochanter; pour obtenir sa longueur réelle, il faut soustraire 1,5 mm. du chiffre donné; l'oviscapte a été mesuré sur sa face ventrale à partir de l'extrémité de la plaque sous-génitale qui en recouvre la base (sur 1 mm. environ).

Je noterai encore que les dimensions indiquées par RAMME et TÜMPEL sont légèrement inférieures à celles de CHOPARD, tout en

demeurant supérieures aux nôtres. Il est très vraisemblable que ces différences de taille doivent s'expliquer par la différence des conditions œcologiques, l'insolation et la température, singulièrement; il peut alors s'agir, soit d'un simple accommodat, soit de la filtration par le milieu d'une forme petite, mais robuste.

Je n'ai pu, en raison des circonstances actuelles, comparer mes *Saga* avec des animaux de provenance différente, aussi donnerai-je, sans commentaires, le petit tableau ci-dessous, lequel contient les données relatives au nombre d'épines, caractère très employé dans la systématique des *Saginae*, mais dont la valeur exacte, faute de statistiques portant sur un nombre suffisant d'individus, demeure problématique.

Nombre d'épines.

Individus:	4		B		C		D		E		F		G		H		
	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	
Rangée antérieure (A) ou postérieure (P)																	
Fémur antérieur .	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	
Fémur interméd. .	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	
Tibia antérieur .	11	10	9	11	10	10	11	11	10	10	10	10	11	11	10	9	
Tibia interméd. .	11	11	10	9	10	10	11	10	11	10	11	10	9	9	11	8	

La coloration de sept de mes *Saga* est celle qui est décrite dans les traités d'Orthoptérologie: la variation n'atteint guère que les taches sombres situées au-dessus de la bande claire latérale, sur les tergites abdominaux: ces taches manquent totalement chez l'un de mes sujets, sont indiquées sur quatre autres, et fortement marquées sur les deux derniers.

La 8^{me} de mes *Saga* adultes, capturée à 1200 mètres, au-dessus de Fully, présente une coloration toute différente: la couleur fondamentale verte est remplacée par du gris-souris, un peu violacé et la bande latérale, d'un jaune pâle, est limitée par du brun clair et non par le pourpre habituel. S'agit-il d'une variation individuelle

ou d'un caractère génotypique (auquel cas cette forme mériterait d'être dénommée) c'est ce que j'espère préciser par l'élevage des œufs issus de cet animal.

Distribution en Valais: Voici encore un tableau qui renseignera le lecteur sur la provenance et la fécondité de mes sujets:

Saga	Stade	Trouvée le	A	Stade VII	Stade VIII	Morte ou tuée le	Œufs de taille définitive
1	VI	23.6.39	Follaterres			T. 26.6	
2	VI	23.6.39	Follaterres	30.6		T. 1.7	
3	VI	23.6.39	Follaterres			M. 3.7	
4	VI	23.6.39	Follaterres	3.7	19.7	T. 28.8	pondus: 15 ovaire: 28
5	VI	23.6.39	Follaterres	8.7		T. 10.7	
6	V (?)	27.6.39	Follaterres			T. 28.6	
A	VII	26.7.40	Ardon			T. 4.8	
B	VIII	31.7.40	Follaterres			T. 13.8	pondus: 0 ovaire: 11
C	VIII	31.7.40	Follaterres			T. 14.8	pondus: 0 ovaire: 8
D	VIII	8.8.40	Saxon			T. 23.8	pondus: 3 ovaire: 25
E	VIII	13.8.40	Verdan-Fully			T. 13.8	pondus: 0 ovaire: 15
F	VIII	17.8.40	Fully			T. 17.8	pondus: ? ovaire: 20
G	VIII	20.8.40	Chiboz-Fully			T. 20.9	pondus: 44 ovaire: 14
H	VIII	12.9.40	Chiboz-Fully			T. 13.9	pondus: ? ovaire: 18

Si l'on ajoute à ces données celles de BUGNION (1931), soit les captures faites à Brançon, entre Villeneuve et Bex, à Saxon et à Scinglio, on constate que la *Saga* occupe en Valais, et principalement sur la rive droite du fleuve, la région du vignoble et les premiers contreforts alpins où sa limite supérieure peut provisoirement être fixée à 1200 mètres. De la région de Fully, où elle semble ne pas être trop rare, la *Saga* s'étendrait, d'une part, jusque vers l'embouchure du Rhône, d'autre part, et surtout, jusqu'à la zone de Sion. L'exem-

plaine citée de Scinglio (BUGNION écrit «La Sengle») a été capturé à plus de 800 mètres, et l'un de mes sujets provient, comme je l'ai indiqué plus haut, d'une station située en dessus de Fully, à 1200 mètres. Il n'est donc pas sans intérêt de noter que l'hiver, déjà rigoureux à ces altitudes, ne semble pas nuire à notre insecte, qui, par contre, est étroitement lié à des habitats xérothermiques très exposés au soleil. Un coup d'œil sur le tableau où sont présentés mes exemplaires montrera encore que, chose curieuse, la fécondité n'est pas proportionnelle à la taille: alors que mes deux *Saga* les plus grandes ne renfermaient respectivement que 8 et 11 ovocytes, des sujets plus petits en contenaient de 15 à 43, le maximum appartenant à l'individu gris pris à 1200 mètres, et qui avait mûri 58 ovules, nombre énorme si l'on songe que le poids moyen d'une *Saga* est de 4,5 grammes et que 58 œufs pèsent plus de 2,5 grammes!

A ce propos, je rappellerai encore que le nombre moyen d'œufs a été évalué par JAUS (1934) à 25-40 (région de Vienne, Autriche) et par BÉRENGUIER à 15-23 (midi de la France). Il est donc possible que notre observation ait une valeur générale et que la fécondité soit réellement en raison inverse de la taille. Les œufs qui parviendront à maturité se développant surtout pendant le dernier stade larvaire, on comprend que si la vitesse de croissance est très grande (régions très chaudes) ces germes puissent manquer du temps nécessaire à leur évolution.

QUELQUES DONNÉES SUR LA BIOLOGIE DES SAGA EN LIBERTÉ ET EN CAPTIVITÉ; TECHNIQUE D'ÉLEVAGE

Les observations que j'ai pu faire sur la *Saga* en liberté sont peu nombreuses. J'ai déjà signalé la présence de larves en mue dans les touffes d'Euphorbe, et, d'une façon plus générale, au faite des graminées, mais je n'ai jamais vu de *Saga* sur des arbres ou des arbustes, alors que LEUZINGER a capturé, à Saxon, deux ♀♀ sur des abricotiers, et que, dans la région viennoise, WERNER (1905) dit l'avoir trouvée sur des noisetiers et des chênes, cependant que JAUS (1934), comme moi-même, a toujours surpris l'insecte à terre, dans l'herbe des pentes sèches.

Des deux ♀♀ adultes que j'ai observées, l'une se chauffait au soleil, à 11 h. 30, sur une touffe de thym en fleurs (pl. 4). La seconde a été trouvée au cours d'une chasse nocturne patiemment poursuivie; à 22 h. 30, ma lanterne éclaira soudain une *Saga* adulte, qui, au sommet de quelques grandes herbes, dévorait un *Stenobothrus*. Cette observation fut pour moi la confirmation d'une idée que l'étude d'individus captifs m'avait suggérée: en dépit de son héliophilie très forte, la *Saga* doit être d'habitudes essentiellement nocturnes.

En captivité, *Saga pedo* est un animal totalement inintéressant. Si l'on songe d'ailleurs que les Orthoptères ne présentent en général quelque attrait que par leurs mœurs sexuelles — ici fatalement absentes ! — on ne sera guère surpris de cette constatation. Aplati sur le sol de son terrarium, ou plus souvent encore, agrippé aux parois de celui-ci, l'animal demeure des heures entières sans faire un mouvement, ou bien se déplace quelque peu pour demeurer en pleine insolation.

Bien plus, et quoique j'eusse grand soin de placer dans mes cages de nombreuses Sauterelles (*Stenobothrus*, *Oedipoda*, *Metrioptera*, *Pholidoptera*), je n'ai qu'à deux reprises constaté la capture d'une proie: la *Saga* est d'une maladresse incroyable, et ses pattes antérieures, dont BÉRENGUIER donne une terrifiante description, sont remarquablement impropres à la contention et surtout à la préhension des proies: elles ne peuvent être projetées en avant et se referment, avec quelle lenteur, dans un plan à peu près perpendiculaire au plan de symétrie du corps. Les mouvements sont mal assurés et l'aliment tombe souvent sur le sol, où la *Saga* se montre généralement incapable de le retrouver. Je me suis assez rapidement rendu compte que les *Saga* captives meurent de faim (d'où les insuccès notés par divers entomologistes) parce qu'elles sont mues par un tactisme qui les porte à s'installer contre les parois verticales de leurs terrariums, position dans laquelle il leur est impossible de maîtriser une proie. Dans la Nature, ce tactisme les amène au sommet des graminées où, les pattes intermédiaires et postérieures étant cramponnées à quelques chaumes, les pattes prédatrices sont libres de se mouvoir vers le bas, condition *sine qua non* de leur efficacité.

Ce fait étant reconnu, il est facile d'élever les *Saga* — larves âgées ou Imagos — sans perte aucune: deux ou trois fois par jour,

l'animal est saisi (à plein corps et jamais par les pattes !) et maintenu légèrement d'une main, le pouce étant placé sous le sternum et l'index sur le mésonotum. De l'autre main, l'éleveur présente une sauterelle tenue entre les doigts (l'usage de la pince est à proscrire parce que la *Saga* mord fortement et peut ainsi s'abimer les mandibules) et la replace obstinément devant la bouche de son élève, et ce, jusqu'au moment où la *Saga*, souvent après plusieurs minutes d'agitation convulsive, de morsures profondes et de ruades grotesques, finit par se calmer et par commencer son repas. Après une semaine environ, la *Saga* s'habitue, dans une certaine mesure, à ce mode d'alimentation et renonce lorsqu'elle perçoit la main de l'éleveur, à se jeter sur le dos, dans une attitude cataleptique, ou à fuir à grandes enjambées maladroitement; la besogne, toujours astreignante, devient alors un peu plus facile.

La consommation débute invariablement par une profonde morsure à la nuque, cette première prise étant longuement maintenue. Puis, brusquement, la *Saga* relâche sa prise pour mordre, longuement aussi, en plein thorax; si inepte que paraisse l'Insecte, nous le voyons pourtant posséder un instinct de tueur qui frappe d'abord aux ganglions cérébroïdes, puis dans la chaîne nerveuse thoracique. La proie est ensuite dévorée, sans méthode bien précise; le contenu de l'estomac est le plus souvent rejeté, celui de l'intestin ingéré; les glandes génitales, la région rectale, et, dans une plus faible mesure, les cuisses postérieures et la musculature thoracique semblent être les morceaux favoris.

Lorsque le temps est beau, les cages (constituées par une charpente légère sur laquelle est tendu un treillis métallique à mailles fines, cages auxquelles il faut donner de grandes dimensions, par exemple 70/ 40/ 60) demeurent jour et nuit en plein air. Par temps gris, pluvieux ou froid, je garde les animaux au laboratoire, les terrariums (individuels !) étant chauffés au moyen de lampes électriques à filament de charbon et éclairés par d'autres lampes de 100 W. L'optimum thermique semble être aux environs de 25-28°. Dans de telles conditions, l'appétit se maintient chez mes *Saga* qui sont fort voraces: une ♀ adulte accepte volontiers une ration quotidienne de trois criquets de la taille d'une *Oedipoda* ♀. La pulpe des cerises et des prunes est également consommée, mais, contrairement à l'assertion de JAUS, je n'ai jamais vu boire mes sujets que j'ai dès lors élevés sans jamais leur donner de l'eau.

Ponte: Aux approches de la ponte, l'héliophilie devient extrême et l'abdomen exécute des pulsations continuelles. Le dépôt des œufs a toujours eu lieu de nuit et ce n'est qu'à deux reprises que j'ai surpris l'Insecte enfonçant son oviscapte dans le sol, une fois à 15 heures, une fois à 19 heures. Dans le sable qui garnit le fond de mes terrariums, la ♀ enfonce son oviscapte à plusieurs reprises, puis le retire, cherchant longuement une place favorable; je n'ai jamais assisté à la ponte proprement dite, mais chaque matin, je criblais le sable où je trouvais les œufs pondus durant la nuit. Le rythme de la ponte est assez irrégulier; voici, à titres d'exemples, les observations faites chez deux de mes sujets.

1 ^o <i>Saga</i> 4:	Jour	Nombre d'œufs
	15.8.1939	1
	16	2
	18	3
	19	2
	20	1
	21	2
	22	1
	26	1
	28	2
		animal sacrifié; encore 28 œufs
2 ^o <i>Saga</i> G:		
	27.8.1940	2
	29	1
	1.9	6
	2	4
	3	4
	7	2
	9	5
	13	8
	15	9
	17	2
	18	1
		animal sacrifié; encore 14 œufs

Sur ce point mes observations ne concordent pas avec celles de BÉRENGUIER qui a observé que la ponte s'effectuait, à plusieurs reprises et à plusieurs jours d'intervalle, les œufs étant généralement pondus vers le milieu du jour. JAUS a vu la période de ponte débiter vers la mi-septembre pour se prolonger jusque dans le mois d'octobre, les œufs étant pondus au début de l'après-midi. Il est possible que la ponte nocturne de mes *Saga* soit due au fait que je gave mes animaux pendant le jour, alors que dans la nature, ils semblent se nourrir de nuit. Cette inversion du rythme nycthé-

méral de l'alimentation pourrait fort bien se répercuter sur celui de la ponte.

Oeufs et larves: l'œuf est bien connu (BÉRENGUIER 1905, HAHN 1931); ses dimensions sont très uniformes: 12/3 mm. (BÉRENGUIER donne 10/3 et CHOPARD 12/4); son chorion est très résistant et de couleur brune.

En ce qui concerne la larve, son élevage complet n'a jamais été réussi; d'après des observations faites sur 3 larves distinctes, BÉRENGUIER (1907) a reconstitué le cycle évolutif que je résume ici.

Age	Mues	Longueur du corps	Longueur de l'oviscapte
15 jours	1	12 mm.	à peine visible
29	2	23	indiqué
44	3	31	5 mm.
56	4	35	11
69	5	40	26
81	6	50	30
92	7	55	34
106	8	60	35
111		69	36

D'après ce tableau, *Saga pedo* aurait donc un nombre de mues supérieur à celui que BÉRENGUIER a noté chez d'autres *Tettigoniidae*, et qui est généralement de 5 (*Ephippigera*, *Barbitistes*, *Leptophyes*). Je dois cependant noter que le cycle proposé coïncide assez mal avec mes constatations: 5 des larves que j'ai trouvées à Martigny en juin 1939 mesuraient de 52 à 54 mm. de longueur totale (cette longueur étant prise sur l'animal vivant; les mêmes larves, desséchées, présentent une longueur du corps égale à 38 mm., l'oviscapte en mesurant 15).

L'une de ces larves (*Saga* n° 4), découverte le 23 juin, a mué le 3, puis le 19 juillet. Elle devait donc être au Stade VI lorsque ja la capturai, mais ses dimensions — 38 et 15 mm. — sont bien inférieures à celles que BÉRENGUIER propose pour ce stade: 50 et 30. D'autre part, l'âge correspond assez bien... Il y a là un point obscur que j'espère éclaircir par l'élevage *ab ovo*, au cours de la saison prochaine.

J'ai pu, comme je viens de le dire, suivre la mue imaginale de la *Saga* n° 4: après 2 jours de jeûne, l'Insecte se suspendit au plafond de sa cage; commencé à 9 h. 45, le processus s'achevait après une heure et demie, sans présenter de particularités remarquables. Les derniers organes dégagés furent les antennes et le bout de l'abdomen.

TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

J'ai pu étudier les débuts de l'évolution ovocytaire et le petit accroissement en utilisant comme matériel les tubes ovariens des larves. A ce moment, il est possible de recourir aux méthodes cytologiques les plus raffinées et les images obtenues sont certainement toutes proches de la réalité. Le grand accroissement, par contre, ainsi que les processus de la maturation sont d'analyse difficile en raison de la grande taille de l'œuf (12/3 mm.) et de la quantité de vitellus qu'il renferme. Il devient alors nécessaire de s'adresser à des mélanges fixateurs brutaux, mais pénétrants, et de substituer à l'usage de la paraffine, celui de la celloïdine¹. Les images obtenues sont alors souvent plus grossières que ne le désirerait le chercheur contraint de se plier aux exigences du matériel.

Stades jeunes: Les ovaires de mes sujets ont été fixés selon diverses formules. Finalement je n'ai retenu que le FLEMMING acétique fort et le même liquide, dilué de moitié avec de l'eau distillée. Les mélanges picriques, assez favorables pour l'analyse des stades préméiotiques, ont le défaut de contracter les cinèses et de rendre impossible le dénombrement des chromosomes. Quant au liquide de HERMANN, vanté par MOHR (1914), il ne m'a pas donné une seule figure utilisable.

Après lavage, déshydratation, passage par l'essence de cèdre et inclusion dans la paraffine, j'ai coloré mes coupes, épaisses de

¹ Ce n'est qu'après avoir élaboré tout mon matériel que j'ai eu connaissance de la technique de KING et SLIFFER (1933) permettant de couper les œufs de *Salpatoria* inclus dans la paraffine. Je dois ajouter que quelques essais de cette méthode ont été décevants.

12 μ , soit par l'hématoxyline ferrique (technique classique), soit par le FEULGEN, selon une méthode que j'ai élaborée et qui, dans le cas particulier, m'a donné des résultats parfaits. J'utilise la même variante pour l'étude des chromosomes dans les blastoderms de Reptiles et d'Oiseaux, et, d'une façon plus générale, toutes les fois que j'ai affaire à un matériel trop riche en vitellus pour autoriser l'emploi de l'hématoxyline. Après fixation au FLEMING, les coupes, hydratées, sont hydrolysées par HCl/N pendant 55 minutes, dans une étuve réglée à 58 degrés. La coloration à la fuchsine sulfureuse est prolongée durant 24 heures. Au cours de la déshydratation, je plonge mes préparations dans de l'alcool absolu renfermant très peu de vert-lumière (solution au 1/20.000^{me}, environ).

Grâce à la longue durée de l'hydrolyse et de la coloration, le résultat est magnifique et les chromosomes prennent une teinte pourpre très saturée. On évite ainsi de colorer le vitellus et les nombreuses granulations sidérophiles qui, après emploi de l'hématoxyline ferrique, obscurcissent beaucoup les images. Tout à fait indépendamment de moi, SHIWAGO (1939) a adopté la même technique pour l'étude des cinèses embryonnaires chez les Oiseaux.

Stades âgés (grand accroissement et réduction): Les œufs des *Saltatoria* représentent, avec leur chorion épais et leur vitellus abondant, des objets particulièrement défavorables à l'étude cytologique. J'ai reconnu d'emblée qu'il est impossible de travailler avec la paraffine et j'ai mis au point la technique suivante, partiellement inspirée de Mc NABB (1928).

Fixation: Les œufs, pondus ou prélevés dans la cavité générale, sont plongés dans le liquide fixateur où je les transperce immédiatement et à plusieurs reprises avec une épingle entomologique 000. Après une demi-heure, je découpe un volet dans le chorion de la région moyenne de l'ovocyte. Des mélanges fixateurs que j'ai employés (GILSON, CARNOY, PETRUNKEVITCH, BOUIN), le premier nommé est le meilleur que je prépare de la façon suivante:

Solution saturée de HgCl ₂ dans l'alcool à 95°	1 partie
Chloroforme	1 partie
Acide acétique glacial	1 partie

La durée de la fixation est de 2 heures en moyenne, puis, après les lavages habituels à l'alcool iodé et à l'alcool à 70°, je déshy-

drate mes pièces dans 3 bains d'alcool à 95° (les 3 bains durant 24 heures en tout), puis dans 2 bains d'alcool absolu prolongés chacun pendant 12 heures.

Inclusion: les ovocytes séjournent 24 heures dans l'alcool-ether, puis une semaine dans chacun des bains suivants:

Celloïdine (SCHERING et KAHLBAUM)	2%
Celloïdine	4%
Celloïdine	8%

Je laisse alors le volume de la celloïdine se réduire de moitié, par évaporation du solvant dans un exsiccateur; il est indiqué de procéder lentement, par exemple de remettre le couvercle après quatre heures d'évaporation, pour ne l'enlever à nouveau qu'au bout de quelques heures. En opérant de cette façon ménagée, il ne se forme pas de bulles, et la réduction de volume sera atteinte en deux à trois jours. J'expose alors 24 heures aux vapeurs d'alcool à 70°; le bloc durci est plongé dans le même alcool et coupé à 25 μ d'épaisseur sur un microtome à glissières. Les sections, soigneusement sériées ont été collées au collodion (0,8 %) puis colorées à l'hémalun et montées au baume. Ces diverses manipulations sont fastidieuses et surtout très longues, mais les résultats ont été si parfaits que je n'ai que rarement perdu une coupe. Dès que la coque de l'œuf est devenue brune, c'est-à-dire aux approches de la ponte, il n'est plus possible de la couper au microtome et il devient indispensable de déganguer l'ovocyte. Cette opération, pratiquée dans l'alcool à 95°, est assez facile et respecte macroscopiquement le contenu du germe. Microscopiquement, elle s'accompagne souvent de quelques déchirures dans les couches superficielles où, précisément, s'organise le blastoderme.

Dessins: Toutes mes observations ont été exécutées à l'aide du nouveau microscope « Ortholux » à tube binoculaire de Leitz. Pour le dessin, ce dernier est remplacé par un tube monoculaire incliné porteur de la chambre claire. Il faut évidemment recevoir l'image sur un plan perpendiculaire à l'axe du tube, ce qu'une tablette *ad hoc* placée à droite du microscope permet de faire. Selon la finesse des détails à mettre en évidence, je me suis servi de divers grossissements et je me fais une règle d'agrandir 2,3 fois (au moyen d'un quadrillage approprié) l'esquisse obtenue. Il est ainsi souvent possible d'intégrer, dans un dessin d'ensemble obtenu avec un

grossissement assez faible des détails relevés avec une combinaison optique beaucoup plus puissante.

Les figures de mes planches ont été achevées en combinant l'emploi du lavis, de la plume et du crayon CONTÉ, alors que celles du texte ont été exécutées à la plume.

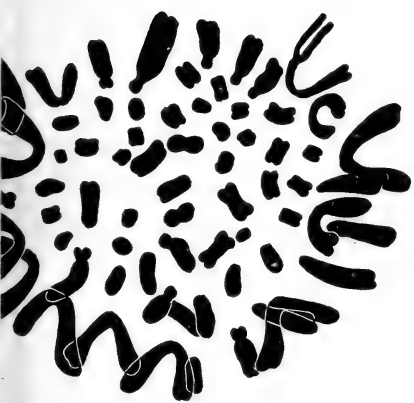
Enfin, les caryogrammes ont été établis en projetant au moyen d'un épidiroscope, les figures des caryocinèses sur le revers blanc d'une feuille de papier noir glacé. Les chromosomes, agrandis 3,8 fois par la projection, sont alors dessinés puis découpés et collés, la face noire en dessus. La reproduction ramène ces sériations à l'échelle des dessins ayant servi à leur confection.

ANALYSE CYTOLOGIQUE

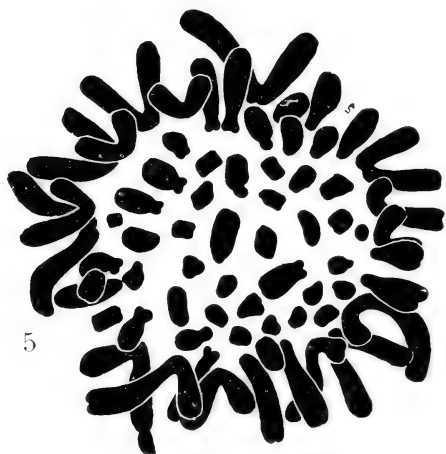
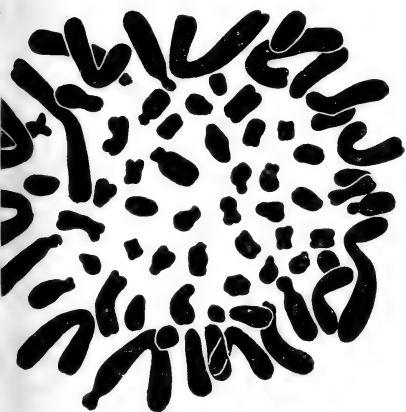
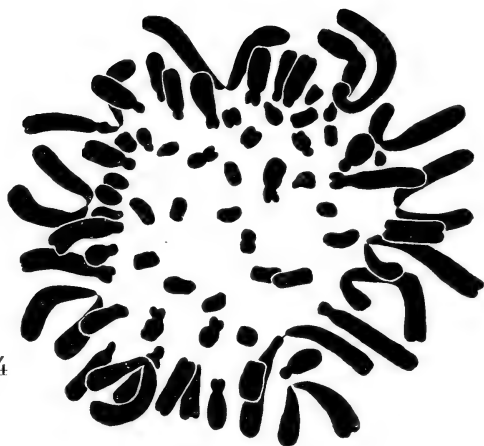
A. La formule chromosomiale.

Le matériel le plus adéquat à l'étude des chromosomes est représenté par les cellules épithéliales folliculaires, au début du grand accroissement ovocytaire. Les mitoses y sont nombreuses parmi lesquelles il est assez facile de trouver bon nombre de métaphases susceptibles d'une analyse fouillée. Le choix d'un matériel somatique ne peut être critiqué (en raison d'une éventuelle polyploidie somatique, phénomène fréquent chez les Insectes) puisque l'étude de l'ovogénèse nous montrera clairement que les cellules folliculaires sont chromosomiquement normales et diploïdes. D'autre part, ces cellules ont été étudiées par de nombreux auteurs dans de nombreuses espèces où elles se sont toujours révélées diploïdes (cf. MOHR, 1914; BUCHNER, 1909).

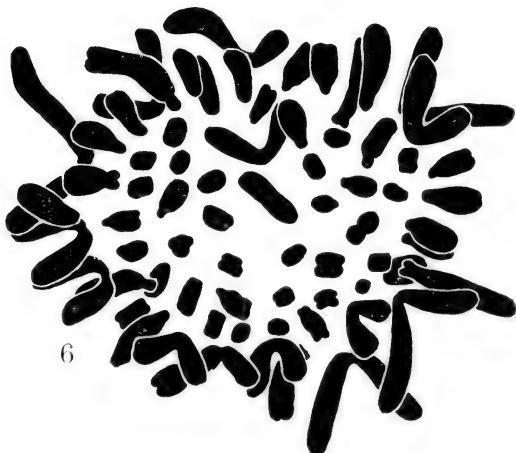
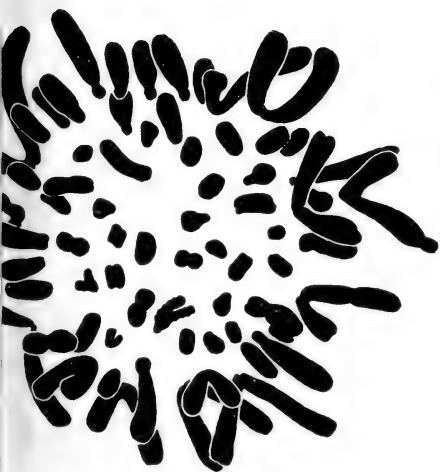
Malgré la grande taille de ces mitoses (20-25 μ) et des chromosomes qu'elles renferment, un dénombrement précis est difficile en raison du chiffre élevé d'éléments; après avoir étudié une trentaine de cinèses, je puis affirmer que la formule diploïde normale est de 68. Cependant, j'ai rencontré plusieurs cellules qui, en dépit de conditions très favorables à l'observation, m'ont fourni 66, 67, 69, 70 et même 71 chromosomes. Ces nombres sont suffisamment voisins de 68 pour qu'il soit difficile de décider s'il s'agit de la courbe d'erreurs inhérente à toute observation complexe, ou bien,



4



5



6

fig. 1-6. — Caryocinèses somatiques dans l'épithélium folliculaire de jeunes ovocytes.
FLEMMING. HEIDENHAIN OU FEULGEN. 2500.

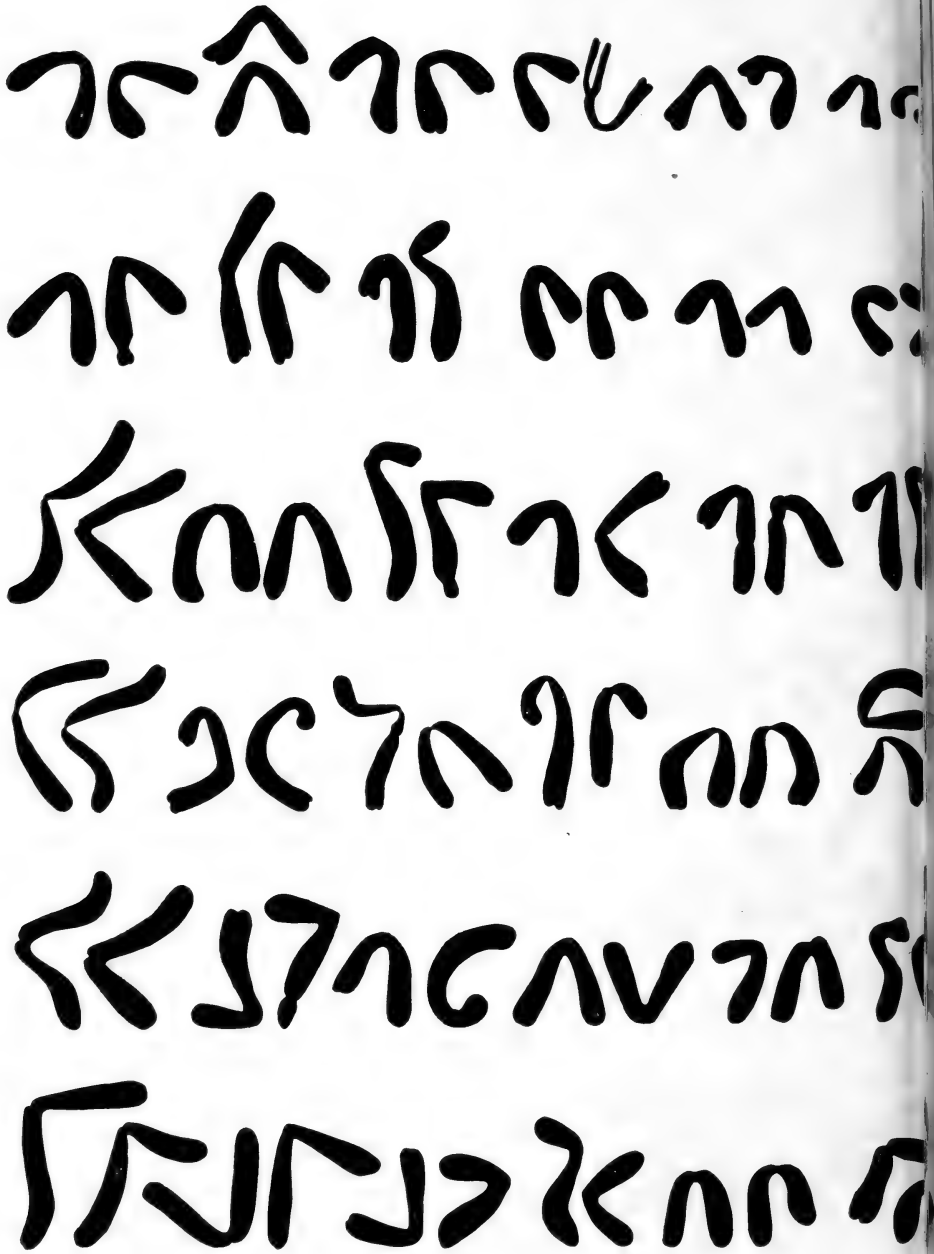


FIG. 7-12. — La sériation des chromosomes



dans les caryocinèses des fig. 1-6.

d'une courbe de variabilité réelle propre au matériel: je crois que cette seconde hypothèse est exacte, ce qui ressortira des remarques ci-dessous.

L'arrangement des chromosomes est très constant, une couronne de grands éléments, parmi lesquels de nombreux V, entourant des chromosomes plus petits et centraux (fig. 4-6).

L'appariement de ces chromosomes (fig. 7 à 12) permet des constatations dont quelques-unes sont assez suggestives. La formule typique me paraît représentée par l'assortiment suivant (fig. 1, 2, 4 et 7, 8, 10): 6 paires de V, les trois premières paires étant comparables entre elles et un peu plus grandes que les trois dernières; l'attachement y est médian ou submédian; suivent 56 bâtonnets à centromère terminal ou subterminal et dont les 24 premiers forment 12 couples de longueur assez rapidement décroissante, alors que des 32 derniers, le 32^{me} n'est guère que la moitié du premier.

Dans les figures 3, 9 et 6, 12 (cette dernière comptant 71 chromosomes, soit trois petits éléments supplémentaires) il y a sept paires de V, soit une paire en surplus. L'analyse montre que ces deux V appartiennent à la catégorie petite ou moyenne. Enfin, dans les figures 5, 11, il y a huit couples de V, soit deux paires supplémentaires.

Ces anomalies sont difficiles à expliquer, mais ne paraissent pas exceptionnelles chez les formes parthénogénétiques où manque, à chaque génération le correctif de la meiose. Par exemple, voici comment CAPPE DE BAILLON (1938) résume ses investigations sur la cytologie des Phasmes parthénogénétiques: « anomalies dans les divisions, variations légères de la formule diploïde normale, polyploïdie occasionnelle, ... telles sont les principales modifications chromosomiques observées au cours de l'élevage parthénogénétique des espèces bisexuées ». Il n'est d'ailleurs pas improbable que ces anomalies restent liées à la lignée somatique et que les cellules ovogoniales en division montrent formule plus stable. C'est là un des points que l'élevage de larves très jeunes me permettra, je l'espère, d'élucider.

*La formule chromosomiale des Tettigoniidae
comparée à celle de S. pedo.*

Dans un travail récent (1938), ASANA, MAKINO et NIYAMA ont réuni en un tableau les résultats de l'étude chromosomique des

Tettigoniidae: Si l'on ajoute à leurs données la note que j'ai publiée sur *Ephippigera vitium* (1939), nous constatons que le nombre d'éléments est remarquablement constant à travers la série des sous-familles: *Phaneropterinae* de 28 à 34; *Mecopodinae* de 28 à 36; *Pseudophyllinae*: 36; *Xiphidiinae* de 32 à 34; *Conocephalinae* de 24 à 34; *Locustinae* de 30 à 36; *Decticinae* de 32 à 34; *Hexacentrinae* de 32 à 34; *Ephippigerinae*: 30.

Deux espèces, *Tachycines asynamorus* Aden et *Distrammena japonica* Karny, étudiés respectivement par MOHR (1934) et MAKINO (1931) ont un nombre plus élevé de chromosomes, soit 58. Mais il semble bien que la place de ces deux genres ne soit pas parmi les *Tettigoniidae*, mais bien dans la famille des *Stenopelmatidae*.

Par conséquent, tous les *Tettigoniens* examinés jusqu'ici au point de vue cytologique possèdent 24-36 chromosomes (♀♀). La formule de *Saga pedo* prend ainsi, avec ses 68 éléments, un caractère très insolite. Il n'est pas possible d'expliquer un tel comportement par la rupture des atélomitiques, hypothèse due à ROBERTSON et dont la fécondité s'est montrée très grande: en effet, le grand nombre de chromosomes observés chez *Saga pedo* ne s'interprète nullement dans le cadre d'une telle théorie: le nombre fondamental (j'entends par là le nombre des chromosomes exprimés en éléments télomitiques) des *Tettigoniidae* n'est en général guère plus élevé que le nombre réel et ne dépasse jamais 36. Chez *S. pedo*, c'est à 80 chromosomes que nous arrivons, si nous comptons chaque V pour deux éléments unitaires.

Deux hypothèses sont alors possibles:

1° Toute la sous-famille des *Saginae* serait caractérisée par un nombre élevé de chromosomes et cytologiquement s'écarterait beaucoup des autres *Tettigoniidae*. Nous pourrions alors supposer, soit qu'il s'agit d'un groupe très anciennement différencié, soit que les *Saginae*, dans leur ensemble, ont une origine polyploïde.

2° Les espèces bisexuées du genre *Saga* auraient une formule voisine de celle des autres *Tettigoniidae*, et l'espèce *S. pedo* serait un polyploïde (probablement tétraploïde ou octoploïde) dont la constitution chromosomique serait précisément en rapport avec la parthénogénèse. Cette hypothèse, étayée par des considérations d'ordre zoogéographique que j'exposerai plus bas, ferait donc de notre espèce un cas typique de parthénogénèse géographique (VANDEL).

Cependant, si séduisante que soit cette conception, elle se heurte, dans une certaine mesure, au fait que notre *Saga* n'a pas des dimensions plus grandes que celles des autres espèces du groupe, ce qui serait normal si celle-là est tétraploïde, celles-ci diploïdes. On sait cependant que cette règle n'est pas absolue et que la taille des polyploïdes n'est souvent pas supérieure à celle des diploïdes (DARLINGTON).

En l'absence de documents sur les *Saga* bisexuées, lacune que je déplore et que seules les circonstances actuelles m'ont empêché de combler, il serait oiseux de discuter plus longuement un problème qui comporte encore trop d'inconnues. Nous espérons être en mesure dès l'été prochain de donner ici même les renseignements qui nous font encore défaut sur le comportement chromosomique des espèces bisexuées.

B. L'Ovogenèse.

L'appareil génital de *Saga pedo* ne montre guère de particularités originales: c'est le type panoïstique classique (cf. SCHRÖDER, 1928), avec son filament terminal, sa chambre germinale et sa portion distale tubulaire élargie. Des coupes transversales permettent de fixer le nombre des tubes à 20 environ, pour chacun des ovaires. Il peut être intéressant de signaler — chez une espèce parthénogénétique — la présence d'un réceptacle séminal normalement constitué.

Le matériel ayant servi à l'étude de l'ovogenèse comporte, d'une part, des coupes à la paraffine de gonades prélevées chez des individus de 48 et de 52 mm., d'autre part des coupes à la celloïdine d'ovaires et d'ovocytes murs appartenant à des ♀♀ adultes. La plus jeune des larves examinées mesurait donc 48 mm., stade trop tardif pour autoriser l'analyse de la période de multiplication: les données que j'ai moissonnées sont en effet trop rares pour que j'en fasse état ici: je signalerai cependant que, dans quelques divisions ovogoniales, j'ai pu me rendre compte que le nombre de chromosomes était supérieur à 60 et vraisemblablement de 68, chiffre qui, comme nous l'avons établi plus haut, correspond à la formule diploïde.

I. LE PETIT ACCROISSEMENT.

Avant de passer à l'analyse des divers stades, je dégagerai les conclusions générales que suscite l'observation: certaines figures demeurent d'interprétation difficile et suggèrent l'hypothèse d'une conjugaison — au moins temporaire — des associés synaptiques (voir par exemple, pl. 2, fig. 2, les noyaux inférieurs). Mais, d'une façon générale, le petit accroissement est caractérisé par l'absence de phénomènes synaptiques: les stades en bouquet (BUCHNER, 1909, MOHR, 1914) si évidents chez la Sauterelle verte, les Oedipodes et les Gryllons, font ici complètement défaut; dans les ovaires de *Tettigonia viridissima* à l'état imaginal, j'ai retrouvé, encore après la fécondation, de superbes bouquets, la polarisation se manifestant constamment de la synapsis à la diploténie. Chez *Saga pedo*, je n'ai jamais vu de tels aspects, dont la persistance jusqu'au stade adulte dans les formes bisexuées, rend bien improbable la critique que l'on pourrait formuler: de tels stades ne se rencontreraient-ils pas chez des larves plus jeunes que les miennes? Une telle hypothèse ne peut être complètement écartée dont je tenterai, au cours de la saison prochaine, d'éprouver la solidité.

Alors même qu'une parasyndèse devrait se rencontrer tout au début de l'accroissement, soit dans des ovaires prélevés chez des sujets très jeunes, l'essentiel de mes observations subsisterait, qui réside dans la constatation suivante: à des stades que je dénommerai pseudo-diplotène, pseudo-strepsitène, pseudo-diacinétique, il n'y a pas de tétrades mais des chromosomes univalents fissurés en nombre diploïde, ce que j'ai pu établir, notamment pour les noyaux figurés planche 2, figures 3 et 4, par la numération directe: le chiffre obtenu est largement supérieur à 55 alors que le nombre haploïde serait de 34. Ainsi, qu'il y ait ou non synapsis — et je penche pour la négative — que l'union se produise pour être rapidement dissoute, ou ne se produise pas, dès la diploténie le nombre diploïde d'éléments est mis hors de doute.

Voici maintenant les détails de l'évolution ovocytaire tels qu'ils apparaissent au cours de ce que j'estime être leur cycle normal.

Les cytes les plus jeunes (pl. 2, fig. 2, le noyau du haut) sont relativement petits, le diamètre nucléaire moyen ne dépassant pas 25 μ ; il existe un gros nucléole basophile (également colorable au Feulgen), rarement deux; le noyau semble sombre et présente un

grand nombre de filaments chromatiques très fins et relativement peu colorables, d'où l'aspect décidément leptotène de ce noyau.

Le diamètre nucléaire augmente maintenant jusqu'à un maximum de 35 μ , les chromosomes plus épais se colorent plus fortement alors que le nucléoplasme devient beaucoup plus clair; nous avons insensiblement passé de l'aspect leptotène à l'aspect pachytène sans qu'éclatât la moindre manifestation synaptique.

Je place ensuite dans ma sériation le noyau caractéristique de la planche 2, figure 3, dont je ferai le stade pseudo-diploène (ou strepsitène). Après que, au début de mes recherches, j'eus constaté, dans ce noyau, la présence des chromosomes fortement fissurés, en nombre diploïde, je me demandai s'il ne s'agissait pas, peut être, de la prophase d'une cellule folliculaire (on sait que les éléments souches de cette lignée sont dans les ovaires panoïstiques des Orthoptères, mélangés avec les cellules germinatives de la chambre germinale); mais j'ai eu ensuite l'occasion de trouver de telles prophases cytologiquement identiques à ce qu'elles seront plus tard, alors que, groupées en épithélium folliculaire, les cellules épithéliales entoureront les ovocytes parvenus au début de leur grand accroissement (pl. 2, fig. 1). Dans le noyau qui nous occupe, les chromosomes sont profondément fissurés et les deux chromatides ne semblent reliées qu'au niveau du centromère et par les points d'intersection que représentent la rencontre des deux spirales relationnelles (DARLINGTON) qu'elles figurent. A partir de ce stade, l'un des deux nucléoles prend un aspect biparti sans que je sois en mesure de préciser s'il s'agit d'une paire hétérochromosomique en hétéropycnose ou d'un corps chromatoïde organisé.

Entre cette pseudo-diploène (ou strepsiténie) et la pseudo-diacinèse (pl. 2, fig. 4), il faut peut être intercaler un stade diffus (pl. 2, fig. 2 et 3, noyaux inférieurs) lequel s'accompagnerait d'une contraction marquée. L'étude attentive de la sériation me rendrait plutôt enclin à placer la pseudo-diacinèse immédiatement à la suite de la pseudo-diplostrepsiténie et à localiser le stade diffus et la contraction qui l'accompagne au début du grand accroissement: des noyaux, tels ceux de la figure 4 de ma planche 2 (partie inférieure du dessin) extériorisent une structure qui prélude à l'évanouissement total des chromosomes, lors des phases initiales du grand accroissement.

Quoi qu'il en soit, les chromosomes pseudo-diacinétiques (pl. 2, fig. 4) offrent un aspect tout particulier: chacun d'entre eux est composé de deux moitiés symétriques placées de part et d'autre de l'étroite fente correspondant au plan de fissuration homéoty-pique, au plan futur de division.

Vers l'extérieur, ces chromatides élargies s'effilent en de ténus prolongements chromatiques qui se perdent dans l'enchylème nucléaire: beaucoup de ces chromosomes présentent alors l'aspect d'un papillon aux ailes étalées.

Bientôt après intervient le stade diffus: les chromosomes pâlisent, disparaissent; les ovocytes qui jusqu'alors avaient évolué dans la chambre germinale, s'engagent dans les portions plus distales du tube ovarique où nous les trouvons toujours dans le même ordre: immédiatement après la chambre germinale, deux éléments sont côte à côte; ensuite, après que l'accumulation de réserves leur a donné des dimensions plus grandes, ils s'alignent en une file régulière, un par un, l'ovule le plus distalement placé étant aussi le plus avancé (pl. 2, fig. 5).

Le nombre moyen d'œufs pondus étant approximativement égal au nombre de tubes ovariques, il est fort possible que, dans la règle, chaque tube ne mûrisse qu'un germe unique.

II. LE GRAND ACCROISSEMENT.

La migration du noyau: Le noyau qui se trouvait jusqu'ici au centre de l'ovocyte et à égale distance des deux pôles (fig. 13 A), se dirige maintenant vers l'extrémité distale (soit caudale, d'après la loi de HALLEZ) de celui-ci. Ce phénomène, encore inapparent dans l'ovocyte de 1 mm., se manifeste clairement au moment où la taille atteint 2,3 mm. (fig. 13 B); toujours situé sur le grand axe de la cellule, le noyau est à peu près trois fois plus rapproché du pôle caudal que du pôle céphalique. Dans l'ovocyte de 6 mm. (fig. 13 C), le noyau, après avoir dévié vers la face convexe de l'ovocyte, a atteint sa position définitive, où, dès maintenant, nous le trouverons jusqu'à la fin de la période de maturation (voir aussi la fig. 14). Le déterminisme de cette migration est obscur et me paraît lié à l'établissement de la symétrie bilatérale: il y a là un problème de mécanique embryonnaire que je reprendrai volontiers quelque jour. Ce déplacement du noyau a été signalé autrefois par

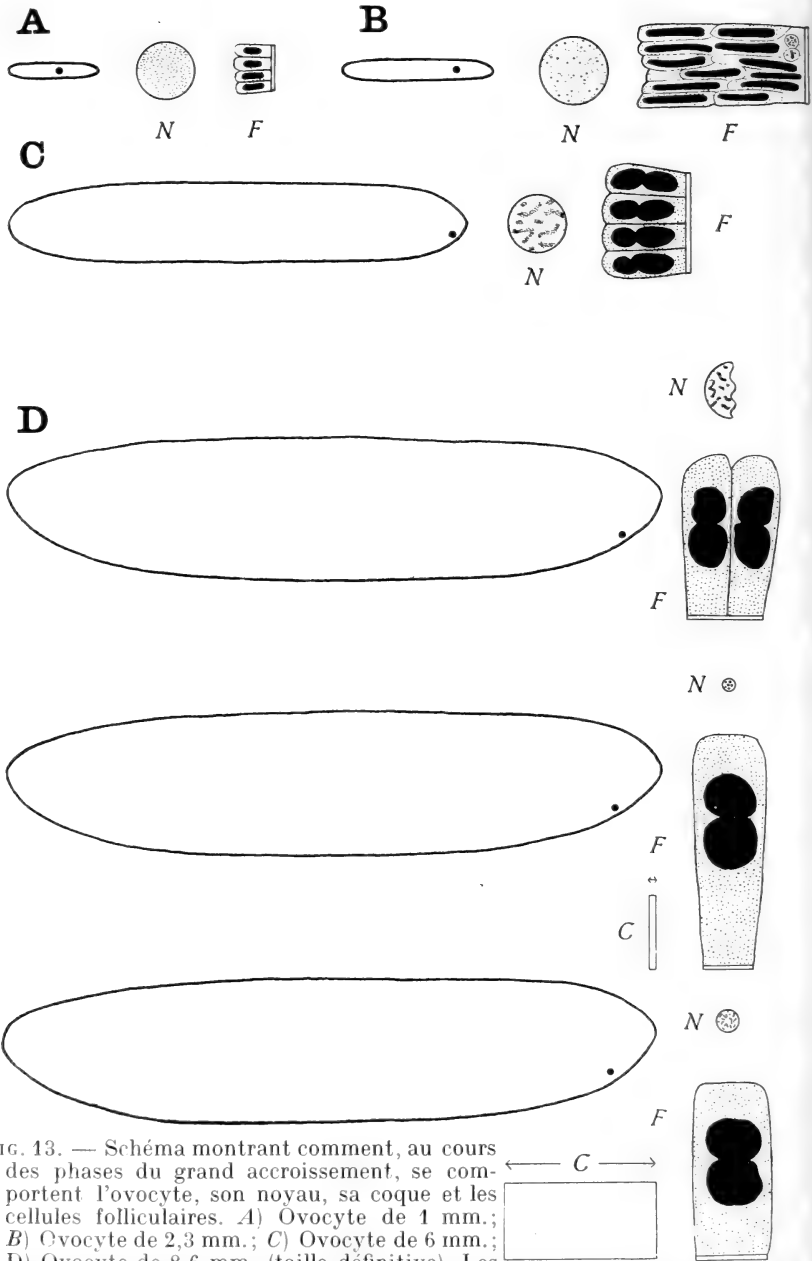


FIG. 13. — Schéma montrant comment, au cours des phases du grand accroissement, se comportent l'ovocyte, son noyau, sa coque et les cellules folliculaires. A) Ovocyte de 1 mm.; B) Ovocyte de 2,3 mm.; C) Ovocyte de 6 mm.; D) Ovocyte de 8,6 mm. (taille définitive). Les positions successives du noyau dans l'ovocyte sont représentées par de petits cercles noirs. Le grossissement est de 10 fois pour les ovocytes; 100 fois pour les noyaux (N); 100 fois pour l'épaisseur de la coque (C); 250 fois pour les cellules folliculaires (F). L'extrémité caudale de l'ovocyte est à droite.

WHEELER (1889), chez *Blatta*, plus récemment par Mc NABB (1928) chez des *Saltatoria* appartenant aux genres *Circotettix* et *Chortophaga*, insectes chez lesquels la position nucléaire est la même que dans l'espèce qui nous occupe. Par contre, CAPPE DE BAILLON (1933), dans la relation de ses observations sur la parthénogénèse accidentelle des *Leptophyes*, dit qu'au moment de la ponte le noyau est équidistant des deux pôles.

Transformations nucléaires: Le noyau de l'ovocyte au début de son grand accroissement (pl. 2, fig. 5) ne montre plus de chromosomes distincts, mais des plages, faiblement colorées; quelques trainées d'une poussière chromatique sont bien visibles ainsi que, à la périphérie, en dehors de la membrane nucléaire, une quantité de petits nucléoles basophiles (mais non colorables au FEULGEN) apparemment rejetés par le noyau; ce dernier a un diamètre moyen de 70 μ .

Peu avant le début de la migration nucléaire (fig. 13 A et pl. 3, fig. 8) le noyau atteint 80 μ et se présente toujours avec le même aspect; cependant, les plages ont disparu, qui indiquaient encore, au stade précédent, la localisation des chromosomes. En dehors de la membrane nucléaire, les minimes nucléoles persistent, très nombreux; le cytoplasme est encore finement granuleux.

Dans l'ovocyte de 2,3 mm. (fig. 13 B et pl. 3, fig. 9) la taille du noyau atteint son maximum, soit 95 μ . Les chromosomes réapparaissent sous forme de plages légèrement plus foncées que l'enhyème nucléaire sur le fond hyalin duquel elles se détachent, ponctuées de fines granulations chromatiques. Le rejet nucléolaire a cessé tandis que, dans l'ovoplasme, se déposent de nombreux sphérules protéïdiques, conséquence directe de l'intense activité des cellules folliculaires (comme nous le verrons par la suite).

L'ovocyte atteint 6 mm. (fig. 13 C, et pl. 3, fig. 10), cet accroissement considérable devant s'effectuer en un temps très court puisque je n'ai jamais trouvé de stades intermédiaires; le diamètre du noyau a diminué (82 μ) et la membrane nucléaire est devenue très indistincte, masquée qu'elle est par d'innombrables vacuoles cytoplasmiques ainsi que par des sphérules protéïdiques et lipoi-diques, ces derniers faisant leur première apparition. Les chromosomes en chenille sont devenus bien distincts et se montrent formés par l'alternance irrégulière de bandes sombres et claires, ce qui

leur confère une assez grande ressemblance avec les « chromosomes salivaires » des Diptères. Les segments sombres envoient vers l'extérieur du chromosome de fins prolongements qui se confondent avec les éléments d'un réseau nucléaire excessivement fin et enchevêtré (probablement un artifice de fixation), dans les mailles duquel se rencontre un gros nucléole faiblement basophile.

L'œuf atteint sa taille définitive (fig. 13 D, et pl. 3, fig. 11) et le noyau subit une remarquable modification de forme et de volume: de sphérique qu'il était, il devient amiboïde, avec une face convexe, de contour irrégulièrement sinueux, tournée vers le centre de l'œuf, alors que, par une face aplatie orientée vers la périphérie, il semble émettre des pseudopodes; schématiquement, nous le pouvons représenter par une lentille plan-convexe ayant 70 μ de diamètre et 30 μ d'épaisseur; les chromosomes, comparés à ce qu'ils étaient au stade précédent, ont diminué à peu près de moitié, en longueur comme en largeur. Leur colorabilité s'est améliorée, laquelle est surtout liée à certains segments transversaux (chromomères ou éléments resserrés d'une spirale ?). Le réseau si fin de l'enchylème est encore visible, alors que le cytoplasme périnucléaire s'enrichit en globules lipoidiques.

Jusqu'à, et y compris ce stade, l'œuf, prélevé dans l'ovaire, montre une coloration jaune-saumoné assez franche, due au vitellus vu à travers l'épithélium folliculaire. La transformation subséquente de cette coloration en un blanc toujours plus opaque nous indique que le chorion a commencé de se former, ce qui, microscopiquement est visible sur la figure 12 de ma planche 3 (voir aussi fig. 14). La contraction nucléaire est extrême et probablement due partiellement à la fixation. Le diamètre du noyau n'atteint plus qu'une vingtaine de μ et les chromosomes, fortement basophiles, sont contractés au maximum en une masse centrale entourée d'une zone hyaline dont il est difficile de dire si elle appartient en propre au noyau ou au cytoplasme, ou si, encore, la structure qu'elle extériorise n'est pas la résultante visible d'actions nucléales et plasmiques combinées.

Le chorion s'est beaucoup épaissi (fig. 13 F, et pl. 3, fig. 13); le noyau qui avait longtemps conservé sa structure du stade précédent, redevient turgescant et atteint alors 24 μ , 38 avec la zone hyaline imparfaitement délimitée qui l'entoure. Il est en effet impossible de constater l'existence d'une membrane nucléaire mor-

phologique; cependant, les chromosomes sont régulièrement répartis à la périphérie d'un espace sphérique qui, physiologiquement, doit répondre au noyau. A l'intérieur de cette vésicule claire, les chromosomes sont réapparus, sous la forme, sous l'aspect exact que nous connaissons depuis notre analyse des métaphases somatiques: dans la plus belle des quatre préparations où j'ai trouvé ce stade, celle-là que j'ai figurée, la nature simple, non tétradique de ces chromosomes est évidente: dans les trois autres figures, il en est d'ailleurs de même. Une numération précise est exclue, comme dans tout prophase renfermant un nombre aussi élevé d'éléments: cependant, dans les quatre cas, j'ai pu décompter de 50 à 60 chromosomes: le nombre haploïde étant de 34, la diploïdie de l'ovocyte ne fait aucun doute à la veille de l'unique division de maturation.

III. LA MATURATION.

Le nombre diploïde de chromosomes à la prophase de la division de maturation étant bien établi, les quelques lacunes qui subsistent dans mes observations ne sont pas trop importantes. Je regretterai pourtant que la série d'œufs utilisée pour l'analyse des processus maturatifs ait été fixée au CARNOY et non au liquide de GILSON: en effet, la conservation, comme le montrent les figures 14, 15 et 16 de ma planche 3, est inférieure à celle que j'ai pu obtenir pour les stades précédemment décrits, et le « blocage » des chromosomes est très accentué.

Le stade prophasique typique (pl. 3, fig. 13) ne semble pas être de très longue durée: par contre, beaucoup d'œufs ont été rencontrés dont les chromosomes, non plus groupés à la périphérie d'un espace sphérique bien délimité, mais dispersés dans l'ovoplasme, peuvent être considérés comme surpris en pro-métaphase. La métaphase proprement dite ne dure que peu de temps: cinq œufs seulement m'ont présenté ce stade, sans que j'aie jamais eu la chance de trouver une telle division avec son axe parallèle au plan de la coupe.

La très belle télophase de la planche 3, figure 17, montre heureusement d'une façon parfaitement nette, l'orientation oblique du fuseau et le caractère équationnel de la division. L'obliquité de la figure achromatique par rapport à la surface de l'œuf entraîne la formation d'un polocyte à la périphérie de celui-ci, et, d'autre

part, l'enfouissement du noyau entouré d'une zone cytoplasmique fortement granuleuse dans la couche de vitellus sous-jacente.

Cette division est suivie d'un stade de repos (pl. 3, fig. 15) au cours duquel les deux noyaux ne se colorent que faiblement par l'hémalum. Ensuite de quoi tous deux entrent synchroniquement en cinèse; cette dernière doit être considérée, pour le noyau profondément situé, comme la première division de segmentation alors que le sort ultérieur normal du polocyte semble être une dégénérescence pycnotique; cependant, je ne vois pas *a priori* de raisons interdisant au globule polaire de prendre part à la constitution du blastoderme; dans certains œufs, en effet, j'ai trouvé au début de la segmentation plusieurs noyaux dans le territoire polocytaire. Mais, même si ce comportement pouvait être considéré comme normal, la division décrite comme division de maturation devrait encore être considérée comme telle, et non comme une division de segmentation: l'obliquité du fuseau, entraînant comme conséquence la localisation des noyaux-filles dans des régions ovoplasmiques qualitativement bien différentes, donne à cette mitose un caractère hétéropolaire manifeste.

Je n'ai jamais trouvé de second globule polaire et tout ce que nous avons vu nous autorise à admettre l'inexistence d'une deuxième division de maturation. Il y a donc, chez *Saga pedo*, une unique mitose, de caractère équationnel et qui se déroule avec le nombre diploïde de chromosomes.

IV. L'ÉVOLUTION DES CELLULES FOLLICULAIRES.

L'origine mésodermique des cellules épithéliales qui formeront l'enveloppe des follicules est aujourd'hui universellement admise: dans la chambre germinative, ces cellules sont mêlées aux éléments de la lignée sexuelle, autour desquels, lors des phases initiales du grand accroissement, elles vont constituer un épithélium dont l'évolution — jusqu'ici fort mal connue — (cf. SCHRÖDER, 1928) présente pourtant d'intéressantes particularités.

Autour de l'ovocyte ayant atteint une taille de 1 mm. (fig. 13 A et pl. 3, fig. 8) les cellules épithéliales, arrangées en une assise unique, présentent les dimensions suivantes: $14/8 \mu$. Leurs noyaux atteignent alors une longueur de 10μ pour une largeur de 6-7. L'activité mitotique est relativement faible, mais va devenir

d'une intensité considérable au fur et à mesure que grandira l'ovocyte.

Au moment où ce dernier atteint 2,3 mm., le tableau a complètement changé (fig. 13 B et pl. 3, fig. 9): à l'épithélium bas et unistratifié observé tout d'abord a succédé un tissu pluristratifié dont l'épaisseur est 4 fois ce qu'elle était au stade précédent: les cellules, hautes et cylindriques, se répartissent en 3 ou 4 assises s'interpénétrant les unes les autres, et les noyaux en massue allongée mesurent 48 μ de hauteur, leur largeur, comme celle des éléments qui les renferment, demeurant inchangée. A la base de cet épithélium, d'innombrables caryocinèses témoignent d'une activité prolifératrice intense alors que l'apparition de nombreux sphérules protéidiques dans l'ovoplasme, manifeste clairement le travail sécréteur des cellules folliculaires en contact avec l'ovocyte.

Lorsque l'œuf atteint 6,5 mm. (fig. 13 C et pl. 3, fig. 10), l'épithélium est redevenu simple; il est manifeste que cette ordonnance résulte de la nécessité d'occuper une surface considérablement accrue; dès maintenant, ces cellules dont la hauteur atteint 35 et la largeur 11 μ possèdent le noyau curieux qu'elles conserveront jusqu'à la fin de leur existence et dont l'aspect a depuis longtemps suscité la curiosité des cytologistes. Ce noyau (28/11 μ) présente un étranglement médian qui lui donne la silhouette d'un 8 et qui, à première vue, en impose pour une figure amitotique, et ce, d'autant plus que chacune des moitiés possède son propre nucléole. On sait que MURRAY (1926) a démontré le caractère infondé de cette supposition et prouvé que ces noyaux ne se divisent jamais. Je suis, sur ces deux points pleinement d'accord avec lui, car, sitôt cet aspect revêtu, l'activité prolifératrice cesse totalement. Par contre, l'activité sécrétrice devient toujours plus intense que nous avons vu précédemment entraîner la formation de sphérules protéidiques auxquels viennent maintenant s'adjoindre des gouttelettes de lipoides; celles-ci sont extraites par les réactifs utilisés et apparaissent dans les coupes comme des vacuoles claires. Les cellules épithéliales ne se divisant plus, la continuité de leur couche repose non plus sur la multiplication mais sur l'accroissement des éléments en question. En effet, au stade suivant (fig. 13 D et pl. 3, fig. 11), alors que les dimensions de l'ovocyte ont passé de 6,5 à 8,5 mm., on constate que les cellules folliculaires ont elles mêmes passé de 35/11 μ à 82/20 μ . Pour le noyau, nous avons

28/11 μ , nous avons maintenant 45/17 μ . Le pôle excréteur des éléments montre, dans son cytoplasme, de fines granulations orientées parallèlement au grand axe de la cellule et dont l'existence extériorise une polarisation sécrétrice dont les techniques employées ne permettent pas d'analyser le mécanisme.

Lorsque la contraction du noyau ovocytaire est la plus forte (fig. 13 D et pl. 3, fig. 12), les cellules épithéliales parviennent à leur développement maximal: hautes de 100 μ , larges de 23 μ , en possession d'un noyau de 45/20 μ , ces cellules qui ont achevé la sécrétion des constituants vitellins assument maintenant la formation du chorion, épais, au stade figuré de 3 à 4 μ . L'œuf « jaune » commence à devenir « blanc ». Quant au cytoplasme, il manifeste toujours une grande activité.

Le tableau change... Le noyau de l'ovocyte est à l'état immédiatement précinétique, et le chorion, déjà bien épaissi, atteint 80 μ . Les cellules folliculaires entrent maintenant dans une période de dégénérescence lente laquelle s'achèvera quand la coque aura pris sa coloration définitive. De cette dégénérescence, saisissons la première étape (fig. 13 D et pl. 3, fig. 13): la cellule a perdu de sa turgescence et si sa largeur n'a guère varié, sa hauteur n'est plus que de 50 μ , la moitié de ce qu'elle était au stade précédent. Je n'insiste pas sur l'aspect du cytoplasme que je me suis efforcé de rendre par le dessin, mais qui, en raison des techniques utilisées, ne doit correspondre qu'assez grossièrement à la réalité.

A partir de ce stade, le chorion, très épais, devient un obstacle à la confection de coupes sériées; il est cependant possible d'obtenir quelques sections permettant précisément de mesurer l'épaisseur de la coque, soit un dixième de millimètre. Ce chorion, d'abord blanc, prend un reflet brun; puis sa teinte vire au brun clair, au brun foncé, au brun verdâtre: cette dernière coloration, observée sur des œufs encore renfermés dans l'ovaire, correspond invariablement à une segmentation déjà avancée. Enfin, au moment de la ponte, l'œuf est d'un brun brillant, un peu violacé et sa surface est recouverte d'un enduit ne se laissant pas mouiller par l'eau.

A la surface du cytoplasme, il existe une membrane vitelline très mince, mais cependant bien visible sur des sections quelque peu obliques. Après coloration par l'hémalum, sa couleur est d'un bleu très franc, contrastant avec la teinte toujours un peu violacée de l'ovoplasme.

V. LES DÉBUTS DE LA SEGMENTATION.

Chez tous les *Saltatoria* étudiés jusqu'à ce jour, l'œuf est pondu dans le temps que s'effectuent les divisions réductionnelles; ma surprise a donc été grande de constater, dès 1939, que les œufs de *Saga* étaient émis avec un blastoderme déjà complètement constitué. Le riche matériel de 1940 a pleinement, et dans tous les cas, confirmé cette première observation. Il m'est d'ailleurs possible de préciser, approximativement, la chronologie des processus initiaux du développement dans le cas de l'individu *G*: ce dernier, sacrifié le 20 septembre, après qu'il eût pondu 44 œufs en 22 jours en renfermait encore 14, soit: 1 œuf « blanc » à reflets bruns, 8 œufs « bruns » et 5 d'un « brun-vert ». Le plus jeune de ces germes renfermait un noyau en prophase, les 5 derniers, les plus âgés, en blastoderme plus ou moins complet; des 8 œufs bruns, 2 étaient en prophase, 2 en métaphase, 3 avaient formé leur polocyte, et le dernier commençait de se segmenter. Si nous admettons que le rythme moyen de la ponte — deux œufs par 24 heures — se fût maintenu, nous voyons que la segmentation doit débiter 3-4 jours avant l'expulsion et que la maturation nécessite à peu près le même temps.

Je n'ai pas étudié spécialement les processus de la segmentation, en dehors de mon propos; la figure 15 montre un œuf pondu depuis quelques heures (4-6) avec son blastoderme complet; celui-ci m'a paru se former tout d'abord au pôle postérieur du germe et sur sa face convexe. Bientôt toute la région caudale est englobée puis l'extension continue en direction céphalique. Au point de vue cytologique, les noyaux sont intéressants par la persistance, durant les intercinèses, des chromosomes individualisés et qui se présentent, chacun, comme une vésicule claire montrant en son intérieur un filament lâchement spiralé (pl. 3, fig. 16). Ces observations, en accord avec celles d'EISENTRAUT (1926) et de Mc NABB (1928), sont à souligner puisqu'elles apportent une confirmation (presque superflue !) à la notion de pérennité.

J'aimerais, en terminant la relation de ces quelques données sur la segmentation insister encore sur la précocité extraordinaire du phénomène chez *Saga pedo*: il y a là un processus très intéressant parce qu'il parle en faveur d'un mécanisme très bien établi, régu-

larisé, stabilisé, et qui, comme d'ailleurs l'ensemble des faits mis en évidence, concourt à faire de la parthénogénèse naturelle de *S. pedo* une manifestation très différente de la parthénogénèse accidentelle des autres *Saltatoria*.

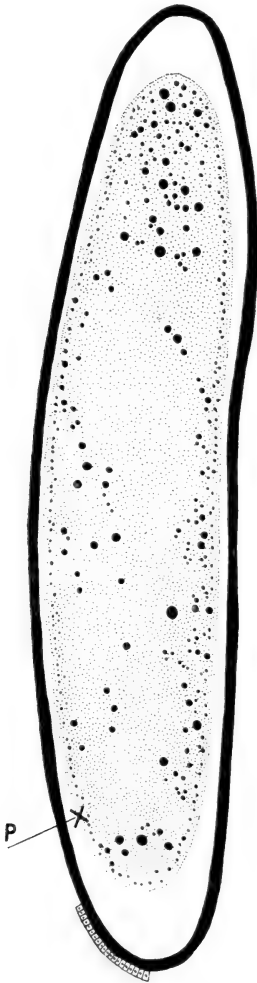


FIG. 14.

Œuf « blanc » montrant la position du noyau (P) au pôle caudal de l'œuf et sur la surface un peu convexe. Le chorion est encore très mince. Remarquer la contraction que subit le cytoplasme sous l'influence de la fixation.

GILSON. Hémalun. 12,5.

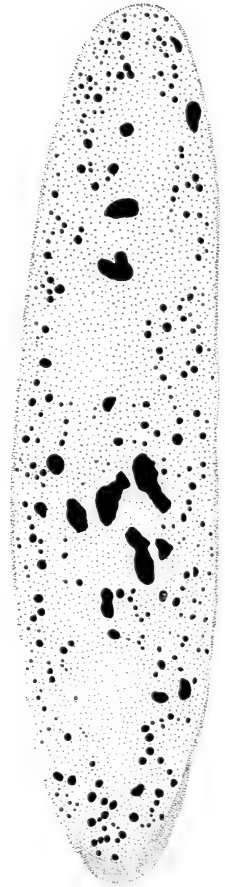


FIG. 15.

Œuf « brun » prélevé dans l'ovaire. Le chorion a été enlevé. Le blastoderme est déjà constitué.

GILSON. Hémalun. 12,5.

LA DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DE SAGA PEDO ET LE PROBLÈME DE SA PARTHÉNOGÉNÈSE

Nous avons déjà vu qu'en Suisse, *S. pedo* est confinée dans quelques localités xérothermiques du canton du Valais. Il est temps d'examiner maintenant la répartition générale de la sous-famille des *Saginae*, problème qui depuis longtemps intrigue les entomologistes: dans un travail récent sur la composition de la faune orthoptérologique paléarctique, UVAROV (1927) reconnaît à celle-ci deux constituants principaux: 1^o des reliques de la faune tertiaire tropicale, provenant d'habitats très humides et très chauds; 2^o des éléments atlantiques dont l'origine doit être cherchée dans des biotopes xérothermiques ou forestiers. Ce stock primitif a été modifié: *a*) par l'invasion de la faune d'Angara; *b*) par l'évolution sur place des autochtones, phénomène particulièrement prononcé en Espagne et en Anatolie; *c*) par la formation, sous l'influence de facteurs climatiques, d'une faune désertique au nord-ouest de l'Afrique et en Perse; *d*) par le développement d'une faune alpine spéciale en Asie centrale; *e*) par la migration de formes appartenant aux groupes *b* et *c* en direction du nord.

Dans ce vaste tableau, les *Saginae* ne trouvent pas place: en effet, ajoute UVAROV, «the group of *Saginae*, represented by numerous species of one genus *Saga*, with many species in Syria and Anatolia, Persia and Southern Europe, has a very curious general distribution, other genera being known only from Australia and South-Africa. As the group does not extend into mediterranean countries, it is not a member of the Atlantic fauna, but of some other, perhaps, even more ancient ».

Ce problème de la distribution géographique des *Saginae* m'a paru d'emblée fort intéressant et peut être non insoluble... En effet, nous avons affaire, avec ces Insectes, à un petit groupe systématiquement très bien délimité, et biologiquement incapable de déplacements rapides, en raison d'aptitudes locomotrices généralement faibles. Or ce groupe, considéré dans son ensemble, présente une disjonction de son aire qui est telle que, si l'on se refuse à la trop facile explication d'un cosmopolitisme ancien suivi d'une extinction presque complète, il doit être cependant possible de trouver dans

l'histoire du globe les raisons de cette distribution bizarre. D'après CAUDELL (1916) la sous-famille des *Saginae* est représentée par 9 genres, tous de l'ancien monde; 4 de ces genres appartiennent au sud de l'Afrique, 3 sont australiens, 1 indien et le dernier — le genre *Saga* — compte 14 (actuellement 17) espèces d'Europe et d'Asie paléarctique.

Mon collègue, le professeur E. GAGNEBIN, auquel j'adresse ici l'expression de mon affectueuse reconnaissance, a bien voulu prendre quelque intérêt à ce problème et s'est donné la peine de réunir l'abondante documentation paléogéographique et paléoclimatique que réclamait l'analyse du cas. Ce labeur n'a pas été vain et autorise l'hypothèse que je vais exposer.

La disjonction des *Saginae* nous indique que le groupe a pris naissance dans l'hémisphère austral, avant la dislocation du grand continent gondwanien, lequel réunissait précisément en une masse unique toutes les régions où aujourd'hui se rencontrent les *Saginae* autres que les *Saga* s. s. Il faut donc faire remonter au Permien l'origine de ces Insectes, puisque la dislocation du continent de Gondwana en deux blocs, l'un africano-brésilien, l'autre australomalgache, date du Trias inférieur. Cette conception est conforme aux découvertes de la Paléontologie, puisque les premiers *Tetti-goniidae* fossiles proviennent du Lias où ils sont représentés par des formes passablement évoluées ayant vraisemblablement derrière elles un passé déjà lointain.

L'hypothèse d'une origine gondwanienne des *Saginae*, outre qu'elle explique la dislocation géographique de la sous-famille, jette une vive lumière sur la distribution du genre *Saga*: en effet, du Trias jusqu'au Miocène, l'habitat actuel de ce genre, à l'exception de sa portion méridionale extrême, n'a jamais pu être peuplé, soit qu'il fût séparé du berceau du groupe par des mers larges et profondes, soit qu'il fût lui même submergé. Nous sommes donc contraint de fixer au Miocène l'arrivée en Asie mineure des *Saga* ancestrales, la migration n'ayant pu se faire qu'en direction sud-est-nord-ouest. Or, si nous examinons maintenant la répartition des espèces du genre *Saga*, nous constatons précisément un appauvrissement dans le nombre de ces espèces, en remontant le long de l'axe géographique que nous venons de déterminer.

Distribution géographique des espèces du genre *Saga*

(les espèces en caractères gras ne se trouvent que dans une des régions).¹

1) Aire nordique de <i>S. pedo</i> , Europe sans les Balkans, jusqu'à l'Oural et au Caucase	2) Région balkanique	3) Asie mineure (Anatolie, Syrie, Cilicie Palestine, Perse...)
<i>S. pedo</i> Pallas	<i>S. pedo</i> Pallas <i>S. brunneri</i> Sauss. <i>S. natoliae</i> Serv. <i>S. vittata</i> Fisch. <i>S. campbelli</i> Uvar.	<i>S. brunneri</i> Sauss. <i>S. natoliae</i> Serv. <i>S. ephippigera</i> Fisch. <i>S. kraussi</i> Kirby <i>S. syriaca</i> Lucas <i>S. lucasi</i> Sauss. <i>S. cappadocica</i> Werner <i>S. ledereri</i> Sauss. <i>S. longicaudata</i> Kr. <i>S. ornata</i> Burm. <i>S. gracillipes</i> Uvar.

Deux espèces seulement sont communes aux Balkans et à l'Asie mineure; la coupure euro-asiatique semblant dater du Pleistocène inférieur, nous pouvons affirmer qu'à cette époque la diversification du groupe n'était pas achevée. Cette dernière assertion est confirmée par la présence à Rhodes (isolée de l'Asie mineure dès le début du Quaternaire) d'une espèce endémique, *S. rhodiensis* Salfi. Enfin, la partie suisse de la vallée du Rhône datant, elle aussi, du Quaternaire, il est très tentant d'admettre que les *Saga* se sont répandues dans leur habitat moderne à partir du Miocène seulement, les migrations lentes (le terme de diffusion serait préférable) et la diversification des espèces s'étant simultanément poursuivies durant le Pliocène et le Pleistocène.

Un premier centre évolutif important a été l'Asie mineure, un deuxième centre, moins favorable, la péninsule balkanique; la présence de *S. brunneri* Sauss. à Samos montre bien que l'apparition de cette espèce a du être antérieure à la séparation de cette île d'avec l'Asie (fin du Quaternaire). A partir de ce moment, les possibilités d'envahir une aire encore plus septentrionale devient l'apanage d'une seule espèce: *S. pedo*.

¹ *S. ephippigera* se rencontre, peut-être, au sud de la Russie; je n'ai pu me procurer l'ouvrage de BIANCHI et JACOBSON sur les Orthoptères de ce pays, ni par conséquent préciser la distribution géographique de l'espèce.

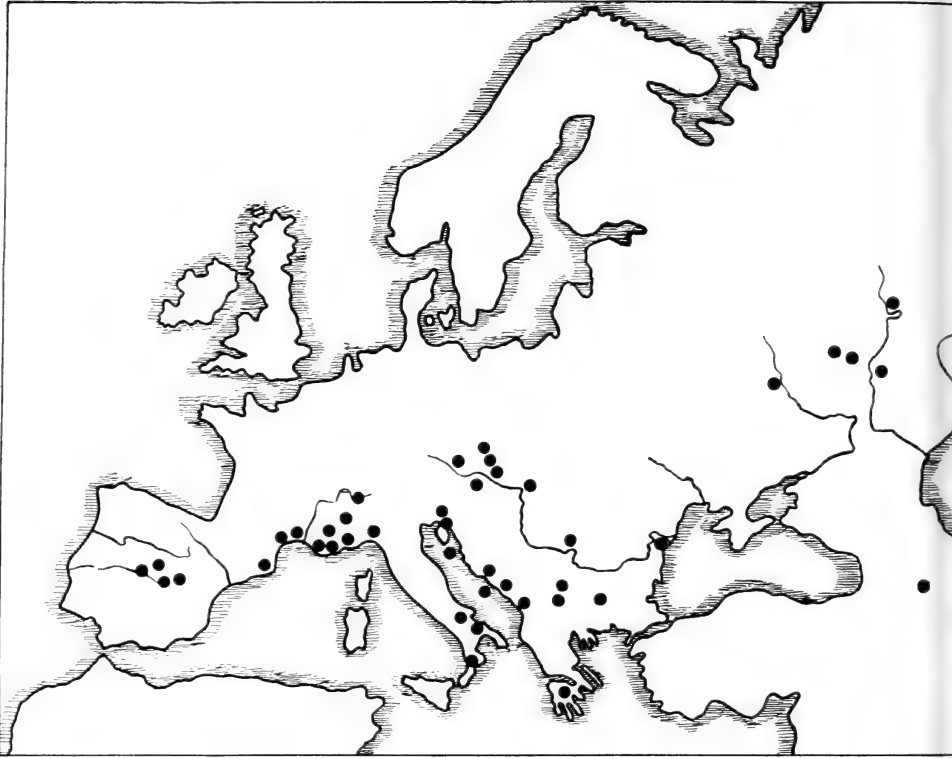


FIG. 16.

Carte montrant la répartition de *Saga pedo*¹.

La plupart des localités indiquées dans la liste suivante sont reportées sur la carte ci-dessus.

Espagne. *Nouvelle-Castille*: Talavera de la Reina, Escorial, Uclès; *Catalogne*: Gironne (BUGNION, 1931).

France: *Aude*: Grottes de Bize; *Hérault*: Cessenon (ALBAILLE, 1932), Vias, Cette (Burr, 1910); *Gard*: Nîmes et environs, Albaron, Sainte-Marie (BUGNION, 1931); *Bouches-du-Rhône*: environs de Marseille (BUGNION, 1931), Vitrolle (MOURGUE, 1935); *Var*: chaîne de Sainte-Beaume, Bagnols, Saint-Tropez, Ramatuelle, Cogolin, Baie de Cavalaire (BUGNION, 1931); *Alpes-maritimes*: Roquebrune, Cannes (Burr, 1910); *Basses-Alpes*: Sisteron (BUGNION, 1931).

Italie: *Piémont*: Suza; *Ligurie*: Voltaggio; *Lombardie*: Brescia (BUGNION, 1931); *Apulie*: Bari; *Calabre*: Catanzaro (SILVESTRI, in litt.).

¹ En raison des circonstances, il ne m'a pas été possible de compléter cette carte en m'adressant aux entomologistes du Muséum de Paris et du British Museum.

- Bohème:** *Moravie:* Pavlov, Collines de Pouzdran (?), Plesivec (?) (LABLER, 1933).
- Autriche:** Kahlenberg, Leopoldsberg, Bisamberg, Gaisberg, Kalenderberg, Otterberg, Eichkogel, Anninger, Giesshübl, Mödling, Baden, Vöslau, Klosterneuburg, Leithagebirge, Brick, Znaïm (WERNER, 1905), Deutsch-Altenburg, Zeilerberg (EBNER, in litt.).
- Hongrie:** Mehadia (WERNER, 1905), Ofen, Budapest (EBNER, in litt.).
- Italie et Yougoslavie** (Littoral adriatique): *Istrie:* Trieste, Pola (WERNER, 1905), Gabrovica (EBNER, in litt.); *Croatie:* Fiume; *Dalmatie:* Sinj, Mostar (WERNER, 1905).
- Iles dalmates:** Lussin piccolo, Veglia, Curzola, Sabioncello (WERNER, 1905).
- Grèce:** *Arcadie:* Tripolitza (WERNER, 1905).
- Yougoslavie continentale:** Aleksinatchka-Bagna, Vratna, Podgoritza (BUGNION, 1931).
- Bulgarie:** Svistov, Fatar-Pazardjik (BUGNION, 1931).
- Roumanie:** Horozlar (ZOTTU, 1903); Mont Pricopan près Macin, Tekirghiol (JAQUET, 1899).
- U.R.S.S.:** Karkow, Voroniej, Saratov, Orenburg, Oufa, Stavropol (DMITRIEW, 1935), Sarepta, Walouiki, Elisabethpol (EBNER, in litt.).

N.B. — Pour ne pas multiplier les références, je cite sous un nom unique, par exemple BUGNION, toutes les données contenues dans la révision de cet auteur.

En étudiant la carte de sa distribution (fig. 16), on voit, semble-t-il, l'espèce émigrer de son berceau balkanique dans 3 directions principales (fig. 17): un premier courant va vers l'ouest, longe le littoral adriatique (ceci a lieu au Pliocène, ce qui nous explique la présence de *S. pedo* dans les îles dalmates et dans la région de Bari, puisqu'à cette époque la Mer tyrrhénienne ne s'étendait vers le nord que jusqu'à la latitude de Cattaro), traverse, en longeant le pied des Alpes la plaine lombarde, puis se répand, suivant le littoral méditerranéen, jusqu'à la Catalogne. Des courants secondaires se détachent, qui remonteront le Rhône pour atteindre la Suisse, ou pousseront dans la Péninsule ibérique, jusqu'à Talavera de la Reina, limite ouest extrême de l'espèce. En ce qui concerne l'habitat suisse, il est évident que son peuplement définitif n'a pu se faire que tardivement, soit après la dernière glaciation.

Un deuxième courant emprunte la vallée du Danube et atteindra la Bohème. Un troisième courant, symétrique au premier, ira aussi loin vers l'Est que celui-ci vers l'Ouest: le long de la Mer noire et de la Caspienne, il poussera jusqu'à l'Oural; empêché de redescendre vers le sud par la barrière caucasienne, il pourra pourtant tourner cet obstacle en suivant le rivage de la Mer noire et atteindre

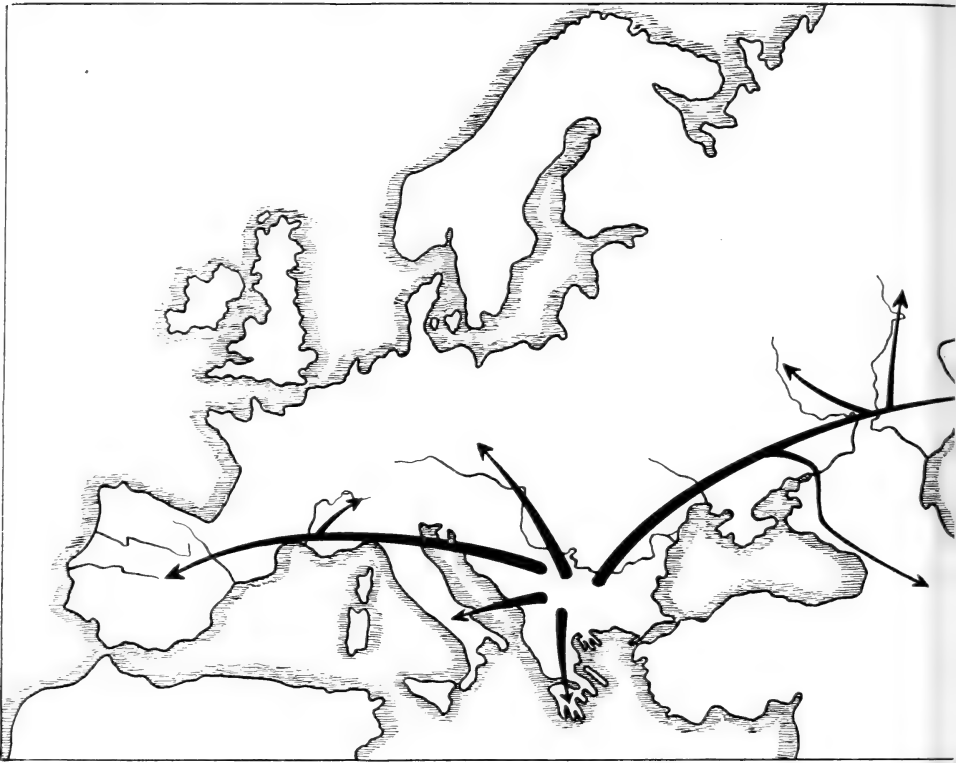


FIG. 17.

Carte montrant les directions probables selon lesquelles *S. pedo* s'est répandue dans la région paléarctique.

ainsi la région d'Elisabethpol. D'autre part, il formera des courants secondaires progressant vers le Nord et qui remonteront les grandes vallées russes jusqu'à la ligne Karkow, Voroniej, Saratow, Orenburg, poussant même des avant-gardes à Oufa (DMITRIEW, 1935). Ce troisième courant ne peut s'être produit qu'à une époque postérieure à celle où nous avons vu le premier courant se diriger vers l'Est et peupler les îles dalmates. Nous savons en effet que jusqu'à la fin du Tertiaire toute la zone intéressée par la diffusion du courant Est était recouverte et submergée par les grands lacs orientaux. Cet argument suffirait à lui seul à prouver que *S. pedo* ne s'est pas répandue en Europe à partir de la région située au sud du Caucase, comme on aurait pu le supposer.

Enfin, un quatrième et dernier courant, peu important, amène notre *Saga* au sud de la Grèce.

Nous pouvons ainsi admettre sans hésitation que *S. pedo* est une espèce récente, probablement la plus récente du Genre. Mais avant de revenir sur le terrain de la Biologie, c'est-à-dire d'analyser dans quelle mesure l'occurrence de la parthénogénèse est liée à la possibilité de conquérir un domaine plus vaste que celui des formes bisexuées ancestrales, que l'on me permette encore d'insister sur la fidélité de *S. pedo* à certains facteurs climatiques. Nous avons vu en effet que dans sa « diffusion » forcément très lente, *S. pedo* occupe toujours, soit le littoral de la mer, soit les premiers contreforts montagneux bordant les grandes vallées ou les grandes dépressions. Une analyse des facteurs communs à ces deux principaux faciès préciserait en même temps les exigences écologiques de la *Saga*. A ce point de vue, il n'est pas sans intérêt de noter que la distribution de *S. pedo* s'inscrit fort bien dans la carte proposée en 1882 par BRUNNER VON WATTENWYL, carte dont elle occupe les secteurs 3, 4 et 5. Or, les régions groupées en bandes latitudinales par BRUNNER, sont à peu près isothermiques, ce qui atteste encore une fois le parallélisme existant entre les conditions climatiques et la distribution géographique.

Enfin, une dernière remarque concerne les nombreuses lacunes qui se rencontrent (voir la carte fig. 16) dans l'aire occupée par *S. pedo*: ces lacunes doivent reconnaître deux causes bien différentes, les unes provenant de la rareté de l'Insecte et de l'insuffisance des recherches, les autres exprimant au contraire la disparition de notre espèce dans certains habitats jadis hantés par elle.

Nous voici ramenés au point que nous avons atteint à la fin du chapitre 6, A; mais nous disposons maintenant non plus seulement des faits cytologiques, mais encore des considérations zoogéographiques et paléontologiques développées ci-dessus. *Saga pedo* présente une parthénogénèse géographique se manifestant: 1^o par la polyploïdie (il est probable, que celle-ci existe par rapport aux autres *Saginae*, certain, selon nous, par rapport à l'ensemble des *Tettigoniidae*, point que des recherches ultérieures devront éclaircir); 2^o par une aire de distribution dépassant largement vers le nord celle des espèces bisexuées.

Cette parthénogénèse, contrairement à ce qui se passe dans tous les cas connus chez les *Saltatoria* (cf. Introduction), contrairement

aussi à l'hypothèse que j'avais proposée dans une note préliminaire basée sur l'étude d'un matériel encore insuffisant (MATTHEY, 1939), est une parthénogénèse diploïde, peut-être polyploïde, caractérisée par l'absence ou tout au moins l'inefficience des phénomènes parasyndétiques, ainsi que par une division de maturation unique et équationnelle. Les processus maturatifs demeurant — malgré les travaux de VON BAEHR (1907) et PEHANI (1925) — passablement obscurs chez les Phasmides, il n'est guère possible de comparer la parthénogénèse de *Saga pedo* avec celle des autres Orthoptères. D'après ces auteurs, il y aurait, chez les Phasmes deux divisions maturatives, s'effectuant toutes deux avec le nombre diploïde de chromosomes.

Il est par contre dans les travaux de CAPPE DE BAILLON des observations qui semblent, dans une certaine mesure, n'être pas sans rapports avec le cas qui nous occupe: CAPPE DE BAILLON a montré que le pourcent de développements parthénogénétiques facultatifs est, chez les Phasmes normalement bisexués, proportionnel au nombre des chromosomes; voici quelques données illustrant cette remarquable relation.

Espèces	2N	% d'éclo- sions	Imagos obtenues
<i>Parasosibia parva</i>	54	43%	très nombreuses
<i>Phobaeticus sinetyi</i>	52	19%	nombreuses
<i>Menexenus semiarmatus</i>	46	1,7%	quelques-unes
<i>Carausius juvenilis</i>	42	0,9%	aucunes
<i>Phalces longiscaphus</i>	36	4%	une
<i>Dubreuilia lineata</i>	28	1%	aucunes
<i>Carausius rotundato-lobatus</i>	22	0,2%	trois
<i>Sipylloidea panaetius</i>	22	0	0

Cherchant alors à comprendre quel peut être le rapport entre le nombre de chromosomes et la faculté de se développer parthénogénétiquement, CAPPE DE BAILLON, après avoir constaté que la quantité de chromatine est approximativement la même dans toutes les espèces, en arrive à la conclusion que l'état de dispersion de cette chromatine, en augmentant « considérablement » les interfaces plasmo-chromosomiennes, « faciliterait ainsi les réactions qui s'effectuent à leur contact ».

Cette conception ne me paraît guère soutenable: dans le cas de *S. pedo*, les chromosomes, mis bout à bout, représenteraient un

cylindre étroit dont la hauteur serait au diamètre comme 200 est à 1. Avec 68 chromosomes (le nombre réel) la surface est de 252 environ, alors qu'avec 30 chromosomes seulement elle serait encore de 200. La différence n'est pas si considérable que nous puissions lui attribuer un rôle aussi grand que celui supposé par CAPPE DE BAILLON. Puisque, dans le cas des Phasmes, la quantité de chromatine est la même dans toutes les espèces, il est évidemment difficile de résoudre la question. Dans le cas de *S. pedo*, au contraire, j'ai pu, en comparant les cinèses de cet Insecte avec celles d'autres *Tettigoniidae* (*Tettigonia*, *Ephippigera*, *Metrioptera*) me convaincre que la quantité de chromatine est bien supérieure chez celle-là à ce qu'elle est chez celles-ci. C'est pourquoi les deux cas ne sont pas tout à fait comparables, le comportement de *S. pedo* évoquant irrésistiblement l'hypothèse de sa polyploïdie. Dans le cas précis de *Ephippigera vitium* SERV., la longueur totale des chromosomes est à celle de *S. pedo* comme 1 est à 8, ce qui fait penser à une octoploïdie; par contre, le nombre des chromosomes, exprimé en éléments télomitiques, est de 32 chez celle-là, de 80 chez celle-ci; le rapport $\frac{2}{5}$ suggère donc plutôt une tétraploïdie accompagnée de polysomie, ou encore une fragmentation secondaire.

Si maintenant, élargissant le débat, nous nous demandons quelle est l'origine de cette polyploïdie, nous pouvons suggérer deux hypothèses: la première consisterait à rechercher dans un croisement interspécifique la formation première de l'espèce *Saga pedo*; mais une telle opinion ne pourra être, éventuellement, retenue qu'après étude des formes bisexuées. La seconde devra donc pour l'instant nous satisfaire: comme CAPPE DE BAILLON (1938), je reproduirai ici les quelques lignes en lesquelles VANDEL (1935) exprime la réponse qu'il convient de donner à la question posée: « La polyploïdie qui se rencontre chez plusieurs formes se multipliant par parthénogénèse constante n'est qu'une des conséquences de la persistance et de l'extension des phénomènes automictiques qui se trouvent à l'origine de la parthénogénèse diploïde ».

CONCLUSIONS

L'étude du mécanisme cytologique de la parthénogénèse chez *Saga pedo* conduit aux conclusions suivantes, que je répartirai en deux groupes; dans le premier, je placerai les résultats qui me paraissent définitivement acquis, alors que le second sera réservé aux constatations dont le caractère demeure quelque peu conjectural et qui appellent des observations nouvelles.

Premier groupe :

1. Le nombre diploïde typique est égal à 68, soit 12 grands *V* et 56 éléments télomitiques. Dans les cellules folliculaires, les écarts numériques ne sont pas rares.

2. A la fin du petit accroissement, le noyau ovocytaire présente le nombre diploïde de chromosomes.

3. Il y a une unique division de maturation, équationnelle et en tous points identique aux mitoses somatiques. Son caractère hétéropolaire résulte de l'obliquité du fuseau.

4. Comparée à celle de tous les *Saltatoria* étudiés jusqu'à ce jour, la segmentation est extraordinairement précoce. Au moment de la ponte, le blastoderme est complètement formé.

5. L'évolution des cellules folliculaires est décrite pour la première fois.

Second groupe :

1. Les phénomènes synaptiques semblent faire défaut, d'où la diploïdie du noyau ovocytaire.

2. *S. pedo* est vraisemblablement un polyploïde qu'il faudra comparer avec les autres espèces du Genre *Saga*.

Enfin, ce travail renferme des observations sur la Biologie de *S. pedo*, une conception sur l'origine des *Saginae* et sur leurs migrations au cours des époques géologiques.

BIBLIOGRAPHIE

1932. ALBAILLE, S. J. *Deux captures de Saga serrata* (Fabr.) dans l'Aude et dans l'Hérault. Bull. Soc. Etude Sc. nat. Béziers, 36.
1938. ASANA, J., MAKINO, S. et NIYAMA, H. *A chromosomal survey of some indian insects. I. Morphology of the chromosomes in eight species of Locustidae.* Journ. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ. S. VI, 6.
1907. BAEHR (VON), W. B. *Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Bacillus rossii.* Zool. Jahrb., 24.
1934. BAYER, M. *Orthopteroidea.* II. in P. SCHULZE Biologie der Tiere Deutschlands. Teil 26.
1906. BÉRENGUIER, P. *Notes orthoptérologiques. I. La Magicienne dételée « Saga serrata ».* Bull. Soc. Sc. nat. Nîmes, 33.
- 1906 bis. — *Observations sur les mues de quelques locustiens.* Bull. Soc. Sc. nat. Nîmes, 35.
1887. BLOCHMANN, F. *Über die Richtungskörper bei Insekteneiern.* Gegenbaur Morph. Jahrb. 12.
1882. BRUNNER VON WATTENWYL, C. *Prodromus der europäischen Orthopteren.* Leipzig.
1909. BUCHNER, P. *Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion.* Arch. Zellforsch. mikr. Anat. 3.
1931. BUGNION, E. *La Saga serrata* Fab. Bull. Murithienne, Soc. valaisanne Sc. nat. 49.
1910. BURR, M. *A synopsis of the Orthoptera of Western Europe.* London.
1923. BUXTON, P. A. et UVAROV, B. P. *A contribution to our knowledge of Orthoptera of Palestine.* Bull. Soc. Roy. Entom. Egypte, 7.
1938. CAPPE DE BAILLON, P., FAVRELLE, M. et DE VICHET, G. *Parthénogénèse et variation chez les Phasmes.* Bull. biol. France et Belgique, 72.
1939. CAPPE DE BAILLON, P. *Sur la parthénogénèse des Tettigoniidae (Orthoptères).* C. R. Acad. Sc. Paris, 208.
1932. CHOPARD, L. *Faune de France. Orthoptères et Dermaptères.* Paris.
1916. CAUDELL, A. N. *Orthoptera, Fam. Locustidae, Subfam. Saginae.* In P. WYTSMAN: Genera Insectorum, 167.

1935. DMITRIEV, G. V. *Beitrag zur Insektenfauna der Zhiguli-Berge*. Rev. Entom. U.R.S.S., 25.
1912. EBNER, R. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Expedition nach Mesopotamien, 1910. Orthoptera*. Ann. Naturhist. Mus. Wien, 26.
1938. EICHLER, W. *Lebensraum und Lebensgeschichte der Dahlemer Palmenhausschrecke Phlugiola dahlemica nov. sp.* (Orthopt. Tettigoniid.). Inaugural Dissertation, Neubrandenburg.
1926. EISENTRAUT, M. *Über das Auftreten von Chromosomenbläschen in den Reifeteilungen einiger Acridier*. Zeitschr. wiss. Zool., 128.
1930. FARQUET, P. *Les Criquets migrants en Valais*. Bull. Murithienne, Soc. valaisanne Sc. nat. 48.
1931. HAHN, J. *Nekolik poznamek o vajickach orthopter*. Act. Soc. entom. Cechosloveniae, 28.
1905. JACOBSON, G. G. et BIANCHI, W. T. *Orthopteren des russischen Reiches*. Petersburg.
1934. JANZ, J. *Ein Beitrag zur Biologie und Oekologie von Saga serrata F.* Konowia, 13.
1899. JAQUET, M. *Faune de la Roumanie: Orthoptères récoltés en 1898 par M. Jaquet et déterminés par M. Frey-Gessner*. Bull. Soc. Sc. Romaniae.
1887. KORSCHOLT, E. *Zur Bildung der Eihüllen, der Micropylen und Chorionanhänge bei den Insekten*. Nov. Act. Ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturforsch., 51.
1878. KRAUSS, H. *Die Orthopteren-Fauna Istriens*. Sitzungsber. der Akad. Wien, 78.
1933. LABLER, K. *Nova naleziste Orthopter v. C.S.R.* Act. Soc. entom. Cechosloveniae, 30.
1930. LANG, A. *Über das Vorkommen von Saga serrata (F.) in der Umgebung von Deutsch-Altenburg, N.-Oesterreich*. Zeitschr. Ver. Naturbeob. und Sammler Wien, 5.
1928. MC NABB, J. W. *A study of the chromosomes in meiosis, fertilization and cleavage in the Grasshopper egg (Orthoptera)*. Journ. Morph. and Phys., 45.
1931. MAKINO, S. *The chromosomes of Diestrammena japonica Karny (an Orthopteran)*. Dobutsugaku-Zasshi, 43.
1939. MATTHEY, R. *La formule chromosomiale de la Sauterelle parthénogénétique. Saga serrata Fabr. et de l'Ephippigera vitium Serv.* C. R. Soc. Biol., 132.
1908. MINGAUD, G. *Observations sur la Saga serrata*. Bull. Soc. Sc. nat. Nimes, 35.

1914. MOHR, L. *Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen bei Locusta viridissima*. Arch. Biol., 29.
1934. MOHR, O. L. et EKER, R. *The grasshopper Tachycines asymamorus, a new laboratory animal for cytological purposes*. Cyt., 5.
1935. MOURGUE, M. *Observations sur Saga serrata*. Bull. Soc. Linn. Lyon, 4.
1919. NABOURS, R. K. *Parthenogenesis and crossing-over in the grouse locust Apotettix*. Amer. Natur., 53.
1925. NABOURS, R. K. et FOSTER, M. E. *Parthenogenesis in the grouse locust, Paratettix texanus Hancock*. Anat. Rec., 31.
1929. — *Parthenogenesis and the inheritance of color patterns in the grouse locust Paratettix texanus Hancock*. Biol. Bull., 56.
1929. OHMACHI, F. *Preliminary note on a case of facultative Parthenogenesis in Loxoblemmus frontalis Shir. (Gryllidae)*. Proc. Imper. Acad. Tokio, 5.
1925. PEHANI, H. *Die Geschlechtszellen der Phasmiden*. Zeitschr. Wiss. Zool., 125.
1927. RAMME, W. *Orthoptera*. In BROHMER, P. *Die Tierwelt Mitteleuropas*. IV. Bd., 2. Lief. Leipzig.
1900. REDTENBACHER, J. *Die Dermapteren und Orthopteren von Oesterreich-Ungarn und Deutschland*. Wien.
1930. ROBERTSON, W. R. *Chromosome studies. V. Diploidy and persistent chromosome relations in partho produced Tettigidae (Apotettix eurycephalus and Paratettix texanus)*. Journ. Morph., 50.
1929. SALFI, M. *Ortotteri in: Ricerche faunistiche nelle isole italiane dell'Egeo*. Arch. Zool. Ital., 13.
1888. DE SAUSSURE, H. *Synopsis de la tribu des Sagiens. Orthoptères de la famille des Locustides*. Ann. Soc. entom. France, S. 6, T. 8.
1928. SCHRÖDER, C. *Handbuch der Entomologie*. Iena.
1939. SHIWAGO, P. I. *Problème des changements du caryotype dans l'ontogénèse*. Bull. biol. France et Belgique, 73.
1933. SLIFER, E. H. et KING, R. L. *Grasshopper-eggs and the paraffin method*. Science, 78.
1934. — *Insect development. VII. Early stages in the development of grasshopper eggs of known age and with a known temperature history*. Journ. Morph., 56.
1934. — *Insect development. VIII. Maturation and early development of unfertilized grasshopper eggs*. Journ. Morph., 56.
1929. SWEZEY, C. H. *Parthenogenesis in a Phasgonurid, Xiphidiopsis lita, in Hawai*. Proc. Hawaiian Ent. Soc., 7.

1932. TAINISH, J. R. *The giant locust (Saga ephippigera)*. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 35.
1927. UVAROV, B. P. *Composition and origin of the Palaearctic fauna of Orthoptera*. 10^{me} Congrès intern. Zool., Budapest.
1938. — *Orthoptera from Iraq and Iran*. Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist., 20.
1927. VANDEL, A. *La Parthénogénèse géographique*. 10^{me} Congrès int. Zool., Budapest.
1927. — *La cytologie de la parthénogénèse naturelle*. Bull. biol., 61.
1931. — *La Parthénogénèse*. Paris.
1935. — *L'évolution de la parthénogénèse naturelle*. 12^{me} Congrès internat. Zool., Lisbonne.
1868. WACHTL, F. *Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung von Saga serrata* Fabr. Wiener Entom. Zeit., 7.
1905. WERNER, F. *Die Verbreitung und Lebensweise der Riesenheuschrecke aus der Gattung Saga insbesondere in Europa*. Mitt. Nat. Ver. Univ. Wien, 3.
1889. WHEELER, W. *The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata*. Journ. Morph., 3.
1925. ZACHER, F. *Züchtung von Orthopteren*. In E. ABDERHALDEN: *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*. Abt. 9, T. 1, Hälfte 2, Berlin.
1903. ZOTTU, S. G. *Liste des Orthoptères récoltés en Roumanie par les membres de la Société des naturalistes de Roumanie pendant les années 1899-1902*. Bull. Soc. Sc. Romaniae.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 2.

- FIG. 1. — Trois stades de la division cellulaire dans les cellules folliculaires d'un ovocyte au début du grand accroissement.
FLEMMING. FEULGEN-vert lumière $\times 1600$.
- FIG. 2. — Evolution ovocytaire au cours du petit accroissement; leptoténie et pseudo-diploiténie.
FLEMMING. HEIDENHAIN $\times 1600$.
- FIG. 3. — *Idem*: le gros noyau doit être considéré comme pseudo-strepsiténie (68 chromosomes!); deux petits noyaux sont au stade diffus, un troisième en pseudo-pachyténie.
FLEMMING. HEIDENHAIN $\times 1600$.
- FIG. 4. — *Idem*: deux noyaux diffus et le troisième en pseudo-diacinèse (68 chromosomes!).
FLEMMING. HEIDENHAIN $\times 1600$.
- FIG. 5. — Partie proximale d'un tube ovarique chez une larve de 53 mm.; filament terminal, chambre germinative, début du grand accroissement.
FLEMMING. FEULGEN-vert lumière $\times 420$.
- FIG. 6. — Evolution ovocytaire au cours du petit accroissement; deux noyaux pseudo-pachytènes.
FLEMMING. HEIDENHAIN $\times 1600$.
- FIG. 7. — Fragment du blastoderme d'un œuf quelques heures avant la ponte. Remarquer les cavités de résorption en relation, chacune, avec un noyau.
GILSON. Hémalun $\times 420$.

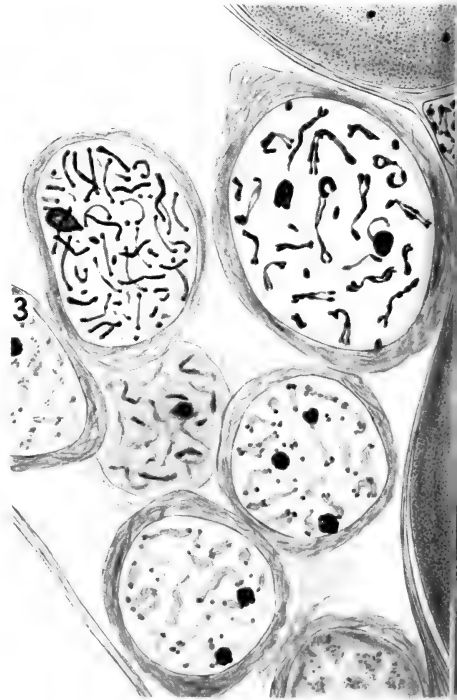
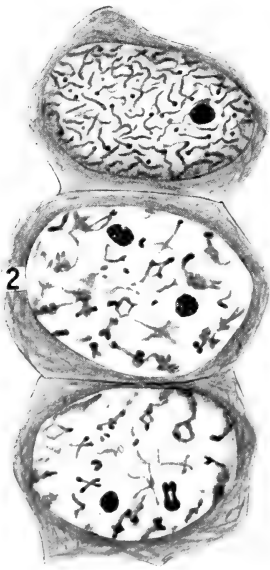
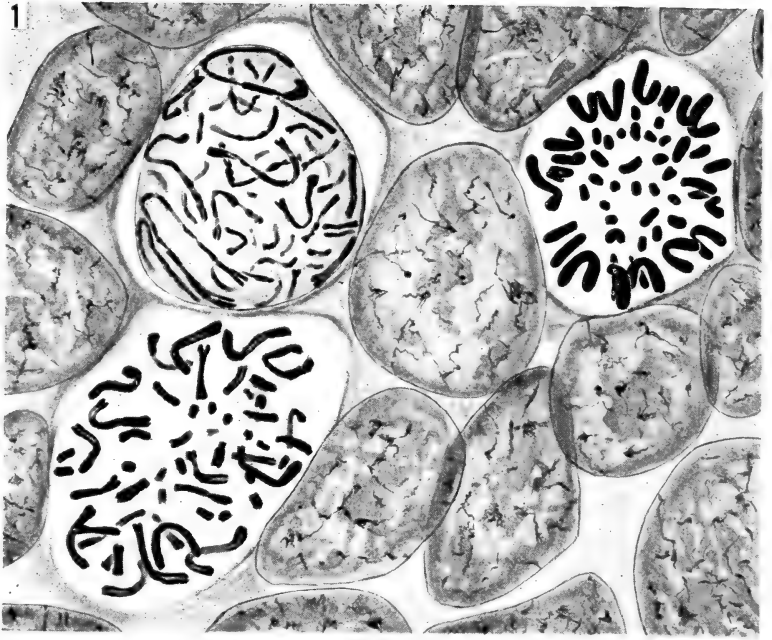
PLANCHE 3.

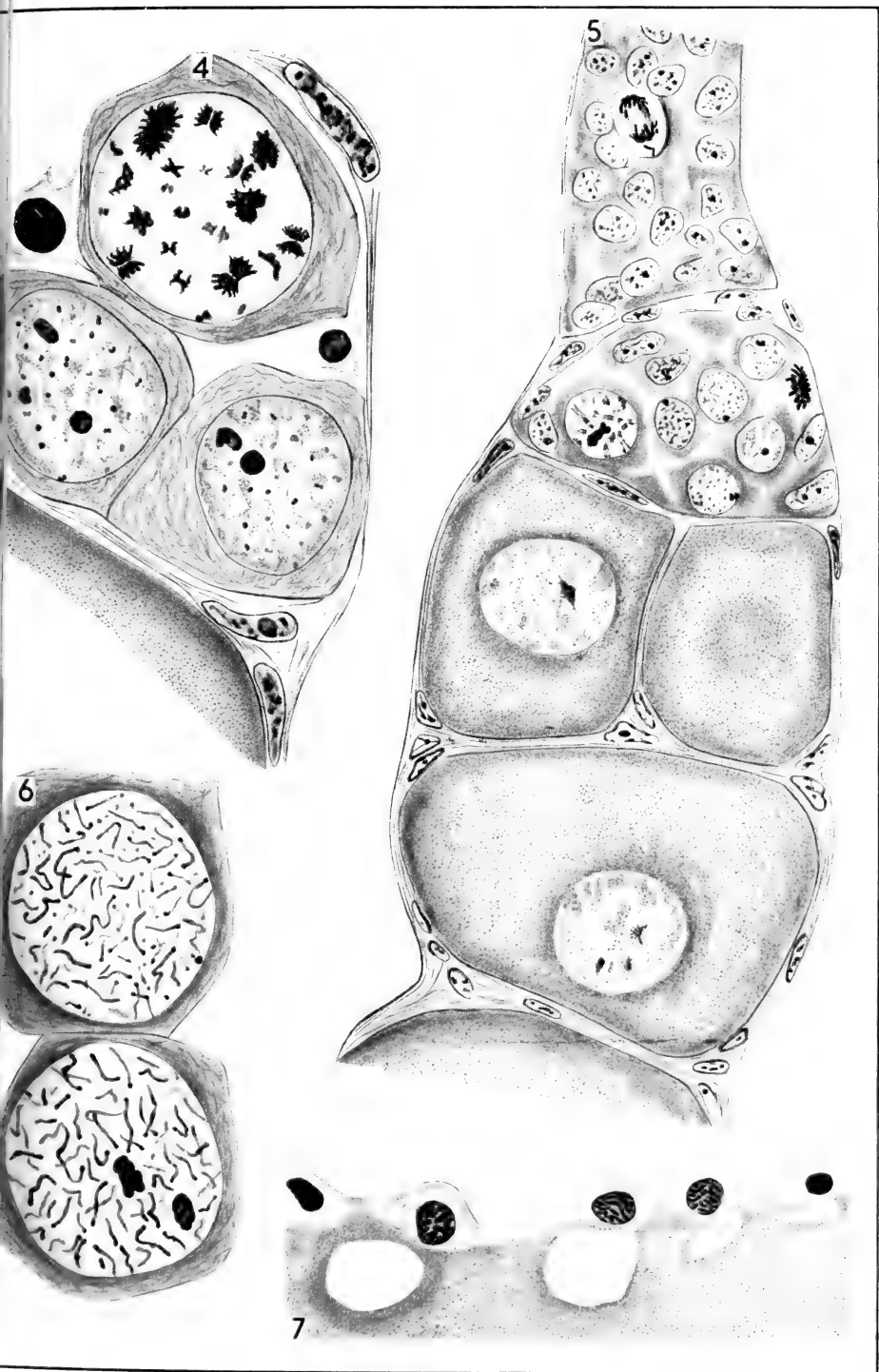
- FIG. 8. — Evolution de l'ovocyte au cours du grand accroissement; œuf de 1 mm., noyau diffus, épithélium folliculaire bas, avec de rares mitoses.
GILSON. Hémalun $\times 420$.
- FIG. 9. — *Idem*: œuf de 2,3 mm., réapparition des chromosomes sous forme de plages assombries ponctuées de granulations chromatiques, prolifération intense de l'épithélium folliculaire, sphérules protéidiques dans le cytoplasme.
GILSON. Hémalun $\times 420$.

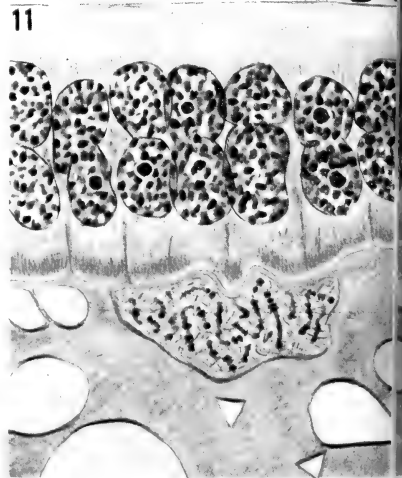
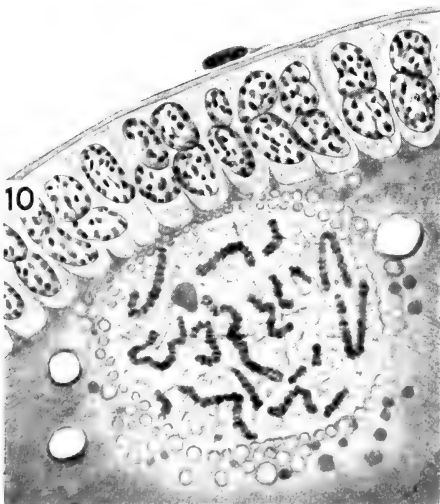
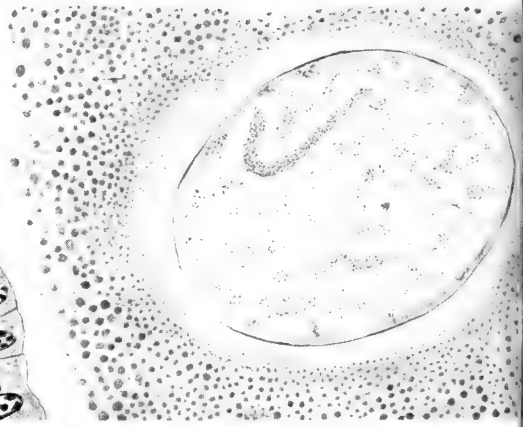
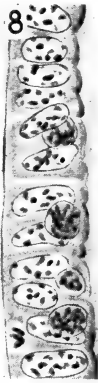
- FIG. 10. — *Idem*: œuf de 6 mm., le noyau est accolé à la membrane vitelline, près du pôle caudal; chromosomes plumeux; épithélium folliculaire unistratifié, presque dépourvu de mitoses; sphérules lipoidiques.
GILSON. Hémalun \times 420.
- FIG. 11. — *Idem*: œuf de 8,5 mm., (taille définitive); noyau amiboïde avec chromosomes bien visibles; l'épithélium folliculaire augmente de hauteur; pas de mitoses; nombreux sphérules lipoidiques.
GILSON. Hémalun \times 420.
- FIG. 12. — *Idem*: noyau fortement contracté, ainsi que ses chromosomes; les cellules folliculaires présentent leur développement maximal; apparition du chorion.
GILSON. Hémalun \times 420.
- FIG. 13. — *Idem*: décontraction du noyau; les chromosomes, en nombre diploïde, sont bien distincts; stade prophasique immédiatement précinétique; l'épithélium folliculaire a diminué d'épaisseur; le chorion s'est beaucoup épaissi.
GILSON. Hémalun \times 420.
- FIG. 14. — Première cinèse de segmentation. Synchroniquement, on voit le polocyte, parfaitement individualisé, entrer lui aussi en mitose.
CARNOY. Hémalun \times 420.
- FIG. 15. — Stade de repos suivant la cinèse de maturation. Le polocyte et le noyau de l'ovule.
CARNOY. Hémalun \times 420.
- FIG. 16. — Dégénérescence pycnotique du polocyte. Etat vésiculeux des chromosomes formant le noyau de l'ovule.
CARNOY. Hémalun \times 420.
- FIG. 17. — Anaphase de la cinèse de maturation. Remarquer l'axe du fuseau, oblique par rapport à la surface de l'ovocyte.
GILSON. Hémalun \times 420.

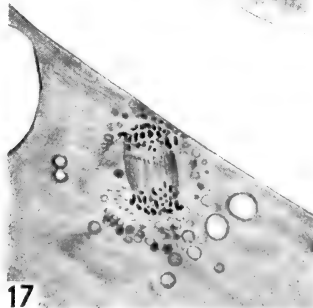
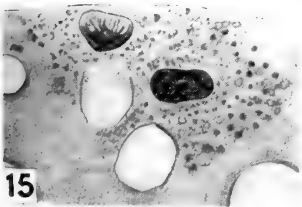
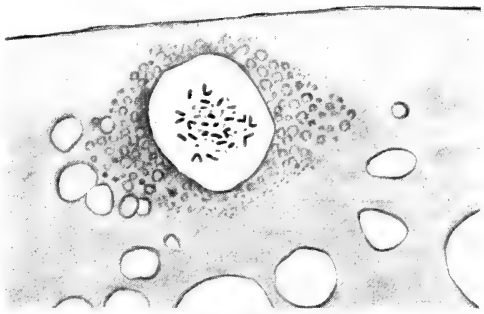
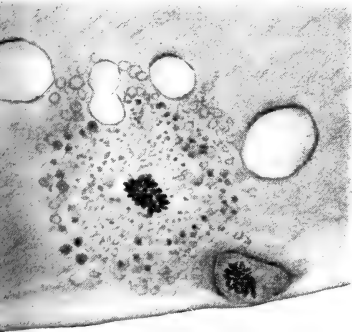
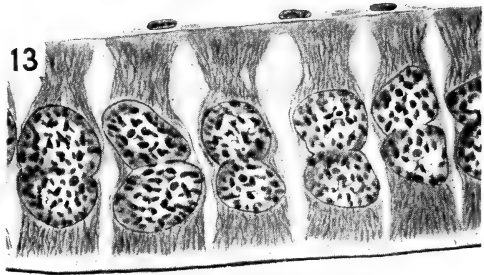
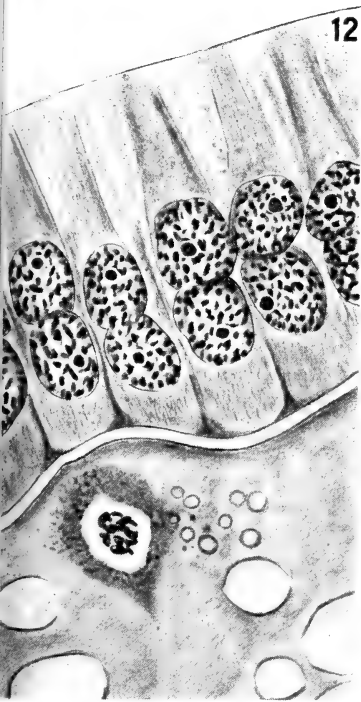
PLANCHE 4.

Saga pedo se chauffant au soleil sur une touffe de thym. Grandeur naturelle.











R. MATTHEY. — SAGA PEDO.

Quelques Cestodes nouveaux d'Oiseaux d'Asie

par

O. SCHMELZ

Avec 43 figures et 7 tableaux dans le texte

SOMMAIRE

Pages

Introduction	144
<i>Paronia bocki</i> n. sp.	146
<i>Davainea baeri</i> n. sp.	151
<i>Raillietina (Raillietina) fausti</i> n. sp.	157
<i>Raillietina (Raillietina) clairae</i> n. sp.	161
<i>Raillietina (Paroniella) siamensis</i> n. sp.	166
<i>Raillietina (Paroniella) pinsonae</i> n. sp.	171
<i>Biuterina fuhrmanni</i> n. sp.	175
<i>Hymenolepis linderi</i> n. sp.	181
<i>Diorchis anomala</i> n. sp.	184
<i>Cladotaenia feuta</i> Meggitt 1933	191
A propos de la synonymie de <i>Cladotaenia cylindracea</i> (Bloch 1782)	194
Quelques remarques au sujet de <i>Cladotaenia fania</i> Meggitt 1933	195
Considérations sur le genre <i>Paracladotaenia</i> Yamaguti 1935 . .	198
Liste comparative des espèces du genre <i>Cladotaenia</i> des Accipit- triformes	196
Bibliographie	199

INTRODUCTION

Cette étude a été entreprise sur le conseil et sous la direction de M. le professeur O. FUHRMANN, professeur de Zoologie et d'Anatomie comparée à l'Université de Neuchâtel.

Les matériaux proviennent de deux collections. L'une a été faite par le professeur Ernest C. FAUST, anciennement professeur à l'Université de Peiping, actuellement à l'Université de Tulane (U.S.A.). L'autre, réunie par le comte NILS GYLDENSTOLPE, provient du Musée de Stockholm et nous a été aimablement envoyée par le professeur SIXTEN BOCK, directeur de ce musée.

Disposant de matériaux très nombreux et variés, nous y avons trouvé neuf espèces nouvelles dans les genres *Paronia*, *Davainea*, *Raillietina* (*Raillietina*), *Raillietina* (*Paroniella*), *Biuterina*, *Hymenolepis* et *Diorchis*. Pour terminer notre travail, nous avons consacré un chapitre au genre *Cladotaenia* en complétant l'étude de *Cladotaenia feuta* Meggitt, et en émettant quelques remarques et considérations sur la synonymie de *Cladotaenia cylindracea*, sur l'étude de *Cladotaenia fania* Meggitt, et sur le genre *Paracladotaenia* Yamaguti.

Pour tous les genres de Cestodes auxquels nous avons eu affaire dans ce travail et chez lesquels il existait déjà plus de deux espèces, nous avons établi des listes comparatives aussi détaillées que possible dans le but de faciliter ainsi le travail des spécialistes qui se trouveront en présence de Cestodes appartenant à l'un ou l'autre de ces genres, et avec l'espoir que ce modeste travail sera de quelque utilité plus tard.

Le professeur SHEN TSENG a eu entre les mains des matériaux de la même collection de Chine et y a puisé le sujet de plusieurs travaux que notre étude vient, en quelque sorte, compléter.

Les matériaux de Chine, probablement recueillis à l'état mort et conservés dans l'alcool pendant très longtemps, étaient légèrement macérés, tandis que les Cestodes du Siam, pris à l'état vivant

et conservés dans le sublimé, étaient fortement contractés, mais en parfait état de conservation.

Que M. le professeur O. FUHRMANN me permette de lui témoigner, ici, ma profonde gratitude pour le dévouement avec lequel il n'a cessé de diriger et encourager mes efforts et qu'il veuille bien accepter l'hommage de mon respectueux attachement. Je remercie aussi très sincèrement M. le professeur J. G. BAER pour l'intérêt qu'il a bien voulu porter à mon travail, pour ses conseils éclairés et ses corrections.

Paronia bocki n. sp.

Hôtes: *Megalaema virens* (Bodd.) }
Cyanops ramsayi (Wald.) } Capitoniformes.

Localité: Siam.

La longueur totale est d'environ 70 à 75 mm. Derrière le scolex il y a une zone non segmentée d'environ 1 mm. Les premiers segments sont les moins larges; le premier mesure 0,7 mm. Puis les segments s'élargissent, atteignent 3 à 5 mm. et se rétrécissent de nouveau dans le dernier tiers du strobila. Finalement, le dernier proglottis n'a plus que 1,2 mm. de large, mais, par contre, il est sensiblement plus allongé et sa longueur atteint 1 mm. Dans les anneaux larges de 1,5 à 2 mm. et longs de 230 μ à 280 μ on trouve les ébauches des organes sexuels. Les anneaux adultes mesurent 3 à 4 mm. de large et sont longs de 280 μ à 335 μ . Puis les organes femelles disparaissent progressivement et dans les segments de 4 à 5 mm. de large et de 500 μ à 580 μ de long les deux utérus sont confondus, mais les œufs ne sont pas encore mûrs.

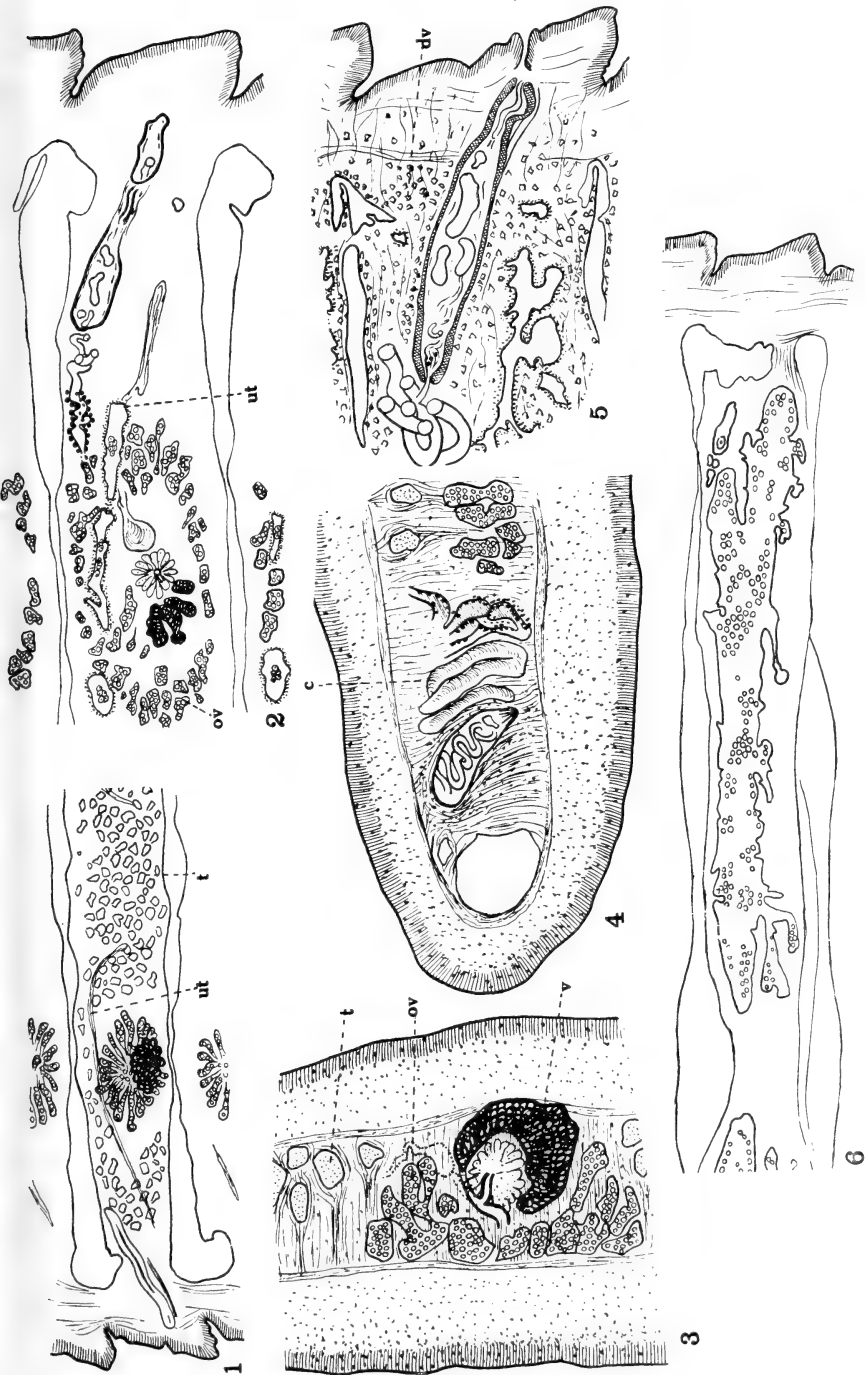
Le scolex qui ressemble sensiblement à celui de *Paronia pycnonoti* Yamaguti, 1935 dans ses contours, a un diamètre maximum de 800 μ . Les quatre ventouses sont ovalaires et ont un diamètre de 400 μ \times 290 μ .

Système musculaire: La musculature en général n'a rien de particulier si ce n'est que la musculature dorso-ventrale est très développée et semble l'être encore davantage latéralement,

FIG. 1-6.

Paronia bocki n. sp.: 1. coupe horizontale d'un segment jeune; 2. coupe horizontale d'un segment adulte; 3. portion d'une coupe transversale passant par l'ovaire et la glande vitellogène; 4. portion latérale d'une coupe transversale, passant par la poche du cirre et le canal déférent; 5. coupe horizontale de la région latérale du segment, montrant les muscles dorso-ventraux; 6. coupe horizontale d'un segment grévide montrant l'utérus.

C = canal déférent; ca = corpuscule calcaire; cov = capsule ovarienne; cp = cellule du parenchyme; dv = muscles dorso-ventraux; ov = ovaire; t = testicules; ut = utérus; v = vagin.



Espèces	Longueur en mm.	Largeur en mm.	Longueur de la poche du cirre μ	Nom tes
<i>P. carrinoi</i> Diamare 1900.	70-120	3-5	450-700	14
<i>P. ambigua</i> (Fuhrmann 1902).	80-60	1,5	120	1
<i>P. columbae</i> (Fuhrmann 1902).	fragments	1	90	5
<i>P. variabilis</i> (Fuhrmann 1904).	70	2,5	270	
<i>P. beauforti</i> (Janicki 1906).	18	3	600	4
<i>P. pycnonoti</i> Yamaguti 1935.	55	2,5	250-300	
<i>P. bocki</i> n. sp.	70-75	5	700	20

aux abords des vaisseaux excréteurs longitudinaux et de la poche du cirre (voir fig. 5). Cette densité particulière des fibres dorso-ventrales peut cependant provenir d'une compression exercée par les organes génitaux ou d'une dilatation du centre des segments.

Système nerveux : Le système nerveux ne présente rien de particulier à signaler.

Système excréteur : Le système excréteur est composé de quatre vaisseaux longitudinaux, deux ventraux d'un diamètre de 340μ et deux dorsaux d'un diamètre de 44μ . Les deux canaux ventraux, très larges, sont réunis, au bord postérieur de chaque proglottis, par un gros vaisseau transversal dont le diamètre, à sa communication avec le canal ventral, est de 240μ . Au niveau de sa jonction avec le canal transversal, le canal ventral présente une valvule empêchant le reflux du liquide excrété. En outre, de même que chez *Paronia variabilis* (Fuhrmann 1904), nous avons un deuxième vaisseau transversal très petit, d'un diamètre d'environ 5μ , reliant les deux vaisseaux longitudinaux dorsaux.

Organes reproducteurs : Les pores génitaux sont situés dans le dernier tiers du segment et sont bilatéraux, profonds et fortement marqués.

La poche du cirre est très allongée comme chez *Paronia carrinoi* Diamare, 1900 et atteint 700μ . Elle repousse le canal excréteur

ironia.

tion de s mûr	Hôtes	Distribution
ble	<i>Trichoglossus novae-hollandiae</i> , <i>T. nigrigularis</i> , <i>Cyclopsittacus suavissimus</i> , <i>Lorius erythrothorax</i> .	Australie et N ^{lle} -Guinée.
que	<i>Amazona amazonica</i> .	Brésil
que	<i>Ptilonopus</i> sp. ? <i>Columba</i> sp. ?	Sumatra
que	<i>Rhamphastos culminatus</i> , <i>R. bicolorus</i> , <i>R. toco</i> , <i>R. erythrorhynchus</i> .	Amérique sud.
que	<i>Cyclopsittacus diophthalmus</i> .	N ^{lle} -Guinée.
ble	<i>Pycnonotus sinensis</i> .	Formose
que	<i>Megalaemâ sirens</i> , <i>Cyanops ramsayi</i> .	Siam

dorsal contre le ventral. La musculature de la poche du cirre semble formée de fibres entrecroisées et est plus puissante aux deux extrémités. Il n'y a pas de vésicule séminale interne. Le canal déférent est entouré, sur une certaine longueur, de nombreuses cellules prostatiques, puis, un peu avant d'aboutir à la poche du cirre, il s'élargit considérablement, jouant en quelque sorte le rôle d'une vésicule séminale externe. Il fait de grands lacets serrés qui, sur les coupes transversales occupent presque toute la hauteur du parenchyme médullaire. A son entrée dans la poche du cirre le canal déférent est étroit et très musculéux, puis il s'élargit dans la poche. Le cirre n'est pas armé. Le diamètre maximum du canal déférent est de 45 μ à 50 μ .

Les testicules, au nombre de 200 à 220 par segment, ont un diamètre d'environ 77 μ . Ils sont disposés en une simple couche dans la région tout à fait dorsale du parenchyme médullaire. Le champ des testicules n'est pas interrompu au milieu du segment; il s'amincit au niveau des glandes femelles pour reformer ensuite deux champs latéraux importants, dépassant même légèrement l'extrémité interne de la poche du cirre.

L'ovaire en éventail a un diamètre maximum de 700 μ \times 290 μ . La glande vitellogène, dorsale par rapport à l'ovaire et un peu postérieure, a un diamètre de 220 μ \times 200 μ . La glande coquillière

mesure $120 \mu \times 90 \mu$. Le vagin, presque en ligne droite, passe entre la poche du cirre et le canal excréteur dorsal qui est refoulé contre le canal ventral. A la hauteur de la poche du cirre, le vagin forme deux renflements successifs bien marqués et qui semblent représenter des espèces de réservoirs, des réceptacles séminaux accessoires. Au voisinage de la glande coquillière, le vagin se dilate encore une fois en un réceptacle séminal long de 265μ à 275μ et d'un diamètre d'environ 100μ .

L'utérus jeune est très étroit et allongé et descend obliquement vers le bord postérieur du segment, parallèlement à l'inclinaison de la poche du cirre (voir fig. 1). D'abord double, il forme peu à peu, au fur et à mesure qu'il se remplit d'œufs, des diverticules nombreux qui se ramifient et finissent par se rencontrer et fusionner au milieu du segment. Dans les proglottis mûrs l'utérus, devenu unique, remplit tout le parenchyme interne. Dans les derniers segments qui sont plus étroits et plus allongés, on trouve des œufs mûrs d'un diamètre d'environ 40μ , renfermant un embryon de 20μ de diamètre. Il n'y a pas d'appareil piriforme.

Discussion : *Paronia bocki* n. sp. ne peut être confondu avec *P. carrinoi* Diamare et *P. pycnonoti* Yamaguti dont l'utérus reste double dans les segments gravides. Il diffère de *P. ambigua* (Fuhrmann) et *P. variabilis* (Fuhrmann) par la longueur de la poche du cirre en même temps que par le nombre des testicules. S'il se rapproche de *P. beauforti* (Janicki) par la longueur de la poche du cirre, il s'en éloigne considérablement par la longueur totale et par le nombre des testicules. Il diffère aussi de *P. columbae* (Fuhrmann) par la longueur de la poche du cirre et par la largeur maxima du strobila. En outre, *Paronia bocki* n. sp. diffère de toutes les autres espèces du genre par la forme de l'utérus et la disposition des testicules. L'espace entre le bord latéral du segment et l'ovaire est assez vaste et rempli de testicules; l'utérus jeune, au lieu de la forme typique en fer à cheval contournant et embrassant intimement l'ovaire, forme une courbe très ouverte plus fortement inclinée dans la partie médiane du proglottis (voir fig. 1). Le champ des testicules est unique et ne s'interrompt pas au niveau de l'ovaire ni dans la ligne médiane comme c'est le cas chez certaines espèces du genre. Il s'y amincit seulement pour reformer ensuite deux grosses masses testiculaires latérales. L'utérus, double à son origine,

devient unique. Les diverticules que forme cet utérus au cours de son développement se compliquent de nombreuses ramifications présentant une certaine symétrie avant de se rencontrer et de fusionner (voir fig. 6).

Davainea baeri n. sp.

Hôte: *Gecinus nigrigenis* (Wardl. Rams.) (Piciformes).

Localité: Siam.

Davainea baeri n. sp. est long de 3 à 3,6 mm. et composé de 27 à 37 segments, ce qui représente le plus grand nombre de segments trouvé jusqu'à maintenant chez une espèce de ce genre. Le cou qui est très court et large mesure environ 100 μ de long sur 300 μ de large. Le premier segment a 15 μ de long et 280 μ de large, tandis que le dernier mesure de 315 μ à 382 μ de large et 282 μ à 300 μ de long selon l'individu. Les segments les plus larges ont 465 μ à 647 μ .

Le scolex a un diamètre d'environ 300 μ . Le rostre mesure transversalement 232 μ et a, lorsqu'il est évaginé, une longueur d'environ 95 μ . Il porte une double couronne d'environ 400 crochets de 10 μ de long. Sur les coupes horizontales (fig. 8) on voit clairement que chacun de ces crochets est en relation avec une longue fibre musculaire permettant aux crochets certains mouvements. Le rostre présente, en outre, certaines particularités: Sa partie musculaire, comme c'est aussi le cas chez *D. paucisegmentata* Fuhrmann, 1909 et *D. andrei* Fuhrmann, 1933 n'a pas une forme allongée et plus ou moins cônica, mais la forme d'un épais disque. D'autre part, il est couvert de petites épines sur tout son pourtour (fig. 7). Les ventouses, relativement petites comme c'est le cas chez toutes les espèces de *Davainea*, sont situées au centre de quatre grosses protubérances saillant du scolex, et ont un diamètre de 90 μ à 100 μ . Elles sont armées de 10 à 12 rangs de petits crochets mesurant 6 μ à 7 μ de long.

Système nerveux: Sur nos coupes on ne voit que les deux troncs principaux qui sont très volumineux (fig. 9 et 10) ayant un diamètre de 20 μ à 25 μ .

Système excréteur : Le système excréteur est formé de deux vaisseaux dorsaux d'un diamètre de 3μ et de deux vaisseaux ventraux d'un diamètre de 12μ . Ces derniers sont reliés par un canal transversal dans chaque proglottis. Un fait rarement observé vient compliquer de façon intéressante ce système. En effet, les coupes horizontales (fig. 8) montrent nettement que le système excréteur se prolonge jusque dans le rostre où il forme un anneau logé dans le parenchyme, mais enserrant très étroitement le disque musculaire du rostre. Il ne nous a pas été possible de découvrir la relation entre cet anneau et les autres canaux excréteurs, mais un certain nombre de diverticules extrêmement courts, observés sur le parcours de l'anneau, nous font supposer que l'appareil excréteur du rostre est relié aux autres vaisseaux par quelques canalicules très étroits. Les fibres musculaires des crochets descendent presque jusqu'au niveau de cet anneau excréteur.

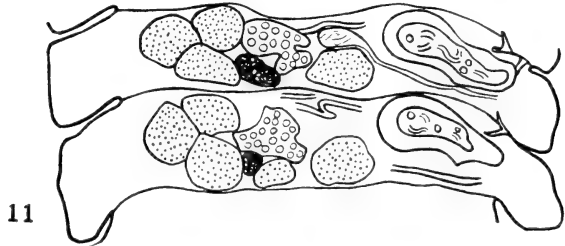
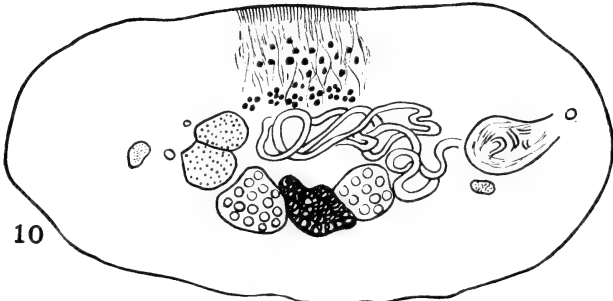
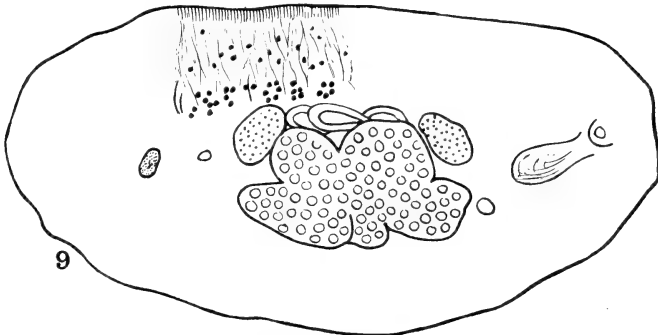
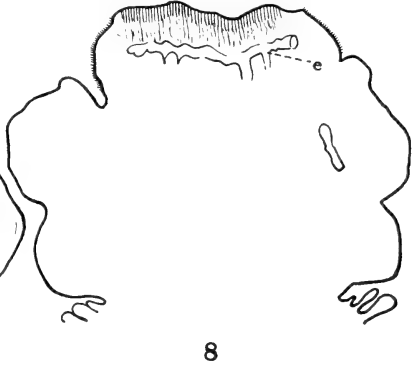
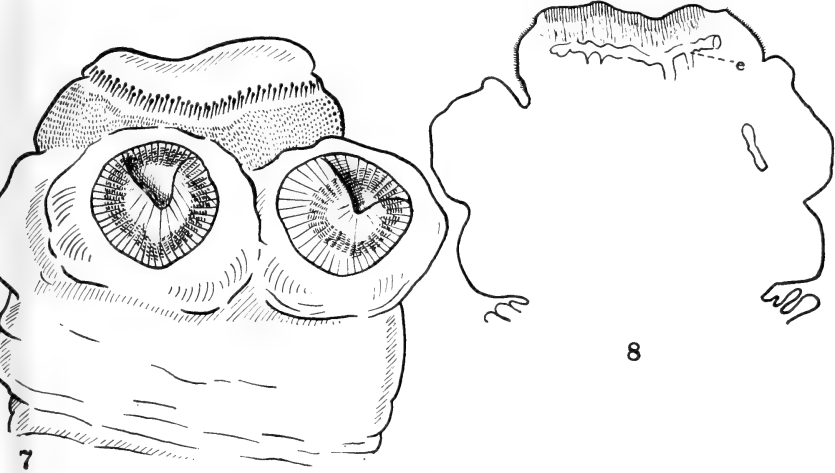
Système musculaire : La musculature n'a rien de particulier. La musculature longitudinale est formée de deux couches dont la délimitation est assez peu distincte. La couche externe montre des faisceaux contenant un nombre assez restreint de fibres, tandis que ceux de la couche interne apparaissent plus denses. La musculature dorsoventrale est assez faible et ne présente rien de particulier.

Organes reproducteurs : Les premières ébauches des organes sexuels apparaissent immédiatement derrière le cou. Le développement des organes mâles est assez rapide. Dans le neuvième segment on voit nettement se détacher l'ébauche de la poche du cirre et des testicules représentés par de petits groupes de cellules se colorant plus fortement. Dans le onzième segment on voit apparaître l'ovaire.

L'atrium génital est unilatéral. Cette disposition est très rare dans ce genre puisqu'il n'a été constaté jusqu'à présent qu'une seule fois chez *D. paucisegmentata* Fuhrmann. Il débouche dans le quart antérieur du proglottis.

FIG. 7-11.

Davainea baeri n. sp.: 7. scolex; 8. coupe horizontale du scolex passant par le rostre et montrant l'anneau excréteur dans le rostre; 9-10. coupes transversales passant par les organes génitaux; 11. coupe horizontale à travers deux segments adultes.



Espèces	Longueur totale en mm.	Nombre de segments	Pore sexuel	Diamètre du scolex μ	Diamètre du rostre μ
<i>D. minuta</i> Cohn 1901.	?	?	alternant régulièrement	210	55
<i>D. himantopodis</i> Johnston 1911.	?	10-12	alternant régulièrement	146	30
<i>D. nana</i> Fuhrmann 1912.	10	plus de 13	alternant régulièrement	320	128
<i>D. paucisegmentata</i> Fuhrmann 1909.	env. 5	5	unilatéral	700	380
<i>D. proglottina</i> (Davaine 1860).	env. 2	5-6	alternant régulièrement	135-200	60-85
<i>D. tetraoensis</i> Fuhrmann 1919.	2,3-3	9-10	alternant régulièrement	200	68-80
<i>D. andrei</i> Fuhrmann 1933.	4,5	16-19	alternant irrégulièrement	450	240
<i>D. meleagridis</i> Jones 1936.	5	17-22	alternant régulièrement (rares cas irrégulièrement)	147-175	70-85
<i>D. baeri</i> n. sp.	3-3,6	27-37	unilatéral	300	232

La poche du cirre, très courte, mesure 120 μ de long sur 48 μ de diamètre. Elle pénètre néanmoins jusque dans le parenchyme interne. Sa musculature longitudinale est extrêmement développée et a une épaisseur constante de 8 μ sur tout son pourtour. Le canal déférent volumineux est fortement ondulé et ses lacets dépassent le milieu du segment. Les testicules, relativement peu nombreux, sont très gros puisqu'ils ont un diamètre maximum de 56 μ et

oinea.

Nombre de crochets	Longueur de la poche du cirre μ	Nombre de testicules	Hôtes	Distribution
?	160	10-12	<i>Totanus calidris</i> (Charadriiformes).	Europe, Asie, Afrique, Malaisie.
env. 50	?	4	<i>Himantopus leucocephalus</i> (Charadriiformes)	Australie, N ^{lle} -Guinée, Moluques, Iles de la Sonde.
170-200	340	env. 50	<i>Microsarcops cinereus</i> (Charadriiformes).	Asie orientale, Japon.
			<i>Numida ptilorhyncha</i> (Galliformes).	Afrique N.E. et équatoriale.
?	200	env. 40	<i>Numida ptilorhyncha</i> (Galliformes).	Afrique N.E. et équatoriale.
80-95 Blanchard 44-50 Sweet	200	env. 19	<i>Gallus gallus</i> (dom.) (Galliformes).	Cosmopolite.
120-130	180-220	env. 30	<i>Bonasa umbellus</i> <i>Tetrao urogallus</i> (Galliformes).	U.S.A., Canada, Europe, Asie.
?	160-180	env. 14	<i>Perdix perdix</i> (Galliformes).	Europe, Asie.
100-130	245	20-26	<i>Meleagris gallopavo</i> (Galliformes).	Amérique Nord, Amérique S.W.
env. 400	120	9-10	<i>Gecinus nigrigenis</i> (Piciformes).	Siam.

remplissent latéralement toute la longueur du segment. Ils sont situés en arrière et sur les deux côtés des glandes femelles, en deux couches. Sur les coupes transversales on en compte 5; au total il y en a 9 à 10.

Les organes femelles sont placés au centre du proglottis. L'ovaire est lobé et très gros. Dans certains segments il occupe toute la longueur du proglottis (fig. 9). Dans un segment de 500 μ de large

il a un diamètre de 172 μ . La glande vitellogène, logée derrière l'ovaire, a un diamètre de 65 μ à 70 μ dans un segment de 508 μ de large. Le vagin, à paroi épaisse, passe en arrière de la poche du cirre et présente un petit réceptacle séminal presque médian et à paroi très mince. Un peu avant de se dilater en réceptacle, le vagin se rétrécit considérablement, empêchant ainsi sans doute le reflux des spermatozoïdes.

Brusquement, d'un segment à l'autre, l'ovaire disparaît et les œufs fécondés passent dans le parenchyme. Les capsules utérines compriment les vaisseaux excréteurs de même que la poche du cirre qui subsiste jusque dans le dernier segment et qui est alors appliqué parallèlement au bord latéral du proglottis. Chaque capsule ne contient qu'un seul œuf. Il ne nous a pas été possible de mesurer les oncosphères, leur développement n'étant pas complet. Les capsules utérines mesurent 24 μ à 32 μ et les œufs 18 μ à 20 μ .

A n o m a l i e : En étudiant un grand nombre d'individus on rencontre, par-ci par-là, quelques rares coupes présentant un vague dédoublement des organes. En effet, sur certaines coupes transversales on trouve du côté antiporal une seconde poche du cirre rudimentaire. Si les pores génitaux étaient régulièrement alternant, on pourrait supposer qu'il s'agit d'une coupe légèrement oblique et passant par deux proglottis simultanément, mais tel n'est justement pas le cas.

D i s c u s s i o n : La liste comparative des espèces du genre *Davainea* que nous donnons à la page 154 prouve suffisamment que *Davainea baeri* n. sp. est une nouvelle espèce. D'abord il s'agit d'un *Davainea* trouvé dans un Piciforme alors que jusqu'à ce jour on n'en a rencontré que chez les Charadriiformes et les Galliformes. Par son atrium génital unilatéral, la forme et le grand diamètre de son rostre et par le diamètre des ventouses, *Davainea baeri* se rapproche de *D. paucisegmentata* Fuhrmann (des Galliformes) mais il s'en éloigne considérablement par la grande différence de nombre des segments et des testicules. Seule *D. andrei* Fuhrmann (des Galliformes) pourrait prêter à confusion, surtout si l'on tient compte de la ressemblance anatomique (ovaire large de 160 μ , glande vitellogène de 64 μ , testicules de 60 μ de diamètre). Il est regrettable que FUHRMANN (1933) n'ait pas pu indiquer le nombre

et la longueur des crochets. Cependant *D. andrei*, quoique plus longue que notre espèce, a un nombre de segments beaucoup plus petit, sa poche du cirre est sensiblement plus longue et ses pores génitaux sont irrégulièrement alternants. D'autre part, *D. andrei* n'a jamais été trouvé chez un Piciforme, mais uniquement chez les Galliformes.

Pour toutes les autres espèces, *Davainea baeri* se range nettement d'un côté, grâce au nombre exceptionnel des segments et de ses crochets et à l'unilatéralité des pores sexuels.

* * *

Nous décrivons ci-dessous deux nouvelles espèces de *Raillietina* (*Raillietina*) de Piciformes. Chez cet important groupe d'Oiseaux on connaissait déjà *R.(R.) comitata* (Ransom 1909) *R.(R.) frontina* (Dujardin 1845), *R.(R.) lutzi* (Parona 1901) et *R.(R.) pici* (Yamaguti 1935). En page 164 nous donnons le tableau, comparatif des espèces du genre *Raillietina* (*Raillietina*) trouvées jusqu'à ce jour chez les Piciformes.

***Raillietina* (*Raillietina*) *fausti* n. sp.**

Hôte: *Gecinus canus* (Gm.) (Piciformes).

Localité: Shansi (Chine).

Tous nos individus sont plus ou moins fragmentés et il nous est impossible d'indiquer la longueur totale. Par contre, la largeur maxima atteint 1 mm., parfois très légèrement plus. Derrière le scolex nous avons un cou, zone non segmentée de 330 μ à 350 μ de long et de 220 μ de large. Le premier segment est large de 260 μ .

Le scolex a une largeur de 300 μ . Les ventouses, au nombre de quatre, sont légèrement ovales et ont un diamètre de 148 μ \times 120 μ ; elles sont armées chacune de 8 à 10 rangs de petits crochets. Le rostre a un diamètre de 150 μ à 180 μ . Il porte une double couronne

de 240 à 250 crochets. La différence de longueur entre les crochets du rang antérieur et ceux du rang postérieur est très minime. En effet, les premiers mesurent 9μ de long et les seconds 8μ .

Système musculaire : La musculature longitudinale est divisée en deux couches assez distinctes. La couche interne forme des faisceaux très nettement délimités, tandis que les faisceaux de la couche externe se confondent presque les uns avec les autres. La musculature dorso-ventrale assez fournie n'a rien de particulier, de même que la musculature transversale.

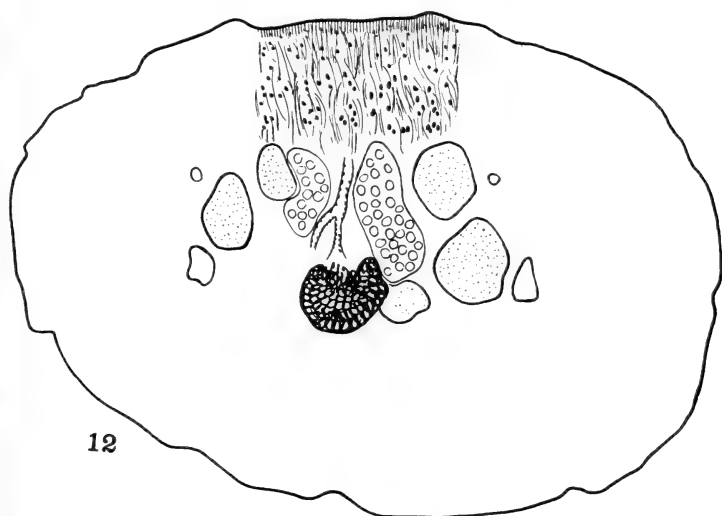
Système nerveux : Ne présente rien de particulier.

Système excréteur : Il est composé de deux vaisseaux longitudinaux ventraux d'un diamètre de 36μ à 48μ , deux vaisseaux longitudinaux dorsaux de 8μ . Outre le vaisseau transverse ventral qui a un diamètre de 16μ , nous avons, nettement visible un petit canal transverse dorsal de $1,7 \mu$ de diamètre.

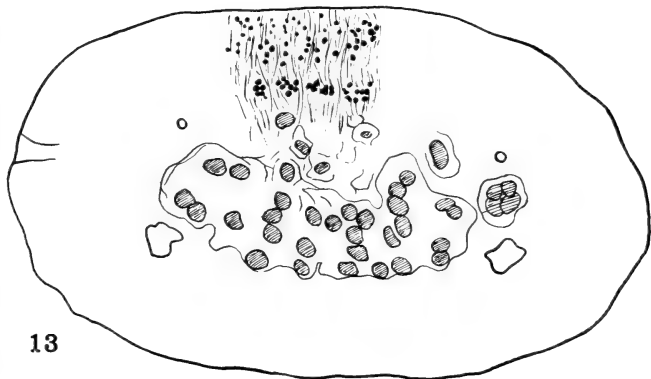
Organes reproducteurs : L'atrium génital, unilatéral, profond de 28μ , débouche dans la moitié antérieure du bord latéral du proglottis. La poche du cirre est longue de 72μ avec un diamètre maximum de 36μ . Le canal déférent est très long. Sur les coupes horizontales il occupe presque toute la largeur du parenchyme interne jusqu'aux vaisseaux excréteurs antiporaux; sur les coupes transversales il remplit toute la hauteur du parenchyme interne. Il est entouré de grosses cellules prostatiques sur tout son parcours. Au centre du segment il n'a que 8μ de diamètre, puis il s'élargit considérablement, atteignant un diamètre de 20μ à 24μ et joue ainsi le rôle de vésicule séminale externe. Peu avant de pénétrer dans la poche du cirre, il se rétrécit de nouveau à environ 5μ à 6μ . A l'intérieur de la poche du cirre il mesure 12μ de largeur. Le cirre est long de 45μ et a un diamètre de 2μ .

Les testicules sont au nombre de 18 à 20, dont à peu près 6 poraux, 1 à 3 médians et 11 à 12 antiporaux. Ils sont légèrement ovales, d'un diamètre de 68μ à $72 \mu \times 48 \mu$ à 56μ .

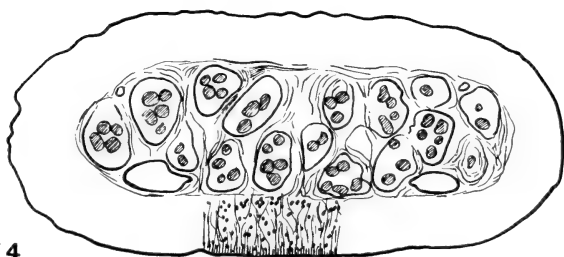
Le vagin débouche dans l'atrium en arrière de la poche du cirre. Son diamètre est d'abord de $3,5 \mu$ à 6μ , puis il se dilate en un réceptacle séminal énorme, fortement ondulé, long de 170μ à 180μ avec un diamètre de 20μ . Après le réceptacle, le vagin se rétrécit légèrement puis augmente de nouveau jusqu'à un diamètre d'environ 10μ . A cet endroit il s'incurve brusquement dorso-ventralement et chemine vers l'isthme ovarien.



12



13



14

FIG. 12-14.

Raillietina (Raillietina) fausti n. sp.: 12. coupe transversale passant par les organes femelles; 13. utérus jeune, en coupe transversale; 14. coupe transversale à travers un segment gravide montrant les capsules ovifères.

La glande vitellogène mesure $72 \mu \times 60 \mu$; elle n'est pas centrale, mais située à la face ventrale et en arrière de l'aile aporal de l'ovaire. Le vitellogène et l'oviducte sont volumineux et bien visibles. Le premier de ces canaux a un diamètre de 6μ à 7μ , le second de 8μ . L'ovaire, lobé, a environ 200μ de large.

Dans les segments gravides, l'utérus se résout en environ 50 capsules ovifères, mais comme le montre la figure 13, il prend auparavant la place de l'ovaire qui s'est résorbé très brusquement d'un segment à l'autre, comme c'est souvent le cas dans le genre *Raillietina* (*Raillietina*). Ceci nous fait songer à la possibilité d'un utérus-ovarium où l'ovaire, dès qu'il a terminé sa fonction ovarienne prendrait les fonctions d'un utérus. Les capsules ovifères au nombre de 50, dépassent latéralement les vaisseaux excréteurs. Elles sont entourées et maintenues par un parenchyme assez lâche. Chaque capsule renferme 13 à 15 œufs. L'œuf se compose d'un oncosphère entourée d'une coque ayant le même diamètre, et d'une deuxième membrane extrêmement plissée par l'action de réactifs, ce qui pourrait parfois faire croire à l'existence d'une troisième membrane comme chez *R. frontina* Clerc, 1903. Les capsules ont un diamètre d'environ 150μ . L'oncosphère mesure 14μ à 15μ , et l'œuf 40μ .

Discussion: *Raillietina* (*Raillietina*) *fausti* n. sp. est assez voisin de *R. (R.) pici* Yamaguti, mais il en diffère par la longueur des crochets qui sont, en outre, en double couronne et de longueur différente, alors que ceux de *R. (R.) pici* ont tous la même dimension. Il s'en distingue encore surtout par le nombre des testicules et des capsules utérines.

De prime abord nous avons cru qu'il s'agissait de *R. (R.) frontina* Dujardin, mais notre espèce en diffère par le nombre des crochets des testicules, des œufs par capsules et, aussi, surtout, par la structure du parenchyme dans les segments gravides. Alors qu'à chez *R. (R.) frontina* (voir fig. 20) on voit les capsules utérines (à nombre d'œufs réduit: 6 à 8) nettement entourées d'une couche concentrique, régulière, de cellules parenchymateuses différenciée il n'y a rien de tel chez *R. (R.) fausti* n. sp. où le parenchyme intercapsulaire est non différencié.

Raillietina (Raillietina) claireae n. sp.

Hôte: *Gecinus canus* (Gm.) (Piciformes).

Localité: Shansi (Chine).

Cette nouvelle espèce a été trouvée dans *Gecinus canus* (Gm.) à côté de *R. (R.) fausti* n. sp. et de *R. (R.) frontina*.

Nos individus sont bourrés de corpuscules calcaires, surtout dans le parenchyme cortical du scolex et des segments gravides.

La longueur totale d'un individu ne dépasse guère 12 à 18 mm. et c'est donc de loin le plus petit *Raillietina (Raillietina)* trouvé chez les Piciformes jusqu'à ce jour. On compte régulièrement environ 100 à 120 segments. La largeur, par contre, est pareille à celle des autres espèces, c'est-à-dire 0,95 mm., soit environ 1 mm., mesurée au plus large segment. Cependant, à cause de l'état très contracté de certaines régions, la largeur varie très irrégulièrement sur un même individu. Toutefois, tous les segments sont sensiblement plus larges que longs, sauf les derniers proglottis gravides qui prennent une forme de cloche ou de sac et qui atteignent finalement 630 μ de long pour 650 μ de large. Derrière le scolex nous avons un cou, zone non segmentée, long de 160 μ . Sur nos individus le cou paraît très large, mais cette région est macérée.

Le scolex a 120 μ de long et 184 μ de large. Les ventouses, très légèrement ovalaires sur nos préparations, mesurent 76 μ \times 68 μ . Le rostre a un diamètre d'environ 72 μ . Malheureusement presque tous les crochets manquent et nous n'en avons trouvés que quatre, tous de la même longueur de 9 μ à 10 μ .

Système musculaire : La musculature en général est très faible. Les muscles longitudinaux sont disposés en deux couches. Les faisceaux de la couche interne, distincts et plus gros, sont assez espacés, tandis que la couche externe est formée de fibres éparses et peu nombreuses.

Système nerveux : Il n'a rien de particulier à signaler.

Système excréteur : Le diamètre des vaisseaux excréteurs ventraux qui est de 12 μ à 13 μ dans les segments adultes, atteint 20 μ à 25 μ dans les segments gravides. Les vaisseaux

dorsaux ont un diamètre de $2,5 \mu$ à 3μ . Les deux vaisseaux ventraux sont reliés, dans la région postérieure du proglottis, par un petit vaisseau transversal.

Système reproducteur : L'atrium génital, unilatéral débouche dans le quart antérieur du bord latéral du proglottis. La poche du cirre est longue de 48μ à 60μ . Son diamètre est de 28μ . Le canal déférent est long et traverse presque tout le parenchyme interne. Contrairement à ce qu'on observe dans la règle générale, il est presque rectiligne dans toute sa moitié porale et c'est au milieu du segment, au niveau de l'ovaire, qu'il ondule entre les grands lacets. Son diamètre est de 6μ à 7μ . À l'intérieur de la poche du cirre ce diamètre ne diminue que très peu et atteint 5μ à $5,5 \mu$. Le cirre a un diamètre de $1,7 \mu$. Il n'y a pas de vésicules séminales, ni interne, ni externe.

Les testicules, au nombre de 20 environ, entourent les glandes femelles. On en compte 6 à 7 du côté poral, 3 à 4 postérieurement en arrière de l'ovaire et de la glande vitellogène, et 9 à 10 du côté antiporal. Leur diamètre est de 40μ .

Le vagin, d'abord d'un diamètre de 5μ , longe la poche du cirre sur une distance de 50μ à peu près, puis il se rétrécit jusqu'à un diamètre de $2,5 \mu$ sur une longueur de 25μ pour se dilater ensuite en un réceptacle séminal fusiforme mesurant $60 \mu \times 20 \mu$. Ce réceptacle n'est donc pas plus ou moins médian, mais se trouve situé derrière la portion rectiligne du canal déférent et débute au niveau de l'extrémité interne de la poche du cirre.

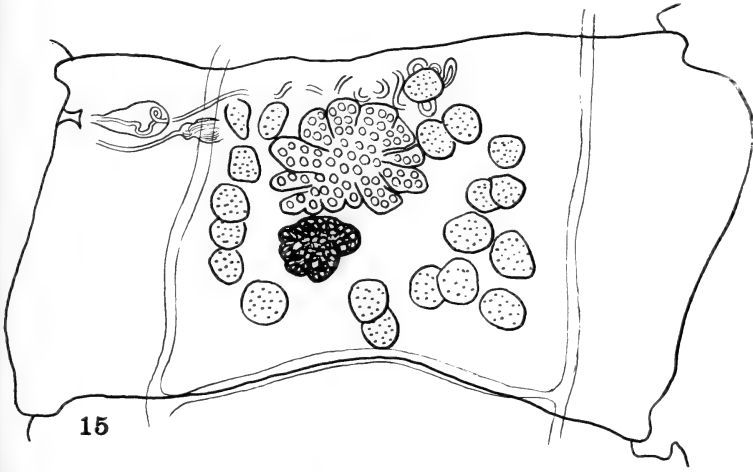
L'ovaire, médian, forme une masse compacte légèrement lobée d'une largeur de 145μ à 160μ dans les segments adultes. Cet organe disparaît brusquement, laissant les œufs épars dans le parenchyme. Il n'y a pas d'utérus à proprement parler. Ce dernier se résout en 20 à 30 capsules utérines. La glande vitellogène mesure 80μ de large et 52μ de long. Elle se trouve en arrière de l'ovaire.

FIG. 15-19.

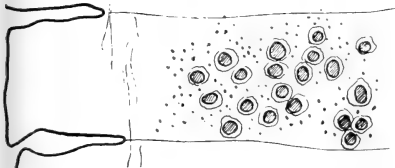
Raillietina (Raillietina) clairae n. sp.: 15. segment adulte; 16. œufs dispersés dans le parenchyme; 17. capsules ovifères en voie de formation; 18. capsules ovifères formées; 19. coupe transversale d'un segment gravide.

FIG. 20.

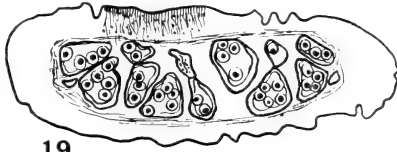
Raillietina (Raillietina) frontina (Clerc): coupe transversale d'un segment gravide d'après le matériel original.



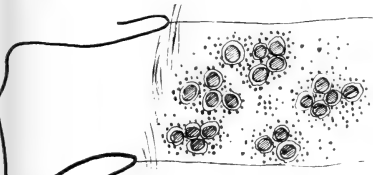
15



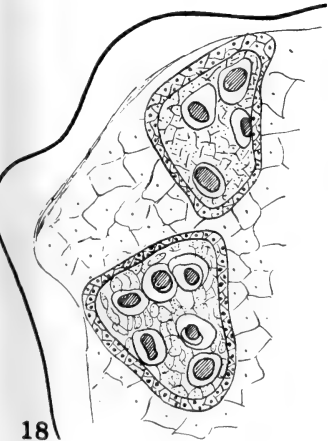
16



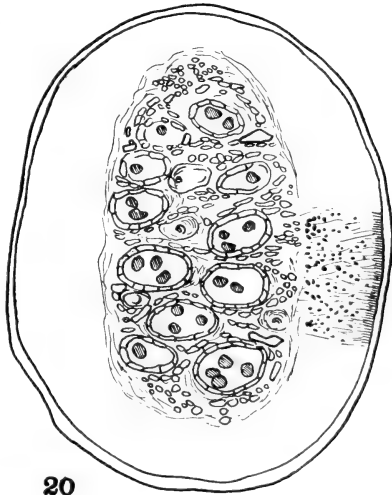
19



17



18



20

Espèces du genre

Espèces	Longueur en mm.	Largeur en mm.	Diamètre du scolex μ	Diamètre du rostre μ	Diamètre des ventouses μ	Nombre de crochets	
<i>R. (R.) comitata</i> (Ransom 1909).	45-55	1,16	250-290	90	160 × 115-135	env. 80 couronne simple.	
<i>R. (R.) frontina</i> (Dujardin 1845).	50-80	1-1,4	420 (230 FUHR- MANN)	80-110	160-200	180	
<i>R. (R.) lutzi</i> (Parona 1901).	60	1	470	70	110	env. 100	
<i>R. (R.) pici</i> Yamaguti 1935.	36 250 segments	0,93	330	100-150	100	?	
<i>R. (R.) fausti</i> n. sp.	?	1 et plus	300	150-180	148 × 120	240-250	
<i>R. (R.) clirae</i> n. sp.	12-18 100 à 120 segments	0,95	184	72	76 × 68	?	

mais il n'est pas rare qu'au lieu d'être médiane, elle soit située du côté poral de l'ovaire.

Comme le montrent les figures 16, 17, 18, le groupement de œufs en capsules ovifères se fait petit à petit. D'abord, sur une distance de 8 segments environ, les œufs sont isolés, épars, dans un parenchyme à noyaux vivement colorés. Au fur et à mesure que le segment mûrit, les œufs se groupent, les cellules parenchymateuses se différencient et se condensent autour de ces groupes d'œufs. On compte environ 4 segments ayant cet aspect. Finalement, dans les segments gravides, on trouve des capsules définitivement formées par une enveloppe de cellules différenciées. À l'intérieur d'une capsule, les œufs sont encore entourés de cellule

) des Piciformes.

Nombre de testicules	Nombre de capsules utérines	Œufs par capsules	Remarque	Hôtes	Distribution
30-35	40-50	6-12	Capsules ne dépassant pas les vaisseaux excréteurs.	<i>Colaptes auratus</i> , <i>Melanerpes erythrocephalus</i> .	Amérique du Nord.
15-16 (CLERC 50)	35-40	6-8 (CLERC)	Capsules dépassant les vaisseaux excréteurs.	<i>Colaptes campestris</i> , <i>Dendrocopus major</i> , <i>Gecinus viridis</i> , <i>Picus martius</i> , <i>Picus spec.</i>	Cosmopolite.
?	12-16	?	—	<i>Celeus flavescens</i> , <i>Picus spec.</i>	Amérique du Sud.
30	env. 20	12 ou plus	—	<i>Picus awokera awokera</i> .	Asie.
18-20	env. 50	13-15	Capsules dépassant les vaisseaux excréteurs.	<i>Gecinus canus</i> .	Chine.
env. 20	20-30	12-14	Capsules ne dépassant pas les vaisseaux excréteurs.	<i>Gecinus canus</i> .	Chine.

parenchymateuses, mais ces dernières sont en voie de dégénérescence granulomateuse et les granulations dont elles sont bourrées se colorent presque en noir à l'hémalun. Sur les coupes horizontales on aperçoit un parenchyme intercapsulaire sous forme d'un réseau très lâche et ne se colorant pour ainsi dire pas (voir fig. 18). Les capsules ovifères ne dépassent pas latéralement les vaisseaux excréteurs; elles les compriment tout au plus un peu (fig. 19). Il y a donc 20 à 30 capsules parenchymateuses contenant chacune 12 à 14 œufs. Les capsules ont un diamètre d'environ 140 μ . L'œuf mesure 25,5 μ . L'oncosphère a un diamètre de 12 μ et est entourée d'une membrane très variable et fortement plissée, mesurant 17 μ à 25 μ .

Discussion : *Raillietina (Raillietina) clirae* n. sp. ne peut être confondu avec aucune des cinq autres espèces de notre liste comparative de la page 00. Il s'en distingue immédiatement par son strobila très court à nombre restreint de proglottis, son scolex proportionnellement étroit, portant également des ventouses très petites. S'il se rapproche de *R. (R.) pici* par la longueur des crochets et le nombre des œufs par capsule, il s'en éloigne, par contre, par le nombre des testicules et des capsules ovifères.

***Raillietina (Paroniella) siamensis* n. sp.**

Hôtes: *Thereiceryx lineatus* (Vieill.) }
Thereiceryx phaeostriatus (Bp.) } (Capitoniformes).

Localité: Siam.

Ainsi que le montre la figure 21, nos individus sont presque tous dans un état de contraction extrême. Ceci a naturellement donné lieu à quelques difficultés dans l'étude et la mensuration de certains organes.

La longueur totale d'un individu est d'environ 45 mm. pour une largeur maxima de 4,8 à 4,9 mm.

Derrière le scolex nous avons un cou, zone non segmentée, dont la longueur varie énormément selon l'état de contraction de l'individu. Nous avons trouvé, en effet, des individus avec un cou de 220 μ de long, un autre de 660 μ et un troisième qui atteignait même 770 μ .

FIG. 21-23.

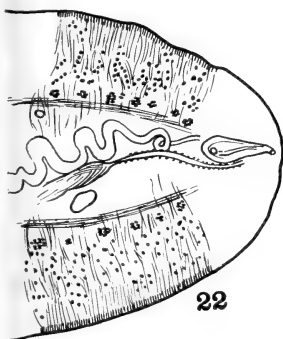
Raillietina (Paroniella) siamensis n. sp.: 21. coupe horizontale d'un segment adulte; 22. coupe transversale de la région porale; 23. portion d'une coupe à travers un segment gravide montrant les corpuscules calcaires et les cellules parenchymateuses.

FIG. 24-26.

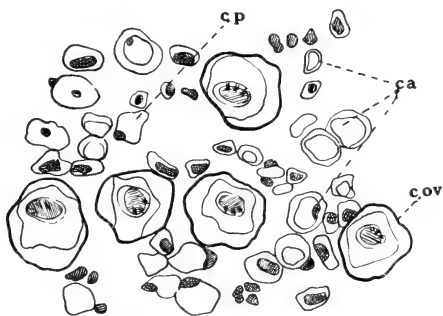
Raillietina (Paroniella) pinsonae n. sp.: 24. coupe transversale montrant les testicules; 25. coupe transversale à travers l'ovaire et la région porale; 26. portion d'une coupe transversale à travers un segment gravide montrant les cellules glandulaires.



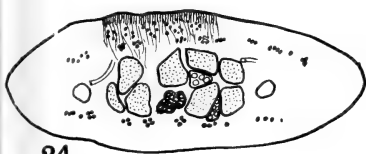
21



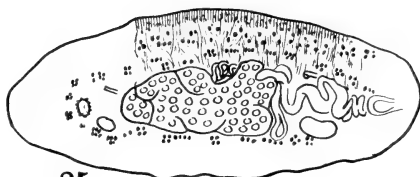
22



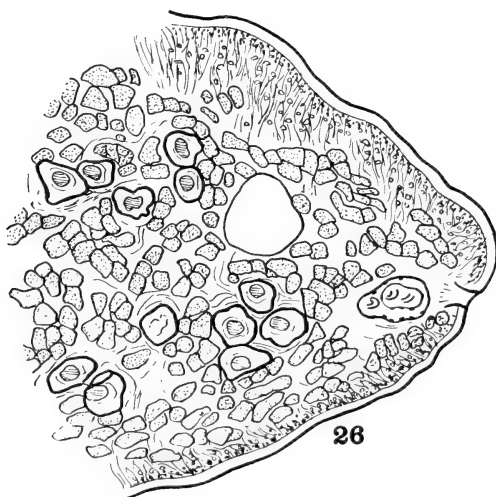
23



24



25



26

Le scolex a 240 μ de long et 400 μ à 440 μ de large. Le rostre, arrondi, a un diamètre de 130 μ à 150 μ ; il est armé d'une double couronne de crochets dont ceux de la rangée antérieure mesurent 24 μ de long et ceux de la rangée postérieure 20 μ . Le nombre total de ces crochets est d'environ 240. Les ventouses, circulaires ou, parfois, très légèrement ovalaires, ont un diamètre d'environ 200 μ . Elles sont puissamment armées de 12 rangs de crochets et, comme le fait aussi remarquer JOHNSTON (1914) pour *Raillietina sphecotheridis*, la longueur des crochets des ventouses va en diminuant du bord externe vers le centre de la ventouse, si bien que les crochets du rang marginal sont sensiblement plus longs que ceux du rang le plus interne qui n'ont plus que l'aspect de petites épines. Nous avons rencontré, dans cette collection, un individu géant dont le scolex mesurait 280 μ de long et 572 μ de large, avec un rostre de 180 μ de diamètre transversal et des ventouses de 200 μ \times 240 μ . Par contre, les dimensions des organes reproducteurs de cet individu ne diffèrent pas de celles des autres types.

Système musculaire : La musculature longitudinale est disposée suivant deux couches rapprochées l'une de l'autre. La couche interne est constituée par de gros faisceaux espacés, réguliers, comprenant généralement 10 à 12 fibres, mais pouvant parfois en avoir jusqu'à 17. Dans la couche externe nous voyons d'abord des faisceaux encore relativement distincts quoique assez mal délimités, et plus on approche de la cuticule du segment, plus les fibres s'isolent et se répartissent sans ordre entre les fibres de la musculature dorso-ventrale, remplissant tout le parenchyme externe.

Système excréteur : Le système excréteur n'a rien de particulier. Il y a quatre vaisseaux longitudinaux : deux ventraux d'un diamètre de 66 μ et deux dorsaux d'un diamètre de 12 μ . Les vaisseaux ventraux sont reliés dans chaque segment par un petit canal transversal qui longe le bord postérieur de l'anneau.

Système nerveux : Sur nos coupes on ne voit que les deux troncs longitudinaux principaux qui ont un diamètre de 20 μ à 24 μ . Du côté poral, le tronc nerveux passe entre la poche du cirre et le vaisseau excréteur ventral, à égale distance de l'un et de l'autre.

Organes reproducteurs : L'atrium génital, unilatéral, débouche dans le quart antérieur du bord latéral du segment

La poche du cirre a 150 μ à 160 μ de long et un diamètre maximum de 66 μ à 68 μ . Elle ne contient pas de vésicule séminale interne, pas même une légère dilatation du canal déférent. La paroi de la poche du cirre est formée d'une couche musculaire puissante. Le canal déférent n'est pas très long, s'arrêtant à la hauteur de l'ovaire. Il ondule irrégulièrement, tantôt en lacets accentués, tantôt en très légères ondulations. Il s'élargit presque dès son début, formant comme une espèce de très longue vésicule séminale externe ondulée, puis il se rétrécit sur une certaine distance avant de pénétrer dans la poche du cirre. Le plus grand diamètre du canal déférent est de 32 μ .

Les testicules, au nombre de 50 à 60 ont un diamètre de 80 μ \times 60 μ . On en compte 10 à 12 du côté poral et 38 à 50 du côté antiporal. Dans les coupes horizontales on les voit disposés en deux rangées et dans les coupes transversales en quatre couches.

Le vagin se trouve en arrière et à la face ventrale de la poche du cirre. A peu de distance de l'atrium, c'est-à-dire bien avant d'arriver au niveau de l'ovaire, il forme un réceptacle séminal qui n'a pas l'aspect usuel d'un sac fusiforme, mais qui est simplement une dilatation très longue, formant un tube légèrement ondulé (voir fig. 21 et 22). Ce réceptacle a un diamètre de 56 μ sur coupe transversale et de 20 μ seulement sur coupe horizontale, mais ce faible diamètre peut fort bien n'être que le résultat de l'excessive contraction des anneaux.

L'ovaire, lobé, n'est pas strictement médian, mais s'étend un peu plus dans la moitié porale. La glande vitellogène est médiane et placée en arrière de l'ovaire. L'ovaire est large de 495 μ , la glande vitellogène de 145 μ , mais ici aussi il convient de tenir compte de l'écrasement subi par ces deux organes du fait de la contraction.

L'utérus apparaît d'abord sous forme d'un tube médian logé entre la glande vitellogène et l'ovaire qui le couvre antérieurement. Plus tard l'utérus devient lobé, mais il disparaît très rapidement, laissant les œufs épars dans le parenchyme. Ce qui frappe d'abord dans les segments gravides, c'est le nombre considérable des corpuscules calcaires. Déjà dans les proglottis jeunes on en trouve, mêlés aux fibres musculaires du parenchyme cortical, mais pas dans le parenchyme interne. Au fur et à mesure que les segments mûrissent, les corpuscules calcaires envahissent égale-

ment le parenchyme interne et, dans les cellules gravides, la plupart des cellules parenchymateuses se transforment en corpuscules calcaires. Dans la figure 23 on voit les capsules utérines entourées et comme fixées par la masse des corpuscules calcaires et des cellules parenchymateuses en voie de transformation. Les corpuscules calcaires atteignent jusqu'à $16\ \mu$ à $18\ \mu$ de diamètre. Chaque capsule ne contient qu'un seul œuf. Cet œuf est formé de l'embryon qui est entouré d'une première membrane l'enserrant d'assez près et d'une seconde membrane très grande et de forme irrégulière. Les capsules ont un diamètre de $30\ \mu$ à $36\ \mu$, l'embryon mesure $12\ \mu$ à $14\ \mu$, la première membrane $15\ \mu$ à $16\ \mu$ et la deuxième $26\ \mu$ à $28\ \mu$. Dans les segments gravides, les capsules passent latéralement au-delà des vaisseaux excréteurs et des deux troncs nerveux principaux.

Discussion : A première vue nous avons cru nous trouver en présence de *R. (P.) sphecotheridis* Johnston, que certains auteurs placèrent, par erreur, parmi les Cestodes des Capitoniformes, mais il est certain que le véritable *R. (P.) sphecotheridis* Johnston 1914, est un Cestode de Passeriformes puisqu'il fut trouvé chez *Sphecotheres maxillaris* (Lath.). De ce fait, *R. (P.) siamensis* n. sp. est le premier de ce genre rencontré chez les Capitoniformes. D'ailleurs, une étude un peu plus minutieuse et quelques dimensions prises à titre de comparaison prouvèrent rapidement qu'il ne s'agissait pas de *R. (P.) sphecotheridis*. JOHNSTON a décrit un scolex complètement couvert de petites épines plus nombreuses, plus denses, à la base du rostre. Chez notre espèce il n'y a des épines qu'à la base du rostre et non sur tout le scolex. Il est vrai que ces épines sont très caduques, mais il serait étonnant qu'aucune n'ait subsisté sur l'un ou l'autre de nos individus. Puis JOHNSTON décrit et dessine une poche du cirre renfermant une vésicule séminale interne. Dans notre espèce, que l'on prenne des coupes horizontales ou des coupes transversales, il n'y a jamais trace d'une vésicule séminale interne. JOHNSTON a compté environ 30 testicules mesurant $25\ \mu$ à $30\ \mu \times 15\ \mu$ à $20\ \mu$, alors que nous en trouvons 50 à 60 mesurant $80\ \mu$ à $90\ \mu \times 50\ \mu$ à $60\ \mu$. Les crochets de *R. (P.) sphecotheridis* sont longs de $20\ \mu$ et $15\ \mu$, tandis que ceux de notre Cestode mesurent $24\ \mu$ et $20\ \mu$. Si l'on tient encore compte des différences assez notables dans la longueur et la largeur du strobila,

dans la longueur de la poche du cirre, dans le diamètre de l'embryon, etc., il appert qu'aucune confusion n'est possible, surtout si l'on note en première ligne que l'hôte n'est pas un Passeriforme, mais un Capitoniforme.

Raillietina (Paroniella) pinsonae n. sp.

Hôtes: *Gecinus nigrigenis* (Wardl. Rams.) } (Piciformes.)
Gecinus chirrolophus (Vieill.) }

Localité: Siam.

Raillietina (Paroniella) pinsonae n. sp. a été trouvé côte à côte avec *Davainea baeri* n. sp. dans l'intestin de *Gecinus nigrigenis* (Wardl. Rams.). En outre nous l'avons retrouvé, dans la même collection, chez *Gecinus chirrolophus* (Vieill.).

Raillietina (Paroniella) pinsonae n. sp. a une longueur totale de 18 à 19 mm. seulement, pour une largeur maxima de 1 mm. Derrière le scolex, le cou, zone non segmentée, a environ 100 μ à 120 μ de long et 240 μ de large. Les premiers segments sont larges de 240 μ . Le plus grand proglottis trouvé sur des fragments est large de 990 μ et long de 495 μ ; c'est un segment mûr. Le dernier proglottis d'un individu complet est un peu plus long (550 μ), mais moins large (880 μ), différence due, sans doute, à la contraction.

Le scolex a environ 320 μ de diamètre et une longueur de 220 μ . Il porte quatre ventouses légèrement ovales, mesurant longitudinalement 170 μ et transversalement 140 μ . Elles sont armées de nombreux cercles de petits crochets longs de 5 μ à 6 μ et disposés en rangées obliques. Le rostre a un diamètre de 75 μ à 90 μ . Comme nous n'avions aucun rostre évaginé, il nous a été difficile d'en mesurer la longueur, mais il semble être plutôt court, ne dépassant guère 40 μ à 50 μ . Il est armé d'une double couronne de 160 à 180 petits crochets d'une longueur de 7 μ à 8 μ . Cette longueur des crochets est remarquablement petite comparée à celle des autres espèces du sous-genre qui varie entre 14 μ et 18 μ . Comme chez *Davainea baeri* n. sp. on remarque nettement la fibre musculaire s'attachant à chacun de ces crochets.

Espèces	Longueur en mm.	Largeur en mm.	Diamètre du scolex μ	Diamètre des ventouses μ	Diamètre du rostre μ	Nombre de crochets
<i>R. (P.) cruciata</i> (Rudolphi 1819).	40 sans segments tout à fait mûrs	0,8	300-410	130-190	126	env. 200
<i>R. (P.) longispina</i> (Fuhrmann 1908).	100	1,5	320	150	64	nom- breux
<i>R. (P.) rhynchota</i> (Ransom 1909).	50-60	1	320-380	150-160	120-160	env. 400
<i>R. (P.) cirroflexa</i> Tubangui et Masilungan 1937.	20	0,8	300	100-130 \times 90-120	150-200	250
<i>R. (P.) pinsonae</i> n. sp.	18-19	1	320	170 \times 140	75-90	160-180

Système nerveux : Sur nos coupes on ne voit que les deux troncs longitudinaux principaux.

Système excréteur : Les vaisseaux excréteurs ventraux sont gros et ont un diamètre de 44 μ . Les vaisseaux dorsaux, à paroi plus épaisse, mesurent 12 μ .

Système musculaire : La musculature longitudinale est formée de deux couches disposées en faisceaux. Les faisceaux de la couche externe, disposés en plusieurs couches, sont moins denses et moins distinctement séparés que ceux de la couche interne. La musculature dorso-ventrale, bien développée, allonge ses fibres entre les faisceaux de la musculature longitudinale.

Organes reproducteurs : Comme chez tous les *Railietina* (*Paroniella*) les pores sexuels sont unilatéraux. Ils débouchent dans le tiers antérieur du bord latéral du segment.

e) des Piciformes.

Nombre de testicules μ	Diamètre de l'oncosphère μ	Remarques	Hôtes	Distribution
?	12	Les œufs semblent disséminés directement dans le parenchyme interne	<i>Ceophloeus lineatus</i> , <i>Gecinurus canus</i> , <i>Brachypterus aurantiacus</i> .	Amérique méridionale, Europe, Asie.
?	12	Les œufs sont isolément disséminés directement dans le parenchyme interne.	<i>Celeus elegans</i> , <i>Celeus flavescens</i> , <i>Ceophloeus lineatus</i> , <i>Picus spec.</i>	Amérique du Sud, Amérique méridionale.
24	?	Les œufs sont isolés dans un parenchyme différencié à petites cellules avec gros noyaux.	<i>Colaptes auratus</i> , <i>Melanerpes erythrocephalus</i> .	Amérique du Nord, Canada.
12-15	19 × 15	Axe principal de la poche du cirre parallèle au bord latéral du segment.	<i>Lichtensteinipicus funestris</i> .	Asie.
10-12	15 × 12	Les capsules utérines sont isolément disséminées dans un parenchyme complètement rempli de cellules d'aspect glandulaire.	<i>Gecinurus nigrogenis</i> , <i>Gecinurus chirrolophus</i> .	Siam.

La poche du cirre, dont la musculature longitudinale est relativement puissante, mesure 96 μ de long avec un diamètre maximum de 40 μ . Le canal déférent, fortement ondulé, s'étend, dorsalement, très loin et dépasse même légèrement le milieu du segment. Il est entouré de nombreuses glandes prostatiques. Assez étroit dans sa partie antiporale, le canal déférent se dilate rapidement pour atteindre bientôt un diamètre allant jusqu'à 24 μ . Pénétrant dans la poche du cirre, il semble y jouer le rôle de vésicule séminale interne, tandis que ses lacets externes celui de vésicule séminale externe.

Les testicules sont peu nombreux et volumineux. Nous en comptons environ 10 à 12. Sur les coupes transversales ils sont disposés en deux couches, mais sur les coupes horizontales en une rangée seulement, toute la moitié antérieure du parenchyme interne

étant occupée par le grand développement de l'ovaire et du canal déférent. Latéralement on ne compte que deux testicules du côté antiporal. Légèrement comprimés par les glandes sexuelles femelles, les testicules ont généralement une forme ovale, mesurant $68 \mu \times 32 \mu$.

L'ovaire, fortement lobé, prend rapidement des proportions considérables. Dans un segment de 924μ de large, il atteint une largeur de 420μ . Dans les proglottis adultes il comprime postérieurement les testicules et parvient antérieurement au bord du segment. La glande vitellogère, médiane, est lobée et mesure $124 \mu \times 104 \mu$.

Le vagin passe en arrière de la poche du cirre et forme, presque au centre du segment, un réceptacle séminal fusiforme de 32μ de long et d'un diamètre maximum de 16μ . Étroit d'abord, peu à peu cependant le vagin se dilate jusqu'à un diamètre d'environ 12μ , puis, brusquement, en avant du réceptacle séminal, il se rétrécit considérablement.

Comme chez la plupart des *Raillietina*, il n'y a pas d'utérus visible et les œufs semblent simplement disséminés dans le parenchyme. Dans les segments mûrs, chaque œuf est logé dans une capsule parenchymateuse. Ces capsules sont éparses, isolées ou parfois, en groupes de 2, 3 ou 4, dans un parenchyme différencié très dense, formé de grosses masses de cellules d'aspect glandulaire qui se colorent très vivement comme des tissus glandulaires. Les capsules sont généralement presque sphériques, quoique assez souvent légèrement ovales. Les plus grandes mesurent $41 \mu \times 31 \mu$. L'oncosphère a $15,3 \mu \times 12 \mu$ et est entourée d'une membrane de $25,5 \mu \times 17 \mu$.

Discussion : Les caractères spécifiques de cette nouvelle espèce de *Raillietina* (*Paroniella*) des Piciformes sont: la longueur minimale du strobila, comparée à celle des autres espèces du sous-genre, la longueur des crochets qui atteint à peine la moitié de celles des autres, le nombre très réduit des testicules et enfin la différenciation typique du parenchyme dans les proglottis mûrs (voir le tableau comparatif de la page 172).

Si nous considérons le tableau comparatif des espèces de *Raillietina* (*Paroniella*) des Piciformes, nous voyons qu'au premier abord notre espèce se rapproche sensiblement de *R. (P.) cirroflexa*.

Tubangui et Masiluñgan, 1937, dont le strobila et les crochets sont également très courts et le nombre des testicules réduit comparativement aux autres espèces. Cependant, le nombre des testicules de *R. (P.) cirroflexa* est légèrement plus élevé, de même que celui de ses crochets qui, tout en étant relativement courts, sont plus longs que ceux de *R. (P.) pinsonae*. La différence entre ces deux espèces ressort encore mieux si l'on compare les ovaires. L'ovaire de *R. (P.) cirroflexa* est très petit (80 μ de large), alors que celui de notre espèce est, au contraire, de taille considérable (420 μ) comme nous l'avons décrit. Nous retrouvons la même différence dans les dimensions des glandes vitellogènes. En outre, TUBANGUI et MASILUÑGAN (1937) font remarquer la courbe particulière de la poche du cirre dont l'axe principal est parallèle au bord latéral du segment, sans que cette position inaccoutumée soit provoquée par la compression d'autres organes. Rien de tel n'a été remarqué chez notre espèce, malgré le grand développement de l'ovaire.

Pour les trois autres espèces connues, les différences sont trop manifestes pour qu'il soit nécessaire de les citer particulièrement.

Biuterina fuhrmanni n. sp.

Hôte: *Emberiza aureola* (Pall.) (Passeriformes).

Localité: Peking (Chine).

Comme le montre le tableau comparatif à la page 178, nous nous trouvons bien en présence d'une nouvelle espèce de *Biuterina* de Passeriformes.

La longueur totale de l'exemplaire est d'environ 35 mm.

Le scolex est suivi d'une zone non segmentée d'environ 1,6 mm. de long et 140 μ à 150 μ de large. Les premiers segments, sans ébauches d'organes, sont plus larges que longs, environ 55 μ à 70 μ de long sur 145 μ à 175 μ de large. Il en est de même chez les proglottis jeunes qui varient entre 185 μ à 200 μ de long et 240 μ à 250 μ de large. Puis le rapport des dimensions est renversé et ce renversement s'accroît au fur et à mesure que l'on avance vers les segments mûrs. Les proglottis adultes mesurent 515 μ à

700 μ de long et 350 μ à 530 μ de large; les segments gravides varient entre 700 μ à 1100 μ de long sur 500 μ à 720 μ de large.

Le scolex a un diamètre pouvant varier de 240 μ à 320 μ . Il porte quatre ventouses d'un diamètre longitudinal de 124 à 130 μ et d'un diamètre transversal de 100 μ à 108 μ . Le rostre dont le diamètre est de 60 μ est armé de 38 à 40 crochets, tous semblables, mesurant 19 μ à 20 μ de long sur 13 μ à 14 μ de base. Alors que sur deux scolex les crochets sont tombés, sur le troisième on voit nettement une couronne qui, fait remarquable, ne paraît pas être double comme c'est le cas chez les autres espèces de *Biuterina*. Il semble, en effet, n'y avoir qu'une rangée de crochets, à moins que la distance entre les deux rangs soit si minime qu'elle n'apparaisse pas sur notre préparation. Néanmoins, c'est un caractère à retenir et qu'il serait intéressant de contrôler sur d'autres individus.

Le système musculaire de même que le système nerveux n'ont rien de particulier.

Système excréteur: Les vaisseaux excréteurs ventraux sont assez gros, mesurent 36 μ à 40 μ de diamètre et sont réunis, dans le bord postérieur de chaque proglottis, par un canal transversal.

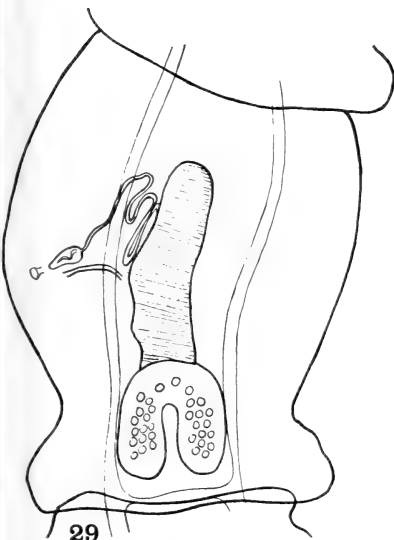
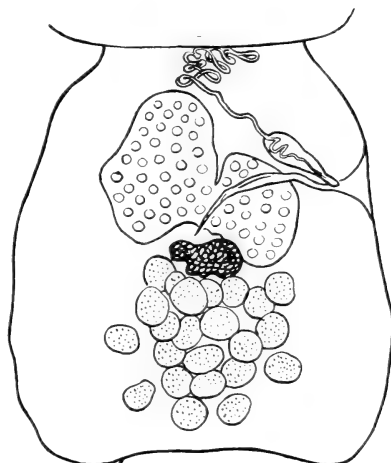
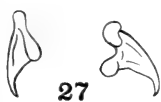
Système reproducteur: L'atrium génital est un grand et profond entonnoir, irrégulièrement alternant et débouchant dans le tiers antérieur du bord latéral du segment. La poche du cirre est légèrement oblique et dépasse le vaisseau excréteur. Elle a la forme d'une poire mesurant 120 μ à 120 μ de long avec un diamètre maximum de 40 μ à 44 μ . Dans les segments adultes le canal déférent forme une masse compacte de lacets au milieu du proglottis, compris entre son bord antérieur et l'ovaire, puis s'allonge en ligne presque droite jusqu'à la poche du cirre. Dans les segments mûrs les lacets du canal déférent longent l'organ parutérin sur une certaine distance. Les testicules sont répat

FIG. 27-29, 31.

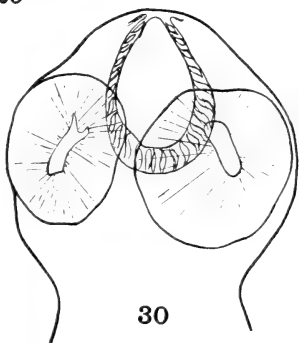
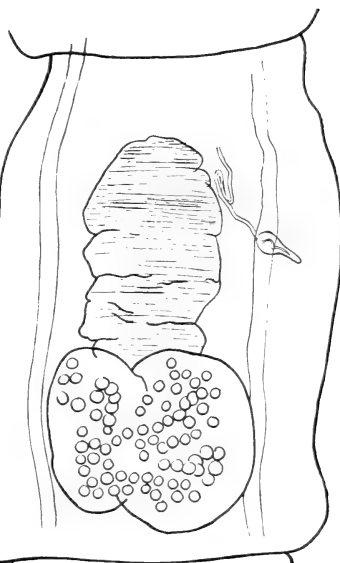
Biuterina fuhrmanni n. sp.: 27. crochets du rostre; 28. segment adulte; 29. segment avec organe parutérin jeune; 31. segment montrant l'organ parutérin plus développé.

FIG. 30, 32-33.

Hymenolepis linderi n. sp.: 30. scolex; 32. coupe transversale d'un segment adulte; 33. œuf.



28



31



32

33

Espèces	Longueur en mm.	Largeur en mm.	Diamètre du scolex μ	Nombre de crochets	L
<i>B. dunganica</i> Skrjabin 1914.	50	2	350	30	2
<i>B. passerina</i> Fuhrmann 1908.	80	0,6	300	?	2-3
<i>B. planirostris</i> (Krabbe 1879).	—	—	—	40	4 et 27
<i>B. triangula</i> (Krabbe 1869)	30	1	—	32	55-38
<i>B. fuhrmanni</i> n. sp.	30-35	0,75	240-320	38-40	1-20
<i>B. clavulus</i> (v. Linstow 1888).	60-70	1,5	600	50-60	1-12
<i>B. mertoni</i> Fuhrmann 1911.	30	0,5	?	?	?
<i>B. africana</i> Joyeux et Baer 1928.	15	0,75	500	44	8 et 40
<i>B. ugandae</i> Baylis 1919.	20	0,7	400	44	5 et les autres un p. moins
<i>B. globosa</i> Fuhrmann 1908.	40	0,57	400	env. 24	4-16
<i>B. campanulata</i> (Rudolphi 1819).	30	0,5	480	26	3-16 et 2-36
<i>B. cylindracea</i> Fuhrmann 1908.	30-40	0,7	250	52	3-25
<i>B. distincta</i> Fuhrmann 1908.	170	1,2	280	20	25
<i>B. motacillae</i> (Rudolphi 1819).	?	—	360	32	14
<i>B. trigonacantha</i> Fuhrmann 1908.	25	1	600	60	8-21
<i>B. trapezoides</i> Fuhrmann 1908.	30	0,7	250-320	30	et 30

les Passeriformes.

ur he e	Nombre de testicules	Hôtes	Distribution
	10-12	<i>Oriolus galbula.</i>	Eurasie.
	10	<i>Alauda arcensis, Galerita cristata, Emberiza citrinella, Lanius senator.</i>	Eurasie.
	—	<i>Alauda spec.</i>	Turkestan, Eurasie.
	—	<i>Turdus pilaris, Turdus spec., Phoenicurus phoenicurus.</i>	Eurasie.
	25-28	<i>Emberiza aureola.</i>	Eurasie.
e	env. 32	<i>Paradisea raggiana, Psilorhis alberti.</i>	Nouvelle-Guinée.
e	15	<i>Paradisea apoda.</i>	Iles Aru.
60	5-8	<i>Pomatorhynchus senegalus.</i>	Afrique.
	12 ou plus	<i>Cinnyris gutturalis.</i>	Afrique.
	—	<i>Tityra semifasciata.</i>	Amériques Nord et Sud.
	8-10	<i>Muscicapa columbina, Muscicapa audax, Taenioptera velata, Thamnophilus spec.</i>	Amérique du Sud.
	8	<i>Tachyphonus cristatus, Tachyphonus melaleucus.</i>	Amérique du Sud.
	12	<i>Gracula spec.</i>	Amérique du Sud.
	?	<i>Dacnis cayana.</i>	Amérique du Sud.
e	10	<i>Synallaxis phryganophila.</i>	Amérique du Sud.
	?	<i>Molothrus pecoris, Emberiza spec.</i>	Amérique du Sud.

sur deux couches compactes en arrière des glandes femelles. Ils occupent presque toute la moitié postérieure du proglottis adulte et atteignent le bord postérieur du segment. Leur nombre est de 25 à 28 et leur diamètre de 55 μ .

L'ovaire, volumineux, occupe une grande partie de la moitié antérieure du segment. Il est bilobé et le lobe antiporal est sensiblement plus grand que le lobe poral qui atteint la poche du cirre. La glande vitellogène, formée de trois lobes irréguliers se trouve en arrière de l'ovaire, dans l'isthme ovarien. Le vagin, cilié dans sa moitié distale, débouche dans l'atrium génital en arrière de la poche du cirre. Il a un diamètre d'environ 10 μ à 12 μ .

L'utérus est bilobé. D'abord les lobes sont très distincts et largement séparés, donnant à l'utérus la forme caractéristique d'un fer à cheval. Au fur et à mesure que les œufs s'accumulent et mûrissent, les lobes de l'utérus s'élargissent en boules et la séparation disparaît presque totalement.

Dans les premiers segments où apparaît l'utérus, l'organe parutéрин est allongé, digitiforme. Plus tard, au moment où les œufs vont passer de l'utérus dans l'organe parutéрин, ce dernier s'élargit considérablement en même temps qu'il se godronne et forme de gros plis.

Dans les œufs mûrs, l'oncosphère a un diamètre de 28 μ à 32 μ . L'embryon est entouré d'une première membrane interne mesurant 32 μ à 36 μ , puis d'une membrane externe très fine, mesurant 40 μ à 44 μ . Nous n'avons pas trouvé de proglottis dans lesquels les œufs avaient pénétré dans l'organe parutéрин. Ce passage se produit sans doute seulement lorsque les proglottis sont détachés du strobila, comme c'est le cas pour d'autres *Biuterina*.

D i s c u s s i o n : Notre espèce diffère de *B. triangula* (Krabbe) par le nombre et surtout par la longueur des crochets, et par le fait qu'elle n'a qu'une couronne de crochets de taille égale. Elle diffère de *B. planirostris* (Krabbe) par la longueur et la forme des crochets, de *B. passerina* Fuhrmann et *B. dunganica* Skrjabin essentiellement par le nombre des testicules et également par la dimension des crochets. Mis à part le *B. clavulus* (v. Linstow) qui a environ 32 testicules, notre espèce diffère de tous les *Biuterina* connus jusqu'à ce jour, par le nombre élevé des testicules, soit 25 à 28 par segment.

A propos de *Biuterina motacillae*
brasiliensis Rudolphi 1819.

RUDOLPHI (1819) créa l'espèce *Taenia motacillae brasiliensis*. Cependant, nous remarquons que le genre d'Oiseaux *Motacilla* n'existe pas au Brésil. Si on compare la description et les mensurations de RUDOLPHI avec celles de FUHRMANN (1908) de *Biuterina motacilla*, on arrive à la conclusion que les deux espèces sont identiques. Il est donc fort probable que le Cestode de RUDOLPHI ne provenait pas d'un *Motacilla*, mais d'un Oiseau de la même famille, c'est-à-dire des *Coerebidae*. En conséquence, l'espèce de RUDOLPHI devra s'appeler *B. motacillae* (Rud. 1819) syn. *B. motacilla* Fuhrm. 1908.

Hymenolepis linderi n. sp.

Hôte: *Syrrhaptes paradoxus* (Pall.) (Pteroclifformes).

Localité: Kuei Hua (Chine).

Dans ce groupe d'Oiseaux nous ne connaissons, à ce jour, que deux Cestodes du genre *Hymenolepis*: *H. obvelata* (Krabbe 1879) et *H. rosenthali* Mola 1913.

La longueur totale est d'environ 2 mm., avec 110 à 150 proglottis.

Le scolex a un diamètre de 100 μ à 120 μ . Il est armé de quatre ventouses d'un diamètre de 56 μ à 60 μ et d'un rostre de 48 μ de long pour un diamètre maximum de 28 μ . La poche du rostre mesure 56 μ de long et 40 μ de diamètre. Ce rostre est caractérisé par le fait qu'il n'est pas armé de crochets, mais qu'il est complètement entouré de cellules glandulaires piriformes. Ces glandes secrètent probablement une substance facilitant la pénétration du scolex dans la muqueuse intestinale de l'hôte. Il est possible, aussi, que les crochets, chez les très nombreux exemplaires (plus de 100) soient tombés. Chez un individu long de 2 mm., le strobila présente six régions: derrière le scolex nous avons une première région

formée par le cou, zone non segmentée, de 120 μ à 130 μ de long sur environ 77 μ de large, puis une deuxième, segmentée, avec des anneaux de 70 μ à 80 μ de large où nous trouvons les ébauches des organes génitaux, une troisième avec les segments jeunes mesurant 10 μ à 16 μ de long et 80 μ à 120 μ de large, une quatrième avec les segments adultes de 20 μ de long sur 120 μ à 150 μ de large. La cinquième région est formée par les proglottis mûrissant longs de 20 μ à 32 μ et larges de 150 μ à 200 μ . Finalement nous avons la région des segments gravides mesurant 48 μ à 60 μ de long sur 200 μ à 300 μ de large. Cependant, les 5 ou 6 derniers proglottis diminuent de largeur jusqu'à n'avoir que 120 μ de large. Donc, tout au long de la segmentation, les proglottis sont sensiblement plus larges que longs. Dans la moitié postérieure de la région non segmentée on voit déjà apparaître les premières ébauches des organes sexuels. Les segments adultes sont peu nombreux; très tôt l'utérus fait son apparition et son développement ainsi que la régression des organes génitaux se font très rapidement. La poche du cirre subsiste assez longtemps encore, mais finalement elle aussi disparaît, laissant l'utérus envahir tout le parenchyme.

Les systèmes excréteurs et nerveux n'ont rien de particulier.

Système musculaire : Comme chez la plupart des *Hymenolepis*, la musculature est plutôt faible. Le système longitudinal est composé de deux couches de faisceaux comprenant peu de fibres chacun. La couche externe est formée de faisceaux nombreux et réguliers, tandis que la couche interne, chose exceptionnelle, est beaucoup plus pauvre. La musculature transversale et la musculature dorso-ventrale sont presque nulles.

Organes reproducteurs : L'atrium génital est unilatéral. La poche du cirre mesure 48 μ à 56 μ de long pour un diamètre maximum de 12 μ à 14 μ . Sa paroi musculaire est très mince. Presque toute la moitié de la poche est occupée par une vésicule séminale interne. Peu avant d'aboutir à la poche du cirre, le canal déférent se dilate en une vésicule séminale externe très volumineuse qui peut être placée de deux manières, soit qu'elle se trouve allongée devant la poche du cirre, soit qu'elle est couchée, comme écrasée, contre la paroi dorsale de la poche (fig. 32).

La disposition des trois testicules est celle rencontrée généralement, c'est-à-dire un testicule poral au niveau de l'extrémité proximale de la poche du cirre et deux testicules antiporaux. Selon

le degré de contraction du proglottis, ces testicules peuvent aussi être disposés soit en ligne droite, soit légèrement en triangle.

Le vagin, légèrement ondulé, passe ventralement par rapport à la poche du cirre. Au centre du segment, dans une légère dépression de l'ovaire, il se dilate en un énorme réceptacle séminal. Sur de nombreuses coupes on observe que le vagin s'élargit démesurément sur une certaine distance, immédiatement après l'atrium génital. Dans un proglottis adulte de $127\ \mu$ de large, l'ovaire contenant quelques ovules géants mesure $55\ \mu$ de large, et la glande vitellogène, médiane, a $22\ \mu$ de large. L'utérus est sacciforme et dans les segments gravides il remplit tout le parenchyme. Le nombre d'œufs par proglottis mûr oscille entre 4 et 5, jamais plus de 5, généralement 4. Cependant, ce nombre peut descendre au-dessous de 4, car les premiers segments formés contiennent moins d'œufs que les segments suivants. Il en résulte que les 5 ou 6 derniers proglottis d'un individu complet sont moins larges et ne renferment que 3 ou même 2 œufs.

L'œuf a une structure spéciale et l'embryon est entouré de trois membranes: Une première très régulière, d'aspect lisse et brillante, une deuxième à paroi plissée fortement, et enfin une coque épaisse de $5\ \mu$ à $8\ \mu$, très foncée, donnant à l'œuf une forme assez régulièrement ovoïde. L'oncosphère a un diamètre de $22\ \mu$ à $24\ \mu$, la première membrane de $28\ \mu$ à $30\ \mu$, la deuxième de $32\ \mu$ à $36\ \mu$ et la troisième de $58\ \mu$ à $60\ \mu$. Dans l'oncosphère on voit les 6 crochets en trois groupes de 2 crochets très grands, mesurant $14\ \mu$ à $15\ \mu$ de long.

Discussion: Alors que *H. obvelata* (Krabbe) et *H. rosenthali* Mola, possèdent chacun une couronne de 8 crochets, *H. linderi* n. sp. semble être inerme et son rostre non armé est, par contre, entouré de cellules glandulaires. Ceci constitue déjà un caractère particulier suffisant pour nous autoriser d'en faire une nouvelle espèce. En outre, alors que notre espèce a une longueur totale d'environ 2 mm. pour une largeur maxima de 0,2 à 0,3 mm., *H. obvelata* mesure 100 mm. de long pour 0,5 mm. de large et *H. rosenthali* 97 mm. de long et 0,95 mm. de large. Comme autres traits caractéristiques remarquables, nous avons le nombre très restreint des œufs et aussi leur structure particulière. Avec *H. pauciovata*, FUHRMANN avait également déjà décrit un type avec seule-

ment 7 à 9 œufs géants. Un autre caractère rare dans le genre *Hymenolepis* est que toutes les coupes transversales de proglottis jeunes et adultes montrent des anneaux circulaires et non pas des anneaux aplatis dorso-ventralement comme c'est généralement le cas. Cependant, dès que l'utérus atteint un certain volume et que les œufs apparaissent en même temps que les organes génitaux régressent, les anneaux s'applatissent dorso-ventralement.

***Diorchis anomala* n. sp.**

Hôte: *Anas* sp. (Anseriformes).

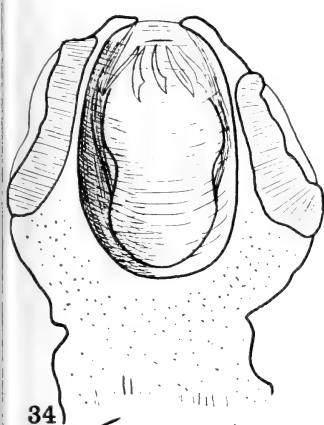
Localité: Wuchang (Chine).

Nos individus mesurent 60 à 70 mm. de long. Cependant, s'ils sont complets, ils sont encore trop jeunes et, bien que l'utérus soit complètement développé, nous n'avons pas de segments gravides avec des œufs contenant une oncosphère. Nous en concluons que la longueur totale d'un individu n'est pas de 60 à 70 mm., mais doit varier entre 80 et 100 mm. Dans les 4 ou 5 derniers segments, c'est-à-dire dans les premiers segments formés par l'individu, l'utérus est presque vide, parfois le dernier segment est tout à fait stérile. C'est un phénomène assez fréquent chez certains Cestodes. Bien que tout au long du strobila, les segments soient plus larges que longs, au fur et à mesure qu'ils mûrissent ils s'allongent en diminuant de largeur.

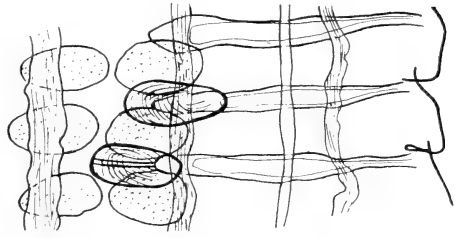
Le scolex mesure 260 μ de diamètre et 240 μ de long. Il est pourvu de quatre ventouses ovalaires d'un diamètre longitudinal de 160 μ et d'un diamètre transversal difficile à voir sur nos préparations mais qui semble ne devoir guère dépasser 100 μ . Le rostre, puissant a 184 μ de long pour une largeur maxima de 100 μ . Il porte une

FIG. 34-39.

Diorchis anomala n. sp.: 34. scolex; 35. segment adulte avec les organes mâles; 36. crochets du rostre; 37. segment adulte avec les organes femelles; 38. coupe transversale d'un segment adulte; 39. portion d'un strobila montrant l'atrophie de l'un des testicules.



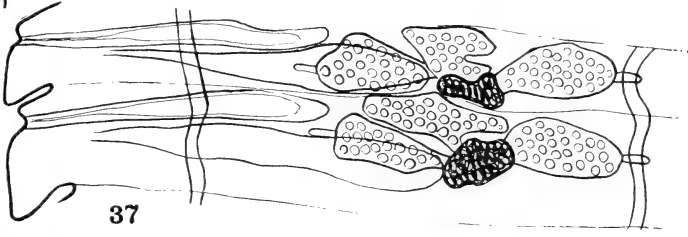
34)



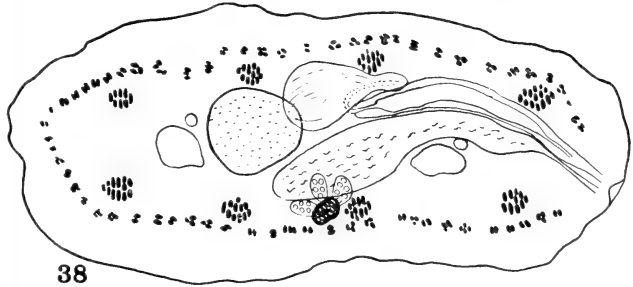
35



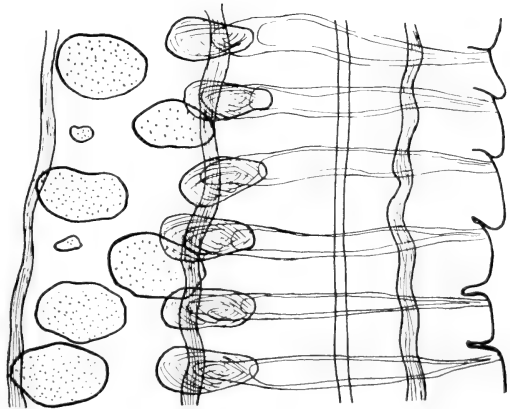
36



37



38



39

couronne de 10 crochets d'une longueur de 54 μ , soit environ 37 μ pour le manche et environ 17 μ pour la lame. La poche du rostre est longue de 212 μ et a un diamètre transversal maximum de 136 μ . Entre la paroi interne de la poche et le rostre même on voit nettement les longs muscles rétracteurs du rostre. Derrière le rostre nous avons le cou, zone non segmentée, long d'environ 1 mm. et large de 145 μ à 165 μ , dans lequel on discerne fort bien les quatre faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux. Le premier segment est long de 16 μ seulement pour une largeur de 165 μ . Les segments les plus larges sont les segments adultes de 792 μ de large et 100 μ de long.

Système musculaire : La musculature longitudinale est divisée en deux couches. La couche interne est constituée par huit gros faisceaux, 4 dorsaux et 4 ventraux, disposés symétriquement. Ces faisceaux ont un diamètre de 24 μ à 28 μ . La couche externe forme un collier continu autour du parenchyme médullaire; elle est constituée par des faisceaux mesurant 9 μ à 12 μ . Les gros faisceaux internes sont nettement visibles sur les préparations totales où ils apparaissent sous forme de gros cordons dans le cou et surtout dans les proglottis jeunes (fig. 38). Les deux faisceaux les plus latéraux du côté poral et du côté antiporal se trouvent au-delà des vaisseaux excréteurs. Les musculatures dorso-ventrale et transversale n'ont rien de particulier.

Système excréteur : Le système excréteur comprend 4 vaisseaux longitudinaux. Les deux vaisseaux ventraux ont un diamètre de 40 μ à 56 μ . Les deux vaisseaux dorsaux mesurent 12 μ à 14 μ . Comprimé par la poche du cirre et surtout par l'énorme réceptacle séminal, le vaisseau excréteur dorsal du côté poral se trouve beaucoup plus rapproché du bord latéral du segment que le vaisseau antiporal. Sur nos coupes on ne voit pas de vaisseau transversal.

Organes reproducteurs :

Développement et transformations progressives des organes sexuels. — Proglottis mâles, hermaphrodites et femelles:

Dans les premiers segments déjà on voit les ébauches des organes génitaux mâles. Pendant longtemps nous n'aurons que des proglottis mâles. D'abord on ne voit que deux testicules minuscules puis, beaucoup plus loin seulement, l'ébauche de la poche du cirre et de la vésicule séminale externe. Plus tard, la poche du cirre

atteint le deuxième faisceau musculaire interne qu'elle dépasse même légèrement. A ce stade, la vésicule séminale externe, déjà assez grande, recouvre en partie l'extrémité interne de la poche du cirre; les testicules sont également plus grands, et nous avons maintenant la disposition typique d'un *Diorchis*, montrée dans la figure 35. Lorsque les organes mâles sont arrivés au point culminant de leur développement, la vésicule séminale recouvre une assez grande portion de la poche du cirre et on aperçoit parfois, par transparence, le petit canal déférent qui les relie. A ce moment on observe l'absence d'un des testicules. Il n'existe encore aucune ébauche d'organes femelles (fig. 39). Il y a une alternance très irrégulière dans l'absence d'un des deux testicules; généralement c'est le testicule poral qui manque totalement mais, fait curieux, chaque fois que c'est le testicule antiporal, il est rudimentaire, très petit et mal visible, mais ne fait jamais défaut complètement. Il s'agit là d'une anomalie qu'on a déjà observée chez d'autres *Diorchis*. Enfin apparaissent les premières ébauches des organes femelles sous forme d'un amas cellulaire ayant l'aspect d'une petite feuille de trèfle à quatre constituée par les trois lobes de l'ovaire et la petite glande vitellogène. Un peu plus loin apparaît aussi le réceptacle séminal qui devient immédiatement très grand du fait que la copulation doit avoir eu lieu avant le développement complet des glandes femelles. Ce sont les premiers proglottis hermaphrodites. L'ovaire et la glande vitellogène ne grandissent que très peu dans les proglottis hermaphrodites; ce n'est qu'après la copulation, lorsque le réceptacle séminal aura atteint sa taille maxima, que les testicules et la vésicule séminale externe auront disparu, que les glandes femelles grandiront et occuperont peu à peu une bonne partie du parenchyme médullaire. C'est le stade des proglottis femelles illustré par la figure 37 et qui aboutira finalement aux proglottis gravides.

Description anatomique des organes sexuels:

L'atrium génital, unilatéral, débouche dans le tiers antérieur du bord latéral du segment.

La poche du cirre a une longueur maxima de 200 μ à 220 μ pour un diamètre de 24 μ à 28 μ . Dans les segments adultes (voir fig. 38) elle s'incurve dans le sens dorso-ventral. La poche du cirre est presque complètement occupée par une vésicule séminale interne très longue qui recouvre le ductus ejaculatorius et le cirre, tous deux

Espèces du genre *D.*

Espèces	Longueur en mm.	Diamètre du scolex μ	Nombre de crochets	Longueur d crochets
<i>D. flavescens</i> (Krefft 1871.)	30-50	195	10	68
<i>D. acuminata</i> Clerc 1902.	env. 80	230-380	10	27-
<i>D. excentrica</i> Mayhew 1925.	26-52	env. 175	10	26-
<i>D. longicirrosa</i> Meggitt 1927.	14	200-240	—	—
<i>D. bulbodes</i> Mayhew 1929.	60-70	200	10	65-
<i>D. kodonodes</i> Mayhew 1929.	156	—	—	1
<i>D. microcirrosa</i> Mayhew 1929.	25-33	250	10	292
<i>D. spinata</i> Mayhew 1929.	80-122	env. 250	10	468
<i>D. spiralis</i> Szpotanska 1931.	20	—	—	—
<i>D. formosensis</i> Sugimoto 1934.	—	—	—	—
<i>D. nyrocae</i> Yamaguti 1935.	14,2 60	150 160-180	10	227
<i>D. longae</i> nom. nov.	125-280	289-348	10	—
<i>D. anomala</i> n. sp.	80-100 ?	260	10	—

formes.

Longueur de la poche du cirre μ	Hôtes	Distribution
270-350	<i>Anas superciliosa</i> , <i>Anas</i> spec. <i>Aythya australis</i> , <i>Cairina moschata</i> , <i>Dendrocygna arcuata</i> , <i>Nettion castaneum</i> , <i>Nettion crecca</i> , <i>Querquedula gibberifrons</i> , <i>Spatula rhynchotis</i> , <i>Casarca ferrugina</i> .	Cosmopolite.
150-160	<i>Chaulelasmus streperus</i> , <i>Fuligula affinis</i> , <i>Mareca penelope</i> , <i>Nettion crecca</i> .	Cosmopolite.
Entre le milieu du segment.	<i>Erismatura jamaicensis</i> .	Amérique du Nord et Centrale, Antilles.
140-180	<i>Nettion crecca</i> .	Hémisphère Nord.
Entre le milieu du segment.	<i>Oedemia fusca</i> .	Région paléarctique.
Entre les trois quarts du segment.	<i>Querquedula discors</i> .	Amérique du Nord, Amérique Centrale, Colombie, Equateur, Pérou.
Entre le milieu du segment.	<i>Querquedula discors</i> .	Amérique du Nord, Amérique Centrale, Colombie, Equateur, Pérou.
Entre le milieu et les trois quarts du segment.	<i>Chaulelasmus streperus</i> .	Hémisphère Nord.
400	<i>Chenopsis atrata</i> .	Australie.
—	<i>Anas platyrhyncha</i> (dom.).	Asie.
120-140 60-100	<i>Nyroca (Fuligula) marila mariloides</i> , <i>Tadorna tadorna</i> .	Hémisphère Nord.
160	<i>Nyroca valisneria</i> .	Amérique du Nord.
Entre 200-220 ne atteint pas le milieu du segment.	<i>Anas</i> sp.	Chine.

difficilement visibles. La vésicule séminale externe, très grande, mesure $100\ \mu$ à $116\ \mu$ de long et $64\ \mu$ à $72\ \mu$ de diamètre maximum. Sur une coupe horizontale passant par un segment hermaphrodite, elle occupe presque toute la longueur du segment. Les testicules sont ovalaires sur les sections horizontales avec un diamètre de $80\ \mu$ à $88\ \mu \times 45\ \mu$ à $60\ \mu$ et presque ronds sur les sections transversales où leur diamètre est de $80\ \mu$ à $88\ \mu \times 72\ \mu$ à $80\ \mu$.

Dans les segments femelles, l'ovaire atteint $220\ \mu$ à $275\ \mu$ de large et $55\ \mu$ à $65\ \mu$ de long. Il est trilobé et les trois lobes se rejoignent au centre du proglottis. La glande vitellogène, médiane mesure $60\ \mu$ de large et $44\ \mu$ de long.

Le vagin ne mesure guère plus de $60\ \mu$ de long et débouche dans l'atrium génital en passant généralement du côté ventral de la poche du cirre. Brusquement il se dilate en un énorme réceptacle séminal fusiforme, long de $180\ \mu$ à $212\ \mu$ pour un diamètre maximum de $44\ \mu$ à $56\ \mu$.

L'utérus apparaît pour la première fois dans les segments adultes femelles sous forme d'un tube très étroit qui dépasse l'ovaire à gauche et à droite. Dans les segments mûrs, l'utérus sacciforme rempli presque tout le proglottis. Comme nous l'avons dit plus haut nos individus, tous trop jeunes encore, ne possèdent pas d'œuf suffisamment mûrs pour permettre de faire une description et de mensurations de l'œuf et de l'oncosphère.

Discussion : Par sa longueur totale et le diamètre de son scolex, *Diorchis anomala* n. sp. est identique à *D. acuminata* Clerc, 1902, et à *D. spinata* Mayhew, 1929, mais il diffère des deux espèces et par la longueur des crochets et par la longueur de la poche du cirre.

Quant aux neuf autres espèces, aucune confusion n'est possible et il suffit, pour s'en rendre compte, de consulter le tableau comparatif des espèces du genre *Diorchis* des Anseriformes à la page 188.

Au sujet de *Diorchis nyrocae* Yamaguti 1933 et *Diorchis nyrocae* Long et Wiggins 1939

En compulsant la littérature concernant les espèces du genre *Diorchis* des Anseriformes, nous avons trouvé deux espèces d

même nom, soit *Diorchis nyrocae* Yamaguti 1935 et *Diorchis nyrocae* Long et Wiggins 1939. Le nom proposé par YAMAGUTI ayant la priorité, nous nous sommes permis de changer le nom de l'espèce créée par LONG et WIGGINS en le dédiant à la première de ces deux auteurs, et nous l'avons appelé *Diorchis longae* nov. nom. pro *Diorchis nyrocae* Long et Wiggins, 1939, nec Yamaguti, 1935 (voir liste comparative à la page 188).

Cladotaenia feuta Meggitt 1933.

Hôtes: *Circus assimilis* (Jard.) }
Gypaetus barbatus (L.) } (Accipitriformes).

Localité: Indes-Chine.

En 1933 MEGGITT créa le nom *Cladotaenia feuta* pour une espèce trouvée chez *Circus assimilis* (Jard.) en Inde. Il en a fait une description très sommaire; les crochets en particulier manquaient. D'après la figure qu'il a donnée d'un segment adulte, il apparaît que son individu était quelque peu contracté.

Dans notre collection de Chine nous avons trouvé, chez *Gypaetus barbatus* (L.) plusieurs Cestodes que, comparaison faite avec tous les *Cladotaenia* connus jusqu'à ce jour, nous avons identifié comme étant *Cladotaenia feuta*. Dans le tableau comparatif de la page 00 nous avons indiqué les mesures de MEGGITT (1933) en même temps que les nôtres.

En étudiant tous nos individus, nous avons trouvé plusieurs scolex, dont un seul avec sa couronne de crochets complète, les autres ayant perdu tous leurs crochets. Le scolex avec crochets que nous avons reproduit dans la figure 41 est malheureusement un peu macéré et déformé. La plupart de nos échantillons étaient fortement contractés. Néanmoins, un individu particulièrement bien conservé nous a permis de donner les figures d'un segment adulte et d'un segment mûr plus complètes et surtout plus exactes dans la disposition et dans les proportions que le dessin de MEGGITT (1933).

Anatomie du scolex : Nos scolex mesurent de 188 μ à 220 μ de large. Les ventouses, proéminantes, ont un diamètre de 70 μ à 84 μ . Le diamètre du rostre, au niveau de la couronne des crochets, a 80 μ à 100 μ et est armé d'une double couronne de crochets au nombre très élevé de 92 à 96. Les crochets du rang antérieur mesurent 25 μ à 26 μ de long et ceux du rang postérieur 18 μ à 19 μ .

Organes reproducteurs : Alors que MEGGITT (1933) situe le pore génital dans le quart antérieur du proglottis, la figure 42 montre qu'il débouche à peu près au tiers antérieur du bord latéral du segment. Cette légère différence provient probablement de l'état de contraction de l'échantillon de MEGGITT (1933). L'atrium génital est irrégulièrement alternant.

La poche du cirre, en forme de poire, a 110 μ à 145 μ de long pour un diamètre de 45 μ à 66 μ . Le canal déférent pénètre jusqu'au milieu du segment en formant une petite masse compacte de lacets dans le champ poral des testicules.

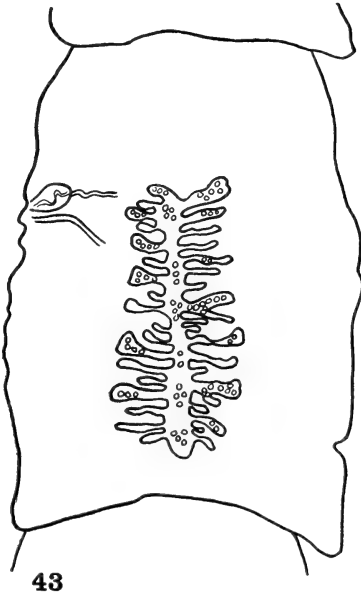
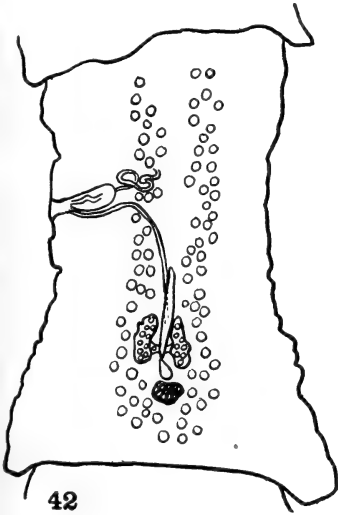
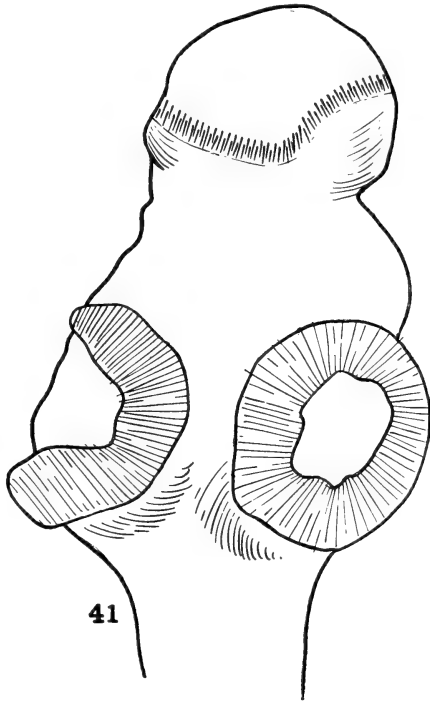
Les testicules au nombre de 84 à 86 sont disposés en deux longs champs (poral et antiporal) qui en contiennent chacun le même nombre et qui se réunissent en arrière de la glande vitellogène sur 3 à 4 rangées. Le diamètre des testicules varie de 33 μ à 40 μ .

Le vagin passe en arrière de la poche du cirre; il est large de 10 μ . D'abord il chemine parallèlement à la poche du cirre et du canal déférent puis, un peu avant le milieu du proglottis, il descend brusquement en direction de l'utérus, formant presque un angle droit. Entre les deux lobes de l'ovaire, en arrière de l'utérus et en avant de la glande vitellogène, le vagin se dilate en un petit réceptacle séminal fusiforme.

L'ovaire a 80 μ à 108 μ de large et à peu près autant de long. La glande vitellogène, médiane, en arrière de l'ovaire, mesure 48 μ à 60 μ de large. L'utérus apparaît déjà tôt sous forme d'un petit tube s'allongeant tout droit entre les deux lobes ovariens. Dans les segments mûrs, l'utérus qui avance généralement très peu au-delà de la poche du cirre, forme de chaque côté 16 à 20 ramifi-

FIG. 40-43.

Cladotaenia feuta Meggitt: 40. crochets du rostre; 41. scolex; 42. segment adulte; 43. segment gravide.



cations. N'ayant aucun segment complètement mûr, nous ne pouvons indiquer les dimensions des œufs et de l'oncosphère.

A PROPOS DE LA SYNONYMIE DE *Cladotaenia cylindracea*.

CLERC (1903) a établi une comparaison très serrée entre *C. cylindracea* (*T. globifera*) et *C. armigera*, et a déjà conclu à la synonymie des deux espèces. Cependant, plusieurs auteurs maintiennent *C. armigera* dans leurs listes et textes. Quelques-uns se basent probablement sur la différence du nombre de testicules; d'autres se laissent peut-être influencer par la longueur des crochets de *C. cylindracea*, longueur qui varie considérablement d'un auteur à l'autre, ce qui peut induire en erreur selon l'ouvrage auquel on se réfère. Voici, à titre d'indication, les longueurs de crochets notées par quelques auteurs: V. LINSTOW, 34 μ ; MORELL, 27 μ ; MÜHLING, 32,5 μ ; VOLZ, 39,6 μ ; COHN, 24 μ ; MEGGITT, 20-25 μ ; YAMAGUTI, 20-35 μ .

Nous sommes, aujourd'hui, à même d'apporter quelques rectifications qui complètent fort heureusement l'étude comparative de CLERC (1903) et qui ne permettent plus guère de douter de la synonymie en question.

En ce qui concerne les crochets de *C. cylindracea*, JOYEUX et BAER (1936) qui ont contrôlé leurs mesures sur un matériel riche et varié, indiquent pour les grands crochets 28 μ à 39 μ et pour les petits 20 μ à 27 μ . La marge dans laquelle peut varier la longueur des crochets est donc très grande et les crochets de VOLZ (1900) soit 39,6 μ et 32,4 μ y trouvent facilement leur place. Pour ce qui est du nombre des testicules, nous avons contrôlé des préparations autant de *C. cylindracea* que de *C. armigera*, et nous avons constaté la même erreur pour l'un et l'autre, ce qui peut paraître bizarre. Pour *C. cylindracea* les auteurs n'indiquent généralement pas le nombre des testicules; quelques-uns écrivent qu'ils sont nombreux. MEGGITT (1933), dans son tableau comparatif, en donne 64 à 67. Chez *C. armigera*, VOLZ (1900), en compte 60 à 70. Or, d'après nos calculs contrôlés plusieurs fois sur le matériel original, nous en trouvons environ 110 chez l'un comme chez l'autre.

VOLZ (1900), a essentiellement basé sa nouvelle espèce sur la forme des crochets et de l'utérus mûr. Mais la forme des crochets

dépend toujours de l'angle sous lequel on les regarde. Ainsi, par exemple, le dessin qu'en laisse MORELL (1895), est pris sous un angle tel, qu'il est absolument impossible de s'en faire une image exacte. VOLZ (1900), remarque que chez *C. cylindracea* l'utérus mûr traverse tout le proglottis dans le sens de la longueur, tandis que chez *C. armigera* il est très court, l'axe est plus large de même que les ramifications. Or, en réalité, l'utérus de *C. cylindracea* ne traverse pas tout le segment, mais s'arrête à peu près au niveau de l'atrium génital, comme chez *C. feuta*. A ce sujet et comme me l'a fait remarqué le professeur J. G. BAER, cette seule différence dans la forme et l'extension de l'utérus ne doit pas conduire forcément à la création d'une nouvelle espèce. On peut observer parfois, chez les *Cladotaenia*, qu'une même espèce, un même individu, présente d'assez grandes variations dans l'extension et dans l'épaisseur de l'axe et des ramifications de son utérus. On peut donc fort bien admettre qu'il s'agit de simples variations d'une même espèce. Si l'on voulait nier absolument l'idée de variations possibles chez une espèce déterminée, il faudrait créer autant de nouvelles espèces de *Cladotaenia* qu'on a constaté de différences dans la longueur des crochets de *C. cylindracea*. Puisque nous admettons, sans autres, chez un type, des crochets d'une longueur variant entre 28 μ et 39 μ , il nous faut également admettre des variations dans l'extension de l'utérus.

En partant de ce point de vue et si nous ajoutons nos rectifications aux comparaisons déjà établies par CLERC (1903), nous pouvons dire avec certitude *C. armigera* = *C. cylindracea*. Par conséquent, sur le tableau comparatif de la page 196 nous avons tenu compte de nos rectifications dans les chiffres inscrits en regard de *C. cylindracea* et avons supprimé *C. armigera* Volz (1900).

QUELQUES REMARQUES AU SUJET DE *Cladotaemia fania*
MEGGITT, 1933.

Cladotaenia fania Meggitt 1933.

Hôtes: *Hieraaetus rennatus*.

Choriotis kori (?)

A la même époque où il décrivit *Cladotaenia feuta* dont nous avons complété l'étude ci-dessus, MEGGITT (1933) créa également

				Espèces
Espèces	Longueur de la poche du cirre μ	Diamètre de la poche du cirre μ	Nombre de crochets	Longueur d crochets
<i>C. cylindracea</i> (Bloch 1782).	150-200	59-69	46	28 20
<i>C. feuta</i> Meggitt 1933.	120-160 110-145 ¹	50-70 45-66 ¹	— 92-96 ¹	25 et 119
<i>C. fania</i> Meggitt 1933.	110-164	72-100	20	6
<i>C. circi</i> Yamaguti 1935.	120-150	50	48	18-24
<i>C. accipitris</i> (Yamaguti 1935). Syn. <i>Paracladotaenia</i> <i>accipitris</i> .	230	100	—	
<i>C. freani</i> Ortlepp 1938.	130	70	42-50	3-5 et 28
<i>C. vulturi</i> Ortlepp 1938.	130-150	80	—	

¹ Il s'agit des chiffres trouvés chez nos individus. Nous avons remarqué que les légères différences s'expliquent facilement d'un individu à un autre.

la nouvelle espèce *Cladotaenia fania*. Or, nous ne pouvons nous empêcher de remarquer que le nombre et la longueur des crochets qu'il indique sont tout à fait exceptionnels dans le genre *Cladotaenia* et nous paraissent sujets à caution. Si nous faisons abstraction des crochets, nous constatons que pour tout le reste de son anatomie *C. fania* est identique à *C. cylindracea*. Il serait donc intéressant de contrôler exactement le nombre et les dimensions des crochets et surtout de vérifier si le scolex et les crochets qui ont servi à l'étude de MEGGITT (1933) appartiennent bien au strobila de son *Cladotaenia* et s'il n'y a pas eu, par hasard, confusion et mélange au moment de la mise en tube ou en faisant les préparations microscopiques. En effet, MEGGITT (1933) note lui-même que c'est

des Accipitriformes.

	Ramifications utérines	Diamètre de l'oncosphère μ	Hôtes	Distribution
0	11-14 parfois utérus très court à env. 7 ramif.	18-20 × 24-27	Très nombreux: Voir FUHRMANN 1932. <i>Lophoaetus occipitalis</i> .	Cosmopolite.
1	17-21 16-20 ¹	— —	<i>Circus assimilis</i> , <i>Gypaetus barbatus</i> .	Indes.
	12-13	—	<i>Hieraaetus pennatus</i> , <i>Choriotis kori</i> (?).	Indes.
0	7-10	18-21 × 15-20	<i>Circus aeruginosus aeruginosus</i> .	Europe, Sibérie, Afrique Nord, Asie.
	très nombreuses	17-24 × 14-18	<i>Accipiter virgatus gularis</i> .	Formose.
0	10-14	20-21	<i>Pteroaetus verreauxi</i> .	Afrique.
0	env. 10	—	<i>Vautour</i> .	Afrique.

de MEGGITT et avons seulement ajouté les nôtres à titre de comparaison.

la première fois qu'on rencontre un *Cladotaenia* chez un Charadriiforme. Ce seul fait nous fait déjà penser qu'il pourrait éventuellement y avoir eu confusion, car d'un côté il nous semble étonnant de trouver un *Cladotaenia* qui a l'anatomie de *C. cylindracea* chez *Choriotis kori*, et de l'autre côté le nombre et les dimensions des crochets de *C. fania* nous paraissent extraordinaires. Malheureusement MEGGITT (1933) ne donne pas le dessin et n'indique ni la forme ni le type de ces crochets.

Ne pouvant contrôler ces chiffres sur les matériaux originaux, nous nous contentons de faire remarquer ces particularités, mais maintenons momentanément *C. fania* dans le tableau comparatif ci-dessus.

CONSIDÉRATIONS SUR LE GENRE *Paracladotaenia*, Yamaguti 1935.

Paracladotaenia accipitris Yamaguti 1935.

Hôte: *Accipiter virgatus gularis* (Temm. et Schl.).

Localité: Formose.

YAMAGUTI (1933), pour créer un nouveau genre très proche du genre *Cladotaenia*, s'est basé sur l'absence de crochets, sur les dispositions des testicules en deux champs latéraux distincts, non réunis en arrière des glandes femelles, sur la présence d'une vésicule séminale interne et sur l'extension de l'utérus qui, dans les segments gravides, remplit totalement le segment. Or, chacune de ces particularités est en elle-même insuffisante pour justifier la création d'un nouveau genre, et même l'ensemble de ces caractères spécifiques n'est pas suffisant.

Le manque de crochets ne peut être retenu, car il est reconnu que les crochets des *Cladotaenia* sont particulièrement caducs et manquent très fréquemment. Chez la plupart des scolex de *Cladotaenia* que nous avons vus, les crochets manquaient totalement.

La disposition des testicules en deux champs distincts non réunis n'est pas non plus un caractère si remarquable qu'il puisse permettre la création d'un genre, car on peut trouver la même disposition dans le genre *Cladotaenia*, notamment chez *C. fani*, *C. freani* et *C. vulturi*.

La présence ou l'absence d'une vésicule séminale interne, plus que l'extension de l'utérus mûr, ne sauraient suffire pour légitimer la création d'un genre nouveau. Par contre, ces quatre traits particuliers permettent de créer une nouvelle espèce de *Cladotaenia* fort intéressante. ORTLEPP (1938) fait remarquer qu'il si jamais un contrôle ultérieur prouvait que *Paracladotaenia accipitris* était primitivement pourvu de crochets, *C. freani* et *C. vulturi* devraient entrer dans le genre *Paracladotaenia*.

Plutôt que de transporter un jour *C. freani* et *C. vulturi* dans le genre *Paracladotaenia*, nous trouvons préférable, plus logique et plus pratique de supprimer ce nouveau genre en le faisant tomber en synonymie avec le genre *Cladotaenia*. C'est pourquoi nous avons ajouté, dans le tableau comparatif de la page 196, le *Cladotaenia*

accipitris (Yamaguti 1935) Syn. *Paracladotaenia accipitris* Yamaguti, 1935, allégeant ainsi un peu la classification déjà trop compliquée des Cestodes.

BIBLIOGRAPHIE

-
1903. CLERC, W. *Contribution à l'étude de la faune helminthologique de l'Oural*. Rev. suisse Zool. 11, p. 241-368, pl. VIII-XI.
1908. FUHRMANN, O. *Das Genus Anonchotaenia und Biuterina*. Centralbl. Bakt. Parasit. Orig. 48, p. 412-428, fig. 1-31.
1932. — *Les Ténias des Oiseaux*. Mém. Univ. Neuchâtel, 8, 381 p., 147 fig.
1933. — *Cestodes nouveaux*. Rev. suisse Zool. 40, p. 169-171, fig. 1-2.
1914. JOHNSTON, H. *Second report on the Cestoda and Acantocephala collected in Queensland*. Ann. Trop. Med. Parasit. 8, p. 104-112, pl. VI.
1936. JOYEUX, Ch. et BAER, J. G. *Cestodes*. Faune de France, 30, 613 p., 569 fig.
1939. LONG, H. et WIGGINS, N. *A new species of Diorchis from the Canvasback*. Jnl. Parasit. 25, p. 483-485, 6 fig.
1933. MEGGITT, F. J. *Cestodes obtained from animals dying in the Calcutta Zoological Gardens during 1931*. Rec. Ind. Mus. 25, p. 145-165, fig. 1-21.
1895. MORELL, A. *Anatomische-Histologische Studien an Vogeltaenien*. Arch. Naturg. Jahrg. 16, p. 81-102, 1 pl.
1938. ORTLEPP, R. J. *On two Cestodes recovered from a South-African Kite*. Livr. Jub. Travassos, p. 353-358, 1 pl.
1819. RUDOLPHI, C. *Entozoorum Synopsis*. Berlin.
1937. TUBANGUI, M. et MASILUÑGAN, V. *Tapeworm parasites of Philippine Birds*. Phil. Journ. Sc. 62, p. 409-438, VII pl.
1900. VOLZ, W. *Beitrag zur Kenntnis einiger Vogelcestoden*. Arch. Naturg., p. 115-174, fig. 1-4, 4 pl.
1935. YAMAGUTI, S. *Studies on the Helminth-Fauna of Japan; Part. 6. Cestodes of Birds. I*. Jap. Jnl. Zool. 6, p. 183-232, fig. 1-87.
-



LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE ET STATION DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE.

Directeur: M. le professeur E. GUYÉNOT.

Etudes sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire des Poissons

par

Willy-A. PLATTNER

Avec les planches 5 et 6 et six figures dans le texte.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	202
CHAPITRE I: Le comportement des poissons pendant la décompression	204
CHAPITRE II: Les variations de volume de la vessie natatoire	209
CHAPITRE III: L'origine des bulles gazeuses rejetées par les poissons lors de la décompression	231
CHAPITRE IV: Diminution du volume gazeux par résorption chez les Physoclistes	247
CHAPITRE V: Remplissage de la vessie natatoire	250
CHAPITRE VI: Le canal pneumatique	266
CHAPITRE VII: Densité des poissons	295
CHAPITRE VIII: Plan d'équilibre du poisson	313
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.	326

INTRODUCTION

Dans une série d'études, qui s'échelonnent de 1934 à nos jours, M. E. RABAUD, professeur à la Sorbonne, et M^{lle} M.-L. VERRIER, directeur adjoint à l'Ecole des Hautes Etudes, ont exposé une théorie nouvelle sur les fonctions de la vessie natatoire des poissons. Les auteurs tirent de leurs expériences des conclusions qui vont à l'encontre de celles formulées par la majorité de leurs prédécesseurs.

MM. ARON et GRASSÉ n'ont pas hésité à introduire dans leur *Biologie animale* (ouvrage à l'usage du P. C. B. faisant partie de l'enseignement officiel), le passage suivant, inspiré directement des conclusions de RABAUD et VERRIER :

« On attribue diverses fonctions à la vessie natatoire. Elle servirait surtout d'organe hydrostatique. Son volume variant en raison inverse de la pression, elle aiderait le poisson à se maintenir en équilibre aux divers niveaux. Autrement dit, grâce à elle, le poisson aurait un poids spécifique variable selon la pression. Des expériences récentes établissent que cette explication n'est pas exacte. La suppression de la vessie natatoire ne modifie pas le comportement à l'égard des variations de pression. La dépression rapide amène l'évacuation des gaz du sang et la vessie n'en cède ni plus ni moins que les autres organes. Quant aux variations de volume de la vessie, elles se présentent autrement qu'on ne le supposait ; une dépression brusque provoque bien la distension de l'organe qui peut même se déchirer, mais la dépression ménagée s'accompagne d'une perte de gaz par tout l'organisme et la vessie s'affaisse. »

Une mise au point sérieuse devenait nécessaire. Si la théorie de RABAUD et VERRIER est juste, elle mérite une confirmation. Dans le cas contraire, il faut en dénoncer les erreurs. Sur le conseil de M. GUYÉNOT, j'ai essayé d'entreprendre ce travail.

Je remercie M. le professeur GUYÉNOT, non seulement pour les nombreuses heures de travail qu'il m'a consacrées et pour les conseils qu'il m'a donnés, mais surtout pour le goût de la recherche scientifique qu'il a su me communiquer. Le professeur GUYÉNOT n'impose pas le sujet, ne prescrit pas les méthodes; il laisse ses

étudiants travailler librement, chercher, même faire fausse route, mais il les observe et les suit, les arrête au moment opportun et les remet sur la bonne voie.

Je souhaite que ce travail, qui remet M. GUYÉNOT en présence d'un problème dans l'étude duquel il a fait ses propres débuts scientifiques, lui procure une certaine satisfaction, car les injustes critiques, formulées contre lui, n'ont pas résisté à l'épreuve d'un contrôle expérimental sérieux. Je le remercie de m'avoir confié ce travail.

Mes remerciements s'adressent aussi au professeur CAULLERY, qui m'a très aimablement reçu dans son laboratoire, à Wimereux, et à M. J. VIVIEN, son assistant, auquel j'envoie mon message d'amitié au camp de prisonniers de guerre, en Allemagne.

J'exprime aussi mes sentiments reconnaissants à M^{lle} PONSE, qui m'a fait profiter de sa grande expérience de la technique histologique et à mes camarades du laboratoire, qui m'ont tous aidé d'une façon ou d'une autre.

Pour les installations techniques, M. DEBOURGOGNE et M. FRANCISOZ m'ont été d'un précieux secours. Qu'ils soient remerciés ici.

Enfin, je remercie M. le professeur WEIGLÉ, qui a mis à ma disposition des appareils de son laboratoire et qui a bien voulu discuter avec moi les problèmes de physique qu'a soulevés le présent travail.

CHAPITRE PREMIER.

LE COMPORTEMENT DES POISSONS
PENDANT LA DÉCOMPRESSION

1° On sait depuis longtemps que très souvent les poissons retirés rapidement des grandes profondeurs arrivent à la surface le ventre gonflé, la bouche ouverte; par cette dernière fait parfois hernie une partie du tube digestif, poussée au dehors par les gaz de la vessie distendue. Ce phénomène, connu de tous les pêcheurs, a maintes fois été signalé dans les travaux scientifiques. Personne, du reste, ne le conteste.

Il y a lieu, dès à présent, de distinguer trois cas différents.

A. Les poissons *physoclistes*, incapables d'éliminer rapidement le gaz de leur vessie, subissent, lors d'une montée brusque, le choc le plus violent. Arrivés à la surface, ils sont souvent gonflés à tel point que tout effort musculaire pour s'enfoncer de nouveau en profondeur est vain. Une Perche, prise à 80 m. de fond, parvient souvent à se détacher de l'hameçon. Si le pêcheur a déjà suffisamment retiré de fil, l'animal n'en continue pas moins à monter tout seul à la surface, étant déjà considérablement allégé par la distension de sa vessie. La dissection de ce poisson montre que très souvent la vessie natatoire est déchirée, ses parois ayant cédé sous la pression considérable des gaz qui, dès lors, se répandent dans la cavité du corps et s'infiltrent dans tous les espaces interstitiels.

B. Les poissons *physostomes* pourvus d'un canal pneumatique, bien que fortement gonflés, ne présentent cependant que rarement la déchirure de leur vessie. En effet, lorsque dans un filet on a pris, par exemple, des Vengerons (*Leuciscus*), et qu'on monte ce filet à la surface (ce qui nécessite un certain temps), on voit que de nombreuses bulles viennent crever à la surface de l'eau. Ces poissons physostomes rejettent le gaz de leur vessie, luttant ainsi contre l'allègement qu'on leur impose. On conçoit que, dans certains cas, le rejet de gaz ne puisse se faire (celui-ci dépendant d'une action

nerveuse) ou ne s'opère pas assez vite, si bien que l'animal capturé présente une dilatation considérable.

C. Enfin, dans une dernière catégorie il faut mettre tous les poissons dépourvus de vessie natatoire, tels que les Pleuronectes.

Qu'on les monte de 50, de 100 ou de 300 m. de profondeur, quelle que soit la vitesse de montée, ces poissons arrivent à la surface sans être le moins du monde incommodés par la diminution de pression. Ne possédant pas de vessie natatoire, ni d'autre poche renfermant des gaz libres, ces animaux n'ont aucun organe susceptible d'augmenter fortement de volume par le seul jeu des variations de la pression externe.

Les poissons sans vessie natatoire peuvent effectuer de grandes migrations verticales, aussi vite que leurs nageoires le leur permettent. Leur volume ne varie pratiquement pas. On sait, en effet, que les tissus animaux sont presque incompressibles. Il n'en est pas de même pour les animaux qui renferment dans leur corps une masse de gaz libre qui tend à se dilater, dès que la pression qu'elle supporte diminue, ou qui, au contraire, est comprimée lorsque la pression externe augmente, à moins d'être enfermée dans une cage rigide (ce qui n'est pas le cas pour les gaz de la vessie).

2° Depuis longtemps les naturalistes ont refait ou essayé de refaire cette expérience au laboratoire. Dans ce but, ils ont soumis les poissons à l'action du vide relatif, dans une machine pneumatique. Ce procédé permet, en effet, de voir ce qui se passe chez l'animal lorsque la pression externe diminue, mais en même temps il fait intervenir un autre phénomène, qui, dans la nature, ne se produit pas: l'extraction des gaz dissous.

Il est connu que les gaz dissous dans les liquides, l'eau par exemple, ne supportent pas la pression hydrostatique. Cela a beaucoup étonné les premiers savants qui ont fait des analyses chimiques des eaux des grands fonds. Ils avaient pris des précautions considérables pour se protéger contre une éventuelle explosion du récipient remonté d'une grande profondeur, explosion qui aurait dû se faire à cause du dégagement des gaz préalablement dissous. Il fallut bien s'incliner devant les faits: l'explosion ne s'est jamais produite.

Les gaz dissous sont en équilibre, quelle que soit la pression

hydrostatique, avec les gaz libres, qui entrent en contact avec le liquide. Ainsi, la pression totale des gaz dissous dans l'eau ne sera jamais, d'une façon durable, et quelle que soit la profondeur, supérieure à la pression totale des mêmes gaz à la surface de l'eau. Dès que la tension des gaz dissous dépasse la tension des gaz libres, les gaz dissous forment spontanément des bulles au sein du liquide. Ces bulles sont alors soumises à la pression hydrostatique.

Dans la machine pneumatique, pour diminuer la pression, on produit au-dessus de l'eau une raréfaction de l'air. L'équilibre entre les gaz libres et les gaz dissous est de ce fait rompu; il y a formation de bulles au sein du liquide. Ce phénomène dépend, en premier lieu, de la quantité des gaz dissous et du coefficient de solubilité des gaz. D'une façon générale, on peut dire qu'il est intense dès que la pression tombe à 30 cm. Hg, pour de l'eau fraîche venant du robinet. Il est évident qu'il n'a rien à faire avec le comportement d'un poisson, soumis au même régime. Ces bulles adhèrent à tous les objets solides, avant de monter à la surface. Si un poisson est dans l'eau, les bulles se déposeront aussi sur le corps de l'animal. Elles ne sont pas pour autant extraites du poisson. Du reste, les savants, sauf de rares exceptions, parmi lesquelles RABAUD et VERRIER, n'ont pas été dupes de ce phénomène.

Avant d'examiner le comportement des poissons sous l'action du vide relatif, il faut encore considérer un autre aspect du problème.

Selon la loi de MARIOTTE, une masse de gaz donnée double son volume lorsque la pression diminue de moitié, la température restant constante. Supposons un volume X, soumis à la pression de 10 atmosphères (ce qui correspondrait environ à la pression supportée à une profondeur de 100 m. dans l'eau). Diminuons la pression de moitié, soit de 5 atmosphères (ce qui correspondrait à environ 50 m. d'eau). Le volume gazeux serait alors de 2 X.

Mais supposons ce même volume X soumis à la pression de 760 mm. Hg (soit une atmosphère). Pour doubler le volume, et le porter à 2 X, on n'aura pas besoin de diminuer la pression de 5 atmosphères, 380 mm. de Hg suffiront. Ce n'est donc pas la même chose de diminuer la pression hydrostatique de 1 atmosphère ou de faire le vide au-dessus d'un poisson.

En tenant compte de ces deux indications, on pourra réaliser utilement l'expérience, soit soumettre le poisson à l'action du vide relatif

Cette expérience permet de distinguer le comportement de trois catégories de poissons: A. Ceux qui n'ont pas de vessie natatoire; B. Ceux qui ont une vessie et un canal pneumatique; C. Ceux qui ont une vessie close.

A. *Poissons dépourvus de vessie natatoire.* Mes expériences ont été faites avec des *Cottus*, des Blennies, des Callionymes, des Pleuronectes. Dans tous les cas, les résultats furent semblables: la décompression lente ne semble pas incommoder ces animaux, qui restent calmes, au fond de l'aquarium. Ils ne commencent à s'agiter un peu que lorsque l'extraction des gaz dissous dans l'eau devient intense. En aucun cas, ils ne rejettent de bulles gazeuses par la bouche. Seules, les bulles qui se déposent sur leur corps (comme aussi sur les parois du récipient) se détachent parfois pour monter à la surface.

B. *Les poissons physoclistes* ont un comportement bien différent. Dès les premiers centimètres (la pression étant mesurée en cm. Hg) de décompression, ils s'agitent. On voit bien le jeu incessant de leurs nageoires qui tend à les maintenir au fond de l'eau. Dès que leur mouvement s'arrête, les animaux sont entraînés vers la surface, bien qu'à l'œil nu on ne puisse constater une augmentation sensible de leur volume. Au fur et à mesure que la pression baisse, la lutte devient plus pénible. Finalement, à des pressions variant d'une espèce à l'autre et d'un individu à l'autre, le poisson fortement gonflé abandonne la lutte. Il demeure à la surface de l'eau, le ventre en l'air. On peut ainsi imiter ce qui se passe lorsqu'on retire un poisson de grandes profondeurs: la vessie finit alors par éclater, et souvent les gaz poussent une partie du tube digestif hors de la bouche; enfin le poisson meurt.

C. *Les poissons physostomes* sont beaucoup moins atteints. Les premiers effets de la décompression sont pareils à ceux que je viens de décrire. Prenons comme sujet d'expérience la Tanche ou le Vengeron (*Tinca, Leuciscus*). Après une diminution de pression de 3 à 4 cm. Hg, l'animal s'agite un peu; puis il est soulevé passivement. A l'aide de ses nageoires pectorales, il regagne le fond et, le plus souvent, il lâche au même moment une grosse bulle de gaz par la bouche. La pression diminue lentement, tombe de 68 à 67, 66 cm. Hg; régulièrement, au moment où il est soulevé, le poisson rejette une nouvelle bulle. Pour les nombreux poissons soumis à

l'expérience, j'ai pu mesurer que le rejet est d'environ deux bulles par 3 cm. Hg de décompression. Grâce à ce rejet de gaz, le poisson physostome reste au fond de l'eau. La pression peut tomber à 15, même à 12 cm. Hg sans incommoder, outre mesure, l'animal. Cependant, si l'expérience porte sur des poissons en mauvaise santé, ou si la décompression est trop rapide, le rejet des bulles est moins régulier, plus rare. L'animal finit par monter à la surface, comme le fait un physocliste dans le même cas.

CONCLUSION.

Un fait est absolument certain: soumis à une décompression progressive dans la machine pneumatique, les poissons dépourvus de vessie natatoire, les Physostomes et les Physoclistes, se comportent différemment. Par suite de l'abaissement de la pression externe la vessie natatoire, remplie de gaz libre, tend à se dilater. Par son gonflement, elle augmente le volume du poisson. Le poids de l'animal restant inchangé, le poisson se trouve allégé dans l'eau. S'il en a la possibilité (Physostomes), il rejette alors des gaz pour conserver son volume normal. Sinon il devient trop léger et est entraîné malgré lui à la surface de l'eau. La vessie natatoire est donc indubitablement un organe susceptible de varier de volume avec la pression. Le contraire n'aurait lieu que si elle était enfermée dans une cage rigide, ce qui n'est certes pas le cas.

CHAPITRE II.

LES VARIATIONS DE VOLUME
ET LA VESSIE NATATOIRE1. **Historique.**

De nombreux auteurs ont étudié les variations de volume des poissons. Je ne puis tous les citer; la liste en serait trop longue. Aussi ne relèverai-je que les travaux les plus importants.

A. MOREAU (1863-1876), dans une étude remarquable, à laquelle il est juste de rendre hommage, a exposé une nouvelle conception des fonctions de la vessie natatoire. Dans leur ensemble, ses conclusions sont encore généralement admises par les auteurs modernes. Parmi les rares adversaires, notons RABAUD et VERRIER. MOREAU constate que des variations de volume se produisent dans les cas suivants:

a) Une Perche placée dans une cage métallique est soutenue par un ballon de verre. Le tout a une densité un peu inférieure à 1 et, par conséquent, flotte à la surface. Il suffit de comprimer un peu l'air au-dessus du vase contenant le poisson pour constater que le ballonnet de verre s'enfonce en profondeur, entraîné par le poisson devenu trop lourd. Par la décompression, le système remonte à la surface: le volume du poisson change donc avec la pression externe (loi de MARIOTTE).

b) Par sécrétion et résorption gazeuses, le volume du poisson se modifie lentement. Par ce mécanisme, le poisson peut acquérir la densité de l'eau à n'importe quel niveau.

c) Un violent coup de queue, une forte inflexion du corps provoquent une variation brusque et de courte durée du volume.

d) Ceci se produit aussi lorsque le poisson, enfermé dans un manchon, subit une secousse électrique. Le graphique enregistrant ces variations de volume montre qu'il s'agit d'une secousse musculaire.

e) Le poisson mis dans un milieu asphyxique (eau bouillie, par exemple) diminue de volume, par suite de l'utilisation du gaz oxygène enfermé dans sa vessie natatoire.

Les poissons sans vessie natatoire ne subissent pas ces variations de volume. On saisit aisément l'importance de cette remarque.

B. FATIO (1877) a réchauffé la masse d'eau d'un récipient dans lequel nageaient des Chabots (*Cottus gobio*), des Perches (*Perca fluviatilis*), des Tanches (*Tinca vulgaris*), des Goujons (*Gobio fluviatilis*), des Spirilins (*Alburnus bipunctatus*) et des Vairons (*Phoxinus laevis*). La température a été portée, en 2 heures, de 10° à 28° C. dans un premier essai; de 9°,5 à 27° dans une seconde expérience.

« Jamais, dit FATIO, les Chabots dépourvus de vessie n'ont cessé de reposer sur le gravier du fond; mais après 6 à 8 degrés d'élévation de température, les Perches, avec leur vessie close, s'écartaient déjà un peu du fond où elles s'étaient tenues d'abord presque immobiles. Le premier instant de surprise passé, le calme s'était rétabli et l'on pouvait voir alors tous les Poissons, à l'exception du Chabot, lutter avec les nageoires pour ne pas être entraînés vers la surface. Sitôt que les organes du mouvement reposaient, l'animal montait plus ou moins vite comme un ballon, sans paraître cependant extérieurement le moins du monde gonflé ou déformé. Les Cyprinidés, munis d'une vessie en communication avec l'extérieur, montaient et descendaient alternativement. »

FATIO ne le dit pas, mais j'ai pu l'observer maintes fois, si les Cyprinidés montent et descendent alternativement, c'est qu'à chaque montée ils rejettent une bulle de gaz. Une simple augmentation de température suffit donc pour faire varier le volume d'un poisson.

C. KUIPER (1914) observe des variations de volume chez les poissons maintenus pendant longtemps au même niveau et à la même température. Ces variations de faible amplitude sont probablement dues au relâchement et au renforcement du tonus des muscles du corps.

D. HALL (1924) voit que les poissons ne restent pas longtemps en équilibre dans une eau trop riche en CO₂. Leur volume augmente, l'animal est entraîné passivement vers la surface. L'auteur attribue ce phénomène à une éventuelle adaptation, le fond des lacs étant

souvent trop riche en CO_2 et trop pauvre en O_2 . Il ajoute que la Perche ne possède pas de musculature volontaire lui permettant de régler la grandeur de sa vessie natatoire.

E. MUSCHINA (1928), se basant sur des considérations *purement anatomiques*, déclare que les variations de volume de la vessie se font par l'action de muscles propres. Il revient donc à la vieille conception de BORELLI, dont MOREAU et CHARBONNEL-SALLE s'étaient efforcés de démontrer l'erreur.

F. BAUDIN (1937) a mesuré une augmentation de volume de $2,5 \text{ cc}^3$ pour une décompression de 20 cm. Hg, l'expérience portant sur une Perche de 110 grammes.

G. RABAUD et VERRIER (1932-1939) ne sont pas du même avis que les auteurs précités: « Les variations de volume de la vessie, disent-ils, ne sont sensibles que pour de fortes dénivellations. Les variations se produisent à l'inverse des prévisions de la théorie classique; quand le poisson monte, tous ses organes perdent des gaz, la vessie diminue de volume. » (*Les récentes recherches sur la vessie natatoire*, p. 10.)

« Nous avons montré que ces variations du volume du corps et de la vessie natatoire étaient inappréciables lorsqu'il s'agit de faibles écarts de pression, ceux auxquels sont soumis normalement la plupart des poissons de nos rivières et de nos côtes. » (C. R. Ac. Sc., t. 199, p. 1248.)

« Nous avons constaté, disent encore RABAUD et VERRIER (*Recherches sur la vessie natatoire*, II, p. 104), principalement en extériorisant des vessies, qu'elles changent effectivement de volume suivant la pression supportée par le poisson; seulement, ce changement n'est appréciable que pour une assez grande variation de pression (une ascension rapide de 7 à 10 m., par exemple). » Et, à la p. 107: « Comme nous l'avons précédemment montré, les variations du corps du poisson ne sont appréciables que pour une dénivellation importante. Ces variations se produisent aussi bien chez les poissons à vessie natatoire que chez ceux qui en sont dépourvus avant ou après opération. »

2. Expériences personnelles.

J'ai moi-même refait la plupart de ces expériences, et j'en ai ajouté quelques autres.

A. VARIATIONS DE VOLUME DES POISSONS SOUMIS A L'ACTION DE LA MACHINE PNEUMATIQUE.

Technique employée: L'appareil de mesure (fig. 1) consiste en un flacon à large goulot, fermé par un bouchon de caoutchouc que traversent un tube muni d'un robinet et un tube de verre gradué. Ce dernier s'évase au-dessous du bouchon en un entonnoir, ce qui permet d'évacuer, en cas de besoin, les bulles de gaz rejetées. Le tube à robinet sert à amener, dans le tube gradué, le ménisque au niveau voulu. Le tout est placé dans une grande cloche pneumatique.

Des mesures furent faites, en mettant dans l'appareil:

- a) de l'eau fraîche, prise au robinet;
- b) de l'eau bouillie;
- c) un système physique élastique, soit une ampoule de caoutchouc;
- d) des vessies natatoires de Cyprinidés, sorties du corps et à canal lié;
- e) des poissons physostomes;
- f) des poissons physoclistes;
- g) des poissons dépourvus de vessie natatoire;
- h) des poissons opérés de différentes manières, soit:
 - α) ligature du canal pneumatique;
 - β) vidage de la vessie par ponction;
 - γ) extériorisation de la vessie;
 - δ) extirpation de la vessie.

Résultats.

a) *Eau fraîche.* Cette mesure sert d'expérience-témoin.

Au début de la décompression, le ménisque ne monte qu'excessivement lentement dans le tube gradué. A mesure que la pression baisse, l'extraction des gaz dissous dans l'eau devient plus impor-

tante. De fines bulles se déposent sur les parois du flacon, ce qui fait monter le ménisque dans le tube gradué de plus en plus vite.

b) *L'eau bouillie*, renfermant beaucoup moins de gaz dissous, ce dégagement de bulles n'a pas lieu. Le ménisque ne monte que très peu. On supprime ainsi une cause d'erreur possible.

L'emploi d'eau bouillie pour les expériences avec les poissons vivants présente cependant un grave inconvénient, puisque l'animal ne peut plus respirer. La durée de l'expérience ne dépassant pas dix minutes, j'ai néanmoins utilisé souvent l'eau bouillie.

c) *L'ampoule de caoutchouc* à paroi mince, remplie d'air et plongée dans l'eau, subit une augmentation de volume sensiblement proportionnelle à la décompression. Au retour de la pression normale, le volume revient à sa valeur initiale.

d) *La vessie natatoire des Cypri-
nidés* n'est fortement fixée aux autres tissus du poisson que par le canal pneumatique et par la tunique externe de son lobe antérieur qui s'attache à l'appareil de Weber. L'extraction de cette vessie, sans déchirure, ne présente pour cette raison aucune difficulté. Par une large incision on met la

vessie à nu, on applique une ligature au canal pneumatique qu'on sectionne ensuite, et on tire sur la vessie. La tunique externe se déchire, mais la vessie elle-même reste en parfait état. L'organe ainsi préparé est mis dans l'appareil de mesure. Pendant la décompression il se comporte sensiblement comme l'ampoule de caoutchouc. Au retour de la pression normale, le volume initial n'est pas exactement récupéré. Par suite d'une élasticité insuffisante, la vessie reste partiellement distendue. Ses parois, bien tendues avant l'expérience, sont flasques, mais son volume est maintenant plus grand.

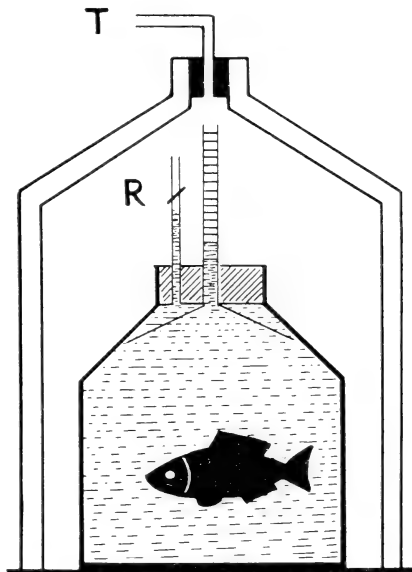


FIG. 1.

Mesure des variations de volume d'un poisson soumis à la décompression.

T = trompe à vide; R = robinet.

e) *Les poissons physostomes* subissent, au début, une augmentation de volume, puis crachent des bulles gazeuses. Celles-ci s'échappent de l'appareil et le ménisque revient alors à peu près à sa place initiale. Si le rejet des bulles se fait régulièrement, le volume du poisson reste constant ou n'augmente que très peu. Par contre, après le rétablissement de la pression normale, le rejet de gaz se traduit par une perte de volume considérable. Ainsi, un Vengeron, après une décompression de 45 cm. Hg, mesurait 3,3 cc³ de moins qu'avant l'expérience (tableau 1).

TABLEAU 1.

Objet soumis à l'expérience	Valeur de la décompression atteinte en cm. Hg	Changement de volume en cc ³ au retour de la pression normale
Vessie natatoire isolée . . .	33	+ 0,8
» » »	40	+ 0,75
» » »	53	+ 1,2
Vengeron à canal lié	33	+ 0,38
» » » »	48,5	+ 0,7
Vengeron normal	25	— 0,7 rejet de bulles
» »	40	— 1,6 » » »
» »	45	— 3,3 » » »
Vengeron cystectomisé . . .	46	+ 0,1
» »	50	+ 0,05
» »	53	+ 0,3
» »	54	+ 0,04
Eau de robinet	50	+ 0,3
Eau bouillie	55	+ 0,04

f) *Les poissons physoclistes*, ainsi que le montre le tableau, augmentent régulièrement de volume. Un *Gadus lucus* de 96 gr., par exemple, accusait une augmentation de volume de 3 cc³ pour une décompression de 34 cm. Hg. Un autre, mesurant 41 cc³, avait grossi de 2 cc³ pendant une chute de pression de 39 cm. Hg.

g) *Les poissons dépourvus de vessie natatoire* conservent leur volume. La petite poussée du ménisque que l'on constate est sans doute imputable aux fines bulles de gaz qui se déposent sur les parois du flacon et sur le corps du poisson. Une Blennie (*Blennius pholis*) de 48 gr., étant soumise à une décompression considérable de 50 cm. Hg, l'appareil indiqua seulement 0,2 cc³ d'augmentation de volume.

h) Tous ces faits trouvent une confirmation absolue dans les expériences faites avec des poissons, physostomes ou physoclistes, opérés.

α) Ainsi, la ligature du canal pneumatique fait d'un Vengeron (physostome) un animal physocliste. Il est dès lors dans l'impossibilité de rejeter les gaz de sa vessie. Dans l'expérience, il se comporte comme une Perche ou un Gade. Dans le tableau 2, plusieurs cas sont relatés.

TABEAU 2.

Augmentation du volume en fonction de la décompression chez des Vengerons (*Leuciscus rutilus*) (avec indication du volume des animaux en cc³; la décompression est mesurée en cm. Hg.).

Cm. Hg	Témoins		Vessie extériorisée		Canal lié		Vessie isolée canal lié		Cystectomisés		Eau de robinet
	115 cc ³	117 cc ³	115 cc ³	120 cc ³	100 cc ³	90 cc ³	145 cc ³	120 cc ³	145 cc ³	120 cc ³	
2			0,1			0,1					
4		0,1			0,2		0,2	0,2			
6						0,3					
8	0,2				0,5		0,6				
10		0,3	0,3	0,3							
12		0,1		0,4							
14					0,8	0,8	1				
16		0,3	0,6								
18	0,5							0,9			
20			0,5		1,3						
22		0,1				1,4		1,1	0,2		
24		0,2		0,7	1,6			1,4		0,2	
26	0,5	0,3				1,7	2				
28		0,2			2	1,9					0,1
30	0,4		0,8			2,2					
32		0,3					2,4	1,9			
34					2,4	2,5		2,1			
36			1,2	1,5			2,6		0,4	0,3	
38		0,4				3					
40	0,4		1		3		3		0,6		0,3
42		0,5		1							
44			1	1,4	3,4					0,5	
46								3,7			
48											
50						5					0,8

Remarques. — Les témoins rejettent des bulles gazeuses, leur volume n'augmente que peu. Les animaux à vessie extériorisée émettent des bulles avec quelques difficultés. Les Vengerons à canal lié subissent une forte augmentation de volume: il n'y a pas de rejet de bulles. Les vessies isolées et liées

donnent le même résultat. Les animaux privés de leur vessie natatoire ne subissent presque pas d'augmentation de volume (à comparer avec le résultat fourni par de l'eau de robinet).

La technique opératoire a été la suivante: chez le Vengeron, la ligature du canal pneumatique est une opération très facile, qui peut se faire sans la moindre hémorragie. L'animal est placé sur un lit de coton et recouvert d'une couche de coton bien mouillée. Une fenêtre met à nu l'endroit où doit se faire l'incision, soit environ 1 à 2 cm. en arrière de l'opercule et un peu en dessous de la ligne latérale. La section est parallèle à la ligne latérale; elle intéresse au plus deux à trois côtes. Un écarteur ouvre la plaie. Avec un crochet en verre (qui ne doit pas être trop fin, afin de ne rien blesser), on explore la région entre le foie et la vessie natatoire où passe le canal. On peut facilement le tirer un peu vers la surface de la plaie pour faire la ligature. Un à deux points de suture suffisent pour très bien refermer la plaie.

β) A 7 Gades (*Gadus luscus*), j'ai enlevé une grande partie du gaz vésical par une ponction (tableau 3, p. 218).

Sous l'influence de la décompression, le volume de ces poissons augmente beaucoup moins que celui des témoins, à vessie normale. Par exemple, deux animaux de 41 gr., l'un normal, témoin, l'autre ponctionné, accusent une augmentation de volume de 1,9 cc³ et 0,4 cc³ respectivement, pour une décompression de 38 cm. Hg. Un autre *Gadus* opéré, pesant 120 gr., avait grossi de 1 cc³, alors qu'un témoin de 96 gr. seulement accusait 2,6 cc³ d'augmentation de volume pour la même décompression.

γ) RABAUD et VERRIER ont imaginé une opération à laquelle ils attachent une importance exagérée. Elle doit, croient-ils, permettre de suivre *de visu* ce qui se passe dans la vessie. Dans ce but, ils font une grande incision latérale, au niveau du lobe postérieur de la vessie natatoire, chez un Cyprin, et par cette ouverture sortent la partie postérieure de l'organe.

J'ai répété cette opération qui gêne beaucoup le poisson et doit lui donner un choc considérable. Malgré les plus grands soins, ces animaux ne survivent pas longtemps. Dans le tableau 2 figurent les données relatives à deux Vengerons ainsi opérés. On peut y voir que l'augmentation de volume produite par la décompression est partiellement compensée par le rejet de bulles gazeuses. Au retour de la pression normale, l'expulsion de gaz se traduit par une pert

de volume d'autant plus considérable que le rejet de bulles a été plus intense.

δ) Enfin, une dernière série de mesures a été effectuée sur des Vengerons cystectomisés. Cette opération donne des résultats en apparence contradictoires. La vessie extirpée laisse, en effet, une place vide dans le corps du poisson; cette place est en partie comblée par les flancs de l'animal qui s'affaissent, en partie occupée par de l'air au cours de l'opération. Si la quantité d'air introduite est importante, le poisson ainsi traité se comportera dans notre expérience comme un Physocliste normal. Si cette quantité de gaz est plus petite, le résultat obtenu sera celui d'un poisson ponctionné. Enfin, si l'on a pris soin de chasser tous les gaz de la cavité et de les remplacer par de l'eau physiologique, le comportement de l'animal cystectomisé sera comparable à celui d'un poisson naturellement dépourvu de vessie natatoire: son volume n'augmente pas.

Dans le tableau 3, j'ai fait figurer d'autres observations portant sur un Congre, un Cténolabre et une Blennie. Les Congres, bien qu'étant physostomes, se comportent comme les Physoclistes. On sait, en effet, que leur canal pneumatique possède une lumière tellement réduite que de nombreux naturalistes ont même douté de son existence. Soumis à l'action du vide relatif, les Congres, comme d'ailleurs aussi les Anguilles, ne rejettent des bulles gazeuses qu'à des pressions très basses (HÄEMPEL, 1909).

Un Congre de 193 gr., par exemple, est soumis à la décompression à 14 h. En 40 minutes la pression est tombée de 762 mm. Hg à 252 mm. Hg. Le volume du poisson a augmenté de presque 18 cc³, soit près de 10% du volume total du corps. A ce moment, l'animal, qui depuis longtemps flotte à la surface, expulse de volumineuses bulles par sa bouche. Dans d'autres cas, la pression est tombée à 115 mm. Hg avant qu'une seule bulle gazeuse soit rejetée. Le canal pneumatique du Congre fonctionne réellement comme une « soupape de sûreté » qui ne s'ouvre que pour éviter l'explosion de la vessie lorsque la pression externe a fortement diminué.

J'ai signalé à plusieurs reprises l'état du volume au retour de la pression normale. Le ménisque indicateur dans l'appareil de mesure ne revient pratiquement jamais à sa position initiale. Parfois, ce fait est dû aux bulles de gaz extraites de l'eau et qui se sont déposées sur les parois du flacon. Dans d'autres cas, il y a réellement un changement de volume. Ainsi, un poisson qui a

rejeté des bulles (Vengeron normal), sera moins gros après l'expérience. En revanche, une vessie trop distendue et n'ayant pas rejeté de gaz n'aura pas assez d'élasticité pour récupérer son volume initial. Le tableau 1 (page 214) indique quelques résultats observés

TABLEAU 3.

Augmentation du volume en fonction de la décompression.

Cm. Hg	Congre 87 cc ³	Cténo- labre 59 cc ³	Blennie 48 cc ³	Eau bouillie	<i>Gadus luscus</i>			
					témoins		ponctionnés	
					96 cc ³	41 cc ³	41 cc ³	120 cc ³
2	0,1							
4	0,3				0,2			
6	0,5	0,2			0,3	0,2		
8	0,7							
10	0,9							0,2
12	1,1				0,7	0,4		
14	1,4	0,7						
16	1,6				1		0,1	
18	1,9							0,5
20	2,2	1,1			1,4	0,7		
22	2,5							
24	2,8	1,4			1,8	0,9		0,7
26		1,6			2,1	1	0,2	
28								
30		2			2,6			1
32		2,2				1,4	0,3	
34					3			
36			0,1			1,7		
38						1,9	0,4	
40								
42								
44								
46				0,1				
48								
50			0,2					

Remarques. — Les Congres et les Cténolabres possèdent une vessie volumineuse, alors que la Blennie en est dépourvue.

Les *Gadus luscus* témoins présentent une augmentation de volume assez considérable. En revanche, des animaux de même taille, mais dont la vessie a été partiellement vidée par ponction, ne subissent qu'une augmentation de volume très faible.

B. VARIATIONS DE VOLUME DES PHYSOSTOMES EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE.

a) Une première série d'expériences fut purement qualitative. Elle consista à transporter des poissons dans un récipient chauffé. Les résultats observés confirmèrent entièrement ceux de FATIO.

Expérience 1. — Un Vengeron séjourne depuis quelques jours dans de l'eau à 11° C. Il s'y trouve en équilibre et nage facilement.

A 11 h. 14, je le mets dans l'eau à 25° C. Après quelques secondes d'excitation, il se pose au fond. A 11 h. 17, soit au bout de trois minutes, son corps se soulève faiblement, et une bulle de gaz s'échappe de sa bouche. Il expulse ensuite encore 13 bulles, en 11 minutes. Dès lors, le Vengeron reste immobile au fond du vase. A 11 h. 40, je le remets dans l'eau froide, à 11° C. Très rapidement, le rythme respiratoire tombe de 145 à 60 par minute. A 11 h. 43 l'animal s'incline sur le côté, puis se couche tout à fait sur le flanc. Il est visiblement alourdi. Pendant un quart d'heure, il reste dans cette position, puis il se remet à nager; fréquemment il vient à la surface pour y gober de l'air.

Expérience 2. — Une Carpe sortant d'un vase où l'eau est à 14° C. est transportée à 11 h. 36 dans de l'eau à 24° C. Au début, elle reste au fond, sans bouger, puis elle est lentement soulevée et, comme un ballon, elle monte vers la surface. Ses nageoires entrent dès lors en action. Sans cesse, elle nage vers le fond, où cependant elle ne peut pas rester. A 11 h. 49, soit 13 minutes après le changement de milieu, elle rejette une bulle, suivie à 11 h. 57, 11 h. 58, 11 h. 59 de trois autres. Dès lors, la Carpe a retrouvé son équilibre, elle peut se poser au fond du récipient.

Expérience 3. — Un Vairon (*Phoxinus laevis*) passe d'une température de 11° à 20° C. Après une courte période d'excitation et de lutte, il se laisse entraîner vers la surface qu'il ne peut plus quitter. Il est visiblement gonflé mais ne rejette aucune bulle.

Un autre Vairon est mis dans de l'eau à 20° C., en sortant d'un vase à 12° C. Au début, il coule au fond. Trois minutes plus tard, par suite de l'augmentation de son volume, il flotte à la surface. Il y reste pendant 2 minutes, puis rejette 6 bulles en 6 minutes. Son équilibre étant rétabli, le Vairon retourne au fond du vase, où il reste immobile.

Expérience 4. — Le 14 décembre 1937, j'ai transporté 8 Tanches d'un étang gelé (0°) dans un aquarium à 10° C. Les poissons sont engourdis, presque immobiles, mais respirent. Au bout de 3 à 4 minutes, l'une après l'autre, les Tanches quittent le fond. Toutes sont entraînées vers la surface, où elles restent toujours immobiles. Puis commence un rejet de bulles gazeuses. Moins de 10 minutes plus tard, les 8 poissons sont de nouveau au fond de l'eau; tous ont craché des bulles de gaz, au nombre de 3 à 6 environ.

Expérience 5. — Un Vengeron vivant dans de l'eau à 1° C est mis dans un vase à 11° C, à 10 h. 45. Après une courte période d'excitation, il se pose sur le fond. A 10 h. 53, il monte passivement vers la surface, mais le rejet d'une bulle le fait retomber. Trois minutes plus tard, il remonte, crache une bulle et redescend au fond. A 11 h., puis à 11 h. 1, il recommence son ascension suivie également de chute, après qu'une bulle a été rejetée. Dès lors il reste au fond, immobile.

Expérience 6. — Deux Vairons évoluent depuis des semaines dans de l'eau chauffée à 15° C. Je les plonge dans un bain froid à 3° C. Le premier moment d'excitation passé, les deux petits poissons se posent, renversés sur le flanc, au fond de l'aquarium. Ils sont visiblement trop lourds. Après 3 minutes, à force de coups de nageoires, ils atteignent la surface de l'eau, gobent de l'air et retombent. Leur allure est celle de poissons dont la vessie natatoire a été partiellement vidée.

Expérience 7. — Une Tanche est transportée d'une eau à 1° dans une eau à 15° C.

A 15 h. 11 elle se tient immobile au fond;

15 h. 22 elle est passivement attirée vers la surface, rejette une bulle et retombe au fond;

15 h. 28 attirée à la surface, elle lâche une bulle gazeuse, puis retombe au fond, où elle reste immobile;

Expérience 8. — Une Tanche est transportée d'une eau à 1° dans de l'eau à 16° C.

14 h. 40 immobile au fond;

14 h. 49 soulevée passivement, elle rejette une bulle. Après 15 secondes elle lâche une deuxième bulle, suivie, 20 secondes après, d'une troisième. Ce rejet continue au même rythme pendant 3 minutes. La Tanche a rejeté au total 13 bulles, puis elle est retombée au fond du vase.

Expérience 9. — Un Vengeron passe d'une eau à 0° dans une eau à 11° C.

10 h. 45 excité au début, il se calme ensuite et reste immobile au fond du vase;

10 h. 53 soulevé passivement, monte à la surface et y reste;

10 h. 56 rejet d'une bulle;

11 h. 00 rejet d'une bulle; le poisson retombe;

11 h. 01 soulevé à nouveau, il lâche une bulle et retombe définitivement.

Expérience 10. — Un Vairon passe de 11°,5 à 20° C.

15 h. 47' 30" il est au fond du cristalliseur;

15 h. 48' 30" il monte à la surface, passivement, et rejette une bulle;

15 h. 49' 15" rejet d'une bulle;

15 h. 49' 50" rejet d'une bulle; retombe au fond et y reste.

Répétées avec d'autres poissons, Tanches, Vengerons, Platets, Vairons, Ablettes, Cyprins, Carpes, les expériences ont toujours donné des résultats comparables. L'échauffement du poisson produit une dilatation qui porte spécialement sur la vessie aérienne. Le volume augmentant un peu, le poisson devient trop léger. Il es

soulevé passivement et attiré vers la surface. Grâce à un rejet plus ou moins abondant de bulles gazeuses par la bouche il corrige cette augmentation de volume, pour retrouver finalement sa densité initiale.

L'expérience inverse, qui consiste à refroidir les poissons, par le passage d'une eau chaude dans une eau plus froide, donne des résultats opposés. Le poisson s'alourdit, comme s'il avait une pression plus forte à supporter, ou comme si sa vessie était partiellement vidée. Notons en passant que les petits poissons réagissent plus rapidement que les grands.

Toutes ces expériences montrent également que la densité des poissons est très proche de l'unité, et qu'il suffit d'une petite élévation de la température pour la faire tomber au-dessous de 1.

b) L'observation des variations de volume dues à des différences de la température est donc aisée à faire. Mais les mesures volumétriques se sont révélées difficiles et imprécises. L'eau et l'appareil de mesure subissent évidemment des variations de volume, aussi bien que les poissons. S'il est facile de calculer les variations qui incombent à l'eau, son coefficient de dilatation étant connu, il n'en est pas de même pour le flacon. J'ai opéré comme suit:

L'appareil de mesure utilisé est le même que celui décrit plus haut (fig. 1). On le remplit d'eau. Le ménisque dans le tube gradué est amené au 0 de la graduation. Un thermomètre à l'intérieur du flacon permet la lecture de la température à chaque instant. Cet appareil est plongé dans un bain-marie. Le ménisque se déplace dans le tube gradué, selon la température. Ainsi on peut étalonner l'appareil. Dans un deuxième temps, on introduit un poisson dans le flacon et on refait l'expérience. La lecture du ménisque donne alors des valeurs différentes. Cette différence provient évidemment du poisson et de la masse d'eau déplacée par celui-ci. Connaissant son volume et le coefficient de dilatation de l'eau, on pourra calculer quelle part revient au poisson seul. Pour éviter le rejet des bulles gazeuses pendant l'expérience, je n'ai utilisé que des poissons dont le canal pneumatique était ligaturé, ou des Physoclistes, ou des poissons cystectomisés.

Expérience 1. — L'appareil renfermant une Tanche de 85 gr. est chauffé progressivement de 8° à 16° C. L'augmentation de volume mesurée est de 1,4 cc³. Sans le poisson, elle était de 1 cc. La différence égale à 0,4 cc³ provient donc de la dilatation de l'animal.

Expérience 2. — Une autre Tanche (80 gr.), chauffée de 10° à 18° accuse une augmentation de volume de 0,6 cc³.

Expérience 3. — Une Tanche de 90 gr., chauffée de 10° à 19°, a permis de constater une augmentation de 0,5 cc³. A ce même poisson j'ai enlevé ensuite la vessie sans la déchirer et j'ai rempli d'eau physiologique la loge vésicale. Le corps, sans la vessie, dans les mêmes conditions de température, donne une augmentation de volume de 0,23 cc³ alors que, pour la vessie seule, l'augmentation de volume est de 0,34 cc³.

Expérience 4. — Une Tanche cystectomisée, mesurant 70 cc³ de volume, est chauffée de la même manière de 10° à 19° C. L'appareil avec le poisson indique + 1,6 cc³. L'appareil sans le poisson indique + 1,5 cc³. L'excédent pour le Poisson est donc de + 0,1 cc³.

Ces mesures, bien que d'une précision limitée, ne montrent pas moins l'importance du phénomène:

1° Le poisson augmente de volume avec l'élévation de la température, en quoi il se comporte comme tous les corps.

2° Le poisson pourvu de sa vessie natatoire accuse, à conditions égales, une augmentation de volume plus forte que l'animal cystectomisé ou sans vessie natatoire.

3° La vessie natatoire à elle seule subit un accroissement de volume plus fort que celui du poisson cystectomisé, mais plus faible que s'il s'agit d'un poisson normal, pourvu de sa vessie.

La sensibilité du poisson aux variations de la température de l'eau a été observée également par CARBONNIER (1873) qui a publié un petit tableau, montrant les profondeurs probables où séjournent les poissons d'eau douce par rapport à l'état de température de l'eau. Plus l'eau est chaude, plus les poissons gagnent la profondeur où la pression, plus grande, annule l'effet de la dilatation de l'animal.

C. VARIATIONS DE VOLUME ET PRESSION HYDROSTATIQUE.

Technique: Pour mesurer les variations de volume, du reste très petites, dues aux faibles variations de la pression hydrostatique, j'ai eu recours à une méthode de pesée.

A l'un des plateaux d'une balance de précision on suspend un poisson, immergé dans l'eau (fig. 2, A). Par une tare appropriée on équilibre la balance (B). L'immersion de l'animal à un niveau plus profond rompt l'équilibre de la balance (C). Le poids réel es

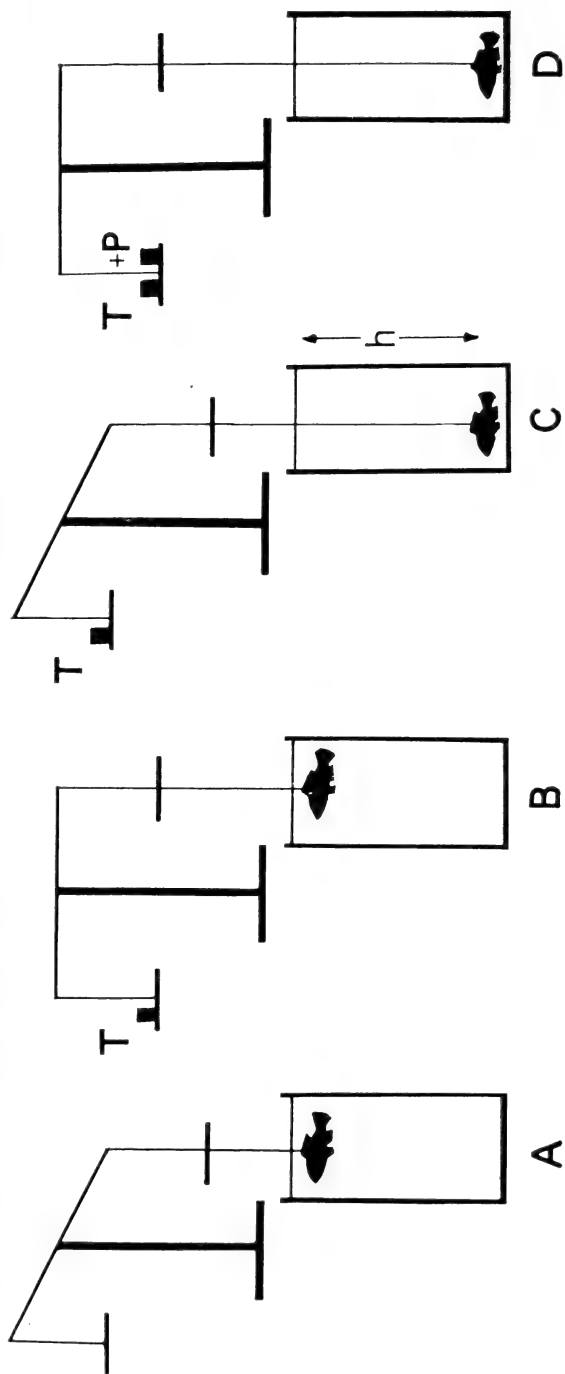


FIG. 2.

Mesure des variations de volume du poisson soumis à une pression hydrostatique plus forte.
 T = tare; P = surcharge nécessaire pour équilibrer la balance après immersion du poisson d'une hauteur h .

pendant resté rigoureusement le même. En revanche, la poussée de l'eau a diminué par suite de la compression du poisson. La surcharge nécessaire pour remettre la balance en équilibre est l'expression directe du changement de volume du poisson (D).

L'inconvénient de la méthode réside dans le fait que le poisson soumis à l'expérience doit être parfaitement immobile, donc très profondément anesthésié ou tué.

Expérience 1. — Un Vengeron de 120 gr. est immergé à 6 cm. de profondeur; la balance est équilibrée. Le poisson est ensuite enfoncé à 32 cm. de profondeur, soit 26 cm. plus bas. L'équilibre de la balance se rompt. Il faut ajouter à la tare un poids de 0,150 gr. pour ramener l'équilibre.

Expérience 2. — Un Vengeron de 115 gr. est immergé à 3 cm. de profondeur et la balance est équilibrée.

Pour rétablir l'équilibre à 30 cm. de profondeur, il faut ajouter un poids de 0,150 gr.

Pour rétablir l'équilibre à 34 cm. de profondeur, il faut un poids de 0,180 gr.

Expérience 3. — Un Vengeron de 137 gr.

La balance est équilibrée à 4 cm. de profondeur.

Pour rétablir l'équilibre à 18 cm. de profondeur, il faut 0,070 gr.

Pour rétablir l'équilibre à 32 cm. de profondeur, il faut 0,150 gr.

Expérience 4. — Une Perche de 305 gr.

La balance est équilibrée à 4 cm. de profondeur.

Pour rétablir l'équilibre à 32 cm. de profondeur, il faut 0,5 gr.

Expérience 5. — Une Perche de 269 gr.

La balance est équilibrée à 4 cm. de profondeur. On enfonce l'animal à 18 cm. Pour rétablir l'équilibre, la surcharge nécessaire est de 0,190 gr. On le descend ensuite à 36 cm. de profondeur; une nouvelle surcharge de 0,220 gr. devient nécessaire pour équilibrer la balance.

Par une large incision du flanc j'ai ensuite chassé la totalité des gaz enfermés dans la vessie natatoire. La balance est alors équilibrée pour une immersion du poisson à 4 cm. de profondeur. Sans aucune surcharge, elle est encore en équilibre, lorsque le poisson se trouve descendu à une profondeur de 35 cm.

Le volume d'un poisson pourvu d'une vessie natatoire est donc modifié, même pour de faibles variations de la pression hydrostatique.

D. VARIATIONS DE VOLUME DU POISSON EN FONCTION DE L'ÉTAT DE REMPLISSAGE DE LA VESSIE NATATOIRE.

JACOBS a décrit un appareil permettant de mesurer les variations de volume d'un poisson en activité de sécrétion ou de résorption. MEESTERS et NAGEL ont fait des expériences précises dans le même sens. Je n'y reviens donc pas. Mais RABAUD et VERRIER ayant nié l'importance de la vessie natatoire dans les variations de volume, il sera bon de citer quelques chiffres.

A un Vengeron de 140 cc³, j'ai enlevé par ponction vésicale 60 cc³ de gaz. Après cette opération, le poisson ne mesurait plus que 35,5 cc³. Remis dans l'eau, il tombait très lourdement au fond.

Une Tanche subit le vidage partiel de la vessie natatoire. Son volume tombe de 80 à 76 cc³. Deux radiographies, faites l'une avant, l'autre après l'opération, permettent de voir directement l'état de remplissage de la vessie. Ces faits semblent tellement évidents que je n'insiste pas davantage. Ils prouvent à coup sûr que la vessie n'est pas enfermée, comme le prétendent RABAUD et VERRIER, dans une *cage rigide*. Leur comparaison entre un poisson et un sous-marin en acier consacre une erreur fondamentale.

E. VARIATIONS DE VOLUME PAR UTILISATION DE L'OXYGÈNE DE LA VESSIE.

Depuis l'expérience de MOREAU, on sait que les poissons sont capables d'utiliser l'oxygène de leur vessie natatoire en cas de besoin. Je n'ai malheureusement pas pu faire l'analyse chimique des gaz vésicaux, n'ayant pas eu le matériel nécessaire. En revanche, j'ai mesuré les variations de volume de quelques poissons, vivant dans un espace confiné.

Technique: Une grande bouteille, d'une contenance de 10 litres, est fermée hermétiquement après avoir reçu un poisson et avoir été remplie d'eau. De la base du récipient part un tube gradué, rempli d'eau jusqu'au zéro de la graduation. Afin de conserver une température rigoureusement stable, pendant toute la durée de l'expérience, cet appareil est immergé dans un grand bassin. La température est par ailleurs contrôlée à chaque lecture de

volume (fig. 3). Toute variation de volume du poisson se traduit par un déplacement du niveau de l'eau dans le tube gradué.

Expériences. — Un Congre de 748 gr. est enfermé dans l'appareil le 17 septembre 1938. La température est de 16°,5 C pendant toute la

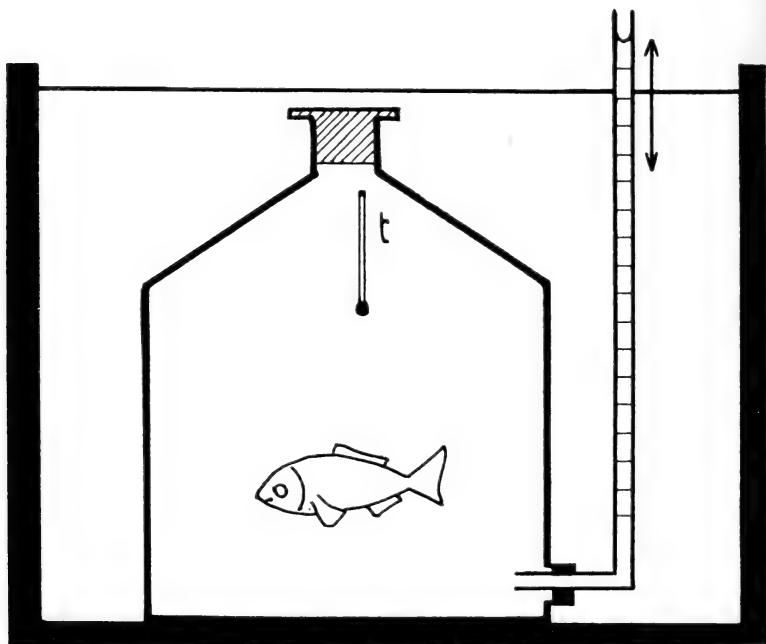


FIG. 3.

Appareil de mesure de la diminution du volume d'un poisson, par utilisation de l'oxygène de la vessie natatoire. t = thermomètre.

durée de l'expérience. Ce Congre, trop léger, flotte au début, immobile à la surface de l'eau.

16 h. 00	le niveau dans le tube gradué est à 0
17 h. 00	le volume a diminué de 0,75 cc ³
17 h. 30	» » — 1,90 »
18 h. 00	» » — 4,40 »
18 h. 30	» » — 6,80 »
19 h. 00	» » — 9,00 »
19 h. 30	» » — 11,00 »
20 h. 00	» » — 13,00 »

L'expérience est arrêtée: remis dans l'aquarium, le Congre tombe lourdement au fond de l'eau. Le 18 septembre 1938, à 15 h. 30,

Congre, qui a récupéré son volume, flotte de nouveau à la surface. L'expérience est alors reprise.

15 h. 30	l'indice est à 0.	
16 h. 00	le volume a diminué de	0,30 cc ³
16 h. 30	»	» — 0,90 »
17 h. 00	»	» — 4,20 »
17 h. 30	»	» — 6,20 »
18 h. 00	»	» — 8,50 »
18 h. 30	»	» — 9,90 »
19 h. 00	»	» — 12,20 »
19 h. 30	»	» — 15,30 »
20 h. 00	»	» — 17,30 »
20 h. 30	»	» — 19,10 »

L'expérience est de nouveau arrêtée. Le 24 septembre 1938 elle est recommencée avec le même animal. La température est cette fois de 17°,4 C.

08 h. 30	l'indice est à 0.	
09 h. 30	le volume a diminué de	2,8 cc ³
10 h. 00	»	» — 5,0 »
10 h. 30	»	» — 7,9 »
11 h. 00	»	» — 11,0 »
11 h. 25	»	» — 12,4 »
12 h. 00	»	» — 15,6 »
12 h. 30	»	» — 18,2 »
13 h. 25	»	» — 22,7 »
14 h. 00	»	» — 25,0 »
14 h. 45	»	» — 28,5 »
15 h. 30	»	» — 31,5 »
16 h. 00	»	» — 32,0 »
16 h. 30	»	» — 32,0 »

(Mort par asphyxie.)

Ce Congre, qui avait avant l'expérience un volume de 745 cc³, ne mesure plus que 713 cc³; il a perdu en 7 heures et demie 4,3% de son volume. L'autopsie montre que sa vessie ne renferme plus que 7,6 cc³ de gaz, la *praevesica* en est encore remplie. Ce gaz n'entretient pas la combustion. Le canal pneumatique (*praevesica*)¹ est considérablement congestionné.

J'ai répété cette expérience avec 3 Congres, 3 Crénilabres, 3 *Gadus* (Tableau 4).

¹ Voir la note p. 248.

TABLEAU 4.

Poisson	Volume avant l'expérience en cc ³	Durée de l'expérience jusqu'à la mort	Diminution de volume cc ³	Diminution en % du volume total
<i>Gadus luscus</i>	55	30'	— 0,25	0,4
» »	50	40'	— 0,30	0,6
» »	147	2 h. 40'	— 1,35	0,9
<i>Crenilabrus melops</i> .	284	2 h. 05'	— 3,70	1,3
» »	473	2 h. 35'	— 3,50	0,7
» »	326	5 h.	— 5	1,5
<i>Conger conger</i>	339	7 h.	— 10,40	3
» »	748	5 h. 05'	— 8,75	1,1
» »	920	5 h. 40'	— 24,10	2,6

Il y a une corrélation évidente entre la durée de l'expérience et la diminution du volume exprimée en %. (Plus la proportion d'oxygène est grande dans la vessie, plus longtemps le poisson peut sur vivre.) L'autopsie a montré chez tous les Congres une congestion intense du canal pneumatique¹. Il est sans doute le lieu de résorption de l'oxygène. Le contenu gazeux de la vessie des Congres est généralement très riche en oxygène : il entretient très bien la combustion. Le résidu gazeux, après la mort par asphyxie, n'a plus cette propriété.

CONCLUSIONS.

1^o La diminution de la pression atmosphérique à la surface de l'eau entraîne une augmentation du volume des poissons pourvu d'une vessie natatoire, qui a été mesurée dans un appareil approprié. Comparativement, les poissons dépourvus de vessie ou les poissons cystectomisés ne présentent qu'une dilatation insignifiante. L'augmentation de volume est donc à mettre essentiellement sur le compte de la vessie aérienne, ainsi que les mesures effectuées sur des vessies extirpées l'établissent directement. Les poissons physoclistes et les physostomes à canal ligaturé présentent une augmentation de volume croissante à mesure que la pression externe s'abaisse. Les poissons physostomes à canal perméable compensent au fur et à mesure cet accroissement par le rejet de bulles gazeuses.

¹ (*praevesica*).

2° Les essais témoins effectués avec de l'eau aérée et avec de l'eau bouillie montrent qu'à partir d'une certaine décompression il se produit un dégagement des gaz dissous dans l'eau, sous forme de bulles se fixant aussi bien sur le poisson que sur les parois des récipients. C'est ce phénomène dont ils n'ont pas su reconnaître la véritable nature qui a conduit RABAUD et VERRIER à des interprétations systématiquement erronées.

3° L'augmentation de volume du poisson est fonction de l'état primitif de *remplissage de la vessie natatoire* ainsi que le montrent les expériences de ponction préalable.

4° L'augmentation de la température du milieu extérieur provoque une augmentation du volume du poisson qui repose avant tout sur la dilatation de sa vessie natatoire. Les mesures effectuées montrent, en effet, qu'après la cystectomie l'accroissement volumétrique est plus faible.

5° Les poissons physostomes, dont la vessie se dilate sous l'influence de l'échauffement, compensent l'allègement qui en résulte par l'émission de bulles gazeuses par la bouche. Le phénomène se présente ici dans toute sa pureté: c'est le rejet de gaz venant de la vessie par le canal pneumatique, sans que l'extraction des gaz de l'eau vienne en compliquer l'apparence, comme cela se produit dans les expériences de décompression.

6° Par la méthode de la balance, il est facile de démontrer que, dès qu'un poisson s'enfonce de quelques centimètres, l'augmentation de la *pression hydrostatique* provoque une réduction du volume de la vessie natatoire et par suite du poisson. Le phénomène ne se produit plus si l'animal a été cystectomisé. A l'inverse de ce qu'affirment RABAUD et VERRIER, ces variations du volume sont très sensibles, même pour de faibles fluctuations de la pression hydrostatique.

7° Les poissons, sous l'influence de l'*asphyxie*, peuvent résorber l'oxygène contenu dans leur vessie et présentent ainsi une diminution croissante de volume, due uniquement à la réduction de la masse gazeuse contenue dans leur réservoir aérien.

8° L'ensemble de ces faits montre, sans discussion, que les variations brusques ou lentes du volume des poissons trouvent leur raison dans les

variations volumétriques de la vessie nata-
toire. Cette conclusion contredit de la façon la plus formelle
l'assertion de RABAUD et VERRIER qui ont cru pouvoir nier
contrairement d'ailleurs aux données physiques les plus élémen-
taires, l'importance de la vessie dans les variations de volume
des poissons.

CHAPITRE III.

L'ORIGINE DES BULLES GAZEUSES REJETÉES
PAR LES POISSONS LORS DE LA DÉCOMPRESSION

Si on retire une Perche d'une profondeur de 30 m., elle arrive à la surface, gonflée, l'abdomen distendu. L'autopsie montre que la vessie natatoire est énorme. Dans certains cas, elle s'est même rompue sous la pression des gaz. Un Vengeron, dans le même cas, rejette par la bouche des bulles gazeuses. Sa vessie reste normale; en aucun cas elle ne fait explosion, ses gaz pouvant s'échapper par le canal pneumatique.

Ces derniers faits ont été niés par RABAUD et VERRIER. Ces auteurs, en soumettant divers poissons à l'action du vide relatif, ont observé un dépôt de fines bulles gazeuses, sur le corps de l'animal, surtout au niveau des branchies et des nageoires. Ils n'ont pas vu le dépôt similaire, non moins abondant, qui se forme sur les parois de verre, ainsi que sur tous les autres objets immergés dans l'eau. Ils n'ont pas reconnu le phénomène de l'extraction des gaz dissous dans l'eau. Ils n'ont pas vu, non plus, que l'emploi d'eau bouillie supprime totalement l'apparition et le dépôt de ces fines bulles gazeuses sur le corps du poisson.

1. **Théorie de Rabaud et Verrier sur l'origine des bulles gazeuses.**

Je suivrai le plus possible, dans cet exposé, le texte original de RABAUD et VERRIER.

A. POISSONS CYSTECTOMISÉS.

Une Tanche cystectomisée depuis huit jours environ est soumise à l'action du vide relatif. Pendant les cinq premières minutes, le poisson ne réagit en aucune manière; puis il manifeste une agitation croissante. Il expulse par la bouche de nombreuses bulles de

gaz. Le corps et les nageoires se recouvrent de bulles très fines dont le nombre croît en raison inverse de la pression. Le poisson exécute une série de mouvements de montée et de descente, particulièrement nets dès que la pression atteint 176 mm Hg. Des bulles de gaz continuent à s'échapper de la bouche et parfois, et en bien plus petit nombre, de la ligne d'incision faite au moment de l'opération. Lorsque la pression atteint 46 mm., le poisson gagne passivement la surface, l'abdomen légèrement distendu.

Cette expérience a été répétée avec de nombreuses autres espèces. Dans tous les cas, la même série de faits a été observée. D'abord une indifférence complète du poisson; puis une agitation croissante s'accompagnant du rejet, par la bouche surtout, de bulles gazeuses de plus en plus abondantes. Finalement, des mouvements de montée et de descente, toujours accompagnés de l'expulsion de bulles. De fines bulles recouvrent les animaux. Pour une pression voisine de 50 mm., les individus gagnent passivement la surface et s'y tiennent immobiles. Le retour à la pression normale détermine toujours une chute rapide du poisson sur le fond.

B. COMPORTEMENT DES POISSONS A VESSIE INTACTE.

a) *Physostomes*. Les réactions sont exactement comparables, pour des pressions sensiblement égales. En aucun cas, nous n'avons constaté, disent toujours RABAUD et VERRIER, de différence entre les poissons à vessie intacte et les poissons cystectomisés.

b) *Poissons physoclistes*. Une Perche soumise à l'expérience montre, dès le début, de l'agitation. Elle effectue de rapides mouvements de montée et de descente, en laissant échapper quelques bulles de gaz par la bouche et quelques autres par les opercules. Son corps se recouvre d'une multitude de fines bulles. Elle gagne la surface, l'abdomen distendu et les yeux exorbités. Le retour à la pression normale détermine toujours une chute sur le fond.

Des Hippocampes ont eu des réactions semblables; mais il est difficile de constater le rejet des gaz par la bouche est particulièrement difficile à voir, en raison de la petite taille des individus. (Je fais remarquer ici que chez le Vairon (*Phoxinus*), dont la taille n'est pas supérieure à celle de l'Hippocampe étudié par RABAUD et VERRIER, les bulles sont parfaitement visibles, mais il s'agit là d'un poisson physostome.) Le volume des gaz expulsés serait en rapport direct

avec le poids des animaux. Les auteurs ne donnent cependant aucune mesure volumétrique des gaz rejetés, à l'appui de cette affirmation.

Cette série d'expériences, continuent RABAUD et VERRIER, permet de conclure que poissons cystectomisés et poissons à vessie intacte réagissent de façon comparable aux variations de pression. Les petites différences observées ne permettent pas de discerner si un poisson est normal ou privé de sa vessie. De plus, il est impossible de distinguer, au cours de ces expériences, un Physocliste normal d'un Physostome normal. (J'exposerai plus loin, à propos de mes expériences personnelles, comment les différents poissons se comportent. Par ailleurs, GUYÉNOT et PLATTNER ont déjà réduit à néant ces assertions de RABAUD et VERRIER.)

C. COMPORTEMENT DES POISSONS NORMALEMENT SANS VESSIE.

Dégagement de gaz, surtout par la bouche; mouvements passifs de montée et de descente; immobilité à la surface pour des pressions suffisamment faibles; chute passive sur le fond au retour de la pression normale, tels seraient encore les phénomènes observés chez les poissons sans vessie natatoire.

Ces expériences, et tout particulièrement celles qui portent sur les poissons privés de leur vessie et les poissons normalement sans vessie, conduisent les auteurs à conclure, contrairement à l'opinion courante, que le gaz rejeté ne proviendrait pas exclusivement ni principalement de la vessie. Le gaz que celle-ci renferme ne fournirait qu'une partie de l'émission gazeuse au cours de la décompression. Tous les tissus du poisson participeraient au phénomène; très vraisemblablement, les gaz rejetés, les bouffées de fines bulles, en particulier, proviendraient du sang qui traverse les branchies. Telle est du moins l'opinion de RABAUD et VERRIER.

D. L'AUTOPSIE DES POISSONS.

L'autopsie, faite immédiatement après une décompression très poussée, montre une diminution très sensible du volume de la vessie natatoire, marquée par le plissement des parois. (RABAUD et VERRIER n'ont cependant pas fait pareille constatation chez le Trigle, la Perche et le Black-bass. Il est curieux de remarquer qu'il s'agit de trois espèces physoclistes, bien que RABAUD et VERRIER attribuent un canal pneumatique aux Trigles et rangent ces poissons parmi les

Physostomes.) Chez les Trigles, déclarent ces auteurs, la présence d'épaisses bandes musculaires donne de la rigidité aux parois et empêche leur affaissement. Chez la Perche et le Black-bass, les faces dorso-latérales restent intimement soudées aux parois du corps, la vessie ne peut, en aucune manière, s'aplatir; mais l'autopsie montre constamment une déchirure de la face ventrale sur la plus grande partie de son étendue. Cette déchirure s'expliquerait très simplement par l'effet de la décompression. Les gaz échappés de la vessie et de tous les tissus se dilatent, distendent les parois du corps et provoquent leur écartement: celles-ci entraînent avec elles les parois latérales de la vessie. Une traction s'exerce alors sur la paroi ventrale qui se rompt. (C'est chercher bien loin la cause de la rupture de la vessie. Par la décompression, les gaz de la vessie tendent à se dilater. Ils exercent une pression de plus en plus forte sur les parois vésicales. La paroi ventrale, la seule libre, est mince, faiblement élastique. Poussée par les gaz, elle se bombe vers le tube digestif, jusqu'au moment où sa rupture permet aux gaz de s'échapper et de se répandre uniformément dans toute la cavité générale. Ce phénomène est très facile à suivre *de visu*. Il suffit d'ouvrir sur toute la longueur, par une incision ventrale, la cavité d'une Perche: on écarte les flancs de l'animal et on enlève le tube digestif et les gonades. La vessie est alors visible. L'animal ainsi préparé, fixé sur le fond d'une cuve, est soumis à la décompression. Selon la théorie de RABAUD et VERRIER, la vessie ne pourrait plus faire explosion, les gaz «accumulés dans la cavité générale» n'exerçant plus de poussée sur les flancs du poisson. Or, c'est tout le contraire qui arrive: sous l'effet de la décompression, la paroi ventrale se soulève, se bombe et se tend de plus en plus, puis brusquement la vessie fait explosion, les gaz échappent: la paroi ventrale s'est rompue.)

E. EXTÉRIORISATION DE LA VESSIE.

RABAUD et VERRIER ont imaginé une autre opération destinée à leur permettre de suivre *de visu* les variations que subit la vessie. Le procédé opératoire consiste à extérioriser une partie de la vessie. Les Cyprins se prêtent très bien à cette intervention. Une décompression rapide distend la vessie, les gaz qu'elle renferme se dilaten

plus vite qu'ils ne traversent la paroi. Ainsi s'expliquerait l'éclatement de la vessie des poissons brusquement remontés d'une profondeur de plusieurs dizaines de mètres à la surface. Mais si la décompression est faite lentement, on voit la vessie diminuer de volume. De ces expériences, écrivent RABAUD et VERRIER, ressort de toute évidence que la vessie change effectivement de volume suivant la pression supportée par le poisson; ce changement ne devient appréciable que pour une assez grande variation de pression. Mais il y a plus. Le fait remarquable avant tout est que ces variations de volume de la vessie se produisent bien autrement que ne le prévoit la théorie classique: que le poisson monte ou qu'il descende, elle perd une partie des gaz qu'elle renferme. En réalité, elle se comporte comme tout organe renfermant des gaz libres ou dissous dans les tissus.

Et ailleurs RABAUD et VERRIER (*Récents recherches...*, p. 9) écrivent: « Ce résultat prouve, sans discussion, que les bulles évacuées par les Physostomes ne proviennent pas uniquement, ni principalement peut-être, de la vessie. Tous les tissus alimentent l'évacuation gazeuse, notamment le sang qui traverse les branchies. »

(GUYÉNOT et PLATTNER ont démontré ailleurs (*Recherches sur la vessie natatoire...*, p. 355) que les gaz dissous dans le sang ou les autres tissus ne sauraient jouer le rôle que RABAUD et VERRIER leur attribuent.)

Telle est, brièvement résumée, la singulière théorie de RABAUD et VERRIER sur l'origine des gaz rejetés: un poisson soumis à la décompression (hydrostatique ou atmosphérique) perdrait les gaz dissous dans son sang et ses tissus au même titre que le gaz vésical. Ce gaz se déposerait sous forme de fines bulles sur tout le corps de l'animal. Il serait rejeté par petites bouffées de bulles principalement par la bouche et les opercules. La quantité de gaz émise serait en rapport direct avec le poids du poisson et indépendante de la présence d'une vessie natatoire, que celle-ci soit close ou en relation avec l'extérieur par un canal pneumatique.

2. Expériences personnelles.

L'étude comparative permet le mieux d'apprécier, à sa juste valeur, l'origine des bulles gazeuses émises, lors de la décompression,

par un poisson. J'ai soumis à l'expérience du vide relatif environ 200 individus appartenant à 24 espèces, soit: *Tinca vulgaris*, *Leuciscus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*, *Phoxinus laevis*, *Alburnus bipunctatus*, *Esox lucius*, *Anguilla vulgaris*, *Conger conger*, *Perca fluviatilis*, *Lota vulgaris*, *Gadus luscus*, *Onos mustela*, *Mugil auratus*, *Crenilabrus melops*, *Ctenolabrus rupestris*, *Zeus faber*, *Syngnathus acus*, *Gobius paganellus*, *Cottus bubalis*, *Blennius pholis*, *Pleuronectes flesus*, *Callionymus lyra*.

Ce matériel comprend des poissons dépourvus de vessie, des Physostomes et des Physoclistes, des animaux qui ont une très grande vessie, et d'autres où cet organe est très réduit.

A. LES POISSONS DÉPOURVUS NATURELLEMENT DE VESSIE NATATOIRE.

Les animaux de cette catégorie se tiennent tous sur le fond du vase (*Cottus*, *Blennius*, *Pleuronectes*, *Callionymus*). La pression peut tomber de 760 mm. Hg à 350 mm. Hg sans provoquer le moindre changement dans leur attitude. Ce n'est qu'à des pressions très basses, de l'ordre de 100 à 200 mm. Hg, lorsque l'extraction des gaz dissous dans l'eau est intense, que des bulles accrochées à tout le corps du poisson soulèvent l'animal. Quand il arrive à la surface, les bulles de gaz crèvent. Le poisson retombe passivement, comme il est monté. A chaque mouvement un peu brusque, il détache de son corps un certain nombre de bulles; à chaque mouvement respiratoire violent des bouffées de bulles se détachent aussi de la bouche et des branchies. L'emploi d'eau bouillie, très pauvre en gaz dissous, supprime radicalement l'apparition de ces bulles; les mouvements de montée et de descente n'ont plus lieu; les mouvements respiratoires, très violents dans ce milieu asphyxique, ne provoquent pas la moindre émission de bulles gazeuses.

B. LES POISSONS PHYSOCLISTES.

Onos mustela, qui possède une vessie extrêmement petite, se comporte comme les Blennies ou les Pleuronectes. Sa vessie, à peine plus grande qu'un grain de blé, pourrait doubler, tripler de volume sans pour autant alléger sensiblement le poisson. Le comportement des Perches, Mugils, Zeus, Gades, etc., dont la vessie est volumineuse, est tout différent (tableau 5).

Dès que la pression est tombée de quelques centimètres de mercure, ces poissons, par suite de l'augmentation de volume qu'ils subissent, deviennent trop légers. Bientôt la force de leurs nageoires ne suffit plus pour les maintenir dans la profondeur. Ils se collent alors, renversés sur le flanc, ou le ventre en l'air, contre la surface de l'eau. Aucune bulle ne s'échappe de leur bouche, ni des ouïes. Si la décompression est poussée plus loin, la vessie ne tarde pas à faire explosion, le gaz se répand alors dans toute la cavité générale. Le moment de l'explosion subit des variations considérables d'une espèce à l'autre, d'un individu à l'autre. Pour les Perches, elle se produit le plus souvent lorsque la pression atteint 200 à 250 mm. Hg. Au retour de la pression normale, ces Physoclistes reprennent immédiatement leur attitude initiale, à moins d'avoir subi l'accident précité; celui-ci entraîne souvent la mort.

TABLEAU 5.

Poisson	Décompression atteinte cm. Hg	Nombre de bulles émises	Remarques
<i>Zeus faber</i>	40	0	Soulevé passivement
» »	45	0	» »
<i>Perca fluviatilis</i>	48	0	Soulevé. Explosion
» »	56	0	» »
» »	50	0	Soulevé
<i>Gadus luscus</i>	40	0	»
» »	41	0	»
» »	30	0	»
» »	32	0	»
» »	45	0	»
<i>Crenilabrus</i>	40	0	»
<i>Ctenolabrus</i>	35	0	»
<i>Mugil</i>	34	0	»
<i>Syngnathus</i>	50	0	»
<i>Lota vulgaris</i>	55	0	»
<i>Onos mustela</i>	60	0	Reste au fond
<i>Cottus bubalis</i>	60	0	» » »
<i>Blennius</i>	50	0	» » »
<i>Callionymus</i>	60	0	» » »
<i>Pleuronectes</i>	56	0	» » »
»	56	0	» » »

Rappelons que tous les poissons dépourvus de vessie restent au fond du vase pendant toute la durée de l'expérience.

C. LES POISSONS PHYSOSTOMES.

a) *Poissons normaux*. — Ces animaux, au cours de cette expérience, se distinguent des autres poissons par le rejet de grosses bulles gazeuses, par la bouche. Le moment de l'émission varie beaucoup d'une espèce à l'autre; de même, les variations individuelles sont considérables, mais tous les Physostomes soumis à l'expérience de la décompression vident leur vessie en laissant les gaz s'échapper par le canal pneumatique. J'ai déjà eu l'occasion de signaler que le vidage de la vessie, par le canal pneumatique, ne se fait, chez les Congres, que pour des pressions très basses. Chez les Cyprinidés, le rejet est beaucoup plus précoce. Le plus souvent, une décompression de 3 à 6 cm. Hg suffit pour provoquer le réflexe du rejet de bulles gazeuses. L'abaissement de la pression de 5,1 cm. Hg correspond à la valeur moyenne pour 80 Tanches étudiées. 55 Vengerons ont fourni un chiffre légèrement plus faible, soit 5 cm.; le Brochet crache encore plus vite des bulles gazeuses, puisqu'une chute de pression de 3,5 cm. Hg en détermine déjà le rejet.

TABLEAU 6.

Poisson	Décompression atteinte mm. Hg	Nombre de bulles rejetées
Tanche	200	11
»	250	15
»	320	33
»	500	33
»	600	44
»	650	60
»	400	22
»	400	52
»	300	29
»	400	33
»	400	21
»	550	58
Vengeron	120	10
»	240	26
»	360	37
»	400	33
»	515	59
»	400	34
»	400	39
»	400	36
»	400	32
Congre	500	0
»	600	grand nombre
»	550	6

Des valeurs semblables ont été obtenues avec d'autres poissons, *Scardinius*, *Carassius*, *Phoxinus*, *Alburnus*, *Cyprinus*, etc. Dans tous ces cas, la première bulle émise est bientôt suivie d'autres, rejetées à la cadence régulière d'environ 2 bulles pour 3 cm. de décompression.

Le canal pneumatique semble donc bien avoir une fonction. Pour mieux m'en assurer, j'ai refait des expériences de contrôle.

b) *La ligature du canal pneumatique.* — Cette ligature change entièrement l'attitude du poisson opéré, pendant l'expérience de la décompression. Le rejet de bulles gazeuses est supprimé. Le poisson se comporte exactement comme un Physocliste normal. Très vite il est soulevé, entraîné passivement vers la surface. Bientôt ses nageoires ne sont plus assez fortes pour lui permettre de regagner la profondeur. Son corps se distend de plus en plus. Après le retour à la pression normale, le poisson au canal lié reprend son attitude initiale; il nage comme avant l'expérience, ainsi que le fait le Physocliste. Au contraire, nous l'avons vu, le Physostome normal, qui pendant l'expérience a rejeté un grand nombre de bulles (Tableau 6), est considérablement alourdi au retour de la pression initiale. Si la décompression est poussée trop loin, la vessie, dont le canal est lié, fait souvent explosion. J'ai fait l'expérience sur 13 Tanches, 11 Vengerons et 1 *Scardinius*.

TABLEAU 7.

Poisson à canal lié	Décompression atteinte mm. Hg	Bulles rejetées
Tanche	390	0 Explosion de vessie
»	400	0
»	400	0
»	410	0 Explosion
»	450	1
»	450	0
»	460	0 Explosion
<i>Scardinius</i>	430	0 Explosion
Vengeron	450	0
»	500	0
»	500	0
»	500	0
»	580	0
»	600	3 par l'anus
»	610	0
»	670	1
»	400	0
»	400	0
»	350	0

L'autopsie faite immédiatement après l'expérience montre que la vessie des poissons à canal lié est toujours remplie de gaz, gonflée, contrairement à celle des Physostomes normaux soumis à la même épreuve. Chez les Cyprinidés à canal lié, la perte des gaz par diffusion durant cette expérience est donc extrêmement petite. MEIERHANS (1935) a fait de semblables constatations.

c) *Physostomes cystectomisés*. Les conséquences de la cystectomie ont été étudiées en détail par GUYÉNOT et PLATTNER (1938-39) qui ont montré à ce sujet le parti que l'on pouvait tirer de l'exploration radiographique. Il est nécessaire, pour éviter une grossière cause d'erreur, d'évacuer par l'introduction de sérum physiologique le gaz qui vient, au cours de l'opération, prendre la place de l'organe extirpé. Les animaux opérés viennent ensuite à la surface, gobent de l'air qu'ils introduisent par leur canal pneumatique dans la cavité du corps: ainsi se constitue une pseudo-vessie dont la configuration rappelle de très près la forme de l'organe si celui-ci a été extirpé sans délabrements étendus. Ainsi que le montrent les coupes transversales, la pseudo-vessie occupe un espace limité dorsalement par les reins, latéralement par les côtes et les muscles, ventralement par le péritoine qui sépare la loge vésicale des viscères de la cavité péritonéale (pl. 5, fig. 3, 4; pl. 6, fig. 9, 10).

Lorsque le canal pneumatique est lié ou n'est plus perméable pour quelque autre raison, l'air avalé remplit le tube digestif ainsi que l'ont déjà observé VON FRISCH et STETTER (1932) chez le Vairon, et ainsi que l'ont signalé GUYÉNOT et PLATTNER. Notons que les poissons faibles ou malades, qui dépérissent plus ou moins rapidement au fond de l'aquarium, n'utilisent pas ces procédés qui leur permettraient de s'alléger.

Lors de la décompression, les animaux qui ont l'intestin plein d'air rejettent évidemment quelques bulles. Celles-ci sortent aussi bien par l'anus que par la bouche. Leur émission n'a cependant pas la régularité rencontrée chez les Physostomes normaux.

Lorsque le canal est intact et que le poisson opéré l'a utilisé pour constituer une pseudo-vessie, il se comporte pendant la décompression comme un Physocliste: l'air ne peut plus, en effet, sortir par le canal. Aucune bulle gazeuse n'est rejetée, à moins que, sous la pression croissante, la plaie opératoire ne se déchire.

d) *La vessie extériorisée* devait permettre à RABAUD et VERRIER de suivre *de visu* le vidage de la vessie par diffusion des gaz à travers

es parois. Malheureusement pour les inventeurs de cette opération, ces choses ne se passent pas comme ils semblent le croire. On n'assiste pas, pendant la décompression, au vidage progressif de la vessie, ni à son affaissement final. Ce n'est qu'après le rétablissement de la pression initiale que l'on constate le plissement de la paroi vésicale, jusque-là gonflée et tendue. Ce fait n'a rien d'étonnant; l'extériorisation d'une partie de la vessie ne supprime pas le canal pneumatique. Sans doute, si la décompression est rapide, le gaz n'a parfois pas le temps de s'échapper par le canal, dont le fonctionnement est souvent altéré par cette opération particulièrement gênante pour le poisson. En revanche, pendant une décompression plus ménagée, on voit la vessie augmenter de volume, la paroi se distendre, puis les bulles gazeuses sortir, l'une après l'autre, par la bouche. Au retour de la pression normale, la paroi vésicale se plisse. La diffusion n'y est pour rien. RABAUD et VERRIER ont, paraît-il, appliqué une ligature sur le canal et cette opération ne changerait en rien le comportement de la vessie extériorisée. L'animal opéré laisserait échapper de nombreuses bulles par la bouche, sa vessie se viderait complètement, sa paroi se plisserait. Au retour de la pression normale, le poisson à canal lié et à vessie extériorisée tomberait lourdement au fond. Après que l'animal a été remis dans son aquarium, disent encore ces mêmes auteurs, la vessie natatoire se regonflerait en 48 heures environ. Cette dernière affirmation est certainement fautive. Une Tanche dont la vessie est vide ne peut pas remplir celle-ci en 48 heures si son canal pneumatique est lié. Bien mieux, la ligature du canal pneumatique intéresse en même temps le nerf vague de la vessie et l'artère pneumatique collée au canal. Déjà MOREAU a démontré que l'intégrité, tant du nerf que de l'artère, est nécessaire à la sécrétion gazeuse. Il n'y a qu'une explication possible: le canal pneumatique n'avait pas été lié!

J'ai, du reste, refait cette expérience avec 10 Vengerons et 10 Tanches. La technique opératoire est celle décrite par RABAUD et VERRIER, c'est-à-dire une incision latérale, au niveau de la poche postérieure de la vessie. Par cette ouverture de 1 à 2 cm. de longueur on sort le lobe postérieur de la vessie. La plaie est refermée par quelques points de suture. Lorsque cette opération est combinée avec la ligature du canal pneumatique, celle-ci se fait dans un premier temps, l'extériorisation dans un second.

Voici deux exemples:

Le 2 mai 1938, un Vengeron est opéré: 1^o ligature du canal. 2^o extériorisation de la vessie. L'opération est faite avec toutes les précautions d'asepsie. Remis dans son aquarium, le poisson flotte à la surface, renversé sur le flanc, légèrement incurvé, l'extrémité de la vessie extériorisée sortant de l'eau. L'animal fait des efforts inutiles pour gagner le fond. Toujours il remonte passivement à la surface. Le 3 mai 1938, l'animal a encore la même attitude. Il est alors soumis à la décompression. En 30 minutes, la pression tombe de 726 mm. Hg à 326 mm. Hg. Le volume de la vessie augmente. La pression de 326 mm. est maintenue pendant une demi-heure, puis la pression normale est rendue. Le poisson reste toujours dans la même position, collé contre la surface l'extrémité de la vessie sortant de l'eau. Le 5 mai 1938, ce Vengeron est toujours à la surface de l'eau. La paroi vésicale commence à s'altérer. Les vaisseaux sanguins ne sont plus visibles. Décompression de 40 cm. Hg et retour à la pression normale: la vessie est toujours gonflée, le poisson reste à la surface. Le 7 mai, l'altération de la vessie devient plus manifeste. Le 9 mai, la vessie est jaune, décomposée. Le Vengeron est tombé au fond; la vessie s'est vidée.

Une Tanche, opérée de la même façon, est soumise à la décompression. De 742 mm. Hg la pression tombe en 35 minutes à 342 mm. Hg. A ce moment, la vessie fait explosion. L'autopsie montre que la déchirure s'est produite à la face ventrale de la partie antérieure, restée dans le corps du poisson. C'est du reste toujours en ce point que se produit la déchirure de la vessie des Cyprinidés, sous l'effet d'une trop forte pression intravésicale. Il est intéressant de noter que le volume de la vessie extériorisée le canal étant lié, augmente pendant la décompression et qu'au retour de la pression normale le volume ne revient pas à son état initial. La paroi vésicale reste distendue par manque d'élasticité. En revanche, la vessie est moins rénitente, moins tendue, la même quantité de gaz occupant maintenant un volume plus grand.

D. LA DIFFUSION A TRAVERS LA PAROI VÉSICALE.

EVANS et DAMANT (1928) ont constaté que les gaz contenus dans la vessie des Cyprinidés ont une pression plus élevée que

somme des pressions atmosphérique et hydrostatique; la différence est de 60 mm. environ. Les parois de la vessie sont donc presque imperméables aux gaz. En effet, sortie du poisson, une vessie, dont le canal est lié et qui est conservée dans l'eau salée, garde pendant plusieurs jours sa pression interne caractéristique. Celle-ci ne s'abaisse d'une façon appréciable que lorsque commence la putréfaction des parois vésicales. Voici d'ailleurs les mesures que j'ai faites.

Les vessies étudiées sont sorties entières du corps du poisson. Le canal pneumatique est fermé par une ligature, la vessie plongée dans l'eau.

a) *Vessie de Tanche*. — Une vessie d'un volume de 4 cc³ est soumise à la décompression de 35 cm. Hg pendant 40 minutes. Au retour de la pression normale, son volume est de 4,2 cc³. L'expérience est reprise, la décompression portée à 45 cm. Hg. Au bout de 15 minutes, *bien que la pression ne change plus*, la vessie fait explosion.

Une vessie de 7 cc³ est soumise à la décompression de 40 cm. Hg pendant 3 heures. Au retour de la pression normale le volume est de 7,5 cc³. L'expérience est reprise. La décompression de 40 cm. Hg (ce qui équivaut à une pression de 350 mm. Hg) est maintenue pendant 15 heures 15 minutes. Au retour de la pression normale, le volume de la vessie est encore de 5 cc³. La diffusion a donc été très lente.

Deux autres vessies explosent à 45 et à 53 cm. Hg de décompression.

b) *Vessie de Vengeron*. — Outre la ligature du canal pneumatique, j'ai fait une ligature sur le *ductus communicans*, pour séparer les deux poches vésicales.

Une vessie de 10 cc³ subit pendant 15 h. 30 une décompression de 25 cm. Hg. A ce moment son volume, à pression normale, est de 10,5 cc³. Après une nouvelle décompression de 35 cm. Hg cette vessie, supportée pendant 24 heures, le volume est encore de 10 cc³. Le lobe antérieur est plus tendu que la poche caudale.

Une vessie de 4,5 cc³ supporte une décompression de 40 cm. Hg pendant 8 heures, après quoi son volume est encore de 4,5 cc³. Après une deuxième décompression durant 15 heures et demie le volume de la vessie est tombé à 4 cc³. Ici encore, la partie postérieure est moins gonflée que la poche craniale.

Les exemples pourraient se multiplier, ils n'apporteraient pas de fait nouveau. Ces expériences prouvent une fois de plus que la paroi vésicale des Cyprinidés est très peu perméable aux gaz.

CONCLUSIONS.

1° On sait, notamment depuis les expériences de MOREAU, de GUYÉNOT, qui ont parfaitement analysé le phénomène, que les poissons physostomes, soumis à une décompression ménagée, rejettent progressivement de grosses bulles de gaz venant de la vessie et s'échappant par la bouche et parfois par les ouïes. GUYÉNOT a suivi directement le phénomène sur des poissons dont le pharynx était ouvert: après l'émission, la vessie est plus ou moins fortement dégonflée, ce qui ne laisse aucun doute sur l'origine des gaz émis.

2° Cependant, RABAUD et VERRIER ont formulé, au sujet de l'origine de ces bulles, une *théorie singulière* qui est basée sur les observations suivantes. Soumis à la décompression, poissons normalement sans vessie, poissons physostomes ou physoclistes, poissons pourvus d'une vessie mais cystectomisés, se comporteraient de la même manière. Tous rejetteraient, surtout par la bouche et les ouïes, des bulles de gaz qui ne viendraient « ni exclusivement ni principalement » de la vessie natatoire. Tous les tissus de l'animal participeraient à cette émission gazeuse. Les gaz diffuseraient à travers la paroi de la vessie comme à travers une passoire: chez les Physoclistes, après une décompression de quelques minutes, ils rempliraient la cavité générale, presseraient sur les parois du corps auxquelles adhère parfois la vessie et provoqueraient ainsi une déchirure de l'organe qui ne serait pas, comme on le croyait, la suite d'un éclatement dû à la suppression des gaz à son intérieur.

Les variations de volume de la vessie, suivies à l'aide de l'expérience de l'extériorisation de cet organe, ne seraient sensibles que pour des variations assez fortes de la pression. Ces variations produiraient contrairement à la conception classique: que le poisson monte ou qu'il descende, la vessie perdrait par diffusion une partie des gaz qu'elle renferme.

3° Les affirmations de RABAUD et VERRIER, touchant l'origine des bulles gazeuses rejetées par les Physostomes, viennent de ce que ces auteurs n'ont pas su faire la discrimination nécessaire entre

un phénomène physiologique, le rejet une par une de grosses bulles gazeuses venant de la vessie natatoire, et un phénomène purement physique, le dégagement, sous forme de fines bulles se fixant sur tous les objets solides, des gaz dissous dans l'eau, dès que la diminution de pression atteint une certaine valeur.

4° En effet, les expériences montrent que tant que la décompression n'a pas été poussée de 760 mm. au delà de 350 mm. environ, les poissons sans vessie ou cystectomisés restent sur le fond et n'émettent aucune bulle de gaz. Ce n'est que lorsque la pression tombe au-dessous de 350 mm. que le phénomène de l'extraction des gaz dissous dans l'eau est intense. Le corps du poisson se couvre alors, comme tout autre objet immergé, de bulles gazeuses qui finissent par le soulever et l'amener vers la surface; mais l'animal retombe dès que ces bulles se sont détachées. Ce phénomène n'a aucun rapport avec l'émission de bulles gazeuses venant de la vessie.

5° Soumis de même à une lente décompression, les poissons physostomes rejettent une par une de grosses bulles gazeuses par la bouche. Le phénomène commence pour des décompressions faibles de 3 à 6 cm. Hg (par exemple, chute de 760 mm. à 720 ou 700 mm.) et se poursuit à la cadence de une à trois bulles pour 30 mm. de décompression environ. Le poisson émet ainsi de 15 à 35 bulles ou plus avant que soit atteinte la décompression pour laquelle l'extraction des gaz de l'eau est intense. Cette émission est complètement supprimée par la ligature du canal pneumatique, ce qui ne laisse aucun doute sur l'origine du gaz rejeté.

6° La *cystectomie* supprime complètement cette émission de gaz, mais à condition que l'on se soit prémuni contre les causes d'erreur suivantes que RABAUD et VERRIER n'ont pas su déceler. L'extirpation de l'organe ne va pas sans que de l'air pénètre dans la cavité du corps et prenne la place de l'organe enlevé. Il se forme ainsi une *pseudo-vessie* qui modifie complètement le comportement du poisson (pl. 5, fig. 4). Même si l'on a eu soin d'évacuer cet air, il faut empêcher les poissons d'atteindre la surface. Ils peuvent alors avaler l'air qu'ils introduisent par le canal pneumatique dans l'espace occupé précédemment par la vessie, reformant après coup une *pseudo-vessie* qui peut même être de dimensions exagérées. Si le canal pneumatique est lié ou imperméable, l'air ingéré est introduit

dans l'intestin (pl. 6, fig. 5); ce dernier joue alors le rôle d'un flotteur. Lors de la décompression, des bulles peuvent s'en échapper par la bouche ou par l'anus.

7° L'expérience de la *vessie extériorisée* ne donne pas les résultats que prétendent avoir obtenus RABAUD et VERRIER. Si la décompression est ménagée, la vessie se vide, quoique avec difficulté, par le canal pneumatique. Si le canal est lié, la vessie soumise à la décompression est incapable de se vider; le phénomène ne se produit qu'au bout de quelques jours lorsque la partie de l'organe qui est exposée à l'action directe de l'eau est entrée en putréfaction et devient poreuse ou se déchire.

8° L'expérience montre d'ailleurs que la *diffusion à travers la paroi de la vessie* est à peu près nulle. Si le canal pneumatique est lié, l'organe éclate lorsqu'on atteint une certaine décompression. Une vessie de 4,5 cc³ supporte, pendant 8 heures, une décompression de 40 cm. Hg sans diminuer de volume. Après 23 heures c'est-à-dire lorsque la décomposition est commencée, elle n'a perdu que 0,5 cc³, soit un neuvième de son volume primitif.

9° Dans le cas des *poissons physoclistes*, la décompression ménagée entraîne les poissons vers la surface, en raison de la dilatation de leur vessie, mais ils ne rejettent pas une seule bulle de gaz. Si la décompression augmente, l'extraction des gaz de l'eau se produit mais la vessie est incapable de se vider par diffusion et finit par exploser.

Il est donc hors de doute que les gaz rejetés par les Physostomes lors de la décompression, viennent de la vessie et s'échappent par le canal pneumatique. Ces résultats permettent de rejeter comme non fondée la théorie de RABAUD et VERRIER.

CHAPITRE IV.

DIMINUTION DU VOLUME GAZEUX PAR RÉSORPTION
CHEZ LES PHYSOCLISTES

Les Physoclistes ne possèdent pas d'appareil qui permette une évacuation rapide des gaz vésicaux. (*Caranx trachurus*, avec son canal de sûreté, signalé par MOREAU, fait exception à la règle.) Retirés d'une certaine profondeur, ces poissons arrivent gonflés à la surface. Ce ballonnement disparaît lentement par résorption.

MOREAU a vu que des Serrans, pêchés à une profondeur de 25 mètres environ, arrivaient à la surface avec une vessie très distendue. Au bout de quelques heures, cette distension avait progressivement diminué. A l'ouverture du corps, la vessie paraissait être le siège d'une congestion intense.

BAGLIONI rapporte une observation semblable. Un *Serranus cabrilla*, pêché à 40 mètres de profondeur, fut placé dans l'eau d'un aquarium. Il flottait, le ventre en l'air, très distendu. De temps en temps, il faisait de vifs mouvements pour tenter de gagner le fond. Il diminua peu à peu de volume. Le diamètre latéral maximum du corps du poisson, qui était de 30 mm., devint, au bout de 24 heures, égal à 25 mm., après 48 heures à 23,5 mm. A ce moment, le poisson nageait facilement, en position normale.

De nombreuses expériences viennent confirmer ces faits. Ainsi, MOREAU immerge une Vieille (*Labrus maculatus* BLOCH), enfermée dans un panier, à une profondeur de 7-8 mètres. Au bout de 4 jours, le poisson est placé dans un bassin de moins de 1 mètre de profondeur. Par suite de l'augmentation de volume de sa vessie, il flotte à la surface de l'eau. Au bout de 5 à 6 heures, il a déjà subi une réduction de volume de 3,84 cc³; 24 heures plus tard, seconde diminution de 2,56 cc³; un jour après, nouvelle diminution de 1,44 cc³. Au bout de trois jours, le poisson a subi une diminution de volume de 8 cc³. Il a alors retrouvé son volume initial.

J'emprunte encore à BAGLIONI cet exemple intéressant: un *Balistes caprisicus*, qui nageait librement, est alourdi par un poids

de 20 gr. Malgré les efforts de ses nageoires, il ne peut s'élever et retombe toujours au fond du vase. Au bout de 24 heures, on le délivre de son lest; il est aussitôt entraîné à la surface, où il flotte malgré les violents efforts qu'il fait pour gagner le fond. Il avait donc augmenté le volume de sa vessie, pour compenser l'augmentation artificielle de sa densité. Au bout de quelque temps, ce excès de volume disparaît et le poisson reprend sa situation normale.

Il est alors attaché à un flotteur de liège. Le poisson fait de violents mais inutiles efforts pour gagner la profondeur. Au bout de 24 heures, il est débarrassé de son flotteur. Il tombe alors au fond de l'eau. Son volume avait donc diminué. Le diamètre latéral maximum qui, avant l'expérience, était de 28,7 mm., n'était plus alors que de 25,2 mm. Pour compenser l'allègement dû au flotteur le poisson avait diminué le volume de sa vessie.

Des auteurs plus récents (JACOBS, LEDEBUR, MEESTERS et NAGEI etc.) ont refait, avec les mêmes résultats, de semblables expériences.

Toutes les fois que le poisson est trop léger, il résorbe une certaine quantité de ses gaz vésicaux. On peut activer expérimentalement le processus de résorption en soumettant l'animal à une pression plus faible, ou en l'attachant à un flotteur, ou encore en lui injectant des gaz dans la cavité générale. La résorption est d'ailleurs un phénomène ininterrompu. Par des mécanismes nerveux, l'animal peut accélérer et ralentir la résorption des gaz de la vessie, mais il ne peut pas la supprimer entièrement.

LEDEBUR, par la ligature des vaisseaux sanguins se rendant à la vessie, a réussi à éliminer, chez la Perche, toute sécrétion gazeuse. Il a vu le poisson s'alourdir de plus en plus. Après quelques jours la vessie était vidée. JACOBS signale le même phénomène chez des Salmonidés, auxquels il a lié le canal pneumatique.

La résorption gazeuse est un simple phénomène de diffusion de gaz dans le sang à travers les parois vésicales. Cette diffusion est *très lente* chez les Cyprinidés; elle est plus rapide chez les Salmonidés; enfin, elle est ailleurs grandement facilitée par l'existence d'un organe à paroi très mince, reposant directement sur un réseau admirable: la *praevesica*¹ (l'oval de la Perche; la chambre postérieure du Serran; le canal pneumatique de l'Anguille).

¹ Lorsque la vessie présente le maximum d'organisation (Anguille), on peut lui reconnaître trois parties: une *vesica natatoria propria*, une *praevesica* et un *ductus pneumaticus* (RAUTHER, 1922). La vessie proprement dite renferme

JAEGER, le premier, a considéré l'oval comme étant l'organe de la résorption gazeuse. Mais LEDEBUR seulement, par ses élégantes opérations, a pu en donner une preuve expérimentale. Chez le Serran, la chambre postérieure est particulièrement grande et bien séparée de la vessie proprement dite. LEDEBUR en crève la paroi puis, par une ligature du diaphragme musculaire, supprime toute communication entre les deux parties de la vessie. Après l'opération, le Serran, dont la vessie est vidée, repose au fond de l'aquarium. Au bout de quelques jours, il s'allège de plus en plus, jusqu'à être entraîné à la surface, malgré ses efforts pour retourner au fond. L'autopsie montre alors une vessie pleine, très gonflée. La ligature ayant éliminé l'organe de résorption, tout en laissant intacte les glandes gazeuses, il y a bientôt un excès de gaz dans la vessie.

MEESTERS et NAGEL ont démontré que, chez la Perche en activité de sécrétion gazeuse, le diaphragme de l'oval est presque fermé. Son ouverture est dix fois plus grande chez l'animal en activité de résorption gazeuse. Ainsi, chez 5 Perches, allégées par un flotteur, le diamètre de l'ouverture de l'oval représentait 16,8% de la longueur totale de la vessie, alors que chez 4 poissons alourdis par un poids, donc en activité de sécrétion, l'ouverture ne représentait que 1,6% de la longueur totale.

La vitesse de diffusion du gaz vésical vers le sang augmente avec la pression. Les poissons des grandes profondeurs seraient donc obligés de sécréter continuellement des gaz nouveaux. Ceci expliquerait la présence d'une proportion très élevée de gaz oxygène dans la vessie de ces animaux (JACOBS). La section du nerf vague supprime la sécrétion des gaz, mais n'arrête pas du tout leur résorption.

Les conditions de résorption gazeuse ne sont pas encore connues chez les Paraphysoclistes (Physoclistes dépourvus d'organe postérieur), tels que les Cyprinodontes et les Scombresocidés.

la glande gazeuse (corps rouges), formée par un épithélium glandulaire et des paquets vasculaires, constituant des réseaux admirables. La *praevesica*, à parois très minces, richement vascularisées, constitue l'organe de la résorption gazeuse. C'est elle qui forme la chambre postérieure chez *Serranus*, *Lota*, etc. et l'oval chez les Physoclistes évolués, tels que *Perca*. Elle se place entre la *vesica natatoria propria* et le *ductus pneumaticus*. Ce que l'on appelle communément le canal pneumatique chez l'Anguille ou le Congre n'est autre chose que la *praevesica*. Le *ductus pneumaticus* s'ouvre dans le tube digestif, le plus souvent dans la région œsophagienne. L'une ou l'autre de ces trois parties constitutives peut disparaître. C'est notamment le cas du *ductus pneumaticus* chez tous les Physoclistes.

CHAPITRE V.

LE REMPLISSAGE DE LA VESSIE NATATOIRE

1. Le premier remplissage de la vessie chez l'embryon.

Lorsqu'en 1835 VON BAER étudia le développement de la vessie natatoire, il fut étonné de voir les jeunes larves venir souvent à la surface de l'eau, pour y gober de l'air atmosphérique. Il constata que les poissons qu'il empêchait de remplir leur vessie avec l'air ainsi avalé étaient voués à une mort certaine. Au bout de quelques jours, le petit poisson cessait de venir à la surface. Pour cette raison VON BAER attribua à la vessie natatoire de la jeune larve une fonction respiratoire.

THILO (1903) a fait la même constatation. C'est cependant à LEDEBUR (1929) que nous devons des expériences précises sur le premier remplissage de la vessie natatoire. Elevant des Truites il constata que celles dont la vessie était restée vide mourraient au bout de 3 à 5 semaines; de même celles qui n'avaient pu venir à la surface de l'eau qu'une seule fois. Un remplissage répété semble donc nécessaire pour qu'une Truite puisse vivre. L'alevin de *Cyprinus carpio* peut vivre dix à quinze jours sans air atmosphérique. Si, le quinzième jour, on ne lui a pas permis l'accès à la surface de l'eau, il meurt. L'alevin que l'on a empêché de remplir sa vessie se développe d'ailleurs beaucoup plus lentement que le témoin. La vessie n'a cependant pas de fonction respiratoire.

L'expérience de LEDEBUR a porté également sur des Physoclistes tels que *Gasterosteus* et *Girardinus*. Les résultats furent identiques: le premier remplissage de la vessie se fait aux dépens de l'air atmosphérique. Dès lors, la glande gazeuse peut entrer en activité. Un jeune *Girardinus*, qui vient de remplir sa vessie depuis à peine une heure, ne rejette pas de bulle par la bouche, s'il est soumis à l'action de la machine pneumatique. Le canal pneumatique est déjà oblitéré. Un abaissement trop fort de la pression fait alors éclater la vessie.

Dans une récente note, LEDEBUR et WUNDER (1937) relatent le cas de deux Epinoches dont la vessie ne s'est jamais remplie et qui purent cependant vivre une année. Un grillage les avait empêchées d'avalier de l'air, alors que leur canal pneumatique était encore perméable. Contrairement à ce qui se passe pour les autres alevins, ces deux petits poissons ne moururent pas. Leur glande gazeuse n'entra jamais en action, leur vessie fut toujours vide. Ces deux Epinoches restèrent plus petites que les témoins provenant de la même ponte. Elles se tinrent au fond de l'eau, pendant toute leur vie, et ne remplirent jamais d'air leur intestin.

En 1938, JACOBS observa le premier remplissage de la vessie de l'Hippocampe. Ici encore, l'arrivée d'air atmosphérique dans la vessie est une condition indispensable à la mise en activité des glandes gazeuses, et même à la conservation de la vie.

En serait-il ainsi de tous les poissons ? De nouvelles expériences sont nécessaires pour répondre à cette question.

2. Le remplissage de la vessie des Physostomes adultes.

Pendant longtemps on a considéré la glande gazeuse comme la seule source des gaz vésicaux. Chez les Cyprinidés, cependant, comme on n'avait pas trouvé de glande localisée, la fonction de sécrétion fut attribuée au revêtement épithélial tout entier. On s'était bien rendu compte que le canal pneumatique laissait échapper les gaz vésicaux; la lumière semblait cependant trop fine pour permettre l'introduction des gaz atmosphériques dans la vessie. [RATHKE (1814), MULLER (1840), BRIDGE et HADDON (1893), JAEGER (1903), GUYÉNOT (1909), RABAUD et VERRIER (1934).]

THILO devait tomber dans l'erreur contraire: de même que les Physostomes, d'après lui, remplissent leur vessie d'air atmosphérique, en l'introduisant par le canal pneumatique, de même il supposait l'existence, chez les Physoclistes, d'un tissu perméable à l'air, permettant le remplissage de la vessie. THILO n'a pas été cependant jusqu'à nier la possibilité d'une sécrétion gazeuse.

Un fait est certain: la vessie d'un poisson bien vivant, vidée par la machine pneumatique ou par une ponction, se remplit à nouveau. Après un temps plus ou moins long, tout le gaz enlevé est remplacé, que le poisson ait eu ou non la possibilité de gober des bulles d'air à la surface. Les célèbres expériences de MOREAU

démontrent, sans aucun doute possible, l'existence d'une véritable sécrétion gazeuse dans la vessie de Physostomes, tels que les Cyprinidés. EVANS et DAMANT, après THILO, ont d'autre part prouvé que ces mêmes poissons peuvent aussi remplir leur vessie natatoire par déglutition d'air.

JACOBS, à son tour, a insisté sur la double origine des gaz chez les Cyprinidés, les Esocidés, etc. Il constate, en revanche, que la Truite ne peut remplir sa vessie qu'aux dépens de l'air atmosphérique. Empêchée de venir à la surface de l'eau pour y gober de l'air, une Truite à vessie vidée ne peut jamais la remplir à nouveau. Pendant des semaines, elle reste, lourde, au fond de l'eau. Bien mieux, une Truite dont la vessie est normalement pleine s'alourdit si elle ne peut pas venir à la surface de l'eau. En effet, le gaz vésical est résorbé et la vessie se vide peu à peu. *Hucho hucho* se comporte pareillement.

JACOBS a analysé la composition des gaz vésicaux à l'état normal. Il a refait cette étude pour des vessies vidées et qui s'étaient remplies à nouveau, soit par introduction d'air atmosphérique par le canal soit par sécrétion gazeuse.

TABLEAU 8.
Composition du gaz vésical à l'état normal.

Poisson	CO ₂ %	O ₂ %	Remarques
<i>Phoxinus laevis</i>	2	8,7	Moyenne de 7 cas
<i>Tinca vulgaris</i>	5,8	4,1	» » 8 »
<i>Cyprinus carpio</i>	3,6	3,4	» » 10 »
<i>Hucho hucho</i>	0,7	3,4	» » 7 »
<i>Salmo iridens</i>	0,8	3,7	» » 11 »
<i>Esox lucius</i>	6,7	35	» » 17 »

TABLEAU 9.
Composition du gaz après remplissage de la vessie aux dépens de l'air atmosphérique.

Poisson	CO ₂ %	O ₂ %	Remarques
<i>Hucho hucho</i>	1,5	20,1	Accroissement de la proportion d'O ₂
<i>Salmo iridens</i>	0,5	20	id.
<i>Salmo fario</i>	0,8	18,7	id.
<i>Esox lucius</i>	8,8	25,2	Diminution d'O ₂

TABLEAU 10.

Composition du gaz après remplissage par sécrétion.

Poisson	CO ₂ %	O ₂ %	Remarques
<i>Phoxinus laevis</i>	4	46,9	Accroissement de la proportion en CO ₂ et O
<i>Tinca vulgaris</i>	13	22,9	id.
<i>Esox lucius</i>	9,6	74,6	id.

De ce travail de JACOBS, on peut tirer les conclusions suivantes:

- a) Certains Physostomes (*Hucho hucho*, *Salmo fario*, *Salmo iridens* et peut-être tous les Salmonidés) ne peuvent remplacer les gaz vésicaux que s'ils arrivent au contact de l'air libre; ce dernier est alors introduit dans la vessie par le canal pneumatique.
- b) Immédiatement après le remplissage, la vessie de ces mêmes poissons est beaucoup plus riche en oxygène qu'à l'état normal. L'air atmosphérique renferme en effet 20% de ce gaz.
- c) Les Physostomes, tels que les Cyprinidés et les Esocidés, ont la faculté de remplir leur vessie aussi bien aux dépens de l'air atmosphérique que par sécrétion gazeuse. Le premier moyen est plus rapide, le second augmente considérablement la proportion de l'oxygène dans la vessie (VOIR MOREAU).

Remarquons ici que dans les parois vésicales des Salmonidés, on ne connaît ni réseau admirable, ni cellules glandulaires. L'étude de la vessie des Salmonidés abyssaux serait très intéressante. Si elle renfermait des gaz, c'est qu'une sécrétion gazeuse existerait aussi chez ces poissons.

3. Le remplissage de la vessie chez les Physoclistes adultes.

RICHARD constata que la vessie d'un *Simenchelys parasiticum*, pêché à 1674 mètres de profondeur, contenait 21,4% d'azote et 78,6% d'oxygène. A cette profondeur, ce poisson supportait une

pression d'environ 167 atmosphères. La pression partielle de l'oxygène, dans sa vessie natatoire, s'élevait donc à environ 131 atmosphères, celle de l'azote à 35 atmosphères.

On se rappelle que la pression des gaz dissous dans l'eau (ou n'importe quel autre liquide) est en équilibre avec la pression des mêmes gaz libres au-dessus de l'eau. Dès lors on comprend facilement qu'un processus purement physique ne peut pas expliquer la présence de gaz libres dans la vessie natatoire. En effet, la tension de l'oxygène dissous dans l'eau ne sera jamais, d'une façon durable, supérieure à un cinquième d'atmosphère et celle de l'azote à quatre cinquièmes d'atmosphère, quelle que soit la profondeur. L'oxygène diffusant de l'eau vers le sang, sa tension dans le sang est nécessairement inférieure à ce qu'elle est dans l'eau. La diffusion n'est en effet, possible que dans le sens de la forte tension vers la faible tension: dans le cas de la vessie natatoire, la diffusion ne peut donc se produire que de la vessie vers le sang.

Or, le poisson physocliste n'a pas la possibilité d'introduire de l'air atmosphérique dans sa vessie. Le gaz que celle-ci renferme n'a donc pu y entrer que par voie sanguine; comme, d'autre part, une diffusion purement physique est exclue, il faut admettre un acte physiologique, une « sécrétion gazeuse ». Son mécanisme n'est pas encore connu.

NEEDHAM, le premier, attribua un rôle de sécrétion aux *corp rouges*. Depuis, cette hypothèse a été confirmée par des expériences en particulier celles de LEDEBUR.

A. LES CONDITIONS DE SÉCRÉTION GAZEUSE.

Selon LEDEBUR, la sécrétion gazeuse se fait d'une façon continue. Elle peut néanmoins être activée, ou au contraire ralentie. L'activation se manifeste toutes les fois que la densité du poisson s'est accrue. Plusieurs facteurs peuvent en être la cause:

a) *L'augmentation de la pression* a pour effet immédiat la compression des gaz vésicaux. Le volume du poisson s'en trouve diminué ce qui, par contre-coup, augmente sa densité. Le poisson, devenu trop lourd, récupère en quelques heures ou en quelques jours son volume initial. Il y parvient en sécrétant des gaz dans sa vessie.

« Une Vieille, écrit MOREAU, vit à fleur d'eau depuis quelque

jours; elle est soumise, dans un panier immergé, à l'influence d'une pression de 7 à 8 mètres pendant 2 jours, après avoir été placée dans un volumétre. Au bout de 2 jours, elle est retirée de cette profondeur et placée dans l'appareil déjà cité. » Elle a augmenté en 2 jours de 6 cc³, 56.

4 poissons, soit 1 Brochet, 1 Vairon, 1 Vengeron et 1 *Carassius*, tous vivant depuis plusieurs semaines dans un aquarium profond de 26 cm., furent plongés à une profondeur de 180 cm. Le résultat fut semblable pour les quatre animaux: sous l'effet de la pression accrue et du volume diminué, ils se renversaient sur le flanc. Incessamment ils s'efforçaient d'atteindre la surface de l'eau, dont l'accès leur était interdit par un grillage. 3 jours plus tard, leur attitude était de nouveau normale. Remontés à la surface, ils luttèrent contre une trop forte augmentation de volume en rejetant des bulles gazeuses par la bouche. La forte pression hydrostatique avait donc eu pour résultat l'augmentation de la masse gazeuse.

En revanche, « des Squales, des Callionymes, poissons privés de vessie natatoire, ont été placés dans le panier submergé; leur volume, examiné chaque jour, a été trouvé constamment le même. On voit là une preuve nouvelle que la vessie natatoire est l'organe qui donne lieu aux variations de volume » (MOREAU).

b) *La diminution de la quantité de gaz vésical*, la pression restant constante, provoque la sécrétion gazeuse. « Lorsqu'on prélève à une Perche, par ponction, une partie des gaz vésiculaires, leur récupération s'effectue en 48 heures. » (BAUDIN.) La majorité des belles expériences de JACOBS reposent sur ce fait que les poissons ainsi alourdis secrètent une quantité de gaz nouvelle, ce qui leur permet de retrouver au plus vite leur volume normal. De même, BAGLIONI observe qu'après « avoir subi une ponction vésicale, le poisson tombe au fond. Au bout d'un certain temps, ayant récupéré le gaz manquant, il nage à nouveau comme avant l'expérience ».

c) *Le poisson, artificiellement alourdi* par un poids, augmente son volume par sécrétion gazeuse. De cette façon, il peut, en s'allégeant, contrebalancer l'action du poids. L'expérience a été faite très souvent (POPTA, KUIPER, BAGLIONI, etc.). Si, après quelques jours, on enlève la surcharge, le poisson devenu trop

léger monte à la surface de l'eau. Le Physostome rejette alors des gaz.

REMOTTI injecta du mercure métallique dans la cavité générale de Labridés. Les poissons ainsi traités tombèrent au fond. En moins de deux jours leur attitude était de nouveau normale, mais leur volume avait augmenté par sécrétion de gaz dans la vessie.

d) *Le rôle de l'innervation* dans la sécrétion gazeuse peut être montré par l'action des agents chimiques. L'injection de pilocarpine, par exemple, provoque l'augmentation du taux d'oxygène dans la vessie du Brochet (DRESER). Le même résultat a été obtenu par la section du nerf sympathique (MOREAU) alors que la section du nerf vague arrête toute sécrétion gazeuse (BOHR, KUIPER, JACOBS). L'excès de gaz carbonique dissous dans l'eau active la sécrétion gazeuse: le poisson devient alors trop léger (HALL).

B. COMPOSITION DES GAZ VÉSICAUX.

On trouve dans la vessie natatoire les gaz de l'atmosphère, mais selon des proportions très différentes. D'ailleurs, chez le même individu, le mélange gazeux est sujet à de constantes variations; celles-ci intéressent surtout les proportions respectives d'oxygène, azote et gaz carbonique. La proportion de l'oxygène, par exemple, peut tomber à zéro chez les poissons vivant dans une eau très peu aérée. Elle peut d'autre part s'élever à 85% et davantage (MOREAU, BIOT, DELAROCHE, LEDEBUR). Le gaz carbonique varie entre 0 et 10% environ, alors que l'azote et les gaz rares présentent une variabilité aussi grande que celle de l'oxygène. HUFFNER a observé dans la vessie de Corégones, jusqu'à 99% d'azote. La vessie des Cyprinidés en renferme 85 à 95%.

A conditions physiques égales et constantes (pression, température, etc.), le contenu gazeux, chez des individus d'une même espèce, ne montre que de faibles écarts. Cet écart devient considérable après une forte activité sécrétoire. La vessie nouvellement remplie ne renferme pas les gaz dans les mêmes proportions que celle d'un animal depuis longtemps équilibré. Voici, à ce sujet quelques indications empruntées aux travaux de JACOBS et de LEDEBUR.

TABLEAU 11.

Poisson	Etat normal		Après remplissage par sécrétion		Auteur
	O ₂ %	CO ₂ %	O ₂ %	CO ₂ %	
<i>Perca fluviatilis</i> . . .	12,4	1,4	22	10,6	JACOBS
<i>Gadus morrhua</i> . . .	19	0,5	48	2,8	»
<i>Crenilabrus pavo</i> . . .	23,4	1,7	45,2	1,8	»
<i>Box salpa</i>	13,3	1,1	33,8	4,3	»
<i>Labrus festivus</i> . . .	19,6	0,7	43,7	1,5	»
<i>Sargus rondeletti</i> . . .	26	0,5	59,4	2,6	»
<i>Esox lucius</i>	36,1	5,5	74,6	9,6	»
<i>Labrus turdus</i>	8,6	0,6	24,5	1	»
<i>Cantharus lineatus</i> . .	31,1	0,5	82,1	3,3	V. LEDEBUR
<i>Pagellus erythrinus</i> . .	53,4	3,9	86,4	3,1	»
<i>Serranus cabrilla</i> . . .	38,6	0,7	72,6	0,6	»
<i>Smaris alcedo</i>	51	0,5	83	1,5	»

C. LE MÉCANISME DE LA SÉCRÉTION GAZEUSE.

Le mécanisme de la sécrétion gazeuse n'est pas encore connu. On a peine a-t-on des notions élémentaires sur quelques phénomènes qui l'accompagnent l'activation de la glande.

La sécrétion est liée à l'intégrité du nerf vague intestinal, qui envoie une branche à la vessie natatoire. La section de ce nerf arrête définitivement le déversement de nouvelles quantités de gaz dans la vessie (BOHR). L'excitation du même nerf, par la pilocarpine, ou au moins d'après DRESER, accélère la sécrétion gazeuse.

HALL a constaté, dans la glande en activité, une concentration en ions H bien plus forte que dans la glande au repos. MEESTERS et NAGEL pensent que la sécrétion et la résorption sont liées à des mouvements tout à fait caractéristiques des nageoires pectorales. En effet, un poisson emprisonné dans une petite cage, donc incapable de nager librement, ne sécrète pas de gaz.

LEDEBUR a observé la présence d'écume autour de la glande gazeuse de Serrans, retirés brusquement d'une certaine profondeur. Les fines bulles gazeuses ne s'étaient formées qu'à la surface des cellules glandulaires. LEDEBUR n'en a trouvé ni à l'intérieur de ces cellules ni dans les capillaires des réseaux admirables. D'où viennent ces bulles, dont j'ai moi-même constaté la présence dans la vessie de Congres ?

D. LES THÉORIES DE LA SÉCRÉTION GAZEUSE.

Les théories de la sécrétion gazeuse ne manquent pas; cependant aucune n'est satisfaisante. Deux groupes d'auteurs s'opposent pour les uns, il y aurait sécrétion directe des gaz dans la lumière vésicale. Pour les autres, la glande gazeuse produirait une substance particulière qui se déverserait dans le sang. Cette substance y augmenterait à tel point la concentration des gaz dissous que leur diffusion vers la lumière vésicale deviendrait possible.

La première théorie est surtout l'œuvre de NUSBAUM et REIS. Ces auteurs ont cru voir, dans les cellules glandulaires, de petites vacuoles gazeuses. Celles-ci proviendraient de la destruction d'une partie du protoplasme et du noyau, et seraient acheminées vers la lumière de la vessie. La surface des cellules glandulaires présenterait souvent des expansions sphériques contenant une bulle gazeuse. De même, une sécrétion granuleuse, considérée comme un produit intermédiaire et formée de cellules désintégrées, serait déversée dans la vessie. Il s'agirait de nucléo-protéides. Les gaz qui s'en dégageraient seraient de l'oxygène et de l'azote. NUSBAUM et REIS ne trouvent pas d'explication pour le fonctionnement de ces réseaux admirables, qui toujours accompagnent les glandes gazeuses.

WOODLAND (1911) confirma l'existence des bulles gazeuses intracellulaires. NUSBAUM et REIS, JAEGER et plus tard WOODLAND admirent aussi la sécrétion d'une substance hémolytique. Cette toxine, déversée dans le sang, devait séparer l'oxygène de l'hémoglobine. Ces auteurs avaient, en effet, trouvé une grande quantité d'érythrocytes détruits dans les capillaires des glandes gazeuses. Cependant BOHR et THILO avaient déjà fait remarquer, à cette époque, que les poissons n'ont pas assez de sang pour pouvoir fournir, par la destruction des érythrocytes, le gaz vésical.

WOODLAND, une année après sa première étude, publia une rectification. Il assura que les espaces vacuolaires, dans les cellules des glandes gazeuses, ne représentent pas des bulles de gaz, mais qu'ils contiennent un liquide. D'autre part, il n'y aurait pas d'hémolyse dans les capillaires des réseaux admirables et de la glande gazeuse. Dès lors, WOODLAND ne voit plus par quel mécanisme le gaz pourrait être déversé dans la vessie, si ce n'est par une diffusion sous haute pression. Par là, il se rapproche des auteurs de l'autre groupe.

HALDANE a montré l'importance du gaz carbonique pour la tension de l'oxygène dans le sang. Le gaz carbonique passerait, dans les réseaux admirables, des capillaires veineux dans les capillaires artériels. Par ce mécanisme, le sang se rendant à la glande gazeuse s'enrichirait en gaz carbonique. La tension en oxygène, liée à celle de ce dernier gaz, augmenterait du même coup. En relation avec ce phénomène, HALL a pu démontrer qu'il existe une plus grande concentration en ions H, donc une plus grande acidité, dans la glande en activité que dans la glande au repos.

Ce n'est que récemment que JACOBS a formulé une théorie complète. La « glande à gaz », d'après lui, ne sécrète pas du gaz, mais un liquide déversé dans le sang. Ce produit a deux effets: 1^o il est vaso-dilatateur (la dilatation des capillaires peut se constater sur les préparations microscopiques); 2^o il a la faculté d'augmenter la tension en gaz carbonique dans le sang. Ce gaz peut alors diffuser dans la vessie. Mais la présence d'un excès de gaz carbonique dans le sang provoque une dissociation plus forte de l'oxyhémoglobine et, partant, y augmente la tension de l'oxygène. Finalement, l'oxygène peut diffuser à son tour, sous pression, dans la vessie. Dans le réseau admirable, JACOBS voit un appareil permettant l'échange rapide entre les sangs veineux et artériel.

A l'appui de sa théorie, JACOBS fit de nombreuses expériences sur le remplissage de la vessie natatoire, après ponction. Il a pu démontrer que le gaz carbonique entre pour une très forte proportion dans le mélange gazeux qui pénètre dans la vessie. Pendant les premières heures d'activité de la glande, 83 à 85% des gaz nouveaux sont du gaz carbonique, l'oxygène ne représentant que 15% environ. Mais la paroi vésicale étant très perméable au gaz carbonique celui-ci est rapidement résorbé; l'oxygène, en revanche, reste emprisonné beaucoup plus longtemps. L'azote vient lentement remplacer l'oxygène, qui diffuse à son tour.

Si tous les savants, jusqu'à HALL, ont cru que les échanges gazeux de la vessie se faisaient aux dépens de l'oxygène, c'est qu'au moment où ils analysaient les gaz de la vessie nouvellement remplie le gaz carbonique avait déjà presque entièrement disparu. Ainsi, pour des Perches non opérées, JACOBS avait trouvé en moyenne 1,4% de gaz carbonique et 12,4% d'oxygène. Immédiatement après récupération de la quantité ponctionnée, la vessie renferme en moyenne 10,6% de gaz carbonique contre 22,0

d'oxygène. Dans les cas extrêmes, la vessie contient jusqu'à 24% de gaz carbonique.

MEESTERS et NAGEL (1934) confirment les résultats de JACOBS: ils trouvent que le gaz déversé dans la vessie renferme 86% de gaz carbonique. Cependant, la Perche semble occuper une place spéciale, puisque, chez aucun autre poisson, JACOBS lui-même n'a observé d'aussi fortes proportions de gaz carbonique.

Les analyses de LEDEBUR montrent des variations insignifiantes du gaz carbonique dans la vessie de *Serranus cabrilla*, même après ponction, alors que la proportion en oxygène s'accroît très rapidement; de plus, la sécrétion ne demande ici que quelques heures. Le gaz carbonique ne peut donc pas jouer le rôle important que JACOBS lui attribue.

D'ailleurs, LEDEBUR (1937) a montré que la dissociation de l'oxyhémoglobine sous l'influence du gaz carbonique est tout à fait insuffisante pour expliquer, chez *Lota* par exemple, la sécrétion gazeuse selon la conception de JACOBS. Pour lui, la libération du gaz carbonique jouerait plutôt le rôle d'un stimulant des cellules glandulaires, qui fourniraient à la vessie de l'oxygène et de l'azote. On se souvient que LEDEBUR a observé une écume blanche autour de la glande de Serrans retirés d'une profondeur de 100 mètres environ. Jamais LEDEBUR n'a vu une seule bulle de gaz dans le sang du poisson. Or, si la tension des gaz dissous dans le sang augmentait jusqu'à atteindre une pression suffisante pour permettre la diffusion dans la vessie, comme le demande la théorie de JACOBS, une brusque décompression devrait provoquer le dégagement de bulles gazeuses dans le sang (maladie du caisson), ce qui n'est pas le cas. Le problème de la sécrétion gazeuse appelle donc de nouvelles recherches.

4. Expériences personnelles sur le remplissage de la vessie chez les Cyprinidés.

GUYÉNOT et PLATTNER (1938-39) ont montré qu'il est facile de suivre l'état de remplissage de la vessie natatoire, sans tuer le poisson, grâce à la radiographie. C'est ce que montre la comparaison des images fournies par une Tanche dont la vessie est normale

¹ La figure 1 de la planche 5 représente en réalité la vessie d'apparence normale d'une Tanche qui a rempli à nouveau son réservoir aérien, après que celui-ci a été vidé une première fois par décompression (Pl. 5, fig. 2).

(pl. 5, fig. 2) et par le même animal après qu'il a été soumis à la décompression et que sa vessie s'est en grande partie vidée (pl. 5, fig. 1). C'est en utilisant cette méthode que j'ai obtenu les résultats qui suivent.

1^{re} expérience. — Grâce à une forte décompression, j'ai provoqué le rejet de la plus grande partie du gaz vésical chez quatre Tanches. Après le retour de la pression normale, les animaux sont lourds et restent au fond de l'eau. Ces Tanches furent placées par groupes de deux dans un aquarium de 17 cm. de profondeur, divisé en deux compartiments. D'un côté les poissons pouvaient venir facilement à la surface; dans l'autre compartiment, un grillage empêchait ses occupants d'accéder à l'air libre. Vingt-quatre heures plus tard, la vessie des animaux enfermés sous un grillage était encore presque vide; celle des poissons qui pouvaient venir à la surface et y gober de l'air était déjà aussi pleine qu'avant la décompression. Il est évident que ce remplissage est dû à l'air que les animaux ont fait pénétrer dans leur vessie par le canal pneumatique.

2^{me} expérience. — Huit Vengerons sont soumis simultanément à l'action d'une trompe à eau. La pression tombe lentement de 735 à 235 mm. Hg (soit une décompression de 50 cm. Hg). Les vessies se vident par le rejet de gaz. Au retour de la pression normale, les poissons sont fortement alourdis.

Quatre animaux (groupe A) sont alors placés dans un bassin de 150×30 cm., dont le fond est incliné, si bien que la profondeur varie de 0 à 30 cm. Les quatre autres Vengerons sont placés dans un récipient semblable, mais muni d'un grillage empêchant l'accès à la surface (groupe B).

45 heures plus tard, les poissons sont à nouveau soumis à l'expérience de la machine pneumatique. L'attitude des quatre Vengerons (groupe A), qui avaient pu avaler de l'air, est normale; les quatre autres (groupe B) sont encore nettement plus lourds qu'avant la première décompression. Le rejet de bulles par la bouche commença pour une décompression de: 5,7; 7,2; 5 et 7,8 cm. Hg respectivement, en ce qui concerne les animaux de la première catégorie; les Vengerons du groupe B (sous grillage) ne rejetèrent des bulles que lorsque furent atteintes des décompression de 16,5, 22,5, 24 et 40 cm. Hg. La vessie des poissons du premier lot s'était donc bien remplie; celle des poissons du deuxième groupe l'était beaucoup moins.

Par une nouvelle décompression à 50 cm Hg, les vessies des huit Vengerons furent en grande partie vidées. Au retour de la pression normale, ceux du groupe A furent placés sous le grillage, ceux du groupe B dans le bassin ouvert. Après 40 heures, la décompression fit rejeter des bulles, pour des décompressions de 1; 5,5; 5,6 et 6,9 cm. Hg, en ce qui concerne les poissons du groupe B (surface libre) et de 28,5; 33; 15,5; 25,5 cm. Hg pour les animaux placés sous le grillage.

La vessie des poissons qui peuvent venir librement à la surface se remplit donc beaucoup plus vite que celle des animaux qui en sont empêchés. Du reste, les animaux privés de leur gaz vésical viennent très fréquemment à la surface de l'eau, gobent une certaine quantité d'air, et retombent au fond. Pendant leur chute ils laissent alors souvent échapper une ou deux bulles par les ouïes. On ne peut donc pas douter du rôle du canal pneumatique: c'est par lui que le poisson peut introduire de l'air dans sa vessie.

3^{me} expérience. — Pour s'en rendre compte d'une façon plus certaine encore, il suffit de lier le canal pneumatique, après vidage de la vessie. Les poissons ainsi traités ne sont plus capables de remplir leur vessie; celle-ci reste définitivement vide (J'ai fait cette opération sur deux Tanches et deux Vengerons qui furent autopsiés six jours plus tard.) Ces poissons n'en sont pas moins venus très souvent à la surface de l'eau pour y gopher de l'air. Mais ce gaz, qui ne pouvait pas passer par le canal pneumatique, pénétra simplement dans le tube digestif, ainsi que le montrèrent les radiographies.

4^{me} expérience. — La cystectomie¹, sans ligature du canal pneumatique, n'empêche pas l'introduction de l'air atmosphérique par le canal. Seulement, au lieu de remplir la vessie (qui est enlevée) l'air se répand dans la cavité dorsale du corps. Il y reconstitue une pseudo-vessie, parfaitement bien visible sur les radiographies (pl. 5, fig. 3 et 4).

Cette pseudo-vessie est constituée par une grande poche d'air limitée dorsalement par les reins, latéralement par les côtes, ventralement par le péritoine (pl. 6, fig. 9 et 10). On sait, en effet

¹ L'air qui pénètre pendant l'opération est chassé au moyen d'une injection de sérum physiologique stérile.

ue chez les Cyprinidés la vessie natatoire est séparée du tube digestif et des gonades par le péritoine. Le canal pneumatique, venant de l'œsophage, traverse cette membrane avant d'aboutir à la vessie. Si la cystectomie est pratiquée avec soin, selon les méthodes décrites par GUYÉNOT et PLATTNER, le péritoine reste absolument intact. Dans ce cas, la pseudo-vessie se forme très bien, et prend à peu de chose près la forme de l'organe enlevé. On s'étonnerait du contraire. Si l'opération est mal faite, la traction sur le canal déchire le péritoine. L'air qui entre dans le canal pneumatique peut alors se répandre dans toute la cavité thoraco-abdominale: la forme de la pseudo-vessie est plus irrégulière.

5^{me} expérience. — La cystectomie, combinée avec la ligature du canal pneumatique, donne des résultats très différents. La pseudo-vessie ne peut pas se former, puisque la ligature du canal empêche l'arrivée de l'air. En revanche, le poisson avale l'air gobé à la surface, et en remplit son intestin (pl. 6, fig. 5).

La quantité de gaz enfermée dans l'intestin, ou dans la pseudo-vessie, peut être aussi grande que celle contenue dans une vessie normale. Le poisson s'en trouve considérablement allégé. Ses mouvements sont aisés, il nage parfaitement bien. L'observation superficielle ne permet pas de distinguer ces animaux des individus normaux. L'étude un peu plus approfondie révèle cependant leur infériorité. Par exemple, si la pseudo-vessie est trop grande, le poisson devient trop léger. Il n'a pas la faculté de rejeter, comme les animaux normaux, une ou deux bulles par la bouche pour s'alourdir un peu. Il restera à la surface jusqu'au moment où une quantité suffisante d'air aura été résorbée¹. Le canal pneumatique ne fonctionne plus que dans un sens; il permet encore d'introduire des gaz, de la bouche vers l'intérieur, mais il est incapable d'évacuer, au dehors, des gaz enfermés dans la cavité du corps. Le poisson dont l'intestin est plein d'air doit vraisemblablement subir des troubles digestifs. De plus, s'il se nourrit, ses aliments chassent l'air, et il devient trop lourd.

Les poissons cystectomisés peuvent être conservés assez longtemps. J'en ai gardé pendant plus de six mois, sans voir disparaître la pseudo-vessie. Aussi longtemps que l'animal est vigoureux, il

¹ Comme l'air d'un pneumothorax.

maintient son « flotteur intérieur ». Ce n'est que lorsqu'il devient malade et chétif que lentement la pseudo-vessie se vide et disparaît.

6^{me} expérience. — Par la section bilatérale du nerf vague intestinal, juste derrière l'opercule, on obtient à peu près les mêmes résultats qu'avec la ligature du canal pneumatique. On sait, depuis BOHR déjà, que l'intégrité de ce nerf est indispensable à l'activité de la glande gazeuse. Chez le Vengeron (je n'ai pas fait cette opération sur d'autres espèces), la section du vague n'arrête pas seulement la sécrétion, mais paralyse aussi le fonctionnement du canal pneumatique. Celui-ci se ferme (voir plus bas); la vessie ne se remplit plus; en revanche, le poisson introduit de l'air dans son intestin (pl. 6, fig. 6).

CONCLUSIONS.

1^o Le premier remplissage de la vessie natale, chez les alevins, se fait par introduction d'air atmosphérique à travers le canal pneumatique, même quand celui-ci n'est pas encore resté perméable que pendant un temps très court. Si ce remplissage est empêché, les jeunes poissons, sauf exceptions, ne tardent pas à mourir.

2^o Chez les Physoclistes adultes, la quantité de gaz dans la vessie s'accroît chaque fois que la densité du poisson augmente, soit qu'une élévation de la pression externe diminue le volume de la vessie, soit que l'on ait retiré de l'organe une certaine quantité de gaz par ponction, soit que l'on ait alourdi l'animal par l'addition d'un poids ou par injection de mercure. L'accroissement est dû à l'activité sécrétoire des corps rouges; cette dernière dépend de l'innervation sympathique et parasympathique: la section du nerf vague intestinal supprime la sécrétion gazeuse.

3^o L'analyse des gaz de la vessie montre que la proportion d'oxygène, de gaz carbonique et d'azote varie beaucoup suivant les espèces et selon les états physiologiques. Lorsque la sécrétion gazeuse commence, il y a d'abord augmentation considérable du gaz carbonique; bientôt, ce gaz déversé dans la vessie est résorbé en grande partie et remplacé par de l'oxygène; l'oxygène diffuse à son tour et est lentement remplacé par de l'azote (JACOB).

4^o Aucune théorie ne rend compte d'une façon entièrement satisfaisante du mécanisme de la sécrétion gazeuse.

5^o Chez les *Physostomes* se fait aussi une lente sécrétion de gaz dont la réalité a été établie par les expériences de MOREAU. De plus, chaque fois que le poisson le peut, il remplit rapidement sa vessie, partiellement vidée au préalable, en venant à la surface capter des bulles d'air; cet air est introduit dans la vessie par le canal pneumatique.

J'ai étudié ce phénomène chez les Cyprinidés. Même après cystectomie, de l'air peut ainsi passer à travers le canal pneumatique et venir s'accumuler dans l'espace précédemment occupé par la vessie, constituant une *pseudo-vessie*. Aussi bien chez le poisson normal que chez le poisson cystectomisé, la ligature du canal pneumatique empêche le remplissage de la vessie ou la constitution et l'entretien de la pseudo-vessie. Dans les deux cas, l'animal a encore la ressource d'introduire de l'air dans son intestin qui joue alors le rôle d'un flotteur.

6^o L'entrée de l'air par le canal pneumatique nécessite une *ouverture active du sphincter* qui ferme ce canal près de son orifice pharyngien. En effet, la section du nerf vague qui, ainsi que nous le verrons, paralyse ce sphincter et l'empêche de s'ouvrir lorsque du gaz doit s'échapper de la vessie, s'oppose également à l'entrée de l'air dans cet organe. En revanche, l'animal peut encore gober de l'air à la surface, le déglutir et en remplir son intestin.

CHAPITRE VI.

LE CANAL PNEUMATIQUE

Le canal pneumatique des Cyprinidés s'ouvre dans la partie antérieure de l'œsophage, en arrière des dernières dents pharyngiennes. Peu avant son ouverture, le canal, qui est partout ailleurs translucide comme la vessie elle-même, forme un renflement charnu déjà signalé en 1820 par E. WEBER. PETIT (1733) et KOELREUTER (1770) avaient cru y apercevoir des valvules; d'après WEBER, la lumière du canal, très étroite, y décrirait un trajet spiralé.

GUYÉNOT (1904) l'a interprété comme constituant un « sphincter » s'opposant au vidage trop facile de la vessie natale: « A quelques millimètres de son point d'aboutissement dans l'œsophage, le canal pneumatique, dit-il, offre la même structure que l'œsophage dont il provient. La muqueuse, riche en cellules muqueuses, et son chorion sont entourés d'une mince couche de fibres élastiques circulaires, mêlées à quelques fibres musculaires lisses. Autour se trouvent une épaisse couche de fibres musculaires striées circulaires et une plus extérieure de fibres musculaires striées longitudinales ». GUYÉNOT pense que les fibres circulaires, différenciation locale de la musculature œsophagienne, constituent « un sphincter musculaire strié ». Il ajoute qu'« à l'intérieur du renflement œsophagien la lumière du canal est capillaire et présente un certain nombre de diverticules aveugles ».

« Le trajet spiralé de la lumière, le petit diamètre de celle-ci ajoute GUYÉNOT, l'abondance de la sécrétion muqueuse au niveau de son orifice contribuent à former avec le sphincter musculaire un appareil qui s'oppose, dans une certaine mesure, à la sortie des gaz renfermés dans la vessie ». On sait, en effet, que le rejet de bulles gazeuses, lors de la décompression, ne commence que lorsque cette dernière a atteint une certaine valeur. « Il existe donc, dit encore GUYÉNOT, un mécanisme régulateur qui s'oppose à la sortie des gaz lors de variations faibles de leur tension; son siège se trouve dans le renflement œsophagien du canal pneumatique. Sur une Tanche dont la vessie est mise à nu, il faut en effet comprimer

très fortement cet organe avec les doigts pour faire sortir une ou deux bulles d'air par le canal; mais si on sectionne ce dernier, un peu avant son intumescence, le gaz s'échappe aussitôt en abondance.»

Ces résultats ont été confirmés par les recherches de KUIPER (1914-1915). « Un anneau musculaire, dit-il, forme l'entrée du canal dans l'œsophage. La structure et l'action de ce muscle ont été, pour la première fois, étudiées avec soin par GUYÉNOT. Il montre que ce muscle est en état de tension tonique. Quand un Physostome est soumis à une chute de pression, les bulles d'air ne s'échappent pas immédiatement par la bouche; c'est seulement quand la baisse de pression a atteint environ 5 cm. Hg. que le gaz sort de la vessie... L'ouverture du sphincter est conditionnée par le système nerveux central; son muscle est innervé par le rameau intestinal du vague. Ces faits apparaissent nettement sur les coupes microscopiques que j'ai faites du sphincter et de la région adjacente... »

L'existence d'un sphincter musculaire à l'orifice du canal pneumatique ayant été niée par RABAUD et VERRIER, j'ai jugé nécessaire de faire à ce sujet de nouvelles recherches.

1. Anatomie du canal pneumatique des Cyprinidés.

L'extrémité œsophagienne du canal pneumatique des Cyprinidés présente très nettement un épaississement conique dont la base s'applique contre le tube digestif, en arrière des dents pharyngiennes. Ce renflement est constitué surtout par des fibres musculaires striées circulaires en dedans, longitudinales en dehors (pl. 6, fig. 7).

Le nom de sphincter musculaire strié donné par GUYÉNOT est parfaitement justifié car les fibres musculaires circulaires constituent une couche épaisse qui entoure la lumière sur une longueur de plusieurs millimètres. Il est certain que leur contraction ne peut que fermer le canal pneumatique. D'ailleurs l'expérience prouve, nous le verrons, que cette partie fonctionnelle réellement comme un sphincter capable de s'ouvrir ou de se fermer.

Bien que le Congre n'appartienne pas à la famille des Cyprinidés je signalerai que j'ai eu l'occasion d'en étudier le canal pneumatique: le sphincter pneumatique y est particulièrement net (pl. 6, fig. 8).

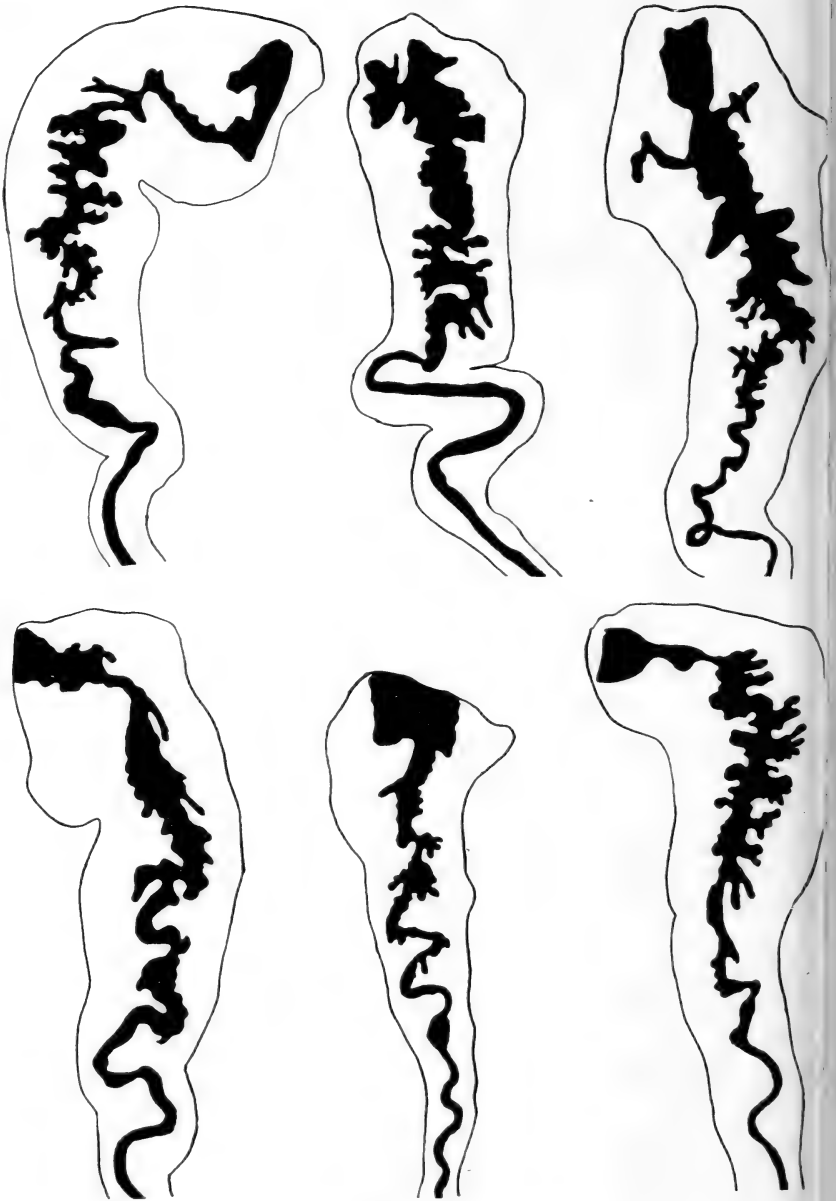


FIG. 4.

Extrémités œsophagiennes de canaux pneumatiques de Cyprinidés (*Leuciscus* et *Tinca*). La lumière du canal est rendue visible par une injection de bichromate de plomb.

J'ai d'autre part constaté que, chez les Cyprinidés tels que *Leuciscus*, la lumière du canal présente, à l'intérieur du renflement œsophagien, un trajet excessivement compliqué et émet de nombreuses ramifications en culs-de-sac.

On se rend encore mieux compte de la complication de ce canal en le remplissant par l'injection d'une masse opaque (fig. 4). Au moyen d'une seringue, j'ai injecté une suspension de bichromate de plomb dans l'extrémité vésicale du canal pneumatique jusqu'à ce que le liquide ressorte par l'œsophage. Sur la pièce fixée et éclaircie, la lumière devient très visible, avec tous ses détails.

L'épithélium du canal est plat dans la région proche de la vessie. Au niveau du renflement œsophagien, il est cubique ou cylindrique. Enfin, à proximité immédiate de l'œsophage, il renferme de nombreuses cellules muqueuses.

2. Facteurs qui provoquent l'ouverture du sphincter pneumatique.

A. DIMINUTION DE LA PRESSION EXTERNE.

J'ai déjà insisté sur le fait que la décompression expérimentale d'un Physostome, tel qu'un Cyprinidé, provoque l'expulsion de bulles gazeuses par la bouche; je n'y reviendrai pas ici. J'ai cité également des faits qui indiquent clairement que le même rejet de bulles a lieu lorsqu'on retire les Physostomes d'une certaine profondeur. L'examen direct de ces poissons permet d'ailleurs facilement d'observer le rejet d'une bulle, au moment où ces animaux montent vers la surface de l'eau. La diminution de la pression externe (aussi bien atmosphérique qu'hydrostatique) conditionne l'augmentation du volume de la vessie natatoire, celle-ci n'étant pas enfermée, comme certains l'ont imaginé, dans une cage absolument rigide. Par le rejet de gaz, le poisson peut rétablir son volume initial. C'est là, selon toute vraisemblance, un acte réflexe.

B. AUGMENTATION DE LA PRESSION INTERNE.

a) La pression à l'intérieur de la vessie natatoire peut devenir trop grande par suite d'une sécrétion de gaz trop abondante. Il y a, dans ce cas, rejet d'une ou deux bulles gazeuses par la bouche.

b) Le même phénomène se produit sous l'influence d'une augmentation de la température de l'eau (voir chapitre II, B). La formule donne en effet :

$$(p\nu)_t = \frac{(p\nu)_0 T}{273}$$

Si le gaz ne peut pas se dilater librement, la pression qu'il exerce sur son contenant (c'est-à-dire sur la paroi de la vessie natatoire) augmente.

C. ALLÈGEMENT ARTIFICIEL DU POISSON.

L'allègement artificiel du poisson provoque également un rejet de bulles gazeuses.

a) Si on fixe un flotteur sur le poisson, que ce soit un liège ou une ampoule de verre, l'animal cherche à lutter contre l'allègement qu'on lui impose. Au début il essaie, à coups de nageoires, de s'enfoncer, mais après quelques efforts inutiles, il rejette un peu de gaz de sa vessie et rétablit ainsi l'équilibre que le flotteur avait rompu.

b) Une injection d'air dans la cavité générale a le même effet (FRANZ, 1937). L'animal s'en trouve un peu gonflé, allégé. Par l'expulsion de quelques bulles gazeuses de sa vessie, il retrouve son volume et sa densité. Ainsi, par exemple, un Vengeron de 80 grammes, auquel j'ai injecté 5 cc³ d'air dans la cavité générale, a rejeté par la bouche 19 grandes bulles. L'émission des bulles a commencé trois minutes après l'injection et a duré pendant douze minutes. Après l'expulsion de ces bulles, le poisson avait de nouveau une allure tout à fait normale. La radiographie faite immédiatement révèle une masse d'air dans la cavité générale; la vessie natatoire, en revanche, est à moitié vide.

Il est peut-être utile d'ajouter que l'injection d'une même quantité d'eau ne semble pas du tout affecter le poisson. Par cette opération, il augmente simplement de volume en même temps que de poids. Aussi sa densité ne se modifie-t-elle pas d'une façon appréciable.

D. EXCITATION PSYCHIQUE.

J'ai eu maintes fois l'occasion d'observer des Vairons (*Phoxinus*). Ces petits poissons nageaient avec aisance et grâce, dans leur aqua

rium. Mais il suffisait de se pencher sur leur bocal pour les effrayer. Dès lors, ils s'affolaient, se précipitaient d'un angle dans un autre, cherchant le fond du vase, et crachant de nombreuses bulles de gaz.

D'ailleurs, KUIPER, en enfermant des poissons dans de petits récipients, semble avoir observé le même phénomène. Il note encore d'autres facteurs qui provoquent l'expulsion des bulles.

Telle serait, par exemple, l'action de la lumière. Des poissons exposés alternativement à l'obscurité et à la lumière, à raison de 120 changements par minute, rejettent quelques bulles par la bouche. De même, en frappant avec un bâton le récipient contenant des poissons, KUIPER (1914) a provoqué le même phénomène qu'il attribue à une excitation des animaux par les vibrations de l'eau.

Un poisson enfermé dans une bouteille que l'on tourne en tous sens doit continuellement lutter pour conserver sa position normale : l'organe de l'équilibration en est fortement excité et l'animal, ainsi que l'a constaté KUIPER, expulse aussi de nombreuses bulles. Enfin, d'après le même auteur, une excitation chimique, par exemple l'addition d'éther ou de chloroforme, peut provoquer l'expulsion de quelques bulles gazeuses.

3. Facteurs qui empêchent ou retardent l'ouverture du canal.

L'ouverture du sphincter pneumatique est un acte physiologique qui peut être empêché soit par les anesthésiques, soit par la suppression de l'innervation. Dans les deux cas, le sphincter finit par céder si la pression est suffisamment élevée. Parfois il se produit, vraisemblablement pour des causes secondaires, une obstruction telle que la vessie explose avant que des gaz aient pu s'échapper par le canal pneumatique.

A. ANESTHÉSIIQUES.

GUYÉNOT considère que le sphincter pneumatique s'oppose constamment à la sortie de l'air par sa tonicité et que son ouverture est la conséquence d'un réflexe inhibiteur. Ce réflexe serait supprimé par l'anesthésie. C'est ainsi qu'il constate qu'une Tanche normale commence à rejeter une bulle de gaz pour une dépression de 8,5 cm. Hg. Le lendemain, l'animal est endormi au chloroforme :

il faut alors une dépression de 17,3 cm. Hg, double de celle de la veille, pour amener l'expulsion des premières bulles gazeuses. De même, pour 14 *Carassius auratus*, dont 7 normaux et 7 anesthésiés, il faut une pression moyenne de 17,9 cm. Hg s'ils sont normaux et de 28,2 cm. Hg s'ils sont endormis pour que les premières bulles soient rejetées: la différence moyenne entre les deux lots est de 10,3 cm. Hg. « Il semble donc très vraisemblable, conclut GUYÉNOT, que, pendant la vie, la réplétion exagérée de la vessie détermine par voie réflexe la cessation de la tonicité du sphincter pneumatique: ce réflexe inhibiteur serait supprimé par l'anesthésie ».

Les recherches de KUPER (1915) l'ont conduit aux mêmes conclusions: « Si, dit-il, le poisson est endormi, le réflexe d'ouverture du sphincter est retardé, comme GUYÉNOT l'a observé. L'ouverture du sphincter est le résultat de la cessation du tonus de ce muscle. C'est un réflexe inhibiteur qui est supprimé par la narcose. Je puis confirmer les résultats des expériences de GUYÉNOT ».

Les expériences que j'ai faites moi-même vérifient pleinement les observations de ces deux auteurs. En soumettant à la décompression des Cyprinidés normaux, j'ai pu me rendre compte que, le plus souvent, un abaissement de la pression de 5 à 6 cm. Hg suffisait à provoquer le rejet de bulles. En revanche, pour deux Tanches endormies à l'éther, il fallut une chute de pression de 33,5 et 38,5 cm. Hg pour obtenir le même résultat.

Dans la suite, j'ai opéré de la façon suivante: le poisson est soumis d'abord à une lente décompression. Au moment où il expulse la première bulle gazeuse, la pression normale est rétablie; l'animal est alors placé dans une solution à 0,5% d'éther. Lorsque l'anesthésie est totale, c'est-à-dire après la suppression des réflexes et des mouvements respiratoires, l'animal est soumis à une nouvelle décompression. On sait que normalement l'émission des bulles se fait assez régulièrement: après la première bulle, il faut une chute de pression de 1 à 1,5 cm Hg environ pour amener la seconde bulle, puis de nouveau 1,5 cm. Hg pour faire expulser au poisson une troisième bulle, et ainsi de suite. Les animaux anesthésiés se comportent différemment. L'émission des bulles est retardée, mais dès que le canal s'ouvre, il ne laisse pas échapper seulement une bulle, mais quatre, cinq, six ou plus sont émises successivement en un court instant. Puis le canal se referme, et une nouvelle chute de pression assez considérable est nécessaire pour amener sa

ouverture. De nouveau, il laisse échapper un chapelet de bulles avant de se refermer, et ainsi de suite.

Il arrive, au cours de ces expériences, que le canal se trouve complètement obstrué, soit par un bouchon de mucus, soit par la dilatation d'un cul-de-sac capable de comprimer le trajet principal, soit pour quelque autre cause. La vessie peut alors faire explosion plutôt que de se vider progressivement par le canal qui l'unit à l'oesophage (cas 109, 110, 111, 130, tableau 12).

Le tableau suivant indique, pour 21 Tanches, les décompressions pour lesquelles a commencé l'émission de la première bulle, avant et après l'anesthésie. Avant l'anesthésie, cette émission débute, en moyenne, pour une décompression de 8,2 cm. Hg; après que les poissons sont endormis, il faut une dépression de 35 cm. en moyenne, soit 26,8 cm. Hg de plus.

TABLEAU 12.

Poisson	Première bulle avant l'anesthésie cm Hg	Première bulle pendant l'anesthésie cm Hg	Différence cm Hg	Deuxième série de bulles pendant l'anesthésie cm Hg	Différence entre la première et deuxième série cm Hg
Tanche n° 30	4	19	15	—	—
» 39	7	40	33	—	—
» 103	6	19	13	27,5	8,5
» 104	8	37,5	29,5	49,5	12
» 105	14	39,5	25,5	55	15,5
» 106	10	34	24	—	—
» 107	13	40	27	49	9
» 108	13	rien à 50	37	—	—
» 109	5,5	41	35,5	vessie explose à 55	
» 110	6	rien à 35	29	vessie explose à 35	
» 111	6,5	48	41,5	vessie explose à 49	
» 112	9	28	19	45	17
» 113	5	26	21	34	8
» 114	5	35	30	44	9
» 115	9	20	11	31	11
» 130	5	rien à 45	40	vessie explose à 45	
» 131	6	35	29	—	—
» 132	6	30	24	—	—
» 133	11	44	33	—	—
» 134	6	31	25	—	—
» 135	16,5	37	20,5	—	—
Moyennes . .	8,2	35	26,8	—	11,2

Une deuxième série d'expériences a été faite avec d'autres anesthésiques. J'ai utilisé soit un mélange chloral-morphine en injections intrapéritonéales (tableau 13), soit de l'avertine liquide injectée dans le tube digestif (tableau 14). Les différences entre les décompressions moyennes nécessaires pour obtenir l'émission d'une première bulle de gaz sont ici respectivement de 23 et 15 cm. Hg

TABLEAU 13.

Action du mélange chloral-morphine.

Poisson	Première bulle avant l'anesthésie cm Hg	Première bulle pendant l'anesthésie cm Hg	Différence cm Hg	Autres bulles ou séries de bulles
Tanche n° 117	15	44,5	29,5	—
» 118	5	29	24	43 —
» 119	8	48	40	explosion de la vessie
» 120	5	14	9	22 27
» 43	7,5	20	12,5	30 37
Moyennes . .	8,1	31,1	23	— —

TABLEAU 14.

Action de l'avertine.

Poisson	Première bulle avant l'anesthésie cm Hg	Première bulle pendant l'anesthésie cm Hg	Différence cm Hg	Autres bulles
Tanche n° 41	14	38,5	24,5	47 —
» 125	9	16	7	24 —
» 127	5	18	13	36 45
Moyennes . .	9,1	24,1	15	— —

B. EFFET DU CURARE.

J'ai aussi utilisé des injections intrapéritonéales de curare qui paralysent entièrement le poisson. Cinq tanches qui émettaient la première bulle de gaz pour une décompression de 11 cm. Hg

moyenne, une fois paralysées ne lâchèrent de gaz que pour une décompression moyenne de 26 cm. Hg, la différence étant de 5 cm. Hg, ainsi que le montre le tableau 15:

TABLEAU 15.

Poisson	Première bulle avant le curare	Première bulle après le curare	Différence cm Hg
	cm Hg	cm Hg	
Tanche n° 40	10	28	18
» 121	7	24	17
» 122	17	24	7
» 34	11	22	11
» 1	10	31	21
Moyennes	11	26	15

Il faut noter que chez ces animaux paralysés les bulles suivantes furent émises seulement pour des décompressions moyennes de 0,2 cm. Hg.

C. INNERVATION DU SPHINCTER PNEUMATIQUE.

Le sphincter pneumatique est innervé, ainsi que KUIPER (1915) a établi, par les *Rami intestinales vagi*. L'auteur a fait la section des deux rameaux du vague en deux endroits différents:

a) Si la section a lieu « immédiatement en arrière de l'opercule, ... les conséquences, en ce qui concerne l'émission d'air venant de la vessie, sont les suivantes: 1^o l'émission est considérablement retardée; 2^o quand les bulles de gaz sont émises, le rejet n'a plus lieu d'une façon intermittente, mais un chapelet de bulles s'échappe pendant un bon moment. On peut en conclure que le vague contient des fibres capables d'inhiber le tonus du sphincter », donc d'en provoquer l'ouverture. Sa section retarde cette dernière.

b) « Si le rameau du vague est sectionné tout près du sphincter, l'effet est différent. L'inhibition du tonus n'est pas retardée, mais l'émission n'est plus intermittente et le tonus décroît progressivement après l'opération. » KUIPER en déduit qu'à ce niveau le rameau

du vague contient aussi des fibres sympathiques capables de maintenir le tonus et dont la section provoque la disparition de ce tonus.

L'auteur conclut de ses recherches que « le sphincter a une double innervation: la stimulation du nerf sympathique maintient le tonus; celle du vague le supprime ».

Expériences personnelles.

J'ai réalisé trois sortes d'interventions:

- a) la section bilatérale du nerf vague intestinal, juste derrière l'opercule;
- b) la section unilatérale du nerf gauche au niveau du sphincter;
- c) la section unilatérale gauche, en avant du sphincter.

a) *Section bilatérale du nerf vague intestinal derrière l'opercule.*

L'opération a été pratiquée sur 6 Tanches, 7 Vengerons, 2 Platets, soit sur 15 animaux où elle a réussi. Voici la description de quelques résultats pris comme exemples.

Tanche 73.

5 août.	Poisson en bonne santé. Décompression, jusqu'au rejet de la première bulle, soit 6 cm. Hg.	
14 août.	Opération. (Section bilatérale du vague.)	
16 août.	Poisson en excellente santé. Décompression:	
	Décompression en cm Hg	Remarques
	1	Animal soulevé passivement.
	18,1	Rejet de deux bulles.
	36,7 à 36,8	Rejet d'une série de bulles.
	Arrêt et rétablissement de la pression normale.	
16 sept.	soit un mois plus tard, l'animal est encore en bonne santé, bien que plus maigre qu'au moment de l'opération. Décompression:	
	10 cm. Hg	Poisson soulevé passivement.
	31,1 »	Rejet d'une bulle.
	41 »	Rejet d'une série de bulles.
	43 à 46 »	Rejet de 10 bulles par l'anus.
	49,5 »	Rejet d'une série de bulles par la bouche.
	51 à 58 »	Rejet de 5 bulles par l'anus.
	59,7 »	Rejet d'une série de bulles par la bouche.
	60 »	Arrêt de l'expérience.

- 30 sept. Reprise de l'expérience.
 17 cm. Hg Soulevé passivement.
 22,3 à 23 » 3 bulles par l'anús.
 30 » Arrêt de l'expérience.
- 2 oct. Autopsie: opération réussie, vessie natatoire presque vide, intestin plein de gaz.

Tanche 72.

- 5 août. Décompression: première bulle 2,6 cm. Hg.
 16 août. Section bilatérale du vague intestinal.
 17 août. Décompression:
 1 à 34,5 cm. Hg Rien.
 34,5 à 34,7 » Série de bulles. Arrêt de l'expérience.
- 16 sept. (soit un mois plus tard). Décompression:
 1 à 44 cm. Hg Rien. Le poisson reste au fond.
 44,1 à 44,3 » 2 bulles. Arrêt de l'expérience.
- 18 sept. Autopsie: opération réussie, vessie tout à fait vide, ratatinée, intestin plein de gaz.

Tanche 69.

- 5 août. Décompression: première bulle: 3 cm. Hg.
 12 août. Section bilatérale du nerf vague intestinal.
 14 août. Décompression:
 1-21 cm. Hg Rien.
 21 » Une petite bulle.
 23,9 » Une petite bulle.
 34,5 » Série de bulles.
 Arrêt de l'expérience.
- 15 août. Reprise de l'expérience.
 25,5 cm. Hg Une petite bulle.
 40,7 » Une série de bulles.
- 8 août. Autopsie: opération réussie; vessie à poche craniale presque normale; poche caudale presque vide.

Tanche 79.

- 14 sept. Décompression témoin:
 10 cm. Hg Première bulle.
- 15 sept. Section bilatérale du nerf vague intestinal.
- 15 sept. 5 heures après l'opération, décompression:
 13 cm. Hg 4 bulles.
 36 » Série de 7 bulles.
 Arrêt de l'expérience.

- 7 oct. Reprise de la décompression.
 20,5 cm. Hg Une bulle.
 21 » Soulevé passivement.
 33 » Série de bulles.
 43-43,5 » Série de bulles.
 50 » Arrêt de l'expérience.
- 12 oct. Reprise de l'expérience.
 19 cm. Hg Soulevé passivement.
 27-50 » Emission irrégulière de bulles tant p
 la bouche que par l'anus.
- 15 oct. 26 cm. Hg Soulevé passivement.
 32-50 » Emission de bulles surtout par l'anus.
- 4 nov. 16 » Soulevé passivement.
 23-50 » Emission de bulles exclusivement p
 l'anus.
- 8 nov. Autopsie: opération réussie, vessie à moitié pleine, intest
 plein de gaz.

Tanche 77.

- 24 sept. Décompression témoin:
 7,2 cm. Hg Première bulle.
- 24 sept. Section bilatérale du nerf vague intestinal.
- 25 sept. Décompression:
 17 cm. Hg Soulevé passivement.
 37 » Emission de huit bulles.
- 7 oct. 12 cm. Hg Soulevé passivement.
 28-30 » 3 bulles par l'anus.
 40,5 » 1 bulle par la bouche.
 45 » 1 bulle par l'anus.
 50 » Arrêt de l'expérience.
- 12 oct. 29-30 cm. Hg 5 bulles par l'anus.
 36 » Rejet des aliments par la bouche, sui
 de 7 bulles.
 50 » Arrêt de l'expérience.
- 4 nov. 11 cm. Hg Soulevé passivement.
 22 » Rejet de bulles par l'anus. Arrêt
 l'expérience.
- 6 nov. Autopsie: opération réussie, vessie à moitié pleine, intest
 plein de gaz.

Scardinius 11.

- 25 août. Décompression témoin:
 5,5 cm. Hg Première bulle par bouche.
- 25 août. Section bilatérale du nerf vague intestinal.

- 26 août. Décompression:
 1-32 cm. Hg Rien.
 32,3 » Emission d'une série de bulles par la bouche. Arrêt de l'expérience.
- 20 sept. 10 cm. Hg Soulevé passivement.
 37,6 » Série de bulles.
 48 » Série de bulles.
 50 » Arrêt de l'expérience.
- 27 sept. 19,5 cm. Hg Une bulle par l'anus.
 23 » Soulevé passivement.
 24,5-60 » Emission d'une vingtaine de bulles par l'anus.
- Autopsie: opération réussie, vessie à moitié pleine; dans l'intestin quelques bulles de gaz.

Vengeron 74.

- 22 sept. Décompression témoin:
 5,2 cm. Hg Première bulle par bouche.
- 23 sept. Section bilatérale du nerf vague intestinal.
- 23 sept. 5 heures après l'opération, faite sans anesthésie, décompression:
 6,8 cm. Hg Une petite bulle.
 19,6 à 20 » Série de 10 bulles environ.
 30,5 » Série de 12 bulles environ.
 30,6-44 » Rejet presque continu de toutes petites bulles.
 45 » Arrêt de l'expérience.
- L'animal tombe au fond du vase, une fois la pression normale rétablie.
- 24 sept. Poisson toujours au fond du vase, couché sur le flanc.
- 27 sept. Toujours même position.
- Autopsie: opération réussie, vessie à moitié vide. Intestin vide.

Vengeron 72.

Résultat presque identique, mais ce poisson avale des gaz qu'il introduit dans l'intestin.

Résumé.

Dans les quinze cas, les résultats obtenus sont parfaitement comparables:

1° La section bilatérale du nerf vague intestinal empêche l'ouverture du canal pneumatique. Lors de la décompression, l'émission des bulles gazeuses subit un fort retard.

2° Une fois que le passage est forcé, le gaz vésical s'échappe abondamment, par séries de 5 à 12 bulles environ, puis le canal se referme.

3° La vessie, partiellement vidée, ne semble plus se remplir, ni par sécrétion, ni par déglutition d'air atmosphérique.

4° Le poisson peut cependant remplir d'air son intestin, pour remplacer les gaz vésicaux manquants.

5° Lors des décompressions ultérieures, les bulles gazeuses proviennent en grande partie de l'intestin. Elles s'échappent aussi bien par la bouche que par l'anus.

b) *Section du nerf vésical gauche sur le sphincter pneumatique.*

Matériel: 5 Tanches opérées et une ayant subi une opération témoin.

Tanche 80.

- 5 oct. Décompression témoin:
 9,4 cm. Hg Première bulle par la bouche.
- 18 oct. Section du nerf vague gauche, sur le sphincter pneumatique: opération sans anesthésie (pour éviter l'action du chloroforme ou de l'éther). 5 heures après l'opération, décompression:
 1-17 cm. Hg Animal calme.
 17 » Soulevé passivement.
 34,2 » Une petite bulle.
 37 » Explosion de la vessie.
- Autopsie: opération réussie; vessie montrant la rupture de poche craniale sur la ligne médio-ventrale (chez les Cyprinidés, la déchirure, par explosion, se fait toujours à cet endroit).

Tanche 81.

- 5 sept. Décompression témoin; première bulle à 9 cm. Hg.
 Section du nerf vague gauche sur le sphincter: opération comme ci-dessus, sans anesthésie. Assez forte hémorragie. Après l'opération le poisson est vif et paraît tout à fait normal. Décompression:
 1-24 cm. Hg Rien.
 24 » Soulevé passivement.
 54 » Explosion de la vessie sans rejet préalable de bulles.

J'ai fait alors avec ce poisson un autre essai: tout le flanc gauche du poisson est enlevé; la vessie est mise à nu et l'animal est attaché sur le fond d'une cuve. Une ligature du *ductus communicans* élimine la poche craniale déchirée. La poche postérieure de la vessie est mise en rapport avec une pompe foulante et un manomètre. Le but de cette expérience est de mesurer la résistance du canal pneumatique à la sortie de l'air.

La pompe est mise en marche: lorsque la pression à l'intérieur de la vessie atteint 50 cm. Hg (pression atmosphérique + 50 cm. Hg), aucune bulle de gaz n'a encore passé par le canal. Cette surpression est maintenue. La section de l'œsophage, en arrière et en avant du sphincter, soustrait celui-ci à toute influence nerveuse centrale. Le gaz reste emprisonné dans la vessie. La section de la partie antérieure du sphincter ne provoque pas de modification. Ce n'est qu'après la section de la partie postérieure du sphincter, que la vessie peut enfin se vider.

Tanche 82.

Animal témoin, qui subit un traitement analogue à celui des poissons opérés, avec la seule différence que le nerf n'est pas sectionné. La décompression post-opératoire donne le résultat des animaux tout à fait normaux. La fermeture du canal pneumatique ne saurait donc être imputée à la douleur ou à l'hémorragie.

Tanche 83.

19 oct.	Décompression:	
	6,5 cm. Hg	Première bulle par bouche.
20 oct.	Opération sans anesthésie. 2 heures après, décompression:	
	15 cm. Hg	Soulevé passivement.
	29 »	Rejet de 4 bulles.
	32,5 à 33,5 »	3 bulles.
	35 »	Arrêt de l'expérience.
21 oct.	10 cm. Hg	Soulevé passivement.
	22-50 »	Rejet assez régulier de bulles.
22 oct.	26,5 cm. Hg	Soulevé passivement.
	28-50 »	Rejet de bulles surtout par l'anus.
3 nov.	26-50 cm. Hg	Rejet de bulles surtout par l'anus.
18 nov.	7 cm. Hg	Soulevé passivement.
	8 »	Une bulle par la bouche.

Autopsie: section du vague réussie. Intestin plein d'air. Vessie assez bien remplie, mais pas du tout gonflée.

Tanche 84.

9 oct.	Décompression témoin:	
	6,5 cm. Hg	Première bulle par la bouche.

- 21 oct. Opération sans anesthésie. Décompression:
 0-47 cm. Hg Pas de bulle.
 47-55 » Quelques petites bulles s'échappent par la bouche.

Arrêt de l'expérience et rétablissement de la pression normale

La vessie est alors adaptée à la pompe foulante. La surpression monte jusqu'à 50 cm. Hg, sans que des gaz puissent sortir par le canal. La vessie fait alors explosion.

Tanche 85.

- 19 oct. Rejet de la première bulle à 3 cm. Hg de décompression.
 20 oct. Opération: une grande fenêtre, taillée dans le flanc du poisson met à nu la vessie et le canal. L'animal est attaché sur le fond de la cuve. Le nerf vague est intact. Décompression: bulle par la bouche à 26, 27, 27,4 cm. Hg. Arrêt. Avant le rejet de bulles, on voit la vessie se distendre de plus en plus. C'est sans doute la cause du retard dans l'émission des 3 bulles

Après le rétablissement de la pression normale, je sectionne soigneusement le nerf vésical gauche sur le sphincter. Immédiatement après décompression: au fur et à mesure que la pression externe baisse, la vessie se gonfle, se distend. Le canal pneumatique reste fermé, même pour la décompression considérable de 60 cm. Hg. L'expérience est alors arrêtée. Retour de la pression normale.

La poche postérieure est ensuite fixée sur la pompe foulante: la surpression de 52 cm. Hg ne donne aucun résultat: le gaz ne s'échappe pas de la vessie, qui est très fortement gonflée.

Je tue alors l'animal par la section de la tête (ce qui élimine d'une façon certaine les centres nerveux).

Lentement, la pression augmente dans la vessie: à une surpression de 32 cm. Hg, elle éclate, sans que le canal se soit ouvert. (Il est curieux de constater que, cette fois, la pression de 32 cm. Hg fait exploser la vessie alors que la pression de 52 cm Hg n'avait pas eu cet effet, un peu plus tôt.

Résumé.

1° Dans les cinq cas, la section du nerf vésical gauche, sur le sphincter, a eu pour effet un fort retard dans l'émission des bulles gazeuses.

2° Dans quatre cas, la fermeture ou l'obstruction du canal fut tellement forte que la vessie a fait explosion sans avoir pu échapper du gaz par le canal¹.

¹ Il est possible que ce résultat soit dû à une obstruction mécanique du canal au niveau du sphincter, consécutive à l'absence de relâchement de la musculature. Il peut s'agir soit d'un bouchon muqueux, soit de la dilatation d'un cul-de-sac latéral comprimant le trajet principal.

3^o Dans un cas (Tanche 83), j'ai observé les mêmes résultats que lors de la section bilatérale du nerf vague intestinal, en avant du sphincter. Cependant, à l'autopsie, la vessie m'a semblé être mieux remplie.

c) *Section du nerf intestinal gauche, en avant du sphincter.*

Matériel: 2 Tanches, 4 Vengerons, 1 *Scardinius*, soit au total 7 poissons.

Exemples:

Vengeron III.

13 juin. Section du nerf.

14 juin. Décompression:

15,5 cm. Hg	7 à 8 bulles par la bouche.
30 »	Environ 10 bulles par la bouche.
40 »	» 15 » » » »
49 »	» 15 » » » »
50 »	Arrêt de l'expérience.

16 juin. L'animal se distingue à peine des poissons normaux.

Décompression:

7 cm. Hg	Soulevé passivement.
23 »	3 petites bulles. Arrêt immédiat.

Autopsie: opération réussie, vessie à moitié pleine, intestin gonflé d'air.

Vengeron III.

17 juin. Section du vague intestinal gauche.

18 juin. Décompression:

23 cm. Hg	8 bulles à la fois.
34 »	1 bulle.
35 »	1 bulle.
38 »	15 bulles environ.
39 »	1 bulle.
41 »	3 bulles.
43 »	3 bulles.
44-50 »	Environ 15 bulles.
50 »	Arrêt de l'expérience.

Au retour de la pression normale, le poisson tombe au fond. La radiographie montre une vessie moins dégonflée que celle des animaux normaux ayant subi une semblable décompression.

20 juin. Nouvelle radiographie: la vessie est dans le même état, mais l'intestin est plein de gaz (fig. 6, pl. 6).

24 juin. L'allure du poisson semble normale.

27 juin. Autopsie: opération réussie, vessie flasque, intestin gonflé d'air.

Vengeron 57.

- 28 août. Décompression pour l'émission de la première bulle: 4,6 cm. Hg.
 1^{er} sept. Section du nerf vague intestinal gauche, en avant du sphincter.
 2 sept. Décompression:
 0-36 cm. Hg Rien.
 36,5 » Emission d'une série de petites bulles.
 Arrêt de l'expérience.
- 22 sept. . Décompression:
 1 cm. Hg Soulevé passivement.
 30,2 » Emission de 9 bulles.
 45 » Emission de 14 bulles.
 50 » Arrêt de l'expérience.
- 6 oct. Décompression:
 7 cm. Hg Soulevé passivement.
 43-45 » Quelques bulles par la bouche.
 45-50 » 5 bulles par l'anus.
 Arrêt de l'expérience.

Le poisson nage très facilement et semble peu alourdi, ce qui se comprend, vu la petite quantité de gaz rejetée. Autopsie: vessie bien remplie, mais pas gonflée; un peu d'air dans l'intestin.

Un *Scardinius* n° 8 et une *Tanche* n° 70 donnent des résultats presque semblables: retard dans l'émission des bulles, émission par série, remplissage du tube digestif par de l'air. L'autopsie, faite 35 jours après l'opération chez le *Scardinius*, 55 jours après l'opération chez la *Tanche*, révèle dans les deux cas une vessie bien remplie, mais pas gonflée. L'intestin ne renferme à ce moment point de gaz.

Tanche 76.

- 25 sept. Section du nerf. Décompression:
 16 cm. Hg 3 bulles.
 20,5 » 2 bulles.
 Arrêt de l'expérience.
- 7 oct. Décompression:
 14,2 cm. Hg 1 bulle.
 15,1 » 1 bulle.
 20,5 » 1 bulle.
 23-50 » Emission assez régulière de bulles gazeuses.
- 12 oct. Décompression: le rejet de bulles est assez régulier, il commence à 7,6 cm. Hg.
- 4 nov. Le rejet de bulles commence à 18 cm. Hg, il est assez régulier. Jamais ce poisson n'a rejeté de bulles par l'anus.

Vengeron 66.

- 24 sept. Section du nerf.
 25 sept. Décompression:
 13,5 cm. Hg Série de bulles.
 20-26 » 5 bulles.
 30 » Série de bulles.
 Arrêt de l'expérience.
- 7 oct. Décompression: l'émission de bulles par la bouche a lieu à 14,5 cm. Hg de décompression; elle est assez régulière jusqu'à 50 cm. Hg.
- 15 oct. La décompression donne le même résultat; elle commence à 7 cm. Hg.
- 5 nov. Même résultat. Début du rejet à 9,5 cm. Hg.

Résumé.

1^o Dans les sept cas, la décompression après l'opération a eu les mêmes effets qu'après la section bilatérale du nerf vague intestinal en avant du sphincter pneumatique: retard dans l'émission des bulles; rejet par séries de bulles successives.

2^o Les décompressions ultérieures donnent des résultats variables. Il faut, en effet, noter que dans l'ensemble, par suite de la section du nerf, la vessie se remplit mal ou pas du tout. La faible pression à son intérieur retardera l'émission des gaz. D'autre part, les poissons avalant de l'air qui passe dans l'intestin, cet air, pendant la décompression, s'échappe, soit par la bouche, soit par l'anus. Pour ces raisons, seule la première décompression donne des résultats faciles à interpréter.

D. AUTRES FACTEURS QUI RETARDENT L'ÉMISSION DES BULLES GAZEUSES.

a) Parmi les autres facteurs qui retardent l'émission des bulles gazeuses, je citerai en premier lieu la pression hydrostatique. On conçoit facilement qu'un poisson qui vit à une profondeur de 1000 mètres, où il supporte une pression de près de 100 atmosphères, peut subir une diminution de pression de quelques cm. Hg, sans que la variation de pression dans la vessie entraîne pour autant une émission de gaz.

b) Le vidage partiel de la vessie natatoire, avant la décompression, retarde également l'émission gazeuse. Deux cas sont possibles:

- α) La vessie a été vidée par une décompression préalable.
- β) La vessie a été vidée par une ponction vésicale.

α) Un animal, qui vient de subir l'expérience de la machine pneumatique et qui a rejeté des bulles, n'en crachera à la seconde expérience qu'à partir du moment où la pression sera tombée approximativement à la valeur minimale de la première expérience.

Exemple: Une Tanche est soumise à une première décompression: rejet de bulles pour des décompressions de 4,7; 5,9; 6,8; 7,9; 8,5; 10; 10,7; 11,3; 12,8; 14,1; 15 cm. Hg. Arrêt de l'expérience

Cinq minutes après, deuxième décompression: De 0-14 cm. Hg pas de bulle. Le rejet commence à 14,4 cm. Hg, 15,3, etc. Cela se comprend. Le contraire étonnerait. Même si les gaz rejetés provenaient de tout le corps et au cas où « la vessie n'en céderait ni plus ni moins que les autres organes » (RABAUD et VERRIER), il en serait ainsi.

β) Mais, où la théorie des auteurs précités trouve un nouveau démenti, c'est dans le cas d'une ponction vésicale.

Exemple: Cinq Tanches et cinq Vengerons sont ponctionnés. La quantité de gaz prélevée est de 3 à 5 cc³. Soumis à la décompression ces animaux ne rejettent de bulles que lorsque la pression est tombée de 25 à 36 cm. Hg environ, selon les individus. Si la quantité de gaz rejetée par le poisson était proportionnelle au poids de l'animal (RABAUD et VERRIER) et non pas à la quantité de gaz contenue dans la vessie, ce retard ne s'expliquerait pas.

c) KUIPER signale que le courant électrique a le même effet que les anesthésiques: fort retard dans l'émission des bulles gazeuses. Je n'ai pas refait d'expériences à ce sujet.

d) Des facteurs psychiques, tels que la crainte, peuvent aussi jouer un rôle. Contrairement à ce qui se passe chez les Vairons, j'ai observé, chez les Vengerons, un fort retard de l'émission gazeuse dû à la crainte. Un lot de douze Vengerons est divisé en deux parties égales. Six poissons sont transportés dans la machine pneumatique. Après un moment d'excitation, tous les animaux se calment. L

décompression commence à ce moment. Les trois premières bulles sont rejetées pour les décompressions de :

Vengeron n° 12	5 cm. Hg	6,8 cm. Hg	10,1 cm. Hg
» 13	8,8 »	9,2 »	10,5 »
» 14	8,1 »	11,4 »	12 »
» 15	1 »	2 »	4 »
» 16	3,5 »	7 »	10,5 »
» 17	4,5 »	5,1 »	6 »
	<hr/>		
Moyenne	5,15 cm. Hg		

L'autre lot subit la décompression immédiatement. Tous ces animaux sont affolés, nerveux.

Vengeron n° 6	27 cm. Hg	4 bulles à la fois
» 7	21,4 »	2 bulles à la fois
» 8	27,1 »	4 bulles à la fois
» 9	21,9 »	1 bulle
» 10	10,3 »	1 bulle
» 11	21 »	2 bulles
	<hr/>	
Moyenne:	21,45 cm. Hg	

La différence entre les deux groupes est donc de 16,3 cm. Hg. Ceci explique peut-être pourquoi les Physostomes retirés très brusquement d'une grande profondeur arrivent à la surface la vessie gonflée, le corps distendu. L'expérience montre que le rejet de bulles est bien un processus physiologique actif.

4. Résistance du canal pneumatique au passage des gaz.

Pour étudier le fonctionnement du sphincter pneumatique, GUYÉNOT a utilisé, en plus des expériences de décompression, une autre méthode consistant à introduire une canule dans la vessie postérieure et à produire à l'intérieur de l'organe une pression croissante. On cherche alors quelle est la plus petite pression nécessaire pour amener l'expulsion des premières bulles de gaz. Grâce à cette technique GUYÉNOT a pu constater que la résistance du sphincter diminuait graduellement si les animaux étaient tués par hémorragie et qu'une fois la mort élémentaire survenue, cette résistance devenait constante et faible. Elle mesure alors l'obstacle purement physique opposé par la conformation du renflement

œsophagien du canal pneumatique à la sortie des gaz de la vessie.

J'ai utilisé une méthode analogue à plusieurs reprises. Le poisson, couché sur le côté droit, est solidement attaché au fond d'une cuve. Une large fenêtre, taillée dans le flanc gauche, met à nu toute la vessie natatoire et le canal pneumatique. L'extrémité postérieure de la vessie est perforée et fixée sur une canule reliée à une pompe foulante, munie d'un manomètre. La pompe est constituée par une bouteille pourvue de deux ouvertures à robinet. Une des deux ouvertures, reliée à une conduite d'eau à haute pression, sert à laisser pénétrer l'eau dans le flacon, ce qui a pour effet de réduire le volume gazeux, donc d'augmenter la pression. L'autre robinet est en rapport avec le manomètre et la vessie natatoire. On comprime l'air dans la bouteille, puis on ouvre très doucement le robinet d'échappement. La pression gazeuse monte alors dans la vessie, qui se distend. Lorsqu'on a atteint une certaine pression, le gaz s'échappe par le canal pneumatique et la bouche du poisson. On lit la pression et on ferme immédiatement le robinet du flacon. Les gaz s'échappant de la vessie, la pression baisse lentement, jusqu'au moment où le canal se ferme à nouveau. Nouvelle lecture au manomètre. On recommence plusieurs fois, afin de pouvoir calculer des valeurs moyennes. On peut ensuite modifier les conditions de l'expérience en coupant les nerfs vagues intestinaux, ou en décapitant l'animal, etc.

J'ai fait d'assez nombreux essais, mais les résultats sont parfois contradictoires.

1^{re} série d'expériences. — Pour deux Tanches vigoureuses et bien vivantes, on constate que la première émission de bulles gazeuses se produit pour des pressions moyennes de 9 et 5 cm. Hg. On pratique ensuite la section du nerf vague gauche, en avant du sphincter pneumatique. On sait que cette opération paralyse l'ouverture physiologique de ce sphincter. En effet, les premières bulles ne sont plus émises que pour des pressions moyennes de 19 et 22,5 cm. Hg respectivement. La section de la tête et la destruction de la moelle n'ajoutent rien à cette action paralysante, l'ouverture du sphincter continuant à ne se produire que pour des pressions de 18,8 et 21 en moyenne. Enfin, lorsque le poisson est mort et que le tonus du sphincter cesse, celui-ci n'offre plus qu'une

résistance physique: il suffit alors d'élever la pression gazeuse dans la vessie à 3,6 et 3,8 cm. Hg pour que le dégagement de bulles gazeuses se produise.

Le tableau 16 résume les résultats de cette série.

TABLEAU 16.

Deux animaux en bonne santé.

Tanche n° 147		Tanche n° 149	
A	B	A	B
Pression nécessaire pour forcer le canal	Pression à laquelle l'émission gazeuse s'arrête	Pression nécessaire pour forcer le canal	Pression à laquelle l'émission gazeuse s'arrête
7 cm. Hg	2,4 cm. Hg	6,5 cm. Hg	3 cm. Hg
8	6,2	4	2,4
13	5	5	2,5
8,8	4,5	—	—
<hr/>		<hr/>	
Moyennes	9 cm. Hg	→	4,5 cm. Hg
Section du nerf vague gauche, en avant du sphincter pneumatique.			
19 cm. Hg	10 cm. Hg	21 cm. Hg	11,7 cm. Hg
19	14	24	10,9
<hr/>		<hr/>	
Moyennes	19	→	12
Section de la tête et destruction de la moelle (n. vague déjà coupé).			
18 cm. Hg	16 cm. Hg	24 cm. Hg	10,4 cm. Hg
19,6	14,2	18	11
<hr/>		<hr/>	
Moyennes	18,8	→	15,1
Mort élémentaire, 12 heures plus tard.			
3,4 cm. Hg	2 cm. Hg	3,8 cm. Hg	2,2 cm. Hg
3,8	1,9	3,7	2,2
<hr/>		<hr/>	
Moyennes	3,6	→	2

2^{me} série. — Quatre Vengerons ont subi la section des nerfs vagues intestinaux depuis un certain temps: V. 50 depuis 26 jours; V. 52 depuis 33 jours; V. 53 depuis 32 jours; V. 57 depuis 36 jours.

On constate qu'il faut, comme toujours après cette opération, une pression élevée à l'intérieur de la vessie (17,6 cm. Hg en moyenne) pour que les premières bulles s'échappent. Le dégagement s'arrête lorsque la pression est tombée en moyenne à 8,67.

Dans un deuxième temps, je supprimai les centres nerveux par section de la tête et destruction de la moelle. Ici encore, cette opération n'ajouta pratiquement rien à l'action paralysante due

à la section des nerfs vagues. Les résultats sont résumés dans le tableau suivant (17):

TABLEAU 17.

Poisson	Premier temps (nerfs vagues sectionnés)		Deuxième temps (destruction des centres)	
	cm Hg	cm Hg	cm Hg	cm Hg
Vengeron 50	Début 13,16	Fin 7,04	Début 14,46	Fin 6,71
» 52	» 20,56	» 9,4	» 14,67	» 6,84
» 53	» 16,12	» 7,46	» 15,45	» 7,94
» 57	» 20,51	» 10,78	» 16,48	» 8,12
Moyennes .	» 17,6	» 8,67	» 15,25	» 7,4

3^{me} série. — Quatre Tanches ont également subi la section de nerfs vagues, respectivement depuis 46, 44, 33 et 48 jours. La première émission de bulles commence pour des pressions de 14 à 20 cm. Hg. On pratique ensuite la destruction des centres nerveux. Pour les trois premiers animaux, le dégagement de bulle commence entre 13 et 17 cm. Hg. Le quatrième fait exception en effet, il faut atteindre l'énorme pression de 44 cm. Hg pour qu'une bulle gazeuse puisse enfin s'échapper. Il est évident qu'il s'agit ici d'un de ces cas d'obstruction que l'on observe parfois et qui peuvent être dus, soit à l'introduction dans le canal d'une boue de mucus, soit à la dilatation d'un des culs de sac latéraux qui présente le canal à l'intérieur du sphincter et qui peuvent comprimer le trajet principal. Le tableau suivant (18) résume les résultats de cette série.

TABLEAU 18.

Quatre Tanches.

N°	1° Section du nerf vague int.		2° Après destruction des centres nerveux	
	A	B	A	B
T. 65	15,76	9,16	12,92	8,38
T. 70	14	7,34	17,36	9,97
T. 72	20,71	14,47	14,8	10,53
T. 73	16,05	9,37	44	35,10

4^{me} série. — J'ai répété l'expérience avec trois Tanches et trois Vengerons d'abord avant toute opération, ensuite après destruction des centres nerveux. Le tableau suivant indique les résultats. Ceux-ci sont peu clairs. Il y a bien dans l'ensemble une émission plus difficile des gaz après la destruction des centres, mais la différence est peu marquée et, dans deux cas, négative (T. 75 et V. 73). Il s'agit d'ailleurs de deux animaux à comportement exceptionnel: T. 75 n'émet de bulles au premier essai que pour une pression de plus de 20 cm.; V. 73 que pour une pression de 30 cm. Il s'agit probablement d'obstructions accidentelles. On notera que, dans l'ensemble, les pressions nécessaires pour le premier rejet de gaz paraissent plus élevées dans le cas des Vengerons que dans celui des Tanches.

TABLEAU 19.
Trois Tanches et trois Vengerons.

N°	1° Sans opération		2° Après destruction des centres nerveux	
	A	B	A	B
T. 61	6,1	3	11,2	3,8
T. 74	5,5	3,3	9,76	5,14
T. 75	20,93	17,26	5,04	2,27
V. 51	15,02	11,18	20,2	11,29
V. 71	16,6	11,86	21,24	14,03
V. 73	30,1	16,28	23,1	11,8

5^{me} série. — J'ai dans quelques cas, déterminé la pression minimum pour laquelle se faisait la première émission de bulles pendant la vie d'animaux normaux et après la mort.

TABLEAU 20.

Tanches	1° Pendant la vie		2° Après la mort	
	A	B	A	B
T. 138	11,6	4,7	2,0	1,8
T. 140	—	—	4,0	0,5
T. 141	8,5	4,4	4,2	3,9
T. 143	6,0	3,5	6,0	3,2
T. 144	10,0	3,8	8,0	5
T. 139	9,0	3,8	30,0	10

La résistance à l'ouverture du sphincter pendant la vie est assez variable d'un individu à l'autre, ce qui doit dépendre du degré de tonicité du muscle. Après la mort, la résistance est sauf dans un cas, plus petite. Il faut tenir compte des obstructions accidentelles (T. 139).

6^{me} série. — Voici enfin une suite de mesures effectuées sur un même Tanche venant d'être tuée par section de la tête et destruction de la moelle. L'expérience dure 20 minutes. Au cours des 15 premiers essais, il semble que la pression nécessaire pour la sortie des bulles gazeuses diminue assez régulièrement (minimum 4 cm. au 13^{me} essai). L'expérience est interrompue huit minutes entre le 15^{me} et le 16^{me} essais. La pression nécessaire est ensuite plus élevée oscillant entre 17 et 23 cm., ainsi que le montre le tableau suivant

TABLEAU 21.

Trente mesures effectuées sur la même Tanche.

N ^o de la mesure	cm Hg		N ^o de la mesure	cm Hg	
	A	B		A	B
1	10,4	→ 3,2	16	22,0	→ 10,0
2	7,8	3,1	17	23	9
3	9,2	4,4	18	22	9,6
4	12	5,4	19	21	10
5	11	5,2	20	19	10,4
6	10	6	21	20,4	12
7	10,6	7	22	21	10,2
8	9,2	6	23	19	10,4
9	9	5,7	24	18	8
10	8,4	5,4	25	17,8	8
11	8	5	26	18	7,8
12	8	2,6	27	17	7,4
13	4	2,5	28	18,2	6
14	5,7	2,8	29	17,8	7
15	6,2	3,6	30	18	7,4

Entre les mesures 15 et 16, l'expérience a été interrompue pendant 8 minutes.
Durée de l'expérience: 20 minutes.

Il est évident que ces quelques essais, dont les résultats sont parfois contradictoires, ne permettent pas une analyse complète du mécanisme d'ouverture du sphincter pneumatique. Ils montrent en tout cas, que cet organe offre une certaine résistance au passage des gaz et que cette dernière n'est pas purement physique; elle

est fonction, dans l'animal vivant, du tonus musculaire et de l'innervation.

CONCLUSIONS.

1^o Ainsi que GUYÉNOT et KUIPER l'ont reconnu, le renflement œsophagien du canal pneumatique des Cyprinidés oppose une résistance physiologique à la sortie des gaz de la vessie. Le trajet du canal y est contourné, presque capillaire, hérissé de diverticules. Le tout est entouré d'une forte couche de fibres musculaires circulaires striées qui, sans constituer un anneau dense de fibres, n'en joue pas moins le rôle d'un sphincter. Le nom de *sphincter pneumatique* donné par GUYÉNOT à cette région est parfaitement justifié.

2^o Toute une série de conditions, abaissement de la pression externe, augmentation de la pression interne, allègement artificiel du poisson, excitations diverses, déclenchent l'*ouverture du sphincter* et la sortie de bulles gazeuses venant de la vessie. Les deux dernières sortes de conditions, notamment l'injection d'air dans la cavité générale et les excitations sensorielles, qui n'augmentent pas la pression dans la vessie, prouvent que l'ouverture est la conséquence d'un acte physiologique et ne correspond pas seulement à une résistance physique vaincue par une différence de pression.

3^o Ainsi que GUYÉNOT et KUIPER l'ont constaté, l'*anesthésie* a pour conséquence un retard considérable dans l'ouverture du canal qui ne se produit que pour des pressions bien supérieures. C'est là une nouvelle preuve que l'ouverture est normalement un processus physiologique suspendu par l'anesthésie.

4^o La résistance opposée par le tonus du sphincter pneumatique est fonction de son *innervation*. Comme l'a montré KUIPER, le rameau intestinal du nerf vague contient les fibres capables d'inhiber le tonus et de provoquer l'ouverture physiologique du sphincter. J'ai constaté que la section bilatérale du vague, et, d'une façon moins constante, la section unilatérale agissent comme l'anesthésie, en retardant l'ouverture du sphincter. Des facteurs psychiques peuvent agir dans le même sens.

5^o D'une façon générale ces résultats trouvent leur confirmation dans une autre série d'expériences où l'animal est fixé, le flanc largement ouvert, sur une cuve et où l'on produit directement à

l'intérieur de la vessie une augmentation de pression. On note alors à quel moment les premières bulles peuvent franchir le sphincter. Les résultats sont toutefois plus variables, ce qui est dû sans doute aux troubles multiples qu'engendre nécessairement cette technique opératoire.

Il est certain que, pendant la vie, le sphincter pneumatique n'oppose pas une simple résistance physique à la sortie des gaz de la vessie. Il résiste par sa tonicité; son ouverture est un acte réflexe que suppriment l'anesthésie et le défaut d'innervation.

CHAPITRE VII.

DENSITÉ DU POISSON

1. Introduction et historique.

La présence, dans un poisson, d'une masse gazeuse incluse dans la vessie natatoire, et dont le volume peut atteindre le dixième de celui du corps, a pour conséquence nécessaire d'alléger l'animal et d'en diminuer la densité. C'est là, semble-t-il, une proposition évidente. L'objection, tirée du fait que certains poissons n'ont pas de vessie aérienne, prouve simplement que celle-ci n'est pas toujours indispensable, et non qu'elle n'a pas de fonction lorsqu'elle existe.

Si la masse gazeuse enfermée dans la vessie était invariable, l'organe n'en jouerait pas moins un rôle hydrostatique indéniable, intervenant dans l'attitude, l'équilibre et la locomotion du poisson, puisque son volume est nécessairement fonction de la pression qu'il supporte, c'est-à-dire des fluctuations de la pression atmosphérique et de la hauteur de la colonne d'eau qui pèse sur l'animal aux différents niveaux où il peut se trouver. Tout déplacement vertical du poisson retentit nécessairement sur sa densité.

Des observations quotidiennes attestent ce rôle hydrostatique de la vessie natatoire. On sait que souvent les poissons, immédiatement après la mort et avant toute putréfaction, flottent, le ventre en l'air, à la surface de l'eau. Tout le monde a pu constater avec quelle aisance certains poissons sont capables de nager et de se maintenir immobiles à un niveau donné, en n'utilisant que de rares et presque imperceptibles ondulations de leurs nageoires.

On pourra parler de fonction hydrostatique de la vessie natatoire si l'organisme possède des mécanismes régulateurs qui lui permettent de faire varier, selon les circonstances, la masse gazeuse incluse dans sa vessie et, par suite, de modifier son volume et sa densité.

DELAROCHE (1809) fut un des premiers à considérer que la vessie natatoire a pour rôle essentiel de donner aux poissons une densité égale à celle de l'eau. Il remarque, en effet, que les poissons dépour-

vus de vessie sont toujours plus lourds que l'eau, tandis que ceux qui en possèdent une ont généralement une densité très voisine de celle de l'eau, avec des fluctuations dans les deux sens. Tous les auteurs qui ont suivi, MONOYER (1866), MOREAU (1876), JAEGER (1903), REGNARD (1891), LEDEBUR (1928) et d'autres, n'ont pu que confirmer cette interprétation.

Le mélange gazeux enfermé dans la vessie est, d'après cette conception, en équilibre de pression avec la pression totale supportée par le poisson. Dès que cette dernière baisse, la vessie tend à se dilater, son volume augmente. Les tissus du poisson étant pratiquement incompressibles, l'animal entier augmente de volume dans la même mesure que sa vessie. L'accroissement de la pression externe provoque, au contraire, une diminution du volume de la vessie, donc du poisson lui-même. Le poids de l'animal ne subissant pas de variations correspondantes, sa densité se trouve modifiée dès que le volume diminue ou augmente.

MOREAU (1876) admit que, pour une variation temporaire de la pression externe, comparable à ce qui se passe lorsqu'un poisson s'élève ou s'abaisse en nageant, le volume de la vessie natatoire suivrait la loi de MARIOTTE ¹.

Il est évident que la mesure de la densité des poissons est un des moyens les plus directs de vérifier le bien-fondé du rôle hydrostatique attribué à la vessie natatoire. DELAROCHE effectua des mesures précises afin de comparer des poissons naturellement dépourvus de vessie et des poissons dont l'organe avait été complètement vidé de son contenu gazeux. Il trouva que les densités étaient, dans les deux cas, du même ordre. Il donne, par exemple, les valeurs suivantes:

Poissons sans vessie		Poissons à vessie vidée	
<i>Raja clavata</i>	1,074	<i>Cyprinus carpio</i> . .	1,07
<i>Pleuronectes solea</i> . .	1,087	<i>Perca fluviatilis</i> . .	1,08
» <i>platessa</i>	1,066	<i>Clupea harengus</i> . .	1,06

Tous ces poissons sont nettement plus lourds que l'eau.

¹ Ainsi que nous l'avons vu plus haut, MOREAU a démontré que s'il s'agit d'une variation prolongée de la pression externe (poisson amené, par exemple à vivre pendant plusieurs jours à une certaine profondeur), des mécanismes régulateurs interviennent qui permettent à l'animal de s'adapter lentement à ces conditions nouvelles en faisant varier la masse de gaz contenue dans la vessie natatoire.

Selon CHABRY (1884), le poisson n'acquiert pas exactement la densité de l'eau mais seulement une densité très voisine, avec des fluctuations en plus ou en moins selon les espèces. Presque toujours la densité est supérieure à celle de l'eau.

MAGNAN (1929) a donné une longue liste des poissons qui, après la mort, tombent au fond ou, au contraire, flottent à la surface. Parmi ces derniers figurent le Meunier, le Gardon, la Féra, l'Ablette, la Brème, la Perche, le Lieu, le Grondin. Toutes les espèces sont donc loin d'être équidenses. Les poissons d'eau douce possèdent une densité extrêmement voisine de celle de l'eau dans laquelle ils vivent, souvent légèrement inférieure, plus rarement supérieure. Les poissons marins sont presque tous plus pesants que l'eau ordinaire et parfois aussi plus lourds que l'eau de mer. Cependant on peut dire qu'en général ils ont à peu près la même densité que leur milieu naturel, sauf quand ils vivent sur le fond de la mer, comme les Raies et les Pleuronectes, ou s'ils sont dépourvus de vessie natatoire. Il résulte de ces observations que la densité des poissons est si voisine, dans la plupart des cas, de celle de leur milieu, que la plus petite modification de volume de leur corps peut suffire pour les faire s'enfoncer ou monter à la surface.

Voici un certain nombre de déterminations de densité effectuées par MAGNAN :

TABLEAU 22.

Poissons	Densité par rapport à l'eau	Densité par rapport au milieu naturel
Roussette	1,06	1,03
Esturgeon	1,05	1,02
Brochet	1,00	1,00
Maquereau	1,07	1,04
Meunier	0,95	0,95
Vairon	0,98	0,98
Perche	1,00	1,00
Mulet doré	1,02	0,99
Lieu	1,02	0,99
Carpe	0,99	0,99
Tanche	1,00	1,00
Rotengle	0,99	0,99
Grondin lyre	1,03	1,00
Motèle brune	1,07	1,04
Blennie à bandes noires	1,14	1,10
Raie bouclée	1,28	1,22
Sole	1,12	1,09
Carrelet	1,25	1,21

Il faut rapprocher de ces recherches diverses observations qui soulèvent la question du rôle hydrostatique de la vessie natatoire. BAUDIN, par exemple, signale, en 1936, que la vessie natatoire provoque, par ses variations de volume, une grande sensibilité de poissons aux fluctuations de la pression barométrique. CARBONNIE (1866) avait déjà noté cette sensibilité. JAEGER, en 1904, a montré par quel fonctionnement le poisson peut, en augmentant ou en diminuant la masse gazeuse de sa vessie, régler lentement, mais avec une grande précision, son poids spécifique selon le niveau où il est amené à vivre. Les mesures effectuées par JACOBS (1932) ont de même établi que la Perche est très sensible aux faibles variations de pression extérieure et qu'au point de vue hydrostatique, sa vessie natatoire, par son adaptation aux nouvelles pressions, fonctionne avec une grande précision.

A cet ensemble de recherches, il faut opposer deux voix discordantes. ПОПТА, en 1910, nie l'existence d'une fonction hydrostatique de la vessie natatoire, en raison du trop grand écart qu'il y aurait entre la densité du poisson et celle de l'eau. Les chiffres relatés plus haut montrent le peu de fondement de cette opinion. D'autre part, RABAUD et VERRIER (1934-1939), ne croient pas non plus au rôle hydrostatique de la vessie. En premier lieu, « les variations de volume de la vessie ne sont sensibles, disent-ils, que pour de fortes dénivellations ». Ces variations seraient « inappréciables lorsqu'il s'agit de faibles écarts de pression, ceux auxquels sont soumis normalement la plupart des poissons de nos rivières et de nos côtes ». A cette affirmation, les auteurs ajoutent que la densité des espèces pourvues d'une vessie natatoire n'est pas toujours inférieure à celle des poissons qui en sont munis: « Nous avons, par exemple, constaté, assurent-ils, que la densité des Roussettes et des Rascasses dépourvues de vessie natatoire est le plus souvent inférieure à celle des Gobies, des Girelles, des Serrans à vessie natatoire volumineuse et bien vascularisée ».

Les auteurs ont publié les déterminations suivantes de densité, par rapport au milieu naturel, d'espèces avec ou sans vessie natatoire:

Espèces sans vessie:

<i>Blennius ocellaris</i>	1,200
<i>Scyllium canicula</i>	1,085
<i>Scorpaena scrofa</i>	1,100 et 1,250

Espèces ayant une vessie:

<i>Julis giofredi</i>	1,285 et 1,300
<i>Serranus cabrilla</i>	1,100 et 1,200
<i>Serranus mauri</i>	1,046 et 1,125
<i>Gobius niger</i>	1,400
<i>Mugil cephalus</i>	1,173 et 1,240

Ce tableau est destiné à montrer qu'il n'y a pas nécessairement de différence de densité entre les deux catégories de poissons. Cet argument, en le supposant fondé, ne prouve nullement que la vessie, quand elle existe, ne fasse pas varier la densité du poisson quand celui-ci s'élève ou s'abaisse. Aussi RABAUD et VERRIER ont-ils jugé nécessaire d'apporter d'autres déterminations qui posent un remarquable problème que pourront méditer les physiiciens. En effet, si l'on prend la densité de poissons normaux pourvus d'une vessie natatoire et d'individus auxquels cet organe a été extirpé, on n'observerait que des différences nulles ou insignifiantes:

TABLEAU 23.

Poissons	Individus normaux	Cystectomisés
<i>Julis giofredi</i>	1,285	1,308
» »	1,310	1,310
<i>Serranus cabrilla</i>	1,200	1,260
» »	1,120	1,120
<i>Cyprinus carpio</i>	0,99	0,99
» »	1,120	1,125
» »	1,400	1,400

Ceci prouverait que la quantité de gaz enfermée dans la vessie (dont le volume atteint parfois le dixième du volume total) « n'entre que pour une faible part dans la densité de l'animal », d'où les auteurs concluent « qu'elle intervient encore moins dans les variations que pourrait subir cette densité ».

RABAUD et VERRIER ont encore fait des constatations qui sont en contradiction beaucoup plus remarquable avec les lois de la physique. Ils ont bien constaté, disent-ils, sur des poissons dont on a sorti la vessie du corps (vessie extériorisée), que de telles vessies « changent effectivement de volume suivant la pression supportée par le poisson; seulement ce changement n'est appréciable que pour une assez grande variation de pression (une ascension rapide de 7 à 8 mètres, par exemple) ». Il n'est cependant pas nécessaire que

le volume de la vessie double ou triple pour que l'animal change de densité ! Mais voilà qui est encore plus curieux : « Ces variations disent-ils, se produisent aussi bien chez des poissons à vessie natale que chez ceux qui en sont dépourvus avant ou après opération » Quelle pourrait être l'origine de semblables variations de volume du corps d'un poisson sans vessie, lorsque la pression extérieure augmente ou diminue ?

Il est vrai que les auteurs affirment, à plusieurs reprises, qu'il est inexact de considérer les tissus du poisson comme incompressibles, car ces derniers renferment des gaz sous divers états. Or les gaz ne peuvent s'y trouver qu'à l'état de liquéfaction, de dissolution, de combinaison ou à l'état gazeux. La liquéfaction étant hors de cause et l'état gazeux également, car il y aurait alors de l'emphysème, nous n'avons à considérer que des gaz dissous ou combinés. Les auteurs croient-ils que, sous ces deux états, les gaz suivent la loi de Mariotte ?

Enfin, RABAUD et VERRIER ajoutent à l'appui de leur conception la remarquable découverte qu'ils ont faite. En effet, « les variations se produisent à l'inverse des prévisions de la théorie classique quand le poisson monte, tous ses organes perdent du gaz, la vessie diminue de volume ».

Bien que la plupart des arguments de RABAUD et VERRIER soient en contradiction avec les données les plus élémentaires de la physique et en opposition avec les déterminations de tous les autres auteurs, j'ai pensé utile de reprendre, avec une méthode aussi précise que possible, l'étude de la densité des poissons dans ses rapports avec la vessie natale.

2. Recherches personnelles sur la densité des Poissons.

Technique. — On sait que si des poissons sont maintenus à diverses profondeurs, la masse gazeuse contenue dans leur vessie augmente lentement par sécrétion de gaz si la pression extérieure s'accroît. Il en résulte que si des poissons ainsi adaptés à une certaine profondeur sont amenés rapidement à la surface, ils ont une vessie dont le volume est proportionnellement exagéré. Une mesure de densité prise dans de telles conditions serait évidemment erronée. Il faut donc exposer les poissons, pendant cette mesure à la pression même pour laquelle ils sont adaptés ou, ce qui revient

au même, les adapter pendant quelques jours aux conditions de pression dans lesquelles la détermination sera faite.

Une autre condition importante est que l'eau servant à la mesure doit avoir la même température que celle dans laquelle vit le poisson. Une différence de quelques degrés peut entraîner des erreurs considérables. Enfin, il faut éviter d'introduire, dans le système dont on prend le volume, de l'eau que le poisson pourrait apporter avec lui. J'ai opéré de la façon suivante :

1. Les poissons dont on doit mesurer la densité séjournent pendant au moins 24 heures avant l'expérience dans un bassin de 16 cm. de profondeur, dans une eau bien aérée et de température constante.

2. On retire l'eau que l'animal peut contenir dans la cavité buccale.

3. Le poisson est introduit, la tête en haut, dans une éprouvette graduée renfermant de l'eau à la même température, jusqu'à un niveau repéré.

4. On s'assure que la bouche du poisson ne contient pas de bulles d'air.

5. On fait une nouvelle lecture du niveau de l'eau dans l'éprouvette, la différence représentant le volume du poisson; cette lecture est faite avec un cathétomètre permettant d'apprécier les différences de hauteur de un vingtième de millimètre.

6. L'éprouvette est pesée avant et après l'introduction du poisson au moyen d'une balance sensible aux deux centièmes de gramme.

A. — DÉTERMINATION DE LA DENSITÉ POUR DES POISSONS POURVUS DE VESSIE NATATOIRE, AVANT ET APRÈS LA CYSTECTOMIE.

Pour préciser la part de la vessie natatoire dans l'établissement de la densité du poisson, j'ai fait, dans la plupart des cas, trois sortes de mesure: 1^o celle de la densité du poisson normal avec sa vessie en place; 2^o celle des mêmes individus après avoir extirpé la vessie par une large ouverture du flanc, de manière à pouvoir chasser tout le gaz qui s'introduit pendant l'opération dans la cavité générale; 3^o j'ai mesuré le volume de gaz contenu dans la vessie, soit en mesurant directement le volume de l'organe enlevé intact (Cyprinidés), soit en recueillant dans une éprouvette graduée

les gaz sortant de la vessie, lorsque celle-ci est adhérente au corps et doit être déchirée.

Les tableaux suivants indiquent le poids P en grammes, le volume V en centimètres cubes, et la densité d des poissons normaux, le volume du gaz contenu dans la vessie v en centimètres cubes, le poids P', le volume V' et la densité d' des mêmes poissons après cystectomie; le rapport $\frac{V}{v}$ du volume du poisson normal au volume de sa vessie, enfin une autre expression de ce même rapport $\frac{100 v}{V}$ soit le volume relatif de la vessie (en % du volume du poisson). Pour les poissons marins la colonne dm indique la densité par rapport à l'eau de mer.

TABLEAU 24.

Scardinius.

N°	P	V	d	v	P'	V'	d'	$\frac{V}{v}$	$\frac{100 v}{V}$
152	144,8	143,7	1,008	15,5	144,4	129,7	1,113	9,27	10,78
153	108,45	108,2	1,002	11,5	108	97	1,113	9,4	10,63
155	95,7	94,5	1,012	10	94,5	85,6	1,104	9,45	10,58
156	100,4	98,2	1,022	10,5	99,5	89,9	1,095	9,55	10,45
154	105,5	103,3	1,021	—	105,3	93,4	1,115	—	—
Moyennes			1,013				1,108		10,61%
Amplitude de variation			0,020				0,020		0,33

TABLEAU 25.

Perches (*Perca fluviatilis*).

N°	P	V	d	v	P'	V'	d'	$\frac{V}{v}$	$\frac{100 v}{V}$
1	45,7	45,3	1,008	3,6	45,4	41,8	1,086	12,6	7,94
2	—	—	—	—	97,1	88	1,103	—	—
3	213,5	209	1,021	—	213,5	199,8	1,065	—	—
4	55,5	55,9	0,990	—	55,7	50,2	1,096	—	—
5	42,2	42	1,004	—	42,4	39,2	1,081	—	—
6	43,5	42,9	1,026	—	—	—	—	—	—
Moyennes			1,011				1,086		
Amplitude de variation			0,026				0,038		
Un Brochet (<i>Esox lucius</i>).									
	100,8	100,1	1,007	—	100,25	94	1,065	—	—

TABLEAU 26.

Vengerons (*Leuciscus rutilus*).

N°	P	V	d	r	P'	V'	d'	$\frac{V}{r}$	$\frac{100 r}{V}$
140	56,9	57,5	0,989	6	56,2	52,5	1,070	9,58	10,43
146	188	188,1	0,999	14,9	184	170,3	1,080	12,62	7,92
147	58,5	58,3	1,001	5,8	58,2	54,8	1,062	10,05	9,93
148	128,8	129	0,999	11,6	128,6	121,7	1,056	11,12	9
150	71,5	71,2	1,004	6,9	70,7	65,5	1,079	10,32	9,69
151	57,5	58,1	0,989	6	56,6	52,8	1,073	9,68	10,32
130	99	99	1,000	10	98,8	93	1,062	10	10
131	52,5	52,3	1,003	5	51,1	47,5	1,075	10,46	9,56
135	72,2	71,5	1,010	6,5	72,5	66,7	1,086	11	9,09
136	72	70,6	1,020	6	71,9	66,2	1,086	11,8	8,5
137	45,9	45,7	1,004	4,5	45	41,7	1,080	10	10
138	56,8	57	0,996	6,2	56,5	53	1,066	9,12	10,96
139	78	78	1,000	8,4	77,6	71,4	1,084	9,28	10,77
Moyennes			1,001				1,073		9,01%
Amplitude de variation			0,031				0,030		

TABLEAU 27.

Carassius auratus.

N°	P	V	d	v	P'	V'	d'	$\frac{V}{r}$	$\frac{100 r}{V}$
1	18	18	1,000	1,6	18,05	16,8	1,074	11,25	8,88
2	13,25	13,6	0,974	1	13,1	12,2	1,073	13,6	7,35
3	13,75	14	0,982	1,2	13,6	12,9	1,054	11,66	8,57
4	11,9	12,2	0,985	1	11,95	11,4	1,049	12,2	8,20
5	17,6	17,3	1,017	—	17,5	16,7	1,050	—	—
6	18	18,5	0,990	—	—	—	—	—	—
7	34,85	35	0,995	—	—	—	—	—	—
8	39,45	40	0,986	—	—	—	—	—	—
9	19,3	19	1,010	—	—	—	—	—	—
10	23,75	23,1	1,002	—	—	—	—	—	—
Moyennes			0,994				1,060		8,25%
Amplitude de variation			0,043				0,025		1,53

TABLEAU 28.

Tanches (*Tinca vulgaris*).

N°	P	V	d	v	P'	V'	d'	$\frac{V}{v}$	$\frac{100 v}{V}$
170	98,7	98	1,007	8,2	99,3	93	1,068	11,90	8,37
171	64,2	65	0,987	6	65	60	1,083	10,83	9,23
172	73,3	72,5	1,011	6,5	73,5	68	1,080	11,15	8,96
173	87	86,4	1,007	6,2	86,1	80,8	1,065	14,00	7,18
273	46,8	46,6	1,004	3,2	45,6	43	1,060	14,56	6,90
182	115,4	112,5	1,025	8,6	114,3	105,7	1,081	13,08	7,64
183	146,4	143,3	1,021	9,8	146,2	134,7	1,086	14,62	6,84
176	—	—	—	—	83	77,5	1,71	—	—
180	—	—	—	—	24,6	22,5	1,093	—	—
177	66,8	65,9	1,014	—	66,8	62,5	1,68	—	—
277	44,4	43,8	1,013	3	44,8	42	1,066	14,80	6,86
377	59,6	59,6	1,000	—	59,6	55	1,083	—	—
Moyennes			1,008				1,075		7,74%
Amplitude de variation			0,038				0,033		2,39

TABLEAU 29.

Gadus luscus.

N°	P	V	d	dm	v	$\frac{100 v}{V}$
4	47,8	45,7	1,046	1,017	—	—
12	57	55,25	1,031	1,002	—	—
13	53	50,3	1,053	1,024	—	—
14	177,1	172	1,030	1,001	8,6	5
16	36,6	36,2	1,011	1,983	—	—
15	186,8	186,5	1,024	0,994	9	4,93
17	116	114,4	1,014	0,986	5,5	4,87
19	147,5	142,9	1,032	1,003	7,4	5,17
Moyennes			1,030	1,001		4,99%
Amplitude de variation			0,042	0,041		0,30

TABLEAU 30.

Divers poissons marins.

Poissons	P	V	d	dm	r	$\frac{100 r}{V}$
<i>Mugil auratus</i> . . .	79,8	79	1,010	0,980	4,4	5,57
<i>Blennius pholis</i> . . .	48	45	1,070	1,040	0	0
<i>Ctenolabrus rupestr.</i>	59	57	1,035	1,005	3,2	5,61
<i>Gobius paganellus.</i>	6,1	5,5	1,110	1,080	0,01	0,27
<i>Cottus bubalis.</i> . . .	25,7	28,8	1,080	1,050	0	0
<i>Zeus faber</i>	111	109	1,020	0,992	4,7	4,31
<i>Zeus faber</i>	120	118	1,017	0,989	—	—
<i>Onos mustala</i>	36,4	34	1,070	1,040	0,1	0,3
» »	12,2	11,25	1,084	1,054	0,1	0,9
» »	7,5	6,6	1,136	1,105	0,05	0,8
» »	6	5,6	1,071	1,040	0,05	0,9
<i>Crenilabrus melops</i>	166	158	1,050	1,020	8	5,06
» »	483	472,5	1,022	0,992	18	3,80
» »	334	326	1,024	0,994	19,5	5,98
» »	295	284,7	1,036	1,006	13,9	4,88
Moyennes de <i>Crenilabrus</i>			1,033	1,004		4,93%
<i>Onos mustala</i>			1,090	1,060		—

TABLEAU 31.

Congres.

N°	P	V	d	dm	r	$\frac{100 r}{V}$	Remarques
1	87,5	87,7	0,998	0,970	—	—	trop léger
2	483,5	484,2	0,996	0,968	—	—	tué au chloroforme
9	1430	1430	1,000	0,972	80	5,59	bonne forme
10	1331	1260	1,055	1,026	20	1,59	<i>asphyxié</i>
11	664,8	657	1,012	0,984	35	5,32	bonne forme
12	546	525	1,040	1,011	10	2,28	se tient au fond
13	421	412	1,021	0,991	20	4,85	se tient à la surface
14	1211	1202	1,007	0,970	59	4,90	se tient à la surface
15	896	876	1,023	0,993	41	4,68	
21	935	896	1,043	1,014	21	2,34	<i>asphyxié</i>
23	759	737	1,030	1,001	—	—	
24	256	243	1,053	1,024	—	—	après décompression de 55 cm. Hg.
25	176,4	171	1,031	1,002	4,7	2,74	id.
26	339	324	1,046	1,017	5	1,54	<i>asphyxié</i>
19	748,5	713	1,050	1,021	7,6	1,06	<i>asphyxié</i>
27	193	187	1,032	1,003	5	2,60	décompression, rejet de bulles

Les déterminations faites démontrent donc l'importance de la vessie natatoire dans l'établissement du poids spécifique des poissons.

Le tableau suivant, faisant ressortir les différences moyennes de la densité de poissons normaux et de poissons cystectomisés, suffit, en effet, à montrer, sans commentaires, la part qui revient à la vessie natatoire dans l'établissement de la densité.

TABLEAU 32.

Poissons	Densité moyenne avec vessie	Densité moyenne sans vessie	Différence
13 Vengerons	1,001	1,073	0,072
5 Platets	1,013	1,108	0,095
5 Cyprins dorés	0,994	1,060	0,066
5 Perches	1,011	1,086	0,075
10 Tanches	1,008	1,075	0,067
1 Brochet	1,007	1,065	0,058

Il est donc constant que, pour 39 poissons appartenant à six espèces, le poids spécifique, après l'ablation de la vessie natatoire, est nettement plus élevé que celui des mêmes poissons encore pourvus de leur vessie aérienne. La différence est considérable. Un exemple le montrera: des poissons morts ou anesthésiés, flottant sur l'eau de mer, coulent souvent à pic dans l'eau douce, bien que la différence de densité entre les deux milieux ne soit que de 0,028.

Ces résultats sont en complète opposition avec ceux qu'ont relatés RABAUD et VERRIER. Je ne puis que le constater. Toutefois il faut noter que ces auteurs ont cru bon d'extirper la vessie par morceaux, par une ouverture aussi petite que possible. Il est évident que, même si l'opération est faite sous l'eau, la plus grande partie des gaz contenus dans la vessie arrachée par lambeaux, à la pince reste emprisonnée dans la cavité générale. Il n'est donc pas étonnant qu'ils aient trouvé les singuliers résultats que j'ai cités.

B. — INFLUENCE DE L'ÉTAT DE REMPLISSAGE DE LA VESSIE NATATOIRE SUR LA DENSITÉ DES POISSONS.

a) *Densité de poissons soumis à une décompression.*

Quelques poissons, après la détermination de leur densité, ont été soumis à l'action de la machine pneumatique. Dans ce cas,

poisson physostome rejette par la bouche des bulles gazeuses, provenant de la vessie natatoire. Au retour de la pression normale, initiale, la vessie se trouve partiellement vidée. Le volume du poisson est diminué; sa densité au contraire s'est accrue. C'est ce que montre le tableau suivant:

TABLEAU 33.

Poissons	Densité	Remarques
Vengeron 120	0,992	Avant la décompression
» »	1,062	Après décompression de 60 cm. Hg.
Vengeron 121	0,984	Avant la décompression
» »	1,057	Après décompression de 60 cm. Hg.
Tanche 167	1,025	Avant la décompression
» »	1,060	Après décompression de 63 cm. Hg.
Tanche 168	1,056	Après décompression de 50 cm. Hg.
» »	1,070	Après décompression de 60 cm. Hg.

b) *Expériences avec des Congres.*

Dans le tableau 31 j'ai indiqué les mesures de densité faites avec 16 Congres. On est au premier abord frappé par la diversité des valeurs trouvées, la densité variant, en effet, de 0,996 à 1,055. Mais si l'on consulte la dernière colonne du tableau, on se rend compte que les conditions ont été très différentes, que tel animal a été soumis à l'action du vide, tel autre asphyxié dans de l'eau où l'oxygène faisait défaut. Or, depuis l'expérience de MOREAU, on sait que la Perche est capable d'utiliser l'oxygène de sa vessie natatoire lorsque ce gaz est devenu trop rare dans l'eau. Chez l'Anguille et les Congres, cette faculté est développée à un haut degré. Le poisson asphyxié, ayant utilisé l'oxygène de la vessie, aura un volume plus petit que normalement, d'où sa densité plus grande. (Voir chap. II, p. 225).

D'autres Congres, enfin, viennent d'être pêchés, ou encore vivent depuis plusieurs jours dans des aquariums, à diverses profondeurs. L'examen du volume relatif de la vessie de ces mêmes animaux révèle, lui aussi, une forte variation. Ainsi, la vessie du Congre 19 occupe 1,006% du volume total du poisson, tandis que celle du Congre 9 accuse un pourcentage de 5,59. Le graphique, obtenu en portant sur l'axe des abscisses le volume relatif de la vessie (représenté dans le tableau par la formule $\frac{100 v}{V}$ et sur l'axe des ordonnées la densité du poisson montre la corrélation entre la densité et le volume de la vessie natatoire (fig. 5).

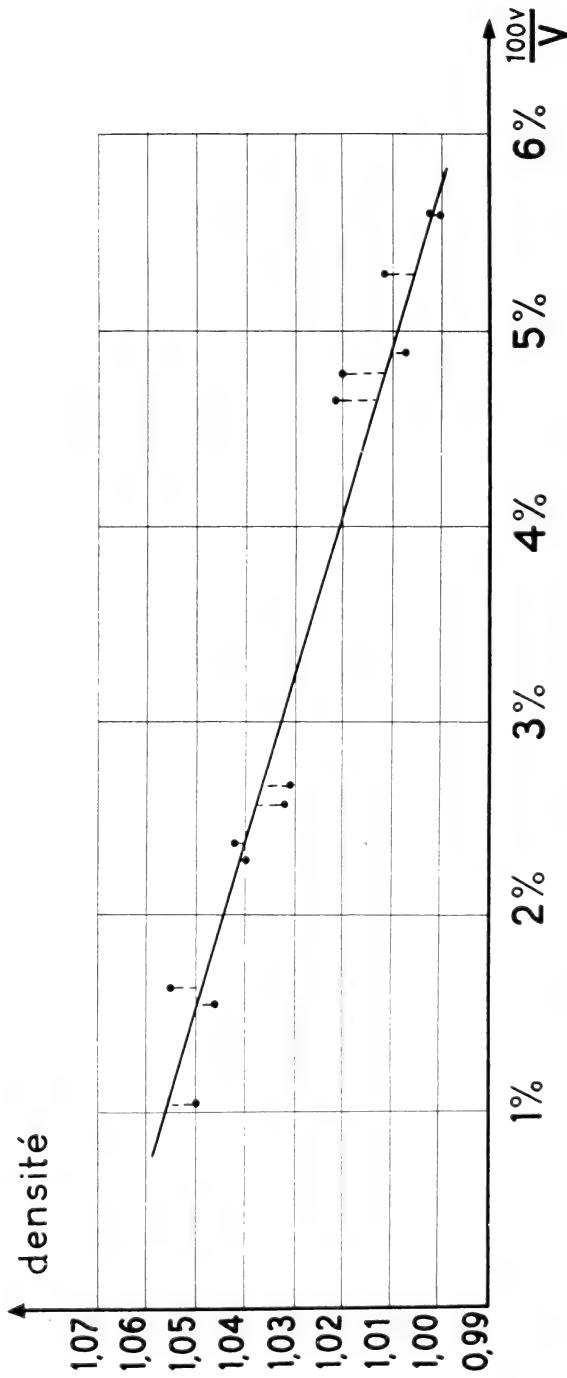


FIG. 5.

Graphique montrant la relation entre le volume de la vessie natatoire et la densité du poisson, chez le Congre.

Par suite des variations individuelles, la courbe n'est pas parfaite. Néanmoins, elle indique nettement que plus la vessie natatoire est volumineuse, plus la densité du poisson est faible.

C. — COMPARAISON DE POISSONS D'ESPÈCES DIFFÉRENTES
DONT LES VESSIES ONT DES VOLUMES RELATIFS DIFFÉRENTS.

Les poissons marins, ainsi que l'a signalé MAGNAN, ont d'habitude une densité supérieure à celle des poissons d'eau douce. J'ai pu faire la même constatation. Or, la détermination du volume relatif de la vessie natatoire chez les différentes espèces montre que, sauf exception, la poche aérienne est plus grande chez les poissons d'eau douce.

TABLEAU 34.

	Densité	$\frac{100 v}{V}$
a) Poissons d'eau douce:		
<i>Leuciscus rutilus</i>	1,001	9,01
<i>Tinca vulgaris</i>	1,008	7,74
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	1,013	10,61
<i>Carassius auratus</i>	0,994	8,25
<i>Perca fluviatilis</i>	1,008	7,94
b) Poissons marins:		
<i>Mugil auratus</i>	1,010	5,57
<i>Zeus faber</i>	1,020	4,31
<i>Gadus luscus</i>	1,030	4,99
<i>Crenilabrus melops</i>	1,033	4,93
<i>Ctenolabrus rupestris</i>	1,035	5,61
<i>Conger conger</i>	1,023	4,68

D. DENSITÉ ET PSEUDO-VESSIE CONSÉCUTIVE A LA CYSTECTOMIE.

Les chiffres publiés par RABAUD et VERRIER sont destinés à montrer le peu d'importance de la vessie natatoire. On n'observerait en effet que des différences insignifiantes, ou même nulles, entre la densité du poisson normal et celle du même animal cystectomisé. La réalité est cependant bien différente. GUYÉNOT et PLATTNER ont révélé, à l'aide de radiographies, de quelle erreur les auteurs précités ont été victimes.

Les radiographies montrent, en effet, qu'aussitôt après l'opération, qui se fait à sec, de l'air, pénétrant par la plaie, vient remplir très exactement la loge qu'occupait l'organe. Il est donc indispensable, pour juger des effets de la suppression de la vessie

natatoire, d'évacuer cette masse d'air (pseudo-vessie) qui joue un rôle semblable à celui de la vessie elle-même, en ce qui concerne la densité, l'équilibre et la locomotion du poisson. Si l'on a eu soin d'évacuer, après la cystectomie, cet air qui remplit la loge vésicale, les poissons dépourvus de toute masse gazeuse libre se comportent comme les animaux normalement sans vessie: ils restent sur le fond; ils ne sont pas entraînés à la surface et ne rejettent de bulles gazeuses ni par la bouche ni par les ouïes, pendant la décompression.

Même si l'on a pris cette précaution élémentaire, il faut éviter ensuite que l'animal puisse venir à la surface gober de l'air, qu'il utilise de deux façons différentes: 1^o Si le canal pneumatique est perméable, en quelques heures l'air dégluti, passant par le canal, vient remplir et distendre la loge vésicale (pl. 5, fig. 3 et 4, et pl. 6, fig. 9 et 10), reconstituant la pseudo-vessie dont on s'est efforcé d'empêcher la formation; 2^o Si le canal a été lié, l'air passe dans l'intestin où il s'accumule en grande quantité (pl. 6, fig. 5). Il est évident que l'un et l'autre de ces phénomènes, dont la réalité est attestée par les images radiographiques, masque entièrement les effets de la cystectomie et fausse les résultats. Voici d'ailleurs quelques chiffres:

TABLEAU 35.

Poissons	Densité	Remarques
Tanche	1,009	Cystectomisés depuis 4 mois sans
Tanche	0,989	ligature du canal: la cavité est pleine de gaz (pseudo-vessie).
Vengeron	1,082	Cystectomisés avec ligature du
Vengeron	1,081	canal. Pas de pseudo-vessie.
Vengeron	1,053	Même opération. Intestin plein d'air.
Vengeron	1,095	Même animal, son intestin plein d'air étant enlevé.

E. AUTRES FACTEURS DE VARIATIONS DE LA DENSITÉ.

Outre les dimensions plus ou moins grandes de la vessie et son état de remplissage, plusieurs autres facteurs peuvent influencer la densité du poisson:

a) L'ingestion d'une proie volumineuse et pesante alourdira nécessairement le poisson. Au contraire, l'animal qui introduit de l'air dans son tube digestif s'allégera considérablement; tel est le

cas des Tétrodons, capables de gonfler d'air une vaste poche s'ouvrant sur la face ventrale de l'œsophage.

b) Les volumineuses glandes génitales, d'après MONOYER, alourdiraient, au moment de la maturité sexuelle, les poissons. Je n'ai cependant pas trouvé d'indications précises à ce sujet et les mesures que j'ai faites ne me permettent pas d'affirmer la validité de cette observation.

c) Il faut tenir compte de l'état d'adiposité. Un poisson, dépourvu de vessie natatoire, sera d'autant plus léger que ses organes seront plus chargés de graisse. L'adiposité explique peut-être la densité relativement faible de certains poissons dépourvus de vessie.

D'autre part, lorsqu'un animal, pourvu d'une vessie natatoire, s'engraisse considérablement, il ne s'allège pas pour autant, car sa vessie diminue alors de volume. Grâce à ce mécanisme régulateur, la densité reste très voisine de 1. Dans le cas contraire, un poisson sous-alimenté, dépourvu de toute surcharge graisseuse, augmente le volume de sa vessie natatoire. Il suffit de consulter le tableau suivant pour se rendre compte qu'il en est réellement bien ainsi. Rien, à première vue, ne permet d'affirmer que tel Vengeron est maigre, et tel autre bien nourri.

Poisson	Densité	Densité après cystectomie	$\frac{100 v}{V}$ %	Remarques
Vengeron 139 . . .	1,000	1,084	10,77	Maigre
Vengeron 148 . . .	0,999	1,056	9,0	Bien nourri

Les deux animaux ont une densité presque semblable: 1 et 0,999; en revanche, après la cystectomie, leur densité est très différente.

CONCLUSIONS.

1° Les poissons ne sont pas tous équidenses.

2° Les poissons marins sont généralement plus lourds que les poissons d'eau douce et leur vessie a généralement un moindre volume relatif.

3° Les mesures de densité, faites en prenant toutes les précautions nécessaires, conduisent aux résultats suivants:

a) La densité des poissons *cystectomisés* est nettement plus élevée que celle des mêmes animaux avant la cystectomie.

b) Bien entendu, il faut éviter la formation d'une *pseudo-vessie* ou l'accumulation d'air dans l'intestin: ces deux processus retiennent considérablement sur la densité de l'animal.

c) La densité d'un Physostome soumis à la *décompression* et dont la vessie est en partie vidée est toujours plus élevée que celle du même animal avant l'expérience.

d) Chez les Congres, les *différents degrés de remplissage de la vessie*, liés à des états physiologiques différents, font fortement varier la densité des individus.

e) La *comparaison des densités de différentes espèces* où les vessies ont des volumes différents fait ressortir l'importance particulière de la vessie aérienne.

4° Tous ces faits, rapprochés des résultats obtenus par d'autres auteurs, établissent sans discussion que le flotteur interne que représente la vessie natatoire joue un rôle essentiel dans l'établissement de la densité du poisson et que des variations même faibles de son volume modifient profondément la densité. La conception de RABAUD et VERRIER est contraire aux faits et sans fondement.

CHAPITRE VIII.

PLAN D'ÉQUILIBRE DU POISSON

1. Position du problème.

Le volume du poisson et, par conséquent sa densité, changent avec la pression. Rappelons ce qui se passe lorsque le volume est ainsi modifié:

A. LE POISSON A SUBI UNE AUGMENTATION DE VOLUME.

a) *Physostomes*.

La vessie natatoire des *Physostomes* s'ouvrant à l'extérieur par un canal perméable, le « trop-plein » de la vessie peut s'échapper. Par le seul rejet des bulles gazeuses, ces poissons sont donc capables de conserver à peu près leur volume initial (tableau 2). Mes nombreuses observations, faites sur des Cyprinidés, montrent en effet que le rejet des bulles commence au moment même où le poisson est attiré passivement à la surface, donc au moment où il devient trop léger.

b) *Physoclistes*.

Ces poissons, dépourvus de canal pneumatique, augmentent fortement de volume lorsque la pression extérieure diminue. Pêchés à une certaine profondeur, ils viennent à la surface de l'eau, la vessie distendue, parfois même éclatée. Ce fait a été décrit plus haut; je me bornerai à citer un passage de REGNARD: « S'il (le poisson) se trouvait dans l'impossibilité de rejeter cet air, il en résulterait pour lui un grand danger, puisque la vessie, augmentant beaucoup de volume, comprimerait ses organes et arriverait même à faire hernie par la bouche en rejetant au dehors presque tous les viscères contenus dans la cavité du corps.

« Ce fait survient d'ailleurs dans le cas où un animal, même muni d'un canal, est retiré d'une grande profondeur. Les explorateurs

du *Talisman* l'ont observé dans des proportions extrêmes chez les poissons qu'ils ramenaient subitement des grands fonds. »

Nous sommes très loin de l'affirmation curieuse de RABAUD et VERRIER: « les variations se produisent à l'inverse des prévisions de la théorie classique; quand le poisson monte, tous ses organes perdent du gaz, la vessie diminue de volume ».

Les expériences relatées au chapitre IV prouvent que les poissons ainsi gonflés, trop légers, peuvent résorber en quelques heures l'excès gazeux. Au bout d'un certain temps, ils récupèrent ainsi leur densité normale.

B. — LE POISSON A SUBI UNE DIMINUTION DE SON VOLUME.

Qu'il possède ou non un canal pneumatique ouvert sur le tube digestif, le poisson dont le volume a été subitement diminué (soit par la compression, soit par l'immersion à un niveau plus profond, soit encore par une ponction de la vessie natatoire), tend à récupérer à peu près la densité de son milieu. Sa vessie va lentement se remplir. Le poisson physostome peut y introduire de l'air par le canal pneumatique ou y sécréter des gaz; le physocliste ne peut que sécréter des gaz dans sa vessie. Au bout d'un temps, variable avec l'espèce et les conditions du poisson, celui-ci a retrouvé, à peu de choses près, son volume et, par conséquent, sa densité. Il s'est adapté à son nouveau niveau. Les expériences de MOREAU et de BAGLIONI mettent très bien en évidence ce phénomène. JACOBS et BAUDIN ont montré comment la vessie natatoire de la Perche répond même aux faibles variations de la pression atmosphérique.

De tout ce qui précède, il résulte que le poisson, pourvu d'une vessie natatoire, a la possibilité d'adapter son volume, et par conséquent sa densité, à n'importe quel niveau de l'eau. Supposons un poisson amené à la surface d'une profondeur de 10 mètres. Sa vessie sera dilatée. Immobilisons-le par l'anesthésie et remettons-le dans l'eau. Il restera à la surface. Mais, si on l'enfoncé en profondeur, son volume diminue. On arrivera à un niveau où la poussée exercée par l'eau sera égalée par le poids du poisson. Autrement dit, on arrivera à un niveau où la densité du poisson (son volume diminuant à mesure que la pression s'accroît) sera exactement égale à celle du milieu. C'est ce que MOREAU a nommé le plan des

moindres efforts et GUYÉNOT le plan d'équilibre. Le poisson, immobile, y reste en effet en équilibre de flottaison. Si on l'écarte tant soit peu de ce plan d'équilibre, l'animal continue de lui-même à s'en éloigner de plus en plus. « Supposons que ce plan d'équilibre, dit GUYÉNOT, se trouve à la profondeur de 10 mètres. Le poisson est soumis à une pression extérieure égale à la pression atmosphérique qui s'exerce à la surface de l'eau, plus une colonne d'eau de 10 mètres, dont le poids est sensiblement égal à la pression d'une atmosphère. Sous cette pression de deux atmosphères, la vessie natatoire a un certain volume V.

« Amenons le poisson à la surface; sa vessie occupe un nouveau volume V' sous une pression égale à une atmosphère.

$$V' = V \frac{2}{1} = 2V .$$

« Si l'extensibilité de la vessie était infinie et régulièrement proportionnelle à la variation de pression, la vessie aurait donc un volume double du volume primitif. Inversement, si un poisson passe de la surface à 10 mètres de profondeur, le volume de sa vessie se réduit de moitié. Mais les variations de volume n'ont plus les mêmes valeurs si on considère un poisson qui s'élève ou s'abaisse par rapport à un certain niveau.

« Soit, en effet, un poisson, situé à 100 mètres de profondeur; il supporte 10 fois 10 mètres d'eau, plus la pression atmosphérique, c'est-à-dire une pression de 11 atmosphères. Sa vessie a un certain volume V. Supprimons 100 mètres d'eau. Le volume V' devient:

$$V' = V \times \frac{11}{11 - 10} = 11V .$$

Ajoutons 100 mètres d'eau; le volume V'' devient:

$$V'' = V \times \frac{11}{11 + 10} = \frac{11}{21}V .$$

Ainsi, tandis que dans le premier cas le volume de la vessie est devenu 11 fois plus grand, il ne devient dans le second que la moitié du volume primitif.»

De ces considérations théoriques, il résulte que l'éloignement de son plan d'équilibre constitue pour le poisson un certain danger.

Ce danger est beaucoup moins important dans le cas où le poisson descend au-dessous de son plan d'équilibre que dans le cas contraire. Par ailleurs, ce danger diminue avec la profondeur. Reprenons en effet la formule et supposons que la loi de Mariotte soit entièrement applicable au cas qui nous occupe (ce qui n'est certes pas le cas).

Le poisson qui a son plan d'équilibre à 10 mètres doublerait le volume de sa vessie s'il venait à la surface. ($V' = 2V$). Le même poisson adapté à la profondeur de 100 mètres ne doublerait le volume de sa vessie que moyennant une ascension de 55 mètres. Une montée de 10 mètres n'augmenterait le volume que d'un dixième. Enfin, le même poisson en équilibre de flottaison à 1000 mètres de profondeur serait obligé de faire une ascension de 505 mètres pour doubler le volume de sa vessie, alors que l'ascension de 10 mètres, qui dans le premier cas donnait les mêmes résultats, serait ici presque imperceptible. En effet, le volume de la vessie natatoire ne s'accroîtrait que d'un centième de son volume.

En résumé, on peut définir ainsi le *plan d'équilibre*: c'est le niveau où le poisson est équidense avec le milieu qu'il habite. Toutes les fois donc que le poisson possède la même densité que son milieu, il se trouve en équilibre de flottaison. Le poisson pourvu d'une vessie natatoire a la faculté de s'adapter à n'importe quel niveau. Il existe donc une infinité de plans d'équilibre, selon les conditions physiques variables.

Sur ce point comme sur tant d'autres, RABAUD et VERRIER ont pris une attitude négative: « Dès lors, disent-ils, il devient difficile de soutenir l'idée que la diminution de volume de la vessie natatoire, sous l'effet de la pression de l'eau, augmenterait la densité du poisson jusqu'au moment où, cette densité devenant égale à celle de l'eau, le poisson trouverait son « plan d'équilibre ». Parlant des mesures de densité, ils ajoutent: « Nous en avons effectué un grand nombre, qui s'accordent avec celles de MAGNAN, d'où il résulte que, à quelques exceptions près, la densité des poissons, même à la surface, est supérieure à celle de l'eau; en conséquence, le plan d'équilibre n'existe à aucun niveau, si ce n'est hors de l'eau! Un humoriste ne manquerait pas de voir là l'origine des poissons volants... » ...!

A propos du stationnement presque immobile d'un poisson à un certain niveau, RABAUD et VERRIER écrivent enfin: « Rien ne

lui est plus comparable que le vol plané de certains oiseaux, qui se maintiennent à un niveau donné par des mouvements de faible amplitude, des ailes et de la queue. Or, l'existence de sacs aériens pourrait aussi bien conduire à supposer que ces sacs donnent aux oiseaux le moyen de rencontrer l'équivalent d'un « plan d'équilibre ».

Ces spirituelles réflexions ne suffisent pas à renverser des faits bien établis. Cherchant à définir ce que serait le plan d'équilibre, RABAUD et VERRIER ajoutent: « C'est le plan où le poids du poisson et la poussée verticale qu'il reçoit de bas en haut s'annulent ». Or, c'est précisément ce qui se passe au moment précis où le poisson a la même densité que le milieu. La définition de RABAUD et VERRIER est excellente: c'est celle de MOREAU et de GUYÉNOT.

Passons maintenant aux choses sérieuses, c'est-à-dire à l'examen des résultats expérimentaux.

2. Détermination expérimentale du plan d'équilibre.

A. EXPÉRIENCES DE GUYÉNOT.

Une Ablette (*Alburnus lucidus*), vivant depuis plusieurs jours dans un aquarium où l'eau s'élève à 35 cm., est endormie dans l'eau chloroformée. Anesthésie complète au bout de 15 minutes. Transporté dans l'eau pure, le poisson flotte à la surface. Il est alors enfoncé lentement jusqu'à une profondeur de 10 cm.: abandonné à lui-même, il remonte à la surface avec une vitesse croissante. Enfoncé à 15 cm., il continue de descendre pour rester couché sur le fond. Par tâtonnements, on constate qu'amené à 13 cm. de profondeur il reste suspendu dans ce plan, qui est son plan d'équilibre.

Un petit Gardon (*Leuciscus rutilus*) est endormi dans l'eau chloroformée. Porté dans l'eau pure, il flotte à la surface; enfoncé jusqu'à 24 cm. de profondeur, il remonte toujours à la surface; enfoncé à 26 cm. de profondeur, il continue à descendre jusqu'au fond, où il reste couché sur le flanc. Le plan d'équilibre est à 25 cm.

GUYÉNOT donne d'autres exemples avec des résultats semblables. Dans un cas (*Gobio fluviatilis*), il n'a pas pu trouver le plan d'équilibre, l'animal tombant au fond quel que soit le niveau auquel on l'abandonne.

B. EXPÉRIENCES PERSONNELLES.

a) Depuis plusieurs semaines, des Vairons (*Phoxinus laevis*) vivent dans un bassin de 40 cm. de profondeur. Ils ont donc eu le temps d'adapter leur densité au milieu.

α) Une observation minutieuse permet de constater que ces poissons peuvent rester parfaitement immobiles, sans le moindre coup de nageoire, à des profondeurs variant de 25 à 15 centimètres, suivant les individus.

β) Après l'anesthésie par l'éther, j'ai trouvé les plans d'équilibre suivants:

Vairons N°	Plan d'équilibre
11	46 cm.
14	78 »
15	59,5 »
16	93 »
17	78 »
18	98 »
19	95 »
20	81,5 »

On voit immédiatement que l'anesthésie à l'éther a modifié les conditions d'équilibre. Les poissons ont augmenté leur volume. Est-ce la conséquence d'une diffusion d'éther dans la vessie natatoire ou d'un relâchement du tonus musculaire ? Le fait est que le plan d'équilibre des Vairons anesthésiés se trouve au-dessous du plan de moindres efforts habituel de ces poissons, puisque celui-ci est situé entre 15 et 25 cm.

b) Un Cyprin doré, un Vengeron, une Tanche vivant depuis plusieurs jours dans un cristalliseur de 16 cm. de profondeur sont anesthésiés à l'éther. Ces poissons présentent les plans d'équilibre suivants:

Cyprin	7 cm.
Vengeron	17 »
Tanche	20 »

c) Voici des observations faites sur un Vengeron dont la vessie est extériorisée. RABAUD et VERRIER signalent, à ce propos, que le poisson ainsi opéré flotte à la surface, étant trop léger.

Par une incision latérale, j'ai sorti la poche postérieure de la vessie natatoire. Dans la cavité, précédemment occupée par l'organe,

j'ai injecté de l'eau physiologique, afin d'en chasser l'air atmosphérique introduit pendant l'opération. Remis dans l'eau, après suture de la plaie, ce poisson flotte à la surface. Il ne peut gagner le fond que par de violents mouvements de la queue, mais remonte à la surface dès qu'il cesse de lutter. Enfoncé à 130 cm. de profondeur, il remonte encore, tandis que, s'il est amené à 150 cm., il continue à tomber au fond. Placé à une profondeur de 140 cm., ce poisson y reste immobile, en parfait équilibre de flottaison, et ceci sans anesthésie.

d) De nouvelles expériences ont été faites de la façon suivante: les poissons sont introduits dans une bouteille d'une contenance de 10 litres, à large goulot. Le bouchon, qui ferme hermétiquement, maintenu au moyen d'un collier métallique et de vis, est traversé par deux tubes. L'un d'eux est relié à un robinet d'eau à haute pression, l'autre est prolongé par un long tuyau de caoutchouc. Une poulie, suspendue au plafond du laboratoire, permet de monter et de descendre, par une simple traction, l'extrémité libre du tuyau (fig. 6). Lorsque l'eau coule¹, la bouteille étant complètement remplie, le niveau monte dans le tube et le caoutchouc, pour sortir finalement par l'extrémité libre. Le niveau de cette extrémité mesure donc la pression supportée au fond de la bouteille. Pour varier la pres-

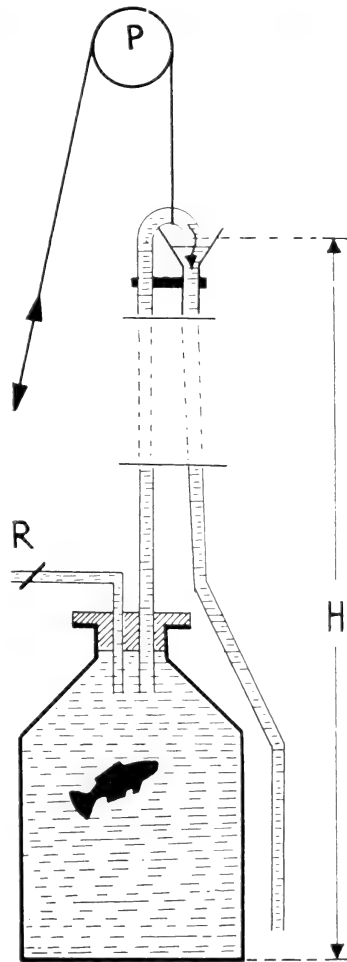


FIG. 6.

Appareil de mesure pour le plan d'équilibre. R = robinet d'eau à haute pression; H = hauteur de la colonne d'eau qui pèse sur le poisson; P = poulie.

¹ La circulation d'eau évite tout danger d'asphyxie.

sion, on n'a qu'à monter ou descendre le niveau, opération facile, qui ne nécessite pas de manipulation du poisson. Cette méthode présente en outre l'avantage de ne pas exiger l'anesthésie de l'animal pour la détermination de son plan d'équilibre. La recherche de ce plan se fait par tâtonnements. Si la colonne d'eau est trop grande, l'animal tombe au fond; si elle est insuffisante, il est entraîné vers la surface et risque d'émettre une bulle, ce qu'il faut éviter. Lorsque l'on est près du plan d'équilibre, l'animal est toujours calme, ne faisant que de très légers mouvements de nageoires. On parvient finalement à déterminer le plan d'équilibre dans lequel l'animal peut rester, flottant parfaitement immobile, au moins un certain temps. Voici quelques résultats:

α) Deux Cyprins dorés, adaptés à une profondeur de 20 cm. environ, sont placés dans le récipient sous une colonne d'eau correspondant à une profondeur de 190 cm.

Le 12 janvier 1939, à 15 heures, mis dans l'appareil, ces deux poissons tombent lourdement au fond. Bientôt, ils nagent vers le haut, comme c'est toujours le cas lorsque le volume de la vessie est insuffisant, pour retomber dès que les mouvements des nageoires s'arrêtent.

Le 13 janvier 1939, à 14 h. 30, l'un d'eux, encore lourd, reste au fond. L'autre nage avec aisance: son plan d'équilibre est à 174 cm. de profondeur.

Le 17 janvier, à 11 heures, les deux Cyprins sont bien adaptés au niveau. Le plan d'équilibre du premier se trouve à 150 cm., celui du second à 160 cm. de profondeur. Remontés à une profondeur de 20 cm. seulement, ils rejettent, l'un 4, l'autre 5 bulles gazeuses par la bouche.

β) Une Tanche est placée dans le même appareil le 26 janvier, à une profondeur de 190 cm. Elle reste lourdement au fond. Parfois elle se dirige vers le haut, mais bientôt elle est arrêtée dans son ascension par les parois de la bouteille, haute de 30 cm. 24 heures plus tard, elle s'est sensiblement allégée. Montée lentement à la surface, cette Tanche est en équilibre de flottaison à une profondeur de 85 cm. Ayant dépassé ce niveau, elle rejette une bulle par la bouche et retombe au fond.

γ) Un Brochet, vivant depuis plusieurs semaines dans un récipient de 25 cm. de profondeur, n'a pas à ce moment de plan

d'équilibre, sa densité étant à tous niveaux supérieure à celle de l'eau.

23 janvier: Mis dans l'appareil à une profondeur de 190 cm., il se tient lourdement au fond.

24 janvier: Il est encore lourd, présente cependant un plan d'équilibre à 20 cm. de profondeur.

26 janvier: Ce Brochet nage plus librement que le 24. Il est maintenant en équilibre de flottaison à un niveau de 68 cm.

28 janvier: Son volume a continué à augmenter. Son plan d'équilibre est maintenant à 130 cm.

8) Quatre poissons, soit un Cyprin doré, une Carpe, un Vengeron, un Platet, sont mis en même temps dans l'appareil et enfoncés à une profondeur de 190 cm. Ils peuvent se déplacer librement dans une couche d'eau de 20 cm. d'épaisseur. Ces quatre poissons, sortant d'un récipient de 25 cm. de profondeur, sont lourds et ne nagent que difficilement dans ce niveau plus profond. Ils font de continuel efforts dans la direction de la surface. 24 heures après, ils présentent les plans d'équilibre suivants:

Cyprin	160 cm.
Carpe	160 »
Vengeron	85 »
Platet	95 »

La pression d'eau annulée, ce qui correspond à un retour à la surface, ils rejettent tous quelques bulles par la bouche. Soumis à nouveau au poids d'une colonne d'eau, ils paraissent fortement alourdis. 24 heures plus tard, une nouvelle mesure des plans d'équilibre donne les résultats suivants:

Cyprin	160 cm.
Carpe	150 »
Vengeron	70 »
Platet	40 »

J'introduis alors du chloroforme dans la bouteille. L'anesthésie est complète, pour les quatre poissons, au bout de 25 minutes. Sous l'effet du chloroforme, les plans d'équilibre se sont déplacés, les poissons étant maintenant plus légers. Les plans d'équilibre sont:

Cyprin	215 cm.
Carpe	205 »
Vengeron	163 »
Platet	95 »

3. Discussion.

Dans son remarquable travail sur les fonctions de la vessie natatoire, MOREAU (confirmé par CHARBONNEL-SALLE, 1887), après avoir démontré l'absence de contractions ou de dilatations actives de la vessie par le jeu des muscles, expose sa théorie du « plan de moindres efforts ». Je ne puis mieux faire que d'en citer les passages essentiels: « L'expérience montre, dit-il, que le poisson subit passivement la pression extérieure pendant toute la durée de l'ascension et de la descente. De plus, quand le jeu de ses nageoires a achevé ces deux genres de progressions, et que le poisson s'arrête ou qu'il continue à se mouvoir dans un plan horizontal, cette expérience montre qu'il conserve le volume acquis. Or ce volume n'est point celui qu'il avait au départ. Et comme la densité de l'eau est la même aux deux niveaux du départ et de l'arrivée, il en résulte qu'il conserve le volume que lui impose la pression; jamais il ne rétablit par un effort musculaire le volume primitif.

« L'expérience, dans laquelle un poisson qui a séjourné plusieurs jours à 8 mètres de profondeur est amené à la surface de l'eau et présente une densité plus faible que celle de l'eau et qui reprend peu à peu, par résorption de l'air, la densité de l'eau en restant à cette pression, montre un travail incessant d'absorption de l'excès du gaz que le poisson possède quand il s'est équilibré pour vivre à une pression plus grande. Cette expérience montre de plus que le poisson pris à la surface subit, quand il est maintenu à un niveau plus profond, un travail de formation de gaz qui tend à lui donner la densité de l'eau à la profondeur où il est maintenu.

« Le rôle actif de la vessie natatoire consiste donc dans un travail incessant d'absorption du gaz en excès pour le poisson qui a quitté un niveau profond pour un niveau plus superficiel, et un travail incessant de formation de gaz pour un poisson qui a quitté un niveau superficiel pour un plus profond. Le poisson possède ainsi la faculté d'avoir exactement la densité de l'eau à toutes les profondeurs. De tout temps on a pensé que tel devait bien être le rôle de la vessie natatoire; mais on a toujours admis plus ou moins implicitement que l'élément musculaire intervenait par sa contractilité pour favoriser les mouvements en changeant la densité ou pour rétablir le volume modifié et altéré par les changements de pression. On voit que ce n'est pas par une activité musculaire, mai

par un travail physiologique d'absorption ou de formation de gaz que ce but est atteint. Cette adaptation de la densité du poisson à la densité de l'eau, qui se refait ainsi à chaque changement de niveau, puisque la pression nouvelle modifie le volume normal, cette adaptation se fait donc par deux opérations physiologiques qui exigent un temps considérable comparé au temps que met le poisson à changer de niveau; il en résulte pour le poisson qui monte ou descend une gêne ou même un danger, puisqu'il subit une densité d'autant plus différente de la densité de l'eau que la distance verticale parcourue depuis le plan d'équilibre est plus grande.

« Comparons le poisson privé et le poisson pourvu de vessie natatoire. Celui qui n'a pas de vessie natatoire n'est jamais en équilibre dans l'eau; il a toujours des efforts de nageoires à faire pour ne pas tomber au fond. Là seulement il peut se reposer. Le poisson qui a une vessie natatoire trouvera toujours, quand la profondeur de l'eau et la pression extérieure de l'air ne lui feront pas défaut, un plan où il possédera exactement la densité de l'eau. La faculté de proportionner la quantité des gaz à la hauteur à laquelle il se tient montre que le poisson muni de vessie natatoire peut vivre à toutes les hauteurs de la mer et les choisir suivant ses besoins, à la condition qu'il passera lentement de l'une à l'autre. Au point de vue de la station dans l'eau, la vessie natatoire constitue une supériorité pour le poisson qui la possède, mais au point de vue des déplacements rapides mesurés sur une verticale elle constitue une infériorité et même un danger.

« Le plan d'équilibre peut être appelé justement le plan des moindres efforts. Le poisson est naturellement amené à se tenir à proximité de ce plan. »

Tous les expérimentateurs ¹ et toutes les expériences confirment les points principaux de cette théorie, à savoir l'adaptation du poisson à un niveau quelconque, au moyen de la résorption et de la sécrétion gazeuses.

Les nombreux travaux récents ont apporté des faits nouveaux, en ce qui concerne le mécanisme de ce travail physiologique et la nature des gaz qui interviennent, mais la sécrétion gazeuse dans la vessie et la résorption des gaz en excès ne sont mises en doute par personne.

¹ Excepté, évidemment, RABAUD et VERRIER.

Certains poissons physostomes ont la possibilité de remplir et de vider leur vessie natatoire par le canal pneumatique sans perdre la faculté de sécrétion gazeuse. Chez d'autres, au contraire, la sécrétion ne semble pas exister.

Le poisson est-il naturellement amené à se tenir dans son plan d'équilibre ? MOREAU le pense. Sa théorie semblait trop bien établie pour conduire à une autre conclusion. Cependant, la grande majorité des mesures de densité, l'observation minutieuse de poissons dans les aquariums, la pesée des poissons dans l'eau tout cela montre que, sauf exceptions du reste assez nombreuses, les poissons vivent un peu au-dessous de leur plan de moindre efforts. Le plan d'équilibre théorique et le niveau où vit le poisson coïncident assez rarement. BOUTAN l'a signalé, CHABRY l'a mesuré et ce fait se dégage également de mes propres observations. Un seul exemple suffira pour l'illustrer.

Un Brochet, enfoncé dans l'appareil décrit plus haut, à la profondeur de 170 cm., acquiert un plan d'équilibre situé à une profondeur de 135 cm. Il reste donc une différence de 35 cm. qui, sans être considérable, est du moins sensible. Cependant, ce Brochet lorsqu'il ne fait aucun mouvement de ses nageoires, ne peut pas tomber plus bas que le fond de la bouteille, c'est-à-dire à 170 cm. Cette remarque peut s'appliquer à toutes les observations faites dans les aquariums de faible profondeur, tels que ceux en usage dans les laboratoires. Dans les eaux profondes il n'en est pas de même. Là, le poisson qui ne veut pas s'enfoncer de plus en plus est obligé de rester à proximité immédiate de son plan d'équilibre, ou de travailler sans arrêt pour ne pas trop s'en éloigner. Cette réserve ne détruit donc nullement la théorie du plan d'équilibre ou de moindre efforts.

CONCLUSIONS.

1° Le fait que les variations de la pression hydrostatique, au fur et à mesure que le poisson s'élève ou s'abaisse, modifient le volume de la vessie natatoire et par conséquent celui du corps de l'animal, le poids restant constant, a pour corollaire une variation en moins ou en plus de sa densité. Ces fluctuations se produisent de part et d'autre d'un niveau pour lequel le poisson a exactement la densité de l'eau: ce niveau est le plan des moindres efforts (MOREAU) ou le plan d'équilibre (GUYÉNOT).

2° J'ai pu, comme GUYÉNOT, déterminer ce plan pour des poissons anesthésiés.

3° J'ai, d'autre part, utilisé un appareil qui permet de faire varier la pression hydrostatique en augmentant ou diminuant la hauteur de la colonne d'eau qui pèse sur le poisson, sans qu'il soit nécessaire de manipuler l'animal ni de l'anesthésier. Des poissons, soumis au poids d'une colonne d'eau plus haute que précédemment, sont trop lourds et tombent au fond du récipient. Bientôt, par sécrétion gazeuse, ils augmentent le volume de leur vessie. Il est alors aisé, en faisant varier la hauteur de la colonne d'eau, de déterminer par tâtonnements à quelle profondeur correspond leur nouveau plan d'équilibre. Si la hauteur de la colonne d'eau est diminuée, les poissons s'alourdissent, soit en rejetant des bulles de gaz, soit en résorbant une partie de l'air vésical: ils s'adaptent ainsi à un troisième plan d'équilibre que l'on détermine comme précédemment.

4° En dehors du cas où l'animal est, en toutes circonstances, plus lourd que l'eau (poissons sans vessie; poissons cystectomisés; poissons à vessie ponctionnée et fortement vidée), le poisson a toujours, à un certain niveau (plan d'équilibre), la densité de l'eau. Il semble que les poissons se tiennent rarement dans ce plan, mais occupent plus généralement un niveau un peu inférieur; ils peuvent s'y maintenir sans grands efforts par de légers mouvements des nageoires.

5° Les critiques par lesquels RABAUD et VERRIER ont tenté de ridiculiser la conception du plan d'équilibre sont inopérantes. Les faits sur lesquels cette interprétation est assise demeurent et sont confirmés.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I. Les Elasmobranches, Cyclostomes et de nombreux Téléostéens sont dépourvus de vessie natatoire. Cet organe caractérise en revanche les Crossoptérygiens, Chondrostéens, Holostéens, Dipneustes et la grande majorité des poissons osseux. La présence ou l'absence de la vessie ne semble pas être liée à un certain genre de vie. Rien, à première vue, ne laisserait supposer que ce « flotteur » fait défaut à *Scomber scombrus*, alors que *Scomber pneumatophorus* qui mène la même vie pélagique, possède une vessie bien développée. Il est cependant juste de remarquer que tous les poissons qui ont la faculté de « planer » dans l'eau, qui peuvent se tenir, immobiles ou moyennant d'imperceptibles mouvements de leurs nageoires, à un certain niveau, bref, qui ont la densité de leur milieu, que tous ces poissons, dis-je, sont pourvus d'une vessie natatoire; au contraire, les poissons qui se tiennent toujours au fond de l'eau, qui s'enfouissent dans le sable ou dans la vase, qui sont lourds et mauvais nageurs, tels que les Pleuronectes, les Chabots ou la Raie n'en possèdent pas. Et encore, le plus souvent, les larves pélagiques de ces mêmes animaux possèdent-elles une vessie remplie de gaz. Le fait que de nombreux poissons n'en possèdent pas, et que ces animaux ne se distinguent pas forcément des autres prouve tout au plus que l'absence de cet organe est parfaitement compatible avec la vie dans l'eau. Il ne prouve pas que la vessie, lorsqu'elle est présente, n'a aucune fonction, ni aucune utilité; qu'elle « n'apporte au poisson aucun secours marqué », qu'elle est « de ces productions qui ne gênent pas l'animal et lui sont simplement inutiles » comme l'écrivent RABAUD et VERRIER.

II. La vessie natatoire, dont le volume est parfois considérable — j'ai mesuré des vessies dont le volume correspond à plus de 10% du volume du corps de l'animal —, est remplie de gaz. Par là même, elle constitue un flotteur qui joue nécessairement un rôle hydrostatique, en allégeant l'animal. Il en serait encore de même si, ainsi que le prétendent RABAUD et VERRIER, cet organe

était enfermé dans une cage rigide. En fait, les parois du corps d'un poisson ne sont nullement comparables à la coque d'acier d'un sous-marin, ce qui permet à la vessie de subir des variations de son volume en fonction de la pression qu'elle supporte.

Soumis à l'expérience de la *décompression expérimentale*, tous les poissons ne se comportent pas de la même manière. On peut distinguer trois catégories :

1^o Les poissons de la première ne paraissent nullement affectés par la diminution de la pression qu'ils subissent ; ils restent au fond de l'eau. Ce sont, par exemple, les Chabots, les Pleuronectes, etc., c'est-à-dire des poissons *dépourvus de vessie natatoire*, ou qui possèdent une vessie de dimensions tellement réduites qu'elle ne peut pas jouer de rôle hydrostatique (*Onos mustela*).

2^o La deuxième catégorie comprend les *poissons physoclistes*. Leur vessie, bien remplie de gaz, ne communique pas avec le tube digestif. Au fur et à mesure que la pression tombe, ces animaux deviennent plus légers, les gaz vésicaux se dilatent. Etant dans l'impossibilité d'éliminer rapidement les gaz en excès, ces poissons montent à la surface de l'eau, gonflés et distendus.

3^o Les animaux du troisième groupe, qui comprend les *poissons physostomes*, rejettent par la bouche des bulles gazeuses. Ces bulles proviennent de la vessie natatoire et passent par le canal pneumatique. La ligature du canal pneumatique arrête en effet tout rejet de bulles. De même, les poissons privés expérimentalement de leur vessie ne se comportent plus comme les animaux normaux.

La quantité des gaz abandonnés, pendant cette expérience, n'est nullement proportionnelle au poids de l'animal, comme le prétendent RABAUD et VERRIER ; elle dépend uniquement de l'absence ou de la présence d'une vessie natatoire pourvue d'un canal pneumatique.

La diffusion des gaz à travers les parois vésicales (qui ne se fait que lentement) et l'extraction des gaz du sang et des tissus ne jouent en aucun cas le rôle que leur attribuent RABAUD et VERRIER.

III. Les *variations de volume* que subissent les poissons dans diverses conditions dépendent de la vessie natatoire. J'ai montré, dans de nombreuses expériences, dans quelle mesure les volumes

peuvent se modifier sous l'influence de la décompression. Les résultats obtenus ne sont pas semblables selon qu'il s'agit d'un Physocliste, d'un Physostome ou d'un poisson naturellement ou expérimentalement dépourvu de vessie natatoire.

A la suite de FATIO, j'ai montré également l'influence d'une augmentation de la température sur le volume du poisson. Là encore, le rôle de la vessie apparaît nettement. D'autres mesures m'ont permis d'affirmer que les animaux pourvus d'une vessie natatoire, contrairement à ceux qui n'en ont point, subissent de faibles variations de volume parfaitement appréciables et mesurables même pour de petites différences de la pression hydrostatique.

Enfin, les poissons placés dans une eau pauvre en oxygène et non renouvelée, utilisent l'oxygène de leur vessie. La résorption de ce gaz se traduit par une diminution du volume du poisson mise en expérience.

IV. Les Physoclistes vrais possèdent un organe de résorption des gaz, l'oval ou la chambre postérieure, dont l'importance a été démontrée par LEDEBUR. Le canal pneumatique (*praevesica*) de l'Anguille ou du Congre joue le même rôle de résorption.

Le premier remplissage de la vessie natatoire se fait aux dépens de l'air atmosphérique. La jeune larve vient à la surface de l'eau pour y gober de l'air. Chez l'adulte, trois cas peuvent se présenter

- 1° Certains poissons (Truites) ne peuvent remplir leur vessie que par déglutition d'air.
- 2° Les Physoclistes remplissent leur vessie au moyen d'une véritable sécrétion gazeuse dans la vessie. L'air atmosphérique n'intervient pas directement.
- 3° La majorité des Physostomes (Cyprinidés, *Esox*, etc.) sont capables de sécréter des gaz; ils remplissent cependant plus vite leur vessie en y introduisant de l'air atmosphérique (pl. 5, fig. 1 et 2).

Les Cyprins cystectomisés, n'ayant plus la possibilité de sécréter du gaz puisque leur vessie a été enlevée, viennent souvent à la surface de l'eau, où ils gobent de l'air, qu'ils introduisent, à travers le canal pneumatique, dans la cavité où se trouvait la vessie. Ils constituent de cette manière une pseudo-vessie (pl. 5, fig. 3 et 4 et pl. 6, fig. 9 et 10). Celle-ci remplit assez bien la fonction hydrosta-

tique de l'organe prélevé. Le poisson qui en est pourvu ne se distingue que difficilement des animaux normaux. La ligature du canal pneumatique, après cystectomie, supprime l'apparition de cette pseudo-vessie. C'est là une nouvelle preuve de la fonction du canal pneumatique. Par compensation, le poisson remplit alors son tube digestif de l'air qu'il recueille à la surface de l'eau (pl. 6, fig. 5).

Dans la vessie on trouve les gaz de l'air, mais dans des proportions différentes. La part prépondérante revient à l'oxygène et à l'azote, mais, au moment de la sécrétion, le gaz carbonique joue un rôle très considérable. D'une façon générale, les Physoclistes sont plus riches en oxygène que les Physostomes.

Le mécanisme de la sécrétion gazeuse n'est pas encore exactement connu. On sait que la simple diffusion des gaz dissous, du sang vers la lumière vésicale, ne suffit pas à rendre compte du phénomène; on sait aussi que les corps rouges, associés à l'épithélium glandulaire, constituent l'organe de sécrétion, et que pendant l'activité sécrétoire la concentration en ions H augmente dans cet organe. On sait aussi que l'intégrité des nerfs vagues intestinaux, ou du moins celle du rameau vésical, est indispensable à la sécrétion et que, d'autre part, les poissons mis dans l'impossibilité de se mouvoir librement ne sécrètent plus de gaz. Enfin, LEDEBUR a constaté, dans certains cas, la présence d'une écume blanche sur les bords des cellules glandulaires. J'ai fait pareille constatation chez des Congres. Aucune des nombreuses théories sur le phénomène de la sécrétion gazeuse n'est satisfaisante.

V. Toutes les fluctuations de la masse gazeuse dans la vessie natatoire ont une répercussion sur le volume et la densité du poisson. Chaque fois que le volume de l'animal subit une modification, si petite soit-elle (et j'ai suffisamment insisté sur la variabilité considérable du volume des poissons pourvus d'une vessie natatoire), la densité s'en trouve changée. Mes nombreuses mesures de densité me permettent d'établir les faits suivants:

1^o Les poissons ne sont pas tous équidenses. Les valeurs extrêmes que j'ai trouvées sont de 0,974 pour un Cyprin doré et de 1,136 pour une Motèle. Les valeurs moyennes pour les poissons d'eau douce, pourvus d'une vessie, sont très proches de l'unité (*Leuciscus*: 1,001; *Scardinius*: 1,013; *Carassius*: 0,994; *Perca*: 1,011; *Tinca*: 1,008; *Esox*: 1,007).

2° Les poissons marins sont, en général, plus lourds, par rapport à l'eau distillée, que les poissons d'eau douce. MAGNAN donne les chiffres suivants pour les poissons de mer: Mulet doré: 1,02; Lieu: 1,02; Grondin lyre: 1,03; Esturgeon: 1,05. Il y a lieu, cependant, de tenir compte du milieu dans lequel vit l'animal. L'eau de mer est plus pesante que l'eau douce. Dans leur milieu naturel, les poissons marins ne sont donc pas plus lourds que les poissons d'eau douce dans le leur. (Densité par rapport à l'eau de mer: Mulet: 0,99; Lieu: 0,99; Grondin: 1; Esturgeon: 1,02.) Pour *Gadus luscus* j'ai trouvé une densité, par rapport à l'eau de mer de 1,001 et pour *Zeus faber* de 0,992.

3° Il faut remarquer, en même temps, que le volume de la vessie natatoire par rapport au volume total du poisson est plus faible chez les poissons marins que chez les poissons d'eau douce. Ainsi la vessie occupe chez *Leuciscus* 9,01% du volume total; chez *Tinca* 7,74%; chez *Scardinius* 10,61%; chez *Carassius* 8,25%; chez *Perca* 7,94%. Les poissons marins donnent les chiffres suivants: *Mugil auratus*: 5,57%; *Crenilabrus*: 4,93%; *Zeus*: 4,31%; *Gadus* 4,99%.

4° On peut donc dire que très généralement les poissons pourvus d'une vessie natatoire ont une densité très voisine de celle de leur milieu.

5° En revanche, les poissons dépourvus de vessie sont toujours plus lourds que l'eau. Ainsi, la densité de *Blennius pholis* est de 1,07; celle de *Cottus bubalis* de 1,08. De la liste établie par MAGNAN j'extrais les chiffres suivants: Rousette, 1,06; Maquereau, 1,07; Raie bouclée, 1,28; Sole, 1,12; Carrelet, 1,25. Les densités de poissons d'eau douce, après vidage complet de la vessie natatoire ou après cystectomie, sont du même ordre de grandeur que celle des poissons naturellement dépourvus de vessie. Ainsi, *Leuciscus* 1,073; *Scardinius*: 1,108; *Carassius*: 1,06; *Perca*: 1,086; *Tinca* 1,075; *Esox*: 1,065.

6° Il est par conséquent absolument certain que la densité d'un poisson dépend pour une très grande part de la présence ou de l'absence d'une vessie natatoire, et que le volume de cette vessie joue à ce point de vue un rôle essentiel. Le poisson dont la vessie a été partiellement vidée est plus lourd qu'avec une vessie remplie.

d'air. Le bon sens le fait supposer; l'expérience le prouve. Ici encore, les fait avancés par RABAUD et VERRIER trouvent un démenti complet et catégorique.

VI. GUYÉNOT a décrit, chez les Cyprinidés, un *sphincter pneumatique*. L'extrémité œsophagienne du canal pneumatique présente en effet un renflement conique, dont la base s'applique contre le tube digestif. Dans cette région, la lumière du canal est excessivement compliquée. Elle présente un grand nombre de diverticules aveugles, eux-mêmes ramifiés. Son diamètre est variable, parfois capillaire. De plus, elle est spiralée et cloisonnée par des septa, dont l'importance augmente au fur et à mesure que l'on s'approche de l'œsophage. Avant de se jeter dans celui-ci, elle fait brusquement un angle droit. Cette partie conique du canal est très riche en fibres musculaires striées. Cet ensemble constitue un obstacle très important au passage des gaz (fig. 4 et pl. 6, fig. 7).

L'expérience démontre, en effet, que les muscles de cette région sont en état de tonus. L'ouverture et la fermeture du canal sont des phénomènes actifs: il ne suffit pas d'augmenter d'une certaine valeur la pression intra-vésicale pour faire sortir les gaz par la bouche, mais il suffit, pour arriver à ce résultat, d'alléger le poisson. Ainsi, l'injection de 5 cc. d'eau dans la cavité générale d'un Cyprin n'a pas d'effet sur le rejet des bulles gazeuses; en revanche, l'injection d'un même volume d'air fait monter l'animal à la surface de l'eau. Il rejette alors des bulles gazeuses. Le reflexe d'ouverture du sphincter pneumatique cesse après l'anesthésie (éther, chloroforme, avertine, etc.) ou paralysie (curare) ou après le section bilatérale ou unilatérale du nerf vague intestinal, juste derrière l'opercule. Dans certains cas se produit une obstruction du canal telle que, pendant l'expérience de la décompression à la machine pneumatique, la vessie fait explosion sous l'effet de la pression interne croissante, avant que ses gaz aient pu forcer le passage du canal.

VII. De l'ensemble des faits se dégage la certitude que *la vessie natatoire remplit effectivement une fonction hydrostatique*: cela résulte à la fois des conséquences inéluctables de la présence, dans un corps immergé, d'un flotteur aérien et des mécanismes régulateurs qui adaptent aux circonstances le volume de ce flotteur. Les changements de la pression extérieure (atmosphérique et hydrostatique)

tendent constamment à faire varier le volume de la vessie nata-toire qui n'est pas enfermée, comme on l'a prétendu, dans une cage rigide. Lorsque la pression augmente, le volume de la vessie, et par suite celui du poisson, diminuent; lorsque la pression diminue, le volume du poisson pourvu d'une vessie nata-toire augmente. En somme, la vessie nata-toire, et avec elle le poisson, supporte passivement les fluctuations de la pression extérieure.

A ces fluctuations, cependant, le poisson réagit grâce à ses méca-nismes régulateurs. Il peut résorber lentement ou rejeter une partie des gaz de sa vessie si celle-ci augmente son volume; il peut sécréter peu à peu de nouvelles quantités de gaz à son intérieur si le volume de sa vessie diminue. A chaque instant il adapte ainsi le volume de sa vessie, c'est-à-dire sa densité, aux circonstances dans les-quelles il se trouve. Ainsi il acquiert, s'il y a lieu, un nouveau plan d'équilibre. Cela ne veut pas dire qu'il est obligé de séjourner, immobile, dans ce plan, mais qu'il peut se maintenir, au prix de minimes efforts, à des niveaux situés légèrement au-dessus ou au-dessous de ce plan d'équilibre.

La vessie nata-toire joue donc bien, dans la suspension du poisson, le rôle que les expériences de MOREAU, de CHARBONNEL-SALLE, de GUYÉNOT, de BAGLIONI, de JAEGER, de JACOBS et de tant d'autres lui ont attribué. En présence des faits, la théorie rétrograde de RABAUD et VERRIER doit être considérée comme définitivement condamnée.

LISTE DES AUTEURS CITÉS

1935. ARON, M. et GRASSÉ, P. *Biologie animale*. Masson, Paris.
1835. v. BAER, K. *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische nebst einem Anhang über die Schwimmblase*. Leipzig.
1908. BAGLIONI, S. *Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische*. Zeitschr. f. Allg. Physiol., Bd. 8.
1936. BAUDIN, L. *Recherches sur le sang des Poissons*. Mém. Soc. vaud. Sc. nat., n° 37, vol. 5.
1937. — *Modifications du sang de la Perche sous l'influence de dépressions expérimentales*. C. R. Soc. Biol., t. 124, n° 1, p. 43-44.
1937. — *La vessie natatoire et l'équilibre du sang; variation de volume avec la pression*. C. R. Soc. Biol., t. 124, n° 1, p. 44-46.
1892. BOHR, Ch. *Sur la sécrétion d'oxygène dans la vessie natatoire des Poissons*. C. R. Ac. Sc.
1894. — *The influence of section of the vagus nerve on the disengagement of gases in the air-bladder of Fishes*. J. of Physiol., 15, p. 493-500.
1685. BORELLI, J. *De motu animalium ex unico principio statico deducta*. Lugduni Batavorum.
1807. BIOT, J.-B. *Mémoire sur l'air contenu dans la vessie natatoire des Poissons*. Mém. Soc. d'Arcueil, I, p. 252.
1916. BOUTAN, L. *Sur le plan d'équilibre ou de moindre effort des Poissons téléostéens à vessie natatoire*. C. R. Ac. Sc., 163.
1893. BRIDGE, T. W. and HADDON, A. C. *Contribution to the Anatomy of Fishes*. Philos. Transac. Roy. Soc., 184, p. 65-334.
1873. CARBONNIER, M. *De l'influence de la pression extérieure sur la vessie des Poissons*. Bull. Soc. d'Acclimatation.
1884. CHABRY, L. *Sur l'équilibre des Poissons*. Journ. Anat. et Physiol. morph. et path. homme et des animaux, Paris, t. 20, p. 139-148.
1887. CHARBONNEL-SALLE, L. *Sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire*. C. R. Ac. Sc.
1887. — *Recherches expérimentales sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire*. Ann. Sc. Nat. Zool., 7^{me} série, t. 2.
1809. DELAROCHE, F. *Observations sur la vessie aérienne des Poissons*. Ann. Mus. Hist. Nat., XIV, 184.

1892. DRESER, H. *Notiz über eine Wirkung des Pilocarpins*. Arch. exp. Path. Pharmac., 30, p. 159.
1928. EVANS, H. M. and DAMANT, G. *Observations on the physiology of the swimbladder in Cyprinoid Fishes*. Brit. J. exp. Biology, 6 p. 42-55.
1877. FATIO, V. *De la variabilité de l'espèce à propos de quelques Poissons*. Arch. des Sc. de la Bibliot. univ., p. 185-217.
1937. FRANZ, G. *Über den Reflex des Gasspuckens bei Fischen und die Funktion des Weber'schen Apparates*. Z. vergl. Physiol., 25 p. 193-238.
1932. v. FRISCH, K. und STETTER, H. *Untersuchungen über den Sitz der Gehörsinnes bei der Elritze*. Zeit. f. vergl. Physiol., Abt. C, 17 p. 687-801.
1905. GUYÉNOT, E. *Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la vessie natatoire des Cyprinidés*. C. R. Soc. Biol.
1909. — *Les fonctions de la vessie natatoire des poissons Téléostéens*. Bull. Sc. France et Belg., 42, p. 203-295.
1938. GUYÉNOT, E. et PLATTNER, W. *Recherches sur la vessie natatoire des Poissons. I*. Rev. Suisse Zool., t. 45, n° 19, p. 469-486.
1939. — *Id. II*. Rev. Suisse Zool., t. 46, n° 8, p. 325-361.
1909. HAEMPEL, O. *Einiges zur Anatomie und Physiologie der Schwimmblase beim Aal und Renken*. Zool. Anz. Jahrg., 34.
1924. HALL, F. *The function of the Swimbladder of Fishes*. Biol. Bull. Mar. biol. labor. Woodshole, 47, p. 79-118.
1892. HÜFNER, G. *Zur physikalischen Chemie der Schwimmblasenorgane*. Arch. Anat. Phys. Abt. de Du Bois Reymond, II, p. 54-80.
1930. JACOBS, W. *Untersuchungen zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. I. Über Gassekretion in der Schwbl. von Physoclisten*. Zeit. vergl. Physiol., 11, p. 565-629.
1932. — *II. Die Volumregulation in der Schwbl. des Flussbarsches*. Zeit. vergl. Physiol., 18, p. 125-156.
1934. — *III. Luftsclucken und Gassekretion bei Physostomen*. Zeit. vergl. Physiol., 20, p. 674-699.
1938. — *IV. Die erste Gasfüllung der Schwbl. bei jungen Seepferdchen*. Zeit. vergl. Physiol., 25, p. 379-388.
1903. JAEGER, A. *Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische*. Arch. f. ges. Physiol. (Pflüger), 94.
1904. — *Die Physiologie der Schwbl. der Fische*. Biol. Centralblatt, 24.
1906. — *Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische*. Anat. Anz., 29.
1770. KOELREUTER, J. *Descriptio Cyprini rutili, quem Halawel Russ vocant, historico-anatomica*. Novi Comment. Petropolitani, XV p. 494-503.

1914. KUIPER, K. *Die functie von de zwemblaas bij einige onzer zoet-watervisschen.* Diss. inauguralis, Amsterdam.
1915. — *The Physiology of the Air-bladder of Fishes.* Proc. Kon. Acad. Wet. Amsterdam, 17.
1928. v. LEDEBUR, J. *Zur Physiologie der Schwimmblase.* 101. Jahrb. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur.
1929. — *Beiträge zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. I.* Z. vergl. Physiol., 8, p. 445-460.
1929. — *Id. II.* Z. vergl. Physiol., 10, p. 431-440.
1936. — *Id. III. Über Veränderungen der Gasdrüse bei trommelsüchtigen Fischen.* Z. vergl. Physiol., 23, p. 34-45.
1937. — *Id. V. Über die Beeinflussung des Sauerstoffbindvermögens des Fischblutes durch Kohlensäure bei hohem Sauerstoffdruck.* Z. vergl. Physiol., 25, p. 156-169.
1937. — *Über die Sekretion und Resorption von Gasen in der Fischschwimmblase.* Biol. Reviews of the Cambridge Philos. Soc., 12, p. 217-245.
1937. v. LEDEBUR, J. und WUNDER, W. *Beiträge zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. IV. Beobachtungen an Stichlingen, die ihre Schwimmblase nicht mit Gas füllen konnten.* Z. vergl. Physiol., 25, p. 149-155.
1929. MAGNAN, A. *Les caractéristiques géométriques et physiques des Poissons. I. et II.* Ann. Soc. Nat. Zool., 12.
1935. MEESTERS, A. und NAGEL, F. *Über Sekretion und Resorption in der Schwimmblase des Flussbarsches.* Zeit. f. allg. Physiol., 21, p. 646-657.
1935. MEIERHANS, J. *Comportement des poissons physostomes ayant subi l'extirpation de la vessie natatoire.* C. R. Ac. Sc., 200, p. 859-862.
1935. — *Vessie natatoire et canal pneumatique chez les poissons Cypri-nidés.* C. R. Soc. Physique Genève, 52, p. 62-64.
1935. — *Le canal pneumatique et la vessie natatoire des poissons physostomes.* C. R. Ac. Sc., 200, p. 582-584.
1866. MONOYER, E. *Contribution à l'étude de l'équilibre et de la locomotion chez les Poissons.* C. R. Ac. Sc., 62, p. 847-850.
1863. MOREAU, A. *Sur l'air de la vessie natatoire des Poissons.* C. R. Ac. Sc.
1865. — *De l'influence de la section du grand sympathique sur la composition de l'air de la vessie natatoire.* C. R. Ac. Sc.
1876. — *Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire.* Ann. Sc. Nat., 6^{me} s. Zool.
1928. MUCHINA, O. *Eine vergleichend-histologische Untersuchung des Baues der Schwimmblasenwandung bei einigen Vertretern verschiedener Fischfamilien.* Bull. Inst. rech. biol. Univ. Perm., 6.

1842. MÜLLER, J. *Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische, mit Bezug auf einige neue Fischgattungen*. Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 307-329.
1668. NEEDHAM, W. *Disquisito anatomica de formato foetu*. Amsterdam
1733. PETIT, M. *Histoire de la Carpe*. Mém. Ac. Sc., p. 197-222.
1937. PLATTNER, W. *Vessie natatoire et canal pneumatique*. C. R. Soc. Biol., 126, p. 1072-74.
1938. — *Vessie natatoire et rejet de bulles gazeuses chez les Poissons physostomes*. C. R. Soc. Biol., 127, p. 7-9.
1938. — *Vessie natatoire et variations de volume de Poissons physostomes en fonction de la décompression*. C. R. Soc. Biol., 127 p. 278-281.
1938. — *Action de substances anesthésiantes ou paralysantes sur l'émission des bulles gazeuses chez les Cyprinidés*. C. R. Soc. Biol. 127, p. 568-571.
1910. POPTA, C. *Etude sur la vessie aérienne des Poissons. Sa fonction*. Ann. Sc. Nat., 9^{me} s. Zool., 12.
1932. RABAUD, E. et VERRIER, M.-L. *Effets de faibles décompressions sur la vessie natatoire*. C. R. Soc. Biol., 109, p. 1094.
1932. — *Effets de la décompression sur les Poissons normalement sans vessie natatoire*. C. R. Soc. Biol., 109, p. 1277.
1932. — *L'évacuation des gaz de la vessie natatoire et le fonctionnement du canal pneumatique*. C. R. Ac. Sc., 195, p. 906.
1932. — *La projection des viscères abdominaux chez les Poissons soumis à la décompression*. Bull. Soc. Zool. France, 57, p. 297-302
1933. — *Morphologie comparée de la vessie natatoire*. C. R. Soc. Biol. 112.
1934. — *Vessie natatoire et variations du volume des poissons*. C. R. Ac. Sc., 199, p. 888-890.
1934. — *Vessie natatoire, densité et plan d'équilibre des poissons*. C. R. Ac. Sc., 199, p. 1247-49.
1934. — *La vessie natatoire de la Loche (Cobitis barbulata L.)*. C. R. Ac. Sc., 198, p. 1073.
1934. — *Recherches sur la vessie natatoire. I*. Bull. Biol. France et Belg., 68.
1935. — *Recherches sur la vessie natatoire. II*. Bull. Biol. France et Belg., 69, p. 87-136.
1935. — *Vessie natatoire et canal pneumatique*. C. R. Ac. Sc., 200 p. 778-780.
1935. — *L'ablation de la vessie natatoire de poissons physostomes*. C. R. Ac. Sc., 200, p. 1142-44.

1938. RABAUD, E. et VERRIER, M.-L. *Excision de la vessie natatoire et équilibre des Poissons*. Bull. Soc. Zool. France, 63, p. 85-87.
- 1938-39. — *Les récentes recherches sur la vessie natatoire. I, II et III*. Librairie Lipschutz, Paris.
1939. — *Les variations morphologiques de la vessie natatoire de *Cyprinus carpio* et leurs conséquences biologiques*. Arch. Zool. Not. et Rev., 80, p. 156-162.
1838. RATHKE, H. *Zur Anatomie der Fische: über die Schwimmblase*. Arch. Anat. u. Physiol., p. 413-445.
1922. RAUTHER, M. *Zur vergleichenden Anatomie der Schwimmblase der Fische*. Erg. u. Fortschr. der Zool., 5, p. 1-66.
1891. REGNARD, P. *Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux*. Paris, Masson.
1895. — *Sur l'action statique de la vessie natatoire des Poissons*. C. R. Soc. Biol.
1905. REIS, C. und NUSBAUM, J. *Zur Histologie der Gasdrüse in der Schwimmblase der Knochenfische, zugleich ein Beitrag zur Trophospongienfrage*. Anat. Anz., 27.
1906. — *Weitere Studien zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Gasdrüse und des Ovals in der Schwimmblase der Knochenfische*. Anat. Anz., 28.
1924. REMOTTI, E. *Secrezione gasosa della vesica natatoria e attività sessuale nei Pesci*. Rass. di Studi sess. e Eugenia, 4, p. 377-383.
1895. RICHARD, J. *Sur les gaz de la vessie natatoire des Poissons*. C. R. Ac. Sc.
1903. THILO, O. *Die Entstehung der Schwimmblasen*. Biol. Zentralbl., 23.
1906. — *Die Luftwege der Schwimmblase*. Zool. Anz., 30.
1907. — *Das Schwinden der Schwimmblasen bei den Schollen*. Zool. Anz., 31.
1820. WEBER, E. *De aure et auditu hominis et animalium. Pars 1, de aure animalium aquatiliium*. Leipzig.
1911. WOODLAND, W. *On the structure and function of the Gas glands and Retia...* Proceed. Zool. Soc. London, p. 183-248.
1912. — *On some experimental tests of recent views concerning the physiology of gas production in Teleostean Fishes*. Anat. Anz., 40, p. 225-242.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 5.

Fig. 1. — Radiographie par contact de la Tanche n° 175, le 5 décembre 1938, immédiatement après que l'animal a été soumis à la décompression: la vessie est en grande partie vidée.

Fig. 2. — Radiographie du même animal le lendemain, 18 heures après la décompression. Grâce à l'air qu'il a gobé à la surface et fait passer par son canal pneumatique, la vessie est à nouveau distendue.

Fig. 3. — Radiographie de la Tanche 190 qui, après la cystectomie a avalé de l'air et constitué une pseudo-vessie.

Fig. 4. — Radiographie de la Tanche 189 qui a subi la cystectomie: aspect de la pseudo-vessie 20 jours après l'opération.

PLANCHE 6.

Fig. 5. — Radiographie de la Tanche 191 qui a subi, le 9 mars 1939 la cystectomie avec ligature du canal pneumatique. Etat, le 6 août 1939, au bout de 5 mois. L'intestin continue à être rempli d'air et à jouer le rôle d'un flotteur. Ce poisson fait partie des animaux opérés devant la Commission de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève et dont des radiographies ont déjà été publiées (pl. 7, fig. 10, 11 et 12 du mémoire de GUYÉNOT et PLATTNER, 1939).

Fig. 6. — Radiographie du Vengeron 117 qui a subi la section du nerf vague intestinal gauche. Après la décompression, la vessie ne se remplit plus, mais l'air dégluti pénètre dans le tube digestif.

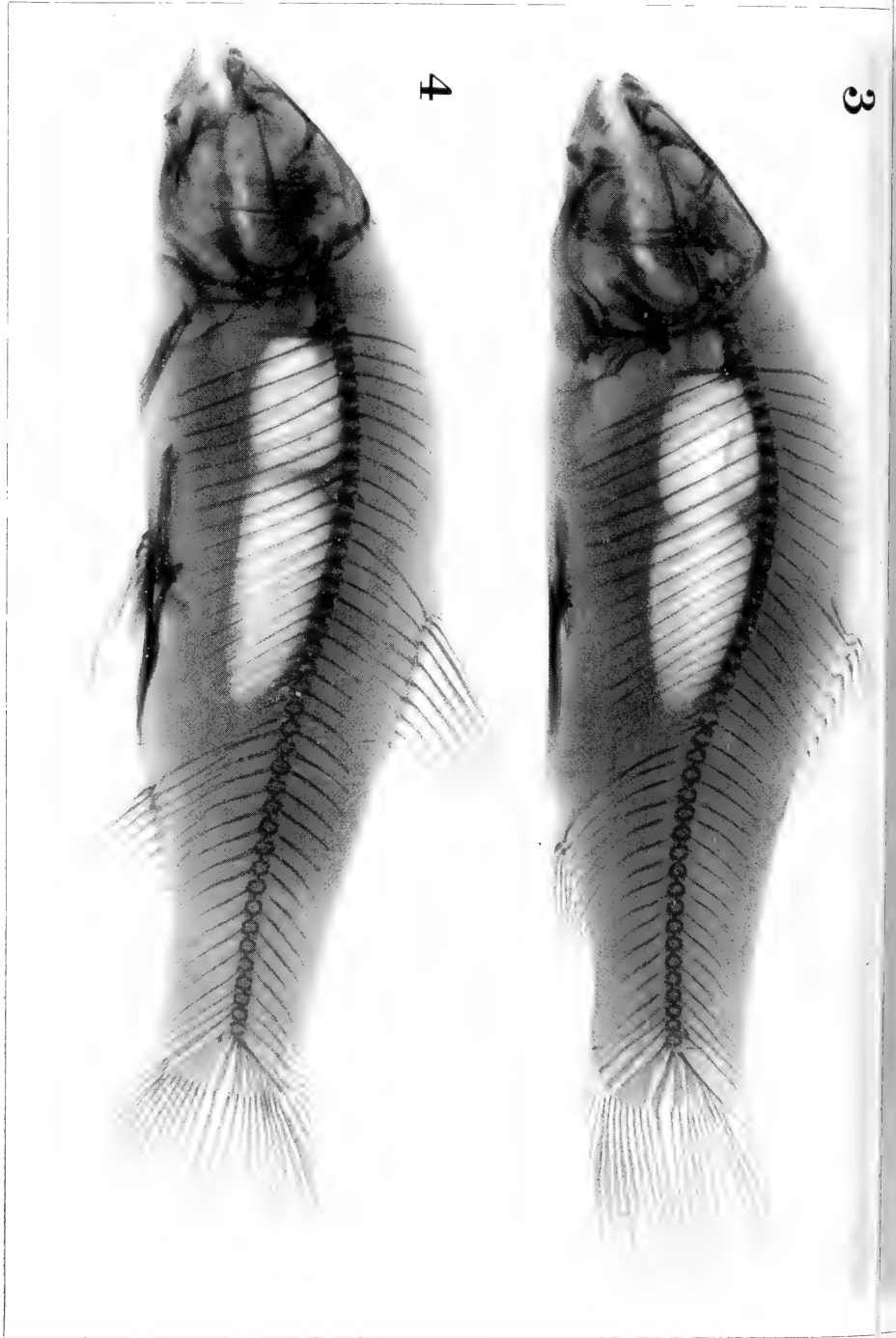
Fig. 7. — Photographie d'une coupe à travers le sphincter pneumatique d'une Tanche.

Fig. 8. — Photographie d'une coupe à travers le sphincter pneumatique d'un Congre.

Fig. 9. — Coupe passant à travers la pseudo-vessie d'un Vengeron dans la partie antérieure du corps.

Fig. 10. — Coupe du même objet passant au niveau où était le lobe postérieur de la vessie: on voit bien la lame péritonéale qui sépare l'espace occupé par la pseudo-vessie de la cavité cœlomique.



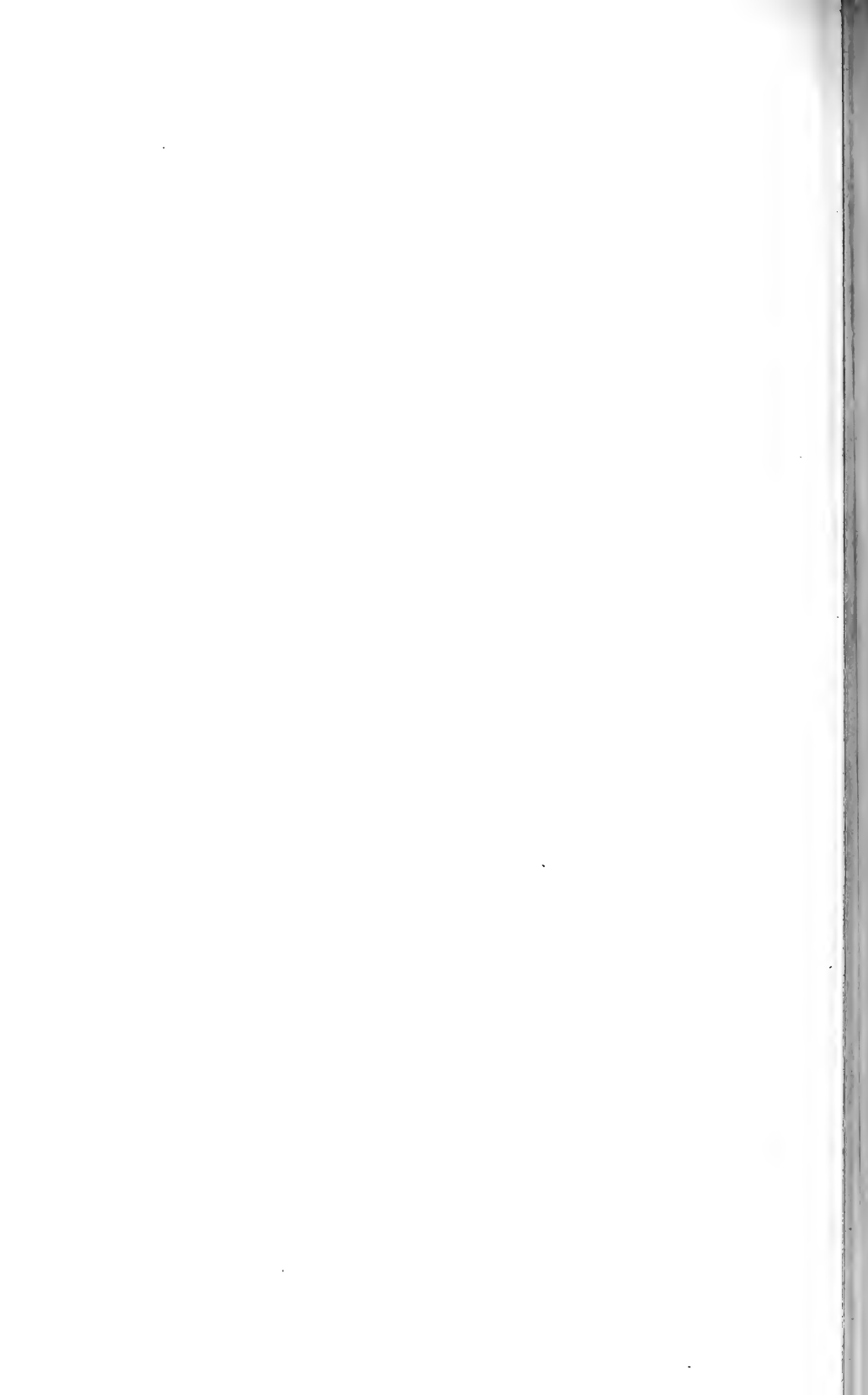


1



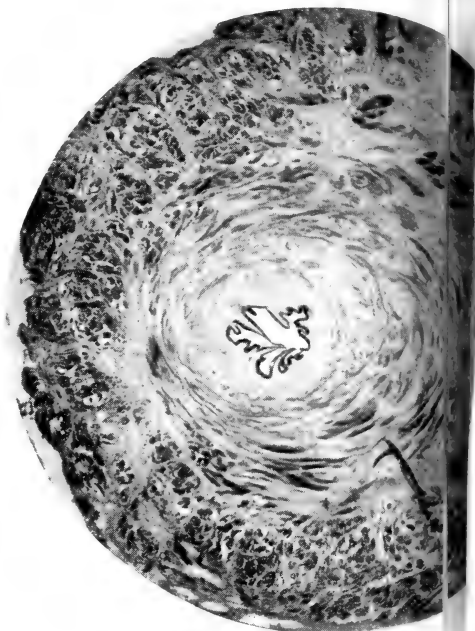
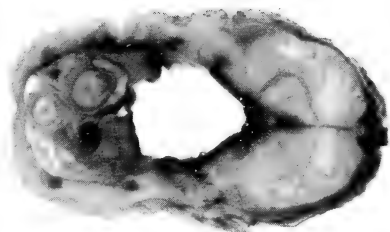
2



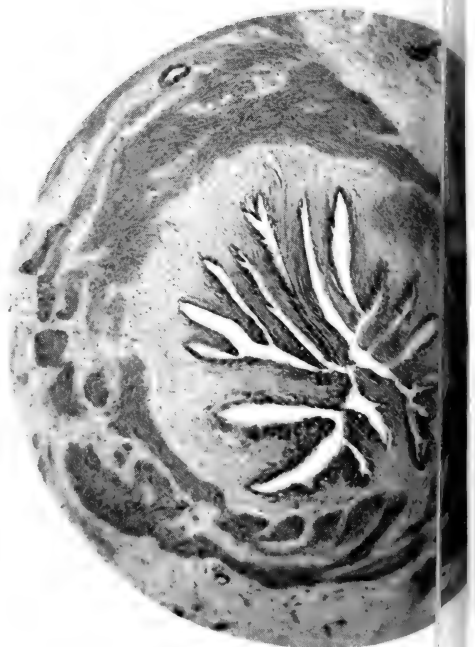
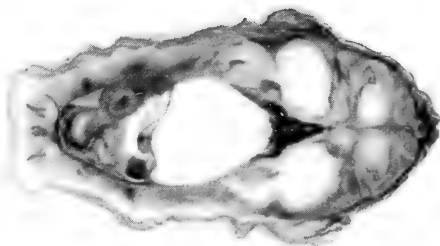




9



10

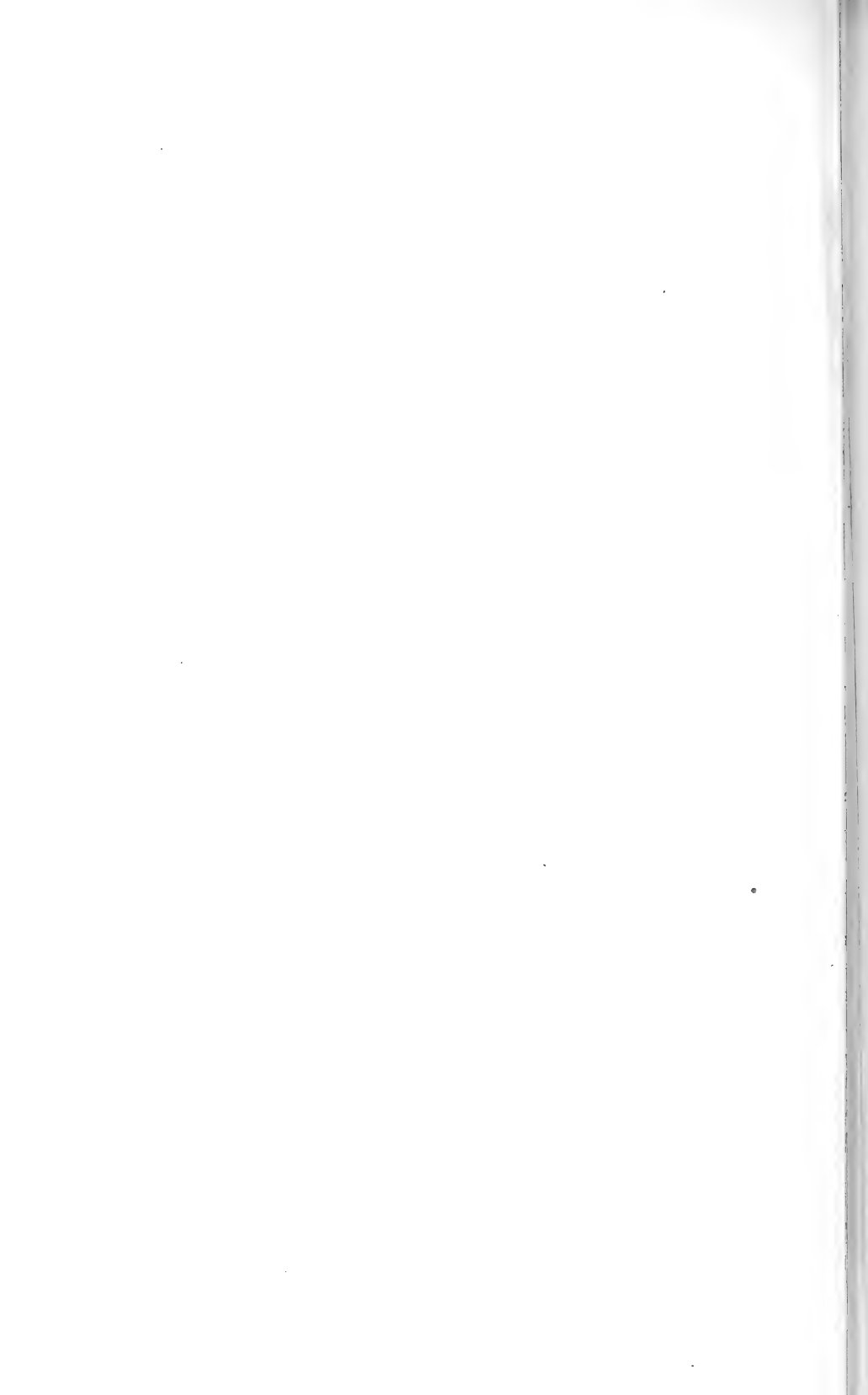


5



6





Action inhibitrice de l'ébauche oculaire sur l'évolution de la corde dorsale chez les embryons de Poulet

par

A. WEBER

(Institut d'anatomie, Université de Genève).

Avec 11 figures dans le texte.

Aux stades primitifs du développement des Amphibiens et des Amniotes, l'extrémité antérieure de la corde dorsale aboutit à la zone d'accolement de l'ectoderme et de l'endoderme qui constitue la membrane pharyngienne. Plus tard, c'est contre les débris de la poche de Seessel ou de formations connexes que butera la corde. On sait d'autre part que ce dernier organe se montre tout d'abord sous l'aspect d'un cordon épithélial où des cellules plates sont empilées à la manière de pièces de monnaie. Ultérieurement, la plus grande partie de ce premier soutien axial acquiert une structure caractérisée par des éléments vésiculeux et turgescents, limités par une membrane périphérique, dépourvue de cellules. Ainsi se forme une tigelle semi-rigide, que l'on peut facilement isoler dans les micro-dissections d'embryons.

Seuls les deux bouts de la corde dorsale ne subissent pas cette transformation caractéristique en même temps que la presque totalité de l'organe. A l'extrémité postérieure les phénomènes vitaux sont certainement très ralentis; il ne semble pas qu'il y ait là dans la corde, pas plus que dans le tube nerveux, une activité de croissance comparable à celle que HOLMDAHL attribue au bourgeon caudal. Les expériences de KOPSCH sur les embryons d'Oiseaux tendent à prouver au contraire que de ce côté le « gradient morpho-

génétique » est réduit au minimum; aussi la transformation de la corde dorsale en tissu vésiculaire y est-elle très retardée. Cette explication ne peut s'appliquer à l'extrémité craniale, où rien ne permet de comprendre pourquoi les éléments cordaux restent compacts avant de dégénérer ou de disparaître.

Les expériences que j'ai faites sur de jeunes embryons de Poulet permettent peut-être de donner une réponse à ce problème. Il s'agit de transplantations d'ébauches oculaires de la quarante-huitième heure sur des hôtes au même stade de l'incubation. Les coquilles étant brisées, les œufs sont placés dans de petits cristallisoirs de verre où ils se développent normalement pendant plusieurs jours, à condition d'éviter toute lésion du jaune et la dessiccation de leur surface.

Semblables transplantations ont déjà été réalisées chez les embryons de Poulet par E. A. JOY. Cet expérimentateur américain a opéré aussi à la fin du deuxième jour d'incubation; il a cherché à implanter les ébauches oculaires dans la cavité générale pour éviter des actions mécaniques de compression. Les yeux se développent ainsi pendant un laps de temps qui peut atteindre cinq jours; la différenciation se fait aussi bien dans le coelome qu'en d'autres régions involontairement utilisées, telles que l'ébauche hépatique, le mésonephros, la membrane amniotique, ou bien encore la surface du corps de l'hôte. Ce dernier montre une tolérance complète vis-à-vis du greffon, à qui les tissus du voisinage fournissent des vaisseaux, sans être aucunement influencés dans leur propre différenciation.

Au stade où je pratique sa transplantation, l'ébauche oculaire est une expansion creuse, rattachée à la paroi du diencéphale par un pédicule court et large. Le cristallin n'est alors représenté que par un épaissement localisé de l'épiderme qui s'enfonce en formant une fossette ouverte à la surface de la tête. On pourrait croire qu'à ce moment l'ébauche cristallinienne déprime le feuillet superficiel de la vésicule optique pour amener la formation d'une cupule rétinienne, doublée par la future couche pigmentaire ou *tapetum oculi*. Entre cette zone externe de la rétine et la paroi cérébrale se trouve un peu de mésenchyme. En isolant le fragment destiné à l'implantation, il est presque toujours impossible de ne pas détacher aussi une trace de ce conjonctif embryonnaire et une partie plus ou moins étendue de la paroi diencéphalique. Le greffon es

donc composé d'un fragment d'épiderme auquel adhère l'ébauche cristallinienne, de la cupule optique à double paroi, du pédicule qui deviendra le nerf optique, d'un morceau de diencéphale et d'un minuscule amas de mésenchyme. Le tout forme un globule transparent dont le diamètre moyen est d'environ 0^{mm},3.

La mise en place de ce fragment comporte de nombreux aléas. La traversée du blanc de l'œuf présente une première difficulté; cet obstacle franchi, on se trouve devant les tissus de l'hôte qui manifestent une véritable tension superficielle; le greffon est ainsi rejeté souvent assez loin du point choisi pour l'opération; dans ces conditions il est bien inutile de prévoir où se fera l'adhérence de l'ébauche, c'est affaire de hasard. J'ai par exemple obtenu des implantations contre la paroi latérale de l'hôte, dans son tube digestif, sur un bourgeon de membre, ou bien sur ses membranes choriales ou amniotiques. Lorsque le greffon reste libre dans l'albumine de l'œuf, dans le liquide de l'amnios ou bien au contact du jaune, il végète et se nécrose assez rapidement. Pour qu'il survive et puisse se développer, son fragment de mésenchyme qui adhère aux membranes ectodermiques, cristalliniennes ou rétinienne, doit être pénétré par les vaisseaux de l'hôte; c'est une condition essentielle. La différenciation de l'ébauche implantée est alors complètement normale, à peine un peu retardée.

Dans le greffon comme chez l'hôte, on voit la vésicule du cristallin se détacher de l'épiderme grâce à la dégénérescence des éléments de son court pédicule; la couche superficielle de ce petit globule reste épithéliale; dans la profondeur les cellules s'allongent, rétrécissent ainsi la cavité de la vésicule et se transforment en fibres dont la fixation au formol permet d'apprécier la transparence. Les neuroblastes de la rétine proprement dite forment des axones dont les cônes de croissance s'avancent tout de suite rapidement vers les restes du pédicule optique. Les éléments de la couche extérieure de la cupule oculaire se chargent de pigment, constituant une ébauche de *tapetum*, reconnaissable dès le troisième jour d'incubation. Le plus souvent, le fragment de diencéphale adhérent au rudiment d'œil ne montre aucune différenciation. Dans le mésenchyme du greffon apparaissent quelques cellules nerveuses isolées; ce sont sans aucune doute des restes épars de la crête neurale qui, dans des conditions normales, auraient contribué à former un ganglion ciliaire, de concert avec une placode épibran-

chiale (VAN CAMPENHOUT); cette dernière reste toujours en dehors du morceau implanté.

En examinant les coupes sériées des embryons porteurs d'un oeil surnuméraire et fixés à la fin du quatrième jour d'incubation ou

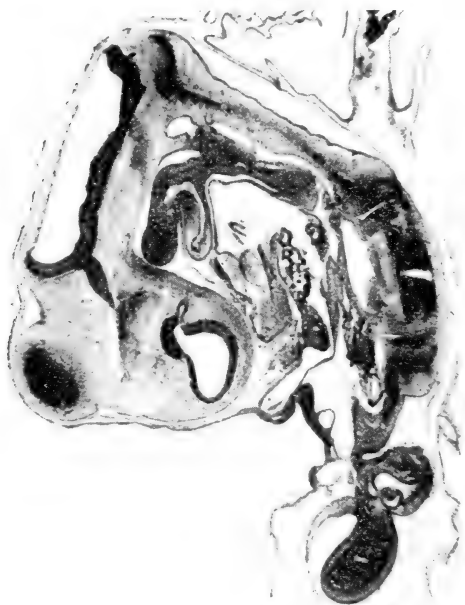


FIG. 1.

Coupe sagittale d'un embryon de Poulet de 96 heures, chez lequel une ébauche oculaire de 48 heures a été implantée à ce même moment. Le greffon s'est développé à la surface du membre postérieur gauche, mais trop superficiellement pour avoir une action inhibitrice sur la corde dorsale de l'hôte. Le greffon est visible dans la partie inférieure de la figure; on y reconnaît une rétine, un fragment de tapetum et le cristallin pourvu d'une cavité assez spacieuse. A côté de la rétine se trouvent des débris du diencéphale et un amas de mésenchyme vascularisé.

(Fixation: Szepsenwol. Imprégnation argentine. Grossissement 20.)

au début du cinquième, j'ai observé des modifications dans l'évolution de la corde dorsale; mais la morphogenèse de ce dernier organe n'est vraiment troublée que si l'ébauche oculaire transplantée est complètement enfouie dans le corps de l'hôte. Rien de comparable n'apparaît quand l'oeil s'est développé sur les membranes ou bien lorsque son point d'implantation étant très superficiel, il n'est rattaché que par un étroit pédicule à la surface d'un bourgeon de membre par exemple (fig. 1). Le phénomène dont il s'agit est caractérisé par la persistance de l'état primitif de la corde dorsale dans une région voisine du greffon. A ce niveau, la vacuolisation des cellules cordales ne se produit pas; la gaine superficielle de la corde ne se forme pas non plus ou bien ne se constitue que d'une façon incom-

plète; les éléments épithéliaux de l'organe semblent d'autre part se mêler à ceux du mésenchyme environnant, où ils se perdent.

Il est possible qu'en prolongeant ces expériences la corde dorsale se fût désagrégée totalement et eût disparu des régions en question, comme à son extrémité craniale. Quoi qu'il en soit, dans le laps de temps qui dépasse rarement deux jours et pendant lequel l'action du greffon oculaire a pu se produire, le squelette axial pré-

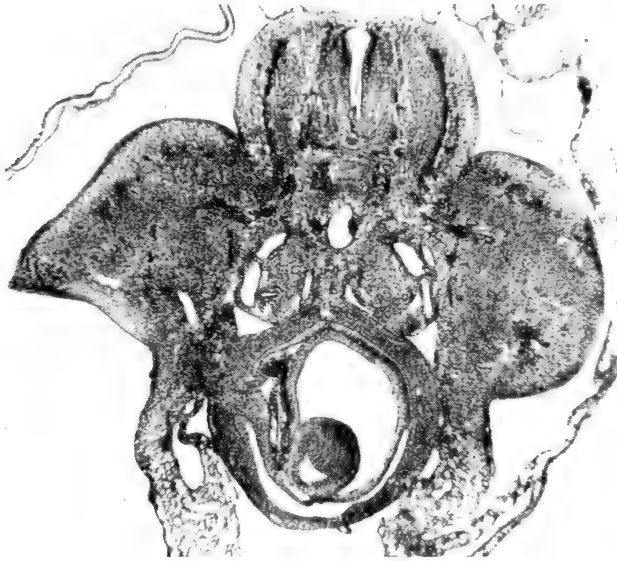


FIG. 2.

Coupe transversale passant par les ébauches des membres postérieurs d'un embryon de Poulet de 102 heures, sur lequel une ébauche oculaire d'embryon de 48 heures a été implantée à ce même moment. L'œil est situé dans le tube digestif; il est constitué par une rétine, par un fragment de tapetum pigmenté (visible à gauche de la figure) et par un cristallin qui montre des fibres dans sa partie profonde. Du côté gauche de la figure, l'épithélium intestinal laisse un passage à des vaisseaux qui irriguent le fragment de mésenchyme oculaire. A ce niveau, la corde dorsale est restée compacte; elle est aplatie transversalement entre le tube médullaire et l'aorte.

(Fixation: Szepsenwol. Imprégnation argentique.
Grossissement 45.)

cartilagineux de l'hôte commence à s'édifier tout autour de la corde compacte ou vacuolisée, sans présenter de modifications anormales.

Il est nécessaire de préciser tout d'abord le rapport constant entre cette persistance de l'état primitif de la corde, dans une zone

déterminée, et la présence du greffon oculaire dans son voisinage. C'est bien à ce dernier qu'est due la modification en question. En effet, toute autre implantation chez des embryons de Poulet de même âge, en n'importe quel point du corps, qu'elle soit réalisée avec des fragments de tube nerveux, de tube digestif, de somites ou de corde dorsale, ne détermine jamais semblable modification de l'évolution cordale. Les lésions traumatiques de la corde dorsale se cicatrisent mal; l'organe peut même être détaché de ses connexions normales; dans l'un ou l'autre cas ses éléments n'en présentent pas moins une structure vacuolaire. De petits morceaux de corde épithéliale compacte implantés en différentes régions, chez des embryons de Poulet, subissent en même temps une évolution identique à celle de cet organe chez leur hôte.

Ne possédant pas de collection assez riche des différents stades du développement du Poulet, j'ai étudié l'évolution normale et primitive de la corde sur des séries d'embryons de Canard. Chez ces derniers, les phénomènes sont plus nets au début parce qu'ils se déroulent avec plus de lenteur. Il est possible ainsi de constater que la formation des vacuoles dans la corde commence dans le cours du troisième jour d'incubation, au niveau de la région caudale du rhombencéphale, puis se propage presque instantanément jusqu'au voisinage du mésencéphale et de l'extrémité caudale. Dans cette dernière région la vacuolisation cordale ne progresse plus ensuite que très lentement, mais finalement elle atteint les débris du canal neurentérique. A son extrémité craniale, la corde reste compacte puis s'atrophie; en effet, ses éléments se perdent dans le mésenchyme, ou bien leur noyau montre des phénomènes de pycnose et finalement ils dégèrent (SAINT-REMY). Dans toute l'étendue où elle se trouve vacuolisée, la corde dorsale se gonfle et se recouvre d'un mince cylindre fibreux et élastique.

Dans la région où se fait sentir l'action du greffon oculaire, la corde restée compacte perd sa forme cylindrique; elle subit un léger aplatissement dans le sens dorso-ventral (fig. 2). Entre les portions normalement vacuolisées et celle restée épithéliale, la ligne de démarcation passe par une zone de transition très étroite. Çà et là, dans la partie compacte, on aperçoit de rares éléments qui possèdent une petite cavité. Dans un cas d'implantation de l'ébauche oculaire sur le flanc de l'hôte, la gaine péricordale s'est formée uniquement du côté opposé au greffon. Partout ailleurs, mais

surtout du côté dorsal et du côté ventral, les éléments épithéiaux de la corde sont à nu et semblent se répandre dans le mésenchyme voisin (fig. 3).



FIG. 3.

Coupe transversale passant par les ébauches des membres postérieurs d'un embryon de Poulet de 102 heures, sur lequel une ébauche oculaire d'embryon de 48 heures a été implantée à ce même moment. La cupule optique assez aplatie se trouve sur le côté droit de la figure. On y reconnaît une rétine, avec un fragment de tapetum peu pigmenté, un amas de mésenchyme vascularisé par l'hôte et un cristallin, dont les cellules profondes se sont transformées en fibres. La corde dorsale est sectionnée en deux endroits. Dans le voisinage de l'implantation oculaire, ses cellules sont restées compactes et se perdent dans le mésenchyme, tandis que du côté opposé à l'œil surnuméraire, s'est développée la gaine péri-cordale. La section de cette même corde vers l'extrémité caudale (partie inférieure de la figure) montre des cellules vacuolisées et une gaine péri-cordale continue.

(Fixation: Szepsenwol. Imprégnation argentique.
Grossissement 45.)

Quelle est d'autre part, vis-à-vis de l'œil implanté, la situation précise de la portion de corde restée à l'état primitif. Les distances entre les deux extrémités de cette zone et le centre du greffon sont

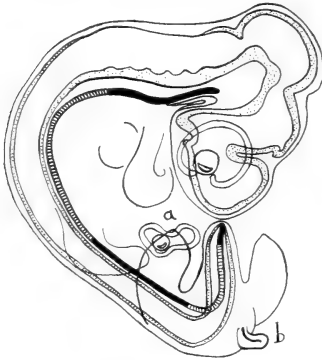


FIG. 4.

Reconstruction graphique du profil d'un embryon de Poulet de 102 heures, sur lequel une ébauche oculaire d'embryon de 48 heures a été implantée à cette même heure. La plus grande partie de la rétine, un fragment de tapetum et le cristallin se sont développés en *a* dans la portion omphalo-entérique du tube digestif. Dans le voisinage de ce greffon, la corde dorsale n'est pas vacuolisée, pas plus que dans la région céphalique et vers l'extrémité caudale.

Comme dans les reconstructions suivantes, la corde vacuolisée est représentée avec des hachures, la corde restée compacte est uniformément noire. Le système nerveux central est ponctué.

Remarquer l'égalité de la distance entre le cristallin et les deux extrémités de la zone de corde restée compacte dans la région dorsale de l'embryon. En *b* se trouve implanté un fragment de rétine nerveuse et de tapetum, sans que se voie aucune action sur la corde voisine.

(Grossissement 10.)

sensiblement égales (fig. 4). Il n'est pas interdit de supposer que la modification en question se produit dans une sphère d'action de l'œil surnuméraire. Le rayon de cette sphère varie de 0mm,8 à 1mm,3. Il est du reste assez difficile de mesurer cette longueur d'une façon très précise dans des reconstructions graphiques par projection sur un plan sagittal (fig. 5 et 6); dans de semblables conditions, il n'est pas possible d'apprécier la torsion de l'embryon dans le sens transversal; il faudrait recourir à des reconstructions plastiques. Il est également certain qu'au moment où le greffon a fait sentir son action, l'embryon et par conséquent la sphère en question étaient beaucoup plus petits.

S'il est permis de rapporter au développement d'une ébauche oculaire transplantée, l'arrêt dans l'évolution d'une partie de la corde, on peut se demander si c'est à l'œil dans son ensemble ou bien seulement à l'une de ses parties constituantes qu'il faut attribuer cette inhibition. La réponse est donnée par ce fait que dans la mise en place assez délicate du petit globule, il est fréquent de

voir un fragment de la vésicule optique se détacher et s'implanter à une certaine distance du reste du greffon. Le débris en question.

se développe parfaitement, à condition d'être au moins en partie plongé dans le mésenchyme vascularisé de l'hôte. Ainsi peuvent se différencier de petits morceaux de la rétine, provenant soit de la couche pigmentée ou *tapetum*, soit de la membrane nerveuse, où l'imprégnation argentique décèle des neurones pourvus de fibres. Jamais dans le voisinage de ces portions de rétine n'apparaît la modification précitée de la corde dorsale; elle ne se produit que si le greffon oculaire est muni d'un cristallin (fig. 4).

J'ai observé également un embryon de Poulet de cent quatre heures, sur lequel une ébauche oculaire avait été enfoncée à cinquante heures, à travers le tube nerveux, dans le mésenchyme du tube digestif, immédiatement au

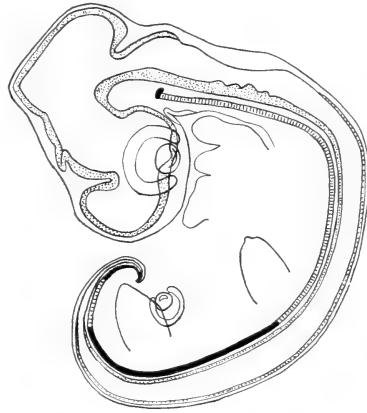


FIG. 5.
Reconstruction graphique du profil de l'embryon de Poulet dont une coupe est représentée sur la figure 2. On remarquera la zone voisine de la corde, dont l'évolution a été inhibée.

(Grossissement 10.)



FIG. 6.

Reconstruction graphique du profil de l'embryon de Poulet dont une coupe est représentée sur la figure 3. Remarquer la zone d'inhibition sur la corde.

(Grossissement 10.)

côté caudal de la région hépatique. La rétine fortement comprimée par les tissus voisins n'en montre pas moins une différenciation en *tapetum* pigmenté et en couche nerveuse, pourvue d'un certain nombre d'axones. Le cristallin par contre est presque totalement dégénéré; il n'est représenté que par une petite masse amorphe d'éléments presque tous cytolysés. La corde dorsale n'a pas été influencée dans le voisinage et ses cellules montrent toutes une vacuolisation très développée. En l'absence d'ébauche cristallinienne, le rudiment

oculaire est donc sans action sur la corde.

Les recherches de FISCHER ont démontré expérimentalement les relations trophiques qui existent entre la rétine et le cristallin. Dans des transplantations sous la peau de larves de *Salamandra maculosa* de cristallins soigneusement isolés, FISCHER a vu que la lentille oculaire conserve son individualité vis-à-vis de ce nouveau milieu, en restant tout à fait séparée du conjonctif voisin; mais peu à peu elle dégénère lentement, bien que ses cellules montrent de nombreuses mitoses; elle passe successivement par des formes qui ressemblent aux différents stades de son développement, puis disparaît. Par contre le cristallin reste sans aucune modification, même après deux mois de séjour sous la peau, si la rétine est implantée à côté de lui. Il est manifeste que le milieu nécessaire à la nutrition des cellules du cristallin provient de la membrane rétinienne et diffère des liquides tissulaires du reste du corps. WACHS a pu démontrer que cette véritable sécrétion ne se transmet pas par le sang, ni à travers les tissus de l'organisme, mais que son activité demeure limitée à l'intérieur de la cupule de l'œil.

Aux stades précoces du développement, je n'ai pu reproduire chez l'embryon de Poulet les expériences de FISCHER sur la Salamandre, mais le hasard de lésions oculaires provoquées m'a montré que chez cet oiseau le développement du cristallin ne se poursuit que si cet organe avoisine la membrane nerveuse de la rétine. Lorsqu'il est seulement au contact de la couche externe pigmentée, il conserve la forme de vésicule épithéliale, mais malgré un épaississement de ses éléments profonds, il ne se différencie pas. Sans aucun doute, il ne se manifeste pas là un stade dégénératif comparable à ceux observés par FISCHER dans les cristallins de Salamandre privés de leurs connexions normales; plus vraisemblablement il s'agit, à ce moment (milieu du quatrième jour d'incubation), d'un arrêt de développement de l'organe. Il n'en est pas de même dans les transplantations réussies de l'ébauche oculaire; le plus souvent on ne constate que peu de différence d'aspect entre le cristallin de l'hôte et celui du greffon; tout au plus y aurait-il un léger retard assez peu marqué dans le développement de ce dernier, ou bien quelques modifications mécaniques de sa forme.

Plusieurs expérimentateurs ont mis en évidence l'action morphogénétique de la cupule oculaire ou celle du cristallin. SPEMANN montre ainsi chez des larves de Grenouille que l'épiderme se transforme en cornée au voisinage d'une ébauche oculaire transplantée.

LEWIS constate que ce phénomène se manifeste aussi lorsqu'un cristallin seul est placé au contact de la peau, sans interposition de tissu conjonctif.

Par une série d'intéressantes expériences de transplantations, FISCHER a démontré que semblable action du cristallin était d'ordre chimique et que c'étaient les fibres de cet organe qui en constituaient la partie active; mais la rétine possède aussi des propriétés semblables. Cette membrane est déjà différenciée chez les larves de *Salamandra maculosa* de 30 mm. de long; implantée sous la peau d'autres larves de même âge, elle dégénère, passant en sens inverse par ses divers stades embryonnaires et aboutissant à une simple couche d'épithélium stratifié. En même temps il se produit dans l'épiderme sus-jacent une transformation caractéristique de la cornée, surtout reconnaissable par la disparition des cellules muqueuses de Leydig. La zone épidermique ainsi modifiée dépasse largement les limites du greffon; l'action chimique de la rétine s'étend donc à distance à travers le conjonctif. Un fragment de rétine, de *tapetum* ou d'iris agit sur le tissu superficiel de la peau comme l'œil tout entier, à condition que la couche de mésenchyme qui les sépare ne soit pas trop épaisse.

FISCHER suppose que dans le cours du développement, des substances chimiques élaborées par la vésicule optique agissent sur l'épiderme, tout d'abord pour la production de la vésicule cristallinienne, puis pour celle de la cornée. SPEMANN et LEWIS ont démontré que le cristallin et plus particulièrement ses fibres possédaient une activité endocrinienne identique. Cette véritable sécrétion interne n'est pas transmise par la circulation sanguine, mais par imbibition ou par diffusion à travers les cellules des tissus voisins. Elle ne provoquerait d'après FISCHER de modifications de structure que dans l'épiderme et n'altérerait pas la membrane basale de ce dernier. Les modifications légères dans l'aspect du conjonctif ou des muscles striés environnants doivent être rapportées, à mon avis, au traumatisme de l'implantation. Par contre il me semble que c'est à une action morphogénétique de même nature qu'il faut attribuer l'inhibition de l'évolution cordale que j'ai observée.

Si l'ébauche oculaire implantée agit grâce à une sécrétion interne capable d'arrêter la différenciation de la corde dorsale, l'action endocrine en question se produit avant que cette tige axiale ait

commencé à se garnir de vacuoles. Chez le Poulet, ce phénomène apparaît au début du troisième jour d'incubation. On sait que normalement l'extrémité craniale de la corde dorsale reste compacte chez les embryons d'Oiseaux, puis dégénère. C'est très vraisemblablement là une manifestation de l'activité endocrine des deux ébauches oculaires normales. La sphère d'action de ces organes se limite à l'endroit où commence, dans la tête, la structure vacuolaire de la corde. En précisant l'état de la vésicule optique et du cristallin au stade qui précède immédiatement cette vacuolisation, il sera possible d'apprécier la structure cytologique que présentent ces formations ectodermiques, au moment où elles élaborent les produits capables d'inhibition sur la corde.

Chez le Canard, A. NICOLAS et moi-même avons décrit l'union de l'extrémité craniale de la corde dorsale avec une trainée cellulaire transversale qui réunit les cavités céphaliques prémandibulaires, dans le voisinage immédiat de l'ébauche hypophysaire. L'adhérence à cette formation est assez forte pour que, lors de l'accroissement rapide des dimensions de la tête, l'extrémité antérieure de la corde s'étire et s'amincisse manifestement. Il ne semble pas en être de même chez les embryons de Poulet. Peu avant leur soixantième heure d'incubation, la corde encore compacte a perdu le plus souvent tout contact avec la poche hypophysaire. Plus en arrière, elle va se vacuoliser et acquérir une gaine fibreuse; dans la sphère d'action des yeux normaux, elle restera épithéliale et dégénérera. Il serait alors facile de mesurer le diamètre de la sphère en question, mais pour cela il faudrait recourir à des reconstructions plastiques et non, comme je l'ai fait, à des projections graphiques sur un plan sagittal, qui ne tiennent pas compte de l'écartement des globes oculaires. Il est à noter que la longueur de la portion de corde restant compacte varie assez suivant les embryons.

Au moment précis où apparaissent les premières vacuoles dans la corde dorsale du Poulet, il est bien vraisemblable que la sécrétion interne des deux yeux produit son maximum d'inhibition, puisque toute la partie antérieure de l'organe axial reste alors compacte. Quelle est à ce stade de soixante heures environ la structure fine des ébauches oculaires normales ?

Lorsque je pratique ces implantations à la fin du deuxième jour d'incubation, le cristallin est une simple fossette épidermique à paroi épaisse. A la soixantième heure, la lentille oculaire est repré-

sentée par une vésicule close dont l'adhérence à l'épiderme est en train de disparaître, grâce à la dégénérescence de son pédicule (fig. 7). L'épithélium cristallinien externe au contact de l'épiderme semble pluristratifié; l'interne s'enfonce dans la cupule rétinienne, dont le séparent quelques cellules mésenchymateuses plongées dans les premières traces du corps vitré. Cette couche profonde montre des noyaux à différents niveaux, mais n'est en réalité formée que d'une seule rangée de cellules allongées vers la cavité de la vésicule; ce sont les futures fibres du cristallin. A ce stade, les deux parois de la cupule rétinienne ont un aspect dissemblable. Le feuillet nerveux est épais et pluristratifié. Les neuroblastes commencent à y montrer des cônes de croissance dans la région voisine du pédicule optique. Le feuillet externe de la cupule est unistratifié; ses éléments cubiques renferment de rares grains de pigment. De plus, tous les éléments de la paroi externe du cristallin, ainsi que les fibres de la paroi

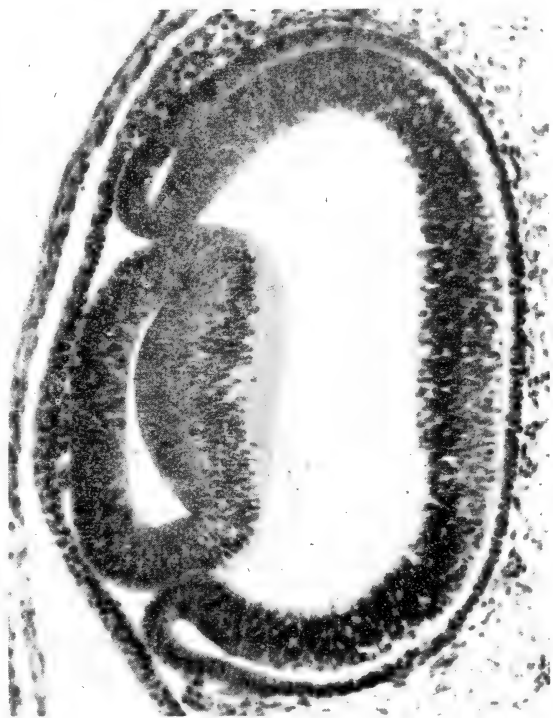


FIG. 7.

Section transversale de l'ébauche oculaire d'un embryon de Poulet de 60 heures, chez lequel apparaissent les premières vacuoles dans les éléments de la corde. Entre le cristallin et l'épiderme, cellules en dégénérescence, dernière trace de l'union entre ces deux tissus. Dans la couche superficielle du cristallin et dans sa couche profonde jusqu'aux noyaux, de même dans les bords de la cupule rétinienne, tous les éléments sont infiltrés de granulations argyrophiles très fines.

(Fixation: Szepsenwol. Imprégnation argentique. Grossissement 200.)

interne, depuis la cavité de la vésicule jusqu'au noyau, sont bourrés de granulations extrêmement fines, fortement teintées en noir par le précipité d'argent. Cette abondante élaboration cellulaire se remarque non seulement dans le cristallin, mais dans les deux couches rétinienne aux bords de la cupule qui circonscrivent la future lentille de l'œil. Ces granulations sont absentes dans l'épiderme cutané ou cornéen et dans le mésenchyme du voisinage.

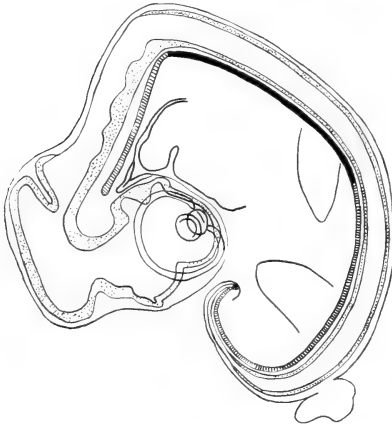


FIG. 8.

Reconstruction graphique du profil d'un embryon de Poulet de 102 heures sur lequel une implantation d'un fragment de moelle spinale a été pratiquée dorsalement non loin du membre postérieur gauche. Depuis le rhombencéphale jusqu'aux membres antérieurs, la corde dorsale est restée compacte. La rétine des yeux est normale, mais aucun des deux cristallins n'est bien conformé. L'un et l'autre sont figurés avec leurs dimensions respectives; le plus volumineux n'a pas de fibres; le plus petit est une masse dure qui est en train de perdre sa structure.

(Grossissement 10.)

lique de la corde dorsale. Ces minuscules grains de sécrétion n'existent pas dans les ébauches oculaires des embryons de quarante-huit heures, époque de mes implantations; ils semblent n'apparaître que vers la cinquantième heure. On les trouve tout d'abord dans la paroi superficielle de la vésicule cristallinienne et dans les cellules qui forment l'extrême bord de la cupule rétinienne. Avec la tech-

J'ai indiqué précédemment comment FISCHER avait démontré que le cristallin ne peut survivre et rester normal sans le voisinage immédiat de la rétine. On a vu également que dans mes transplantations la survie et la différenciation de la couche nerveuse de la rétine ou du *tapetum* ne produisaient aucune modification de la corde dorsale. C'est donc le cristallin ou plus exactement l'association du cristallin avec les deux parois de la cupule rétinienne qui représente la partie endocrinienne active de l'ébauche oculaire. Or, c'est précisément dans ces deux régions en question que j'observe des granulations caractéristiques, au moment où va se manifester l'inhibition de l'apparition de vacuoles dans la région cépha-

nique que j'ai employée, il est impossible de mettre en évidence, dans la sphère d'influence de l'œil, la substance sécrétée. Je me propose de rechercher cette dernière avec d'autres méthodes de coloration.

Normalement, cette action endocrine de l'ébauche de l'œil est restreinte à l'extrémité craniale de la corde dorsale. Il est bien probable que la substance active diffuse à travers les tissus de la tête, jusqu'au point où apparaît la vacuolisation de la corde. La limite nette de cette sphère d'influence, identique à celle observée dans les cas de transplantations oculaires, indique que la circulation sanguine ou lymphatique ne joue aucun rôle dans le phénomène; mais chez des embryons qui n'ont pas, à la suite d'implantation, un œil surnuméraire, la sécrétion cristallinienne ou rétinienne peut-elle prendre une autre direction? Il semble bien que ce soit possible.

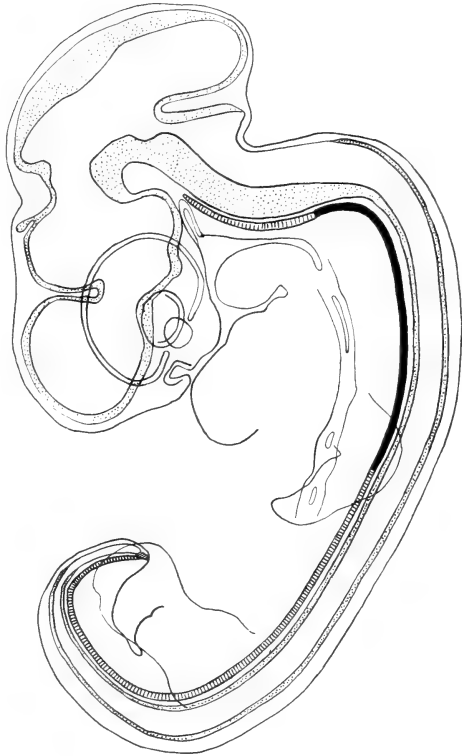


FIG. 9.

Reconstruction graphique du profil d'un embryon de Poulet de 120 heures. Sa corde dorsale est restée compacte du rhombencéphale jusqu'aux membres antérieurs. Comme chez l'embryon précédent, l'un des cristallins est volumineux mais ne possède pas de fibres, l'autre est très petit, sans trace de structure.

(Grossissement 10.)

J'ai étudié les coupes sériées de deux embryons de Poulet, âgés de cent deux et de cent vingt heures, chez lesquels la corde dorsale est restée sous la forme d'un épithélium compact, dans une région allant sans interruption de l'extrémité caudale du rhombencéphale jusqu'au niveau de l'ébauche du membre thoracique. Dans toute cette étendue, la corde ne montre aucune vacuolisation; ses éléments commencent à se perdre

dans le tissu mésenchymateux ambiant, où apparaît le pré-cartilage des vertèbres. Dans ces deux cas, l'extrémité craniale de la corde ne montre pas trace d'éléments dégénérés, aucun reste d'amas épithéliaux compacts et de plus elle dépasse le niveau de la poche hypophysaire. Il semble que l'action endocrinienne des yeux sur la corde a été détournée, chez ces deux embryons, vers la partie postérieure de la tête.

En examinant les reconstructions graphiques correspondantes

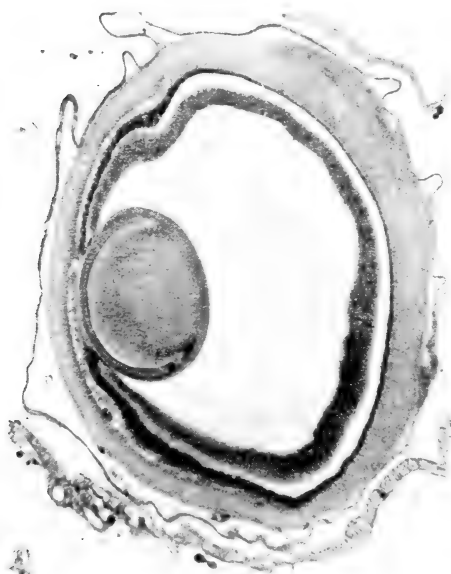


FIG. 10.

Section transversale de l'œil droit de l'embryon de la figure 9. Absence de fibres dans le cristallin; vacuoles dans les cellules profondes.

(Fixation: Szepsenwol. Imprégnation argentique. Grossissement 35.)

on se rend compte de ce fait que la zone cordale influencée par l'activité de l'ébauche oculaire se trouve en face du cristallin et de l'ouverture de la cupule rétinienne. A. FISCHER a constaté aussi dans ses expériences un maximum d'action endocrine de ce même côté de l'œil. Pour que la sécrétion attribuée aux éléments essentiels du globe oculaire ait pu se transmettre par diffusion jusqu'à la corde, il faut supposer qu'elle a traversé une couche assez épaisse de tissus, parmi lesquels se trouve l'ébauche cardiaque, où le sang circule

dès les premiers jours de l'incubation. En admettant la localisation de l'activité oculaire à l'intérieur d'une sphère bien délimitée et tout à fait comparable chez ces deux embryons, en constatant de plus l'extension de cette zone au delà d'une masse sanguine continuellement renouvelée, on serait tenté d'imaginer l'existence d'un rayonnement inhibiteur émis par l'ébauche de l'œil exerçant son action à distance sur la corde dorsale; mais cette hypothèse reste invérifiable. Il faut se rappeler du reste qu'

l'inhibition du cristallin et de la cupule rétinienne doit atteindre son maximum vers la fin du troisième jour d'incubation. A ce moment, la distance des yeux à la région moyenne de la corde est moindre que chez les jeunes Poulets représentés sur les figures 8 et 9.

Rien ne permet de dire dans quel état se trouvaient les ébauches oculaires de ces embryons, lorsque leur action inhibitrice a touché la corde, mais, chose intéressante, tandis que leurs rétines paraissent se développer d'une façon normale, leurs cristallins montrent des altérations manifestes. Chez

l'embryon de cent-deux heures, le cristallin gauche est volumineux, par contre mal différencié; les fibres sont à peine visibles vers la cavité de la vésicule; toute la partie profonde de l'organe est bourrée de vacuoles. Le cristallin droit possède des fibres, mais il est très dur et il ne s'est laissé couper qu'avec difficulté, fuyant dans la paraffine devant le tranchant du rasoir.

Le cristallin droit de l'embryon de cent vingt heures ressemble par sa structure à la lentille gauche du Poulet précédent; il est cependant plus sphérique et très volumineux; à la place de fibres on y trouve un amas énorme de cellules vésiculeuses (fig.

10). L'autre cristallin est une masse qui a perdu toute structure; les coupes de ce petit globule ont un aspect corné; ses dimensions sont moitié moindres que celles de la lentille opposée; après son imprégnation au nitrate d'argent il s'est transformé en un bloc de couleur noire, assez dur pour ébrécher la lame du microtome. De plus, dans ce même œil, la cupule rétinienne est fortement plissée (fig. 11).

Dans chacun de ces cas parfaitement semblables, il est impos-

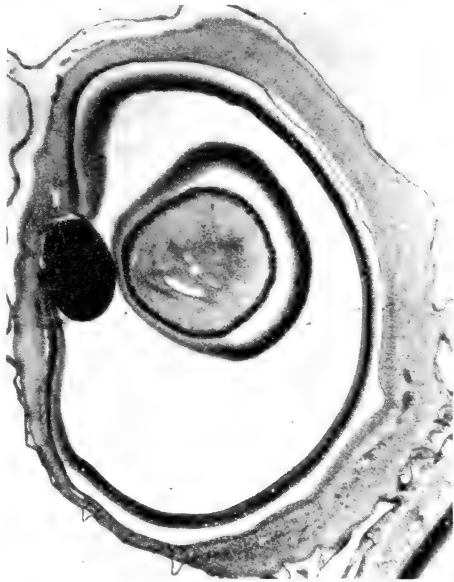


FIG. 11.

Section transversale de l'œil gauche de l'embryon de la figure 9. Rétine plissée; cristallin sans structure.

(Fixation: Szepeswol. Imprégnation argentique. Grossissement 35.)

sible de décider auquel des deux cristallins il faut rapporter l'action sur la corde. J'ai eu cependant l'occasion d'examiner d'autres embryons porteurs de lésions oculaires et de cristallins à cellules vésiculeuses, sans apparence de fibres; leur corde dorsale ne montrait aucune trace d'inhibition dans sa différenciation; il semblerait donc que ce sont les cristallins atrophiques qui sont cause de la malformation cordale.

RÉSUMÉ

La corde dorsale des embryons de Vertébrés, tout d'abord constituée par un tissu épithélial compact, se transforme presque totalement en une tigelle turgescente, grâce à la vacuolisation de ses éléments, à l'intérieur d'une gaine cylindrique, fibreuse et élastique. Chez les embryons de Poulet, cette transformation s'arrête un peu avant l'extrémité craniale de la corde qui, à ce niveau reste épithéliale puis dégénère.

L'implantation dans le corps de Poulets de quarante-huit heures d'incubation, d'une ébauche oculaire provenant d'un embryon du même âge, détermine, lorsque le greffon se développe et se différencie, une inhibition sur la région voisine de la corde dorsale. Dans une sphère d'action bien délimitée, ce dernier organe reste compact sans gaine fibreuse; puis, deux jours après la transplantation, ses éléments commencent à se perdre dans le mésenchyme environnant.

La corde dorsale dans le voisinage d'un œil surnuméraire, se comporte donc comme à son extrémité craniale, région où elle est proche des ébauches oculaires normales. Il est bien vraisemblable que dans ces deux zones différentes, le phénomène est de même nature. Cette action inhibitrice est sans aucun doute le fait d'une sécrétion interne du cristallin et d'une partie de la cupule rétinienne. L'implantation d'un fragment limité aux feuillets de la rétine ne produit jamais aucun effet sur la corde.

La substance élaborée par le cristallin associé à la rétine est sans doute visible vers la soixantième heure d'incubation sous forme de fines granulations argyrophiles, dans les éléments de deux couches du cristallin ou bien dans ceux qui constituent le bord de la cupule rétinienne.

La transmission de cette sécrétion ne se fait certainement pas par la circulation sanguine ou lymphatique, mais par une diffusion

à travers les tissus, grâce à l'imbibition successive des éléments cellulaires dans l'étendue d'une sphère, dont l'œil est le centre.

Des altérations occasionnelles des cristallins chez des embryons de Poulet sans implantation oculaire surnuméraire, peuvent inhiber la vacuolisation cordale dans la zone du corps qui fait face à l'ouverture des cupules rétinienne et qui s'étend du rhombencéphale jusqu'au niveau du bourgeon des membres antérieurs. Dans ces cas, l'imbibition des tissus et de la corde dorsale a dû contourner l'obstacle de la masse sanguine circulante, qui remplit l'ébauche cardiaque.

BIBLIOGRAPHIE

1917. FISCHER, A. *Über rückläufige Entwicklung. I. Die Rückbildung der transplantierten Augenlinse. II. Über Umbildung des Hautepithels bei Urodelenlarven.* Archiv f. Entwickl.mech. d. Organ., Bd. XLII.
1925. HOLMDAHL, D. E. *Experimentelle Untersuchungen über die Lage der Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung beim Huhn.* Anatom. Anz., Bd. 59.
1939. JOY, E. A. *Intra-cælotomic Grafts of the Eye Primordium of the Chick.* Anatomic. Record, vol. 74.
1934. KOPSCH, FR. *Die Beziehungen der aus dem Primitivstreifen hervorgehenden Ursegmente zu den Körperabschnitten des Huhnes.* Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 36.
1904. LEWIS, W. H. *Experimental Studies on the Development of the Eye in Amphibia. I. On the Origin of the Lens.* Americ. Journ. Anat., vol. 3.
1900. NICOLAS, A. et WEBER, A. *Observations relatives aux connexions de la poche de Rathke et des cavités prémandibulaires chez les embryons de Canard.* Compt. rend. de la Sect. d'Histol. et d'Embryol. du XIII^e Congr. internat. de Méd. Paris.
1895. SAINT-REMY, G. *Recherches sur l'extrémité antérieure de la corde dorsale chez les Amniotes.* Archiv. de Biol., T. 14.
1901. SPEMANN, H. *Über Korrelationen in der Entwicklung des Auges.* Verh. d. anat. Ges., 15. Sitzung.
1937. VAN CAMPENHOUT, E. *Les placodes du nerf trijumeau de l'embryon de Poulet.* Compt. rend. de l'Assoc. d. Anat., 32^{me} réunion.
1914. WACHS, H. *Neue Versuche zur Wolff'schen Linsenregeneration.* Arch. f. Entwickl.mech. d. Organ., Bd. 39.
-



Orientalische Polydesmoiden

von

J. CARL

Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

Mit 27 Textfiguren.

Die Bearbeitung der *Polydesmoidea* durch C. ATTEMS im „Tierreich“, Lief. 68, 69 und 70, gab mir Anlass, einige diese Diplopoden-Ordnung betreffenden systematischen Notizen zu überprüfen. Ein Teil dieses dem Genfer und dem British Museum gehörenden Materials ist immer noch unbekannt, d. h. unbeschrieben oder zusatzbedürftig. Seine Veröffentlichung rechtfertigt sich besonders, wenn es sich um Formen aus Hinterindien handelt, dessen offenbar sehr reiche Diplopodenfauna erst in schwacher Masse und durch meist ungenügende, veraltete Beschreibungen bekannt ist.¹ Einen Hinweis auf besonders interessante zoogeographische Beziehungen des hinterindischen Gebietes liefert *Solaenaulus butteli* (Carl), aus Sumatra bekannt, von welchem im folgenden ein birmanischer Vertreter beschrieben werden soll.

Orthomorpha (Kalorthomorpha) ambigua n. sp.

(Fig. 1—3.)

♂. Den Merkmalen der Form und Behaarung des Körpers und der meisten Anhänge nach stimmt die Art so gut mit *O. (K.) pygmaea* Poc. [Syn. *O. trichonota* (Att.) 1903] überein, dass auf deren Beschreibung und Bibliographie in „Das Tierreich“ (Lief. 68, S. 87, 1937) verwiesen werden kann. Auch die Gonopoden würden

¹ Eine mir erst in letzter Stunde zugekommene, reichhaltige Studie von C. ATTEMS über Myriopoden von Französisch Indochina (Mém. Muséum nat. d'hist. nat. Paris, nouv. série, t. VI, 1938) bestätigt meine Vorahnung betreffend den Reichtum und die vielseitigen zoogeographischen Beziehungen der hinterindischen Diplopodenfauna vollkommen.

kaum eine spezifische Abtrennung rechtfertigen. Mit der von ATTEMS, 1903, gegebenen Abbildung jener von *O. trichonota* Att weist unsere Fig. 3 fast nur Unterschiede quantitativer Art d. h. den Ausbildungsgrad der einzelnen Teile betreffende auf: Es erscheint bei *O. ambigua* das Hörnchen *b* im Verhältnis zu dem es tragenden Ast viel kleiner, Ast *c* gerader, *d* weniger als Ast denn als verstärkter distaler Rand einer fein gekerbten Lamelle der convexe Rand von Ast *a* im basalen Teil wulstig und mit vielen distalwärts gerichteten Spitzen besetzt, endlich der Lappen stärker gerundet und anders gerichtet als bei *pygmaea*.

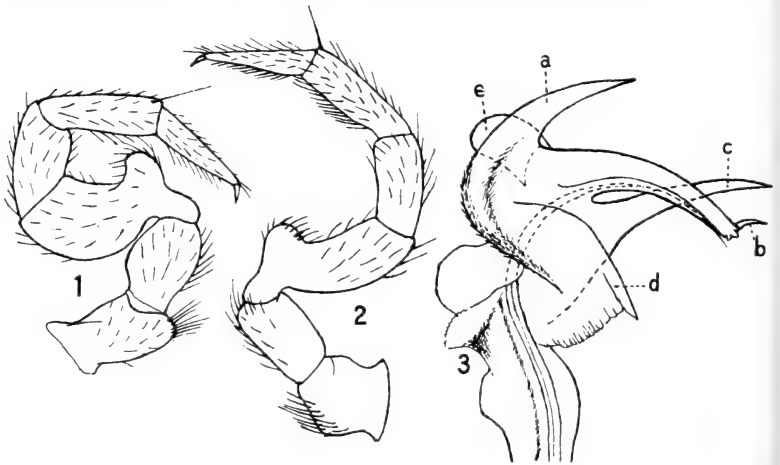


FIG. 1—3.

Orthomorpha (Kalorthomorpha) ambigua n. sp. ♂.

Fig. 1: Zweites Bein des ♂. — Fig. 2: Drittes Bein des ♂. — Fig. 3: Endteil des Gonopodentelopodits.

Die eigentlichen Artunterschiede liegen in den vordersten Beinen des ♂. Pocock erwähnt bei *pygmaea* keine Geschlechtsmerkmale an den Beinen. ATTEMS, im „Tierreich“, beschreibt sie folgenderweise: „Beine lang und dünn, die vorderen des ♂ stark verdickt am Ende des Praefemurs des 3. Paares unten ein dichtes Büschel langer, krauser Borsten, ein schwächeres auf dem 2. Paar“, und ferner (in lit.): „*O. pygmaea* ♂ hat die ersten drei Beinpaare recht stark, aber nicht gerade auffallend verdickt, auch das erste hakig kann man sie nicht nennen und an der Basis des Femur findet sich kein Höcker“. Bei *ambigua* ist das erste Bein kurz

aber einfach, das 2. dick und stark hakig, das 3. schlanker und mit mehr sichelförmigem Acropodit; am 2. und 3. (Fig. 1, 2) trägt das Femur unterseits, oberhalb der schmalen und leicht eingeschnürten Basis, einen starken, runden Buckel und ist oberseits regelmässig gewölbt. Das 3. Paar entbehrt des für *pygmaea* erwähnten Büschels langer krauser Borsten am Ende des Praefemurs; dafür neigen die Borsten der Unterseite der 2. und 3. Hüfte zur Büschelbildung. Tarsus ohne Sohlenbürste.

Fundort: 1 ♂, Soekaboemi, West-Java. E. WALCH, leg. (Museum Genf).

O. (K.) ambigua und *pygmaea* zeigen, dass mit nur geringen Abweichungen in den Gonopoden recht bedeutende Unterschiede in den vorderen männlichen Beipaaren einhergehen können, womit auch vor zu grosser systematischer Einschätzung der letzteren gewarnt ist. Als Gattungsmerkmale müssen sie in jedem Fall weit hinter den Gonopoden zurückstehen.

Orthomorpha (O.) javanica Att.

Beim ♂ blieben die Beine unbeschrieben. Ihr kurzes 1. Paar allein ist sichtlich dicker; das 2. und 3. führen gradweise zur schlanken Form der folgenden über. Die Paare 1—7 tragen auf dem distalen Teil der Tibia und dem Tarsus eine Sohlenbürste aus auffallend kurzen, im distalen Drittel verbreiterten Borsten.

Das ♀ ist bisher unbekannt geblieben. Bei ihm ist ein grosser Teil des Metazonitenrückens braungelb aufgehellt und schliesst auf jedem Metazoniten einen diffusen dunkleren Mittelfleck ein. Der Körper ist breiter, 3½ mm, weniger stark perlschnurartig als beim ♂, die Quernaht schmaler und etwas schwächer gerieft, der Metazonitenrücken nicht ganz so stark gewölbt. Der Pleuralkiel ist auf den Segmenten 2—4 zackig ausgebildet, vom 5. an ganz unterdrückt.

Fundort: 1 ♂, 1 ♀. Soekaboemi, West-Java. E. WALCH, leg. (Museum Genf).

Orthomorpha (O.) orophila n. sp.

(Fig. 4—6.)

Farbe dunkel rotbraun, mit folgender trübgelber Zeichnung: ein hinten kurz gegabelter Mittelfleck und die Seitenlappen des Hals-

schildes; ein gelber Fleck der die Seiten des Rückens und die Kiele jedes Metazoniten einnimmt; zwei schmale Rückenbinden, die aus je einem Fleckchen auf den Prozoniten und zwei nach hinten divergierenden Bändchen auf den Metazoniten gebildet werden. Körperseiten und Sternite rotbraun, ebenso die Antennen, mit teilweiser Aufhellung des 5. Gliedes. Beine rotbraun; Femur mit Ausnahme der Spitze weisslich; Tarsus gelblich.

Länge: ♂ 26, ♀ 32 mm. Breite, Körpermitte: ♂ 3, ♀ 4 mm.

Kopfschild und Stirn fein runzelig, dicht kurz gelblich behaart. Scheitel glatt, mit scharfer Furche. Fühler mässig lang.

Halschild seitlich mässig breit zugerundet.

Seitenleiste des 2. Segments schräg nach vorn heruntersteigend ziemlich breit und etwas beilförmig, indem das stumpfe Vordereck sehr deutlich, das etwas schärfere Hintereck schwächer ausgezogen ist und der Seitenrand einen flachen Bogen bildet. Die beiden folgenden Kiele haben schmalere Fläche, zugerundetes Vorder- und spitzwinkliges Hintereck, glatten Seitenrand. Vom 5. Segment an haben die Seitenkiele keinen Vorderrand mehr, nur noch den vorn stark abgeschliffenen Randwulst, verbreitern sich ganz wenig gegen das Hintereck, das vom 6. Segment an beim ♂ und von der Körpermitte an beim ♀ zackig vorragt und auf den 5 oder 6 letzten Segmenten fast nadelförmig spitz ausgezogen ist, wobei die Spitze etwas nach innen gekehrt sein kann.

Quernaht deutlich längsgerieft.

Rücken ziemlich stark gewölbt, besonders beim ♀. Metazonit sehr fein chagriniert, schwach fettglänzend, ohne Körner oder Borsten. Querfurche vom 4. bis 18. Segment deutlich, scharf vor der Kielbasis plötzlich abbrechend, in der Mitte leicht nach vorn ausgebogen und eine etwas feinere Längsfurche kreuzend. Schwänzchen gerade, flach, breit gestutzt, mit einem Höckerchen an jedem Eck.

Pleuren fein gekörnelt; ein Pleuralkiel nur auf den Segmenten 2, 3 und 4 als Zacke vorhanden.

Schuppe dreieckig, mit zwei sehr kleinen Borstenhöckerchen. Sternite zerstreut kurzbehaart. Sternit 5 beim ♂ mit einem kurzen dicken, am Ende tief muldenförmig eingebuchteten Fortsatz (Fig. 4).

Beine ohne Höcker oder Fortsätze, beim ♂ bedeutend stärker und länger als beim ♀, doch gegen das Körperende hin nur wenig

verlängert. Vordere Beine des ♂ mit kurzer, dichter Sohlenbürste auf dem Tarsus und dem distalen Teil der Tibia; vom 10. Bein an geht die Bürste allmählich aus; die 4 proximalen Glieder der vorderen ♂-Beine tragen ringsum zerstreute, kurze, gekrümmte Borsten.

Gonopoden (Fig. 5, 6) schlank, am Ende sich kreuzend. Hüfte lang, zylindrisch, mit kurzer, gerader Stütze; das coxale Borstenfeld schwach besetzt. Praefemur (Prf) kurz, rundlich. Femur schmal, flach zylindrisch, gegen das Ende schwach gebogen; lateral ist ein kleiner Postfemur angedeutet (Psf). Der Rinnenfortsatz geht medial-oral ab und verjüngt sich gleichmässig zu einer feinen Spitze; diese gleitet auf der Lateralfäche des breiteren, in zwei

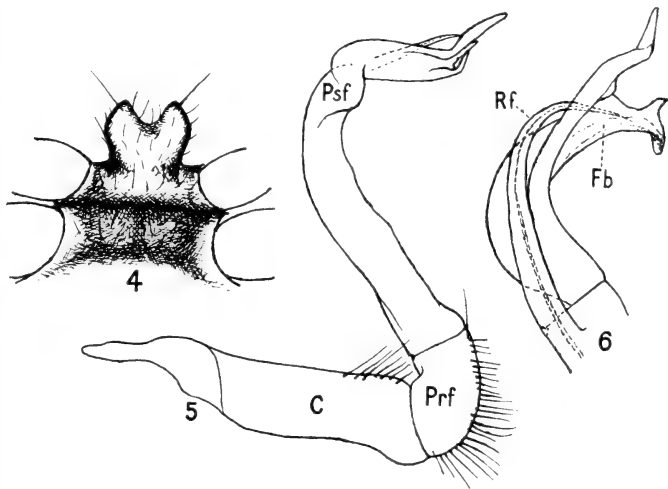


FIG. 4—6.

Orthomorpha (Orthomorpha) orophila n. sp. ♂.

Fig. 4: Sternit des 5. Segments. — Fig. 5: Gonopode, laterale Ansicht. — Fig. 6: Endteil des Telopodits; *Rf*, Rinnenfortsatz; *Fb*, Führungsbahn für denselben.

Lappen endenden Tibiotarsalastes, wo eine Führungsbahn (*Fb*) angedeutet ist; der schmalere Ast des Tibiotarsus ist länger, vor dem Ende schwach geknickt.

Fundort: 1 ♂, 1 ♀. Nördliche Chin-Hills, in Ober-Birma. E. G. WATSON, leg., 1893 (British Museum).

Die Bindenzeichnung erinnert an mehrere durch Pocock aus Birma beschriebene Arten. Aus deren dürftigen Beschreibungen bzw. Bestimmungstabelle lässt sich entnehmen, dass sie alle eine

glatte Quernaht haben. Farbenähnlichkeit hat ferner *O. festiva* Bröl. aus Siam (Mission Pavie en Indochine, vol. III, p. 229-231 pl. XIII, fig. 1; pl. XIV, fig. 4—8; pl. XV, fig. 24—27, 1904) dagegen sind bei ihr, nach der Abbildung, die Beine länger und das Sternit 5 des ♂ trägt zwei getrennte, zitzenförmige Fortsätze. Wie weit sich die Ähnlichkeit in den Gonopoden auf deren Tibiotarsus erstreckt, lässt sich aus BRÖLEMANN'S etwas schematisierter anmutender Abbildung nicht feststellen.

Orthomorpha (O.) mediovirgata n. sp.

(Fig. 7 u. 8.)

♂. Kopf braun, ebenso die Antennen mit Ausnahme der beiden schwärzlichen Endglieder. Halsschild braun, in der Mitte diffus aufgehellt. Die Rückenseiten von je einer braunen Längsbinde eingenommen; dazwischen eine trübgelbe Rückenbinde, die an den Prozoniten jeweils schmaler ist und erst gegen das Körperende hin regelmässiger, parallelseitig wird; sie ist durch eine feine, braune Mittellinie geteilt. Seitenlappen des Halsschildes und Kiele weisslich. Die Pleuren unterhalb der Kiele verwaschen gebräunt; sonst ist die ganze Unterseite trübweiss; Beine bleichgelb.

Länge: 20 mm. Breite, Körpermitte: 2 mm.

Kopf glatt, vorn zerstreut und fein weisslich beborstet. Scheitel nackt, mit feiner Scheitelfurche. Antennen kräftig, das 5. und 6. Glied breit und etwas flachgedrückt; sie reichen, nach hinten gelegt, bis zum Hinterrand des 4. Segmentes.

Seiten des Halsschildes nicht angedrückt, von vorn her star gerundet und mit dem Hinterrand ein stumpfes Hintereck bildend.

Seitenkiele des 2. Segmentes tiefer als die folgenden, schmaler. Flügel, mit fast geradem Seitenrand, annähernd rechtwinkligem scharfem Vordereck und spitzwinkligem Hintereck. An den beiden folgenden Kielen bildet ein flacher Bogen den Vorder- und Seitenrand und eine kurze Zacke das Hintereck; dann werden die Kiele immer schmaler, der Seitenrand nach vorne immer stärker abgeschliffen und hinten mit immer stärkerem Kegel vorragend; das Saftloch öffnet sich ganz seitlich, von oben gar nicht sichtbar.

¹ ATTEMS (Mem. Indian Museum, vol. XI, p. 199, 1936) hat *festiva* als unsichere Art bezeichnet; er kannte aber nur ihre vorläufige Diagnose in Bull. du Muséum de Paris, 1896. Obiges Zitat aus PAVIE'S Reisewerk ist aus dem « Tierreich », Lief. 68, *Strongylosomidae*, S. 69, einzufügen.

die porenlosen Kiele von den porentragenden nur durch etwas schwächeren Randwulst unterschieden; an allen ist der Seitenrand immer ganz glatt.

Körper im mittleren Teil mit deutlichen Einschnürungen. Quernaht fein geperlt. Rücken der Metazonite mässig gewölbt, glatt, zwischen der Quernaht und der Querfurche, näher der ersteren, mit einer Querreihe von 4 Knötchen, die wahrscheinlich je ein Börstchen tragen. Querfurche vom 5. bis 17. Segment deutlich, etwas wellig, scharf und glatt.

Schwänzchen in querer Richtung ziemlich stark gewölbt, im Längsprofil gerade, apical gestutzt und ohne Borstenhöcker. Pleuren der vorderen Segmente deutlich gekörnelt, jene der mittleren sind es schon schwächer und die hinteren fast gar nicht. Pleuralkiel nur durch eine Bogenleiste auf dem 3. und 4. und durch ein rauhes Wärzchen auf dem 5. Segment vertreten.

Schuppe trapezförmig, mit zwei sehr kleinen Borstenwärzchen. Sternite glatt, sehr spärlich weiss behaart, ohne Höcker oder Dornen; Sternit 5 zwischen dem 4. Beinpaar nur mit zwei Knötchen.

Beine schlank, vom 4. an von ziemlich gleicher Länge, weder die hinteren viel schlanker noch die vorderen auffallend verdickt; vom 2. bis 6. Paar trägt der Tarsus eine lockere Sohlenbürste von klingenförmigen, auf der Hinterfläche stumpfe Querriefen tragenden Borsten.

Gonopoden (Fig. 7, 8) schlank, am Ende sich kreuzend. Hüfte zylindrisch; Femur schwach gebogen. Rinnenast vom Oralrand abgehend, geisselförmig spitz auslaufend, von einem umgeschlagenen Lappen des Tibiotarsus geleitet. Letzterer (Fig. 8) zweistösig: der eine Ast ist spießförmig, mit kurzen Reihen von Zähnen;

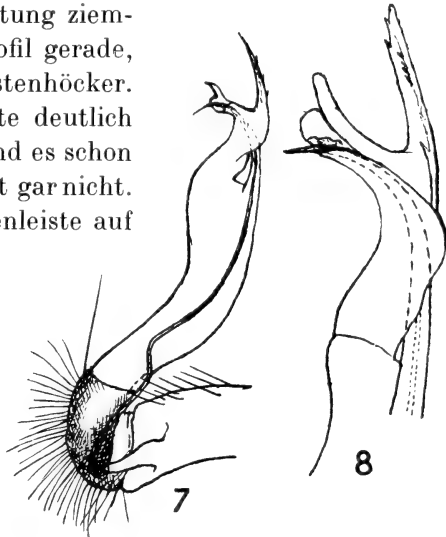


FIG. 7 u. 8.

Orthomorpha (Orthomorpha) mediovirgata
n. sp. ♂.

Fig. 7: Gonopode, mediale Ansicht.

Fig. 8: Ende des Telopodits.

der andere Ast ist je nach der Ansicht finger- oder hornförmig, in der Mitte zu einem runden Lappchen erweitert, neben welchem die Spitze des Rinnenastes vorragt.

In den Gonopoden ist eine gewisse Ähnlichkeit mit *O. miranda* Poc. unverkennbar; wie weit dieselbe geht, lässt sich aus der viel zu kleinen Abbildung bei Pocock nicht ermitteln (Ann. Mus. Genova, XXXIV, p. 812, Fig. 13. 1895). *O. miranda* ist bedeutend grösser (♂ 35 mm) und soll am 5. Sternit ♂ einen niedrigen, halbkreisförmigen Fortsatz tragen. Die nach Pocock mit *miranda* nächstverwandten *O. melanopleura* Poc. und *O. bistriata* Poc. sind etwas kleiner als *miranda* (29 bzw. 27 mm), im übrigen rätselhaft. Ohne Revision der Typen lässt sich nur die Verwandtschaft unserer Art mit der ganzen *miranda*-Gruppe als sicher hinstellen.

F u n d o r t : Nördliche Chin-Hills, in Ober-Birma. 1 ♂, E. G. WATSON, leg. (British Museum).

Sundanina spinipleura n. sp.

(Fig. 9—16.)

♂. Farbe fahlgelb; Kopf und Pleuren verdunkelt; Bauch heller. Beine kastanienbraun, Basalglieder und Tarsus heller.

Länge: 19 mm. Breite, Körpermitte: 1,7 mm.

Kopf an Stirn und Scheitel lederartig skulptiert; Scheitelfurche breit. Fühler schlank, endwärts kaum merklich verdickt, zurückgelegt das 4. Segment überragend.

Halsschildseiten breit gebogen, mit dem Hinterrand ein stumpfes Eck bildend. Kiele des 2. Segmentes tiefer ventral als die folgenden; es sind schmale, gerade, ziemlich scharfrandige Leisten, mit etwas zackig ausgezogenem Vorder- und beinahe rechtwinkligem Hintereck. Am 3. Segment springen die Seitenflügel vorn gerundet schulterartig vor; auf den folgenden wird ihr Vorderrand kürzer und immer flacher, der Seitenrand gerader; am Übergang des einen in den andern steht ein Knötchen. Hintereck stumpf, nur auf den drei oder vier letzten Seitenflügeln spitz ausgezogen. Der Seitenrandwulst ist schwach, auch auf den porentragenden nur unbedeutend spindelförmig verdickt, um den kleinen, seitwärts gerichteten Porus undeutlich grubig vertieft. Seitenflügel hoch angesetzt, in gleicher Ebene mit dem flachen Rücken, die drei letzten sogar leicht aufgerichtet. Doppelsegmente ziemlich stark eingeschnürt;

Quernaht breit, scharf begrenzt und grob gerieft. Metazonite skulpturlos, vom 4. bis 18. mit unscharfer Querfurche, zwischen ihr und der Quernaht eine Querreihe von vier borstentragenden Knötchen, die nach hinten hin immer undeutlicher werden. Schwänzchen kurz und dick, gerade, gestutzt, mit sehr kleinen Borstenhöckerchen.

Pleuren glatt, mit Ausnahme der sechs vordersten, die gekörnelt sind. Ein Pleuralkiel ist nur auf dem dritten Segment als gekörnelttes Leistchen ausgebildet. Nicht mit dem Pleuralkiel zu verwechseln ist eine starke, gerade, rückwärts gerichtete Zacke, die vom 7. bis 18. Segment auftritt und auf den mittleren am stärksten ist. Sie steht da, wo der flach ausgebuchtete ventrale mit dem in seiner untern Hälfte tiefer bogig ausgebuchteten pleuralen Hinterrand des Segmentes in spitzem Winkel zusammentrifft (Fig. 15 und 16).

Sternite länger als breit, mit muldenartiger Querfurche, glatt und unbewehrt; das 5. zwischen dem 4. Beinpaar mit Querwulst, auf dem sich, durch engen Spalt getrennt, zwei meisselartig zugeschärfte Spitzen erheben. Schuppe dreieckig, mit winzigen Borstenhöckerchen.

Beine des 1. und 2. Paares (Fig. 11, 12) kurz, ihre Endglieder ringsum ziemlich dicht behaart. Vom 3. an bis zum letzten bleibt die Beinlänge fast gleich; sie sind schlank und doch kräftig, indem ausser den basalen Gliedern besonders auch das Postfemur und die Tibia, in schwächerem Grade das Ende des Femurs verdickt sind (Fig. 13 und 14). Behaarung, besonders der basalen und mittleren Glieder, auffallend spärlich; auch die vorderen Beine ohne tarsale Sohlenbürste, an ihrer Stelle nur mit vereinzelt flachen Borsten.

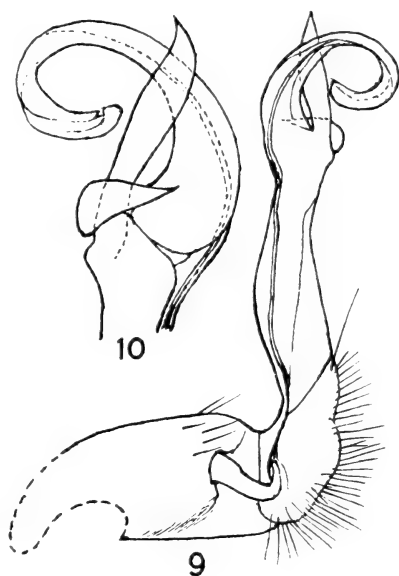


FIG. 9 u. 10.

Sundanina spinipleura n. sp. ♂.

Fig. 9: Gonopode, mediale Ansicht.

Fig. 10: Ende des Telopodits, laterale Ansicht, stärker vergrössert.

Gonopoden (Fig. 9, 10) mit kurzer, zylindrischer Hüfte, länglichem, schräg abgegrenztem Praefemur und geradem, bandartigem Femur. Von den zwei lanzettlichen apikalen Seitenästen des Postfemurs ist der längere geradaus distal gerichtet, während der kürzere lateralwärts um die Basis des ersteren umbiegt. Der Tibiotarsus ist eine Lamelle mit vom ersten Drittel an eingeschla-

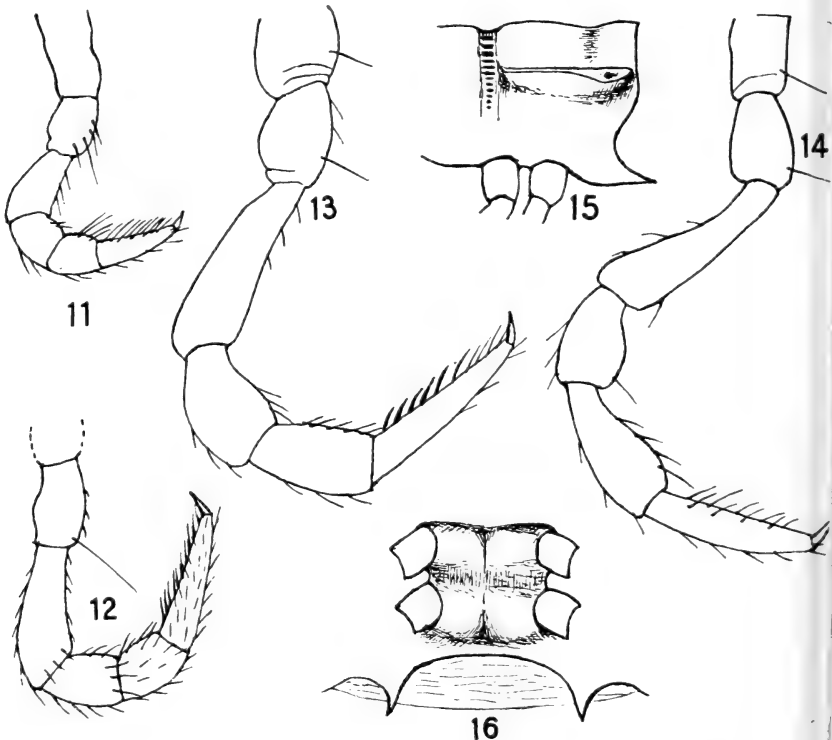


FIG. 11—16.

Sundanina spinipleura n. sp. ♂.

Fig. 11: Erstes Bein. — Fig. 12: Zweites Bein. — Fig. 13: Drittes Bein. — Fig. 14: Letztes Bein. — Fig. 15: Zehntes Segment, von der Seite. — Fig. 16: Zehntes Segment, ventrale Ansicht.

genen Rändern; er beschreibt eine nach aussen vorn aufsteigende Spiralwindung und umwickelt den grössten Teil des spitz auslaufenden Rinnenastes.

♀. Ein weibliches Fragment (ohne Vorderkörper) hat noch schmalere Seitenflügel; es entbehrt der für das ♂ so charakteristi-

schen pleuroventralen Zacken, indem der pleurale und ventrale Hinterrand ungebuchtet sind und ohne Eckbildung ineinander übergehen. Die Beine sind noch etwas schlanker als beim ♂, besonders Femur und Tarsus, sodass Postfemur und Tibia auch hier deutlich verdickt erscheinen.

Fundort: 1 ♂, 1 ♀. Nördliche Chin-Hills, Ober-Birma
E. G. WATSON, leg., 1893 (British Museum).

Sundanina trifida n. sp.

(Fig. 17—22.)

♂. Dunkel kastanienbraun; Antennen heller rotbraun. Unterseite und Beine (wahrscheinlich) schmutziggelb bis braun.

Länge: 16 mm. Breite, Körpermitte: 1,5 mm.

Kopf vorn spärlich und kurz beborstet; Scheitel nackt, schwach lederartig, mit ganz feiner Furche.

Halsschild mit medianer Längsfurche, seitlich unsymmetrisch zugerundet. Seitenflügel des 2. Segmentes schmal, vorn wenig vorgezogen, das Eck leicht zahnartig abgesetzt; ein stumpfes Eckchen im Seitenrand; Hintereck zugestumpft. Die zwei folgenden Kiele sind schmale, vorn gerundete, hinten rechteckige Lappchen mit ganz kurzem Hinterrand und zwei Kerbzähnen am Seitenrand. Vom 5. an sind die Kiele schmale, vorn gerundete Leisten, deren Hintereck, vom 7. an, immer deutlicher, wenn auch mässig spitz ausgezogen ist. Ihr Seitenrand ist fast gerade, zahnlos, auf den porenlosen scharf, auf den poretragenden mit mässig dickem, regelmässigem Randwulst, der ihre ganze Länge einnimmt und selber der ganzen Länge nach eine Rinne mit ziemlich scharfen Rändern bildet; in dieser liegt der Porus weit hinten und nach der Seite gerichtet. Unterseits sind die Kiele durch keine Furche begrenzt, oberseits bleibt zwischen dem Randwulst und den ziemlich stark gewölbt abfallenden Rückenseiten nur eine schmale Rinne übrig.

Segmente tief eingeschnitten. Quernaht breit, stark gerieft. Die Rückenmitte der Segmente vom 5.—17. leicht deprimiert, mit sehr starker, breiter, fein gepulter Querfurche und ebenso starker glatter Längsfurche, letztere auch auf den vordersten und hintersten Metazoniten, wo sie feiner ist. Eine gewisse narbig-runzlige Skulptur mancher Metazonite ist vielleicht eine Folge der Konser-

vierung, ebenso möglicherweise unregelmässige Querreihen winziger Knötchen, die Börstchen getragen haben mögen. Sonst ist der Grund der Metazonite glatt.

Schwänzchen kurz und flach, breit gestutzt, die seitlichen Borstenwärzchen deutliche Stufen bildend.

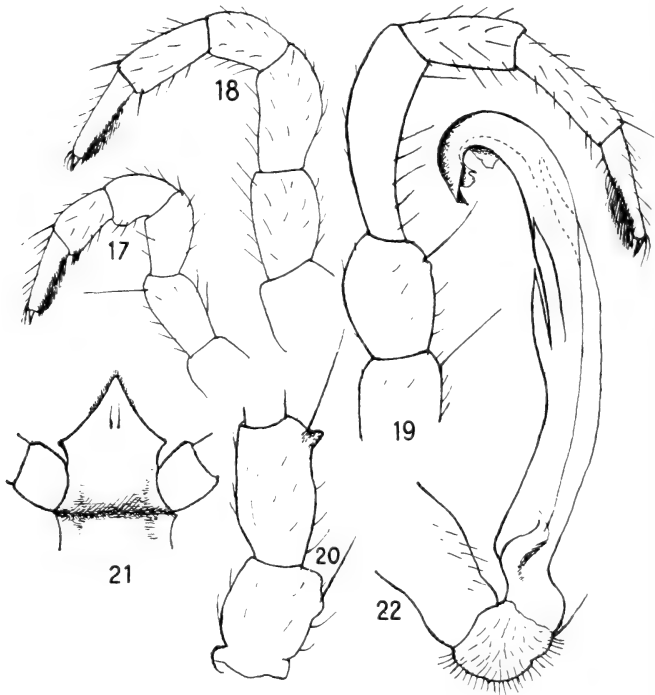


FIG. 17—22.

Sundanina trifida n. sp. ♂.

Fig. 17: Erstes Bein. — Fig. 18: Zweites Bein. — Fig. 19: Sechstes Bein. — Fig. 20: Hüfte und Praefemur vom 12. Bein. — Fig. 21: Sternit des 5. Segmentes, mit Fortsatz. — Fig. 22: Gonopode, laterale Ansicht.

Pleuren glatt. Pleuralkiel auf Segment 2 und 3 als schräge Leiste, auf Segment 4 als Höcker ausgebildet, sonst fehlend.

Sternite etwas breiter als lang, unbewehrt, mit breiter Quer- doch ohne Längsfurche, spärlich und kurz weiss beborstet. Sternit 5 beim ♂ mit breiter, lanzenspitzförmiger Lamelle (Fig. 21), deren

Vorderfläche leicht aufgetrieben und gegen die Spitze hin fein behaart ist.

Beine des 1. und 2. Paares (Fig. 17, 18) mässig dick, ohne Höcker, vom 3. an schlank und von fast gleich bleibender Länge. Tarsale Sohlenbürste auf den Beinen 1—7; die folgenden Beine mit einem flachen Querwulst am Hüftglied, unmittelbar unter dem Ansatz der Sinnesborste, und mit einem stumpf kegelförmigen Höcker an der gleichen Stelle am Praefemur (Fig. 20).

Gonopoden (Fig. 22) sehr schlank. Hüfte zylindrisch, mit schwachem, diffusem Borstenfeld. Praefemur klein, rundlich. Femur lang, bandförmig, schwach gebogen, oberhalb der Basis leicht eingeschnürt und lateral mit einem bügelartigen Wulst, der eine Torsion andeutet. Ungefähr in der Mitte der ganzen Telopoditlänge trennen sich vom Stamm drei spitzlanzettliche, angedrückte Äste ab. Der Stamm selber setzt sich ohne deutliche Grenze in den stark sichelförmig gekrümmten, im Querschnitt kahnartigen, auf den konkaven Rändern mit zwei subapikalen und einem apikalen Lappchen versehenen Tibiotarsus fort; dieser wickelt offenbar einen geisselförmigen Rinnenast ein, den herauszupräparieren mir jedoch nicht gelungen ist.

F u n d o r t : 1 ♂, Kanda, bei Bombay. WROUGHTON, leg., 1893 (British Museum).

Ausgezeichnet durch den Kegel am Praefemur der Beine, die Form des Fortsatzes des 5. Sternits des ♂ und die Dreizahl der Femuräste der Gonopoden, die im übrigen an jene von *S. solitaria* (Carl) erinnern, jedoch bedeutend schlanker sind.

Polydrepanum implicatum n. sp.

(Fig. 23—25.)

♂. Farbe trüb gelbbraun; Metazonite dunkler, kastanienbraun, die hintere äussere Hälfte der Seitenflügel diffus aufgehellt.

Länge: 25 mm. Breite, Körpermitte: 2,5 mm.

Kopfschild glatt, spärlich kurz beborstet. Scheitel etwas runzelig, mit starker Furche. Antennen mässig schlank, gegen das Ende deutlich verdickt.

Halschildseiten ganz flach zugerundet, schmal aufgekrämpt, ohne Hintereck; die Rückenfläche seicht netzig gerunzelt, mit medianer Längsfurche und einzelnen Börstchen.

Seitenflügel des 2. Segmentes vorn schräg spitzwinklig vorspringend, das Vordereck leicht zahnartig abgesetzt, der scharfe Seitenrand gerundet in den kurzen Hinterrand übergehend. Auf den folgenden Seitenflügeln bildet der Vorder- mit dem Seitenrand einen Bogen; ein stumpfes Knötchen bezeichnet die Grenze bzw. den Anfang der Porusschwiele. Diese ist sehr schräg abgeflacht, gleichmässig flach ausgehöhlt; der Porus liegt ganz nahe am Unter-

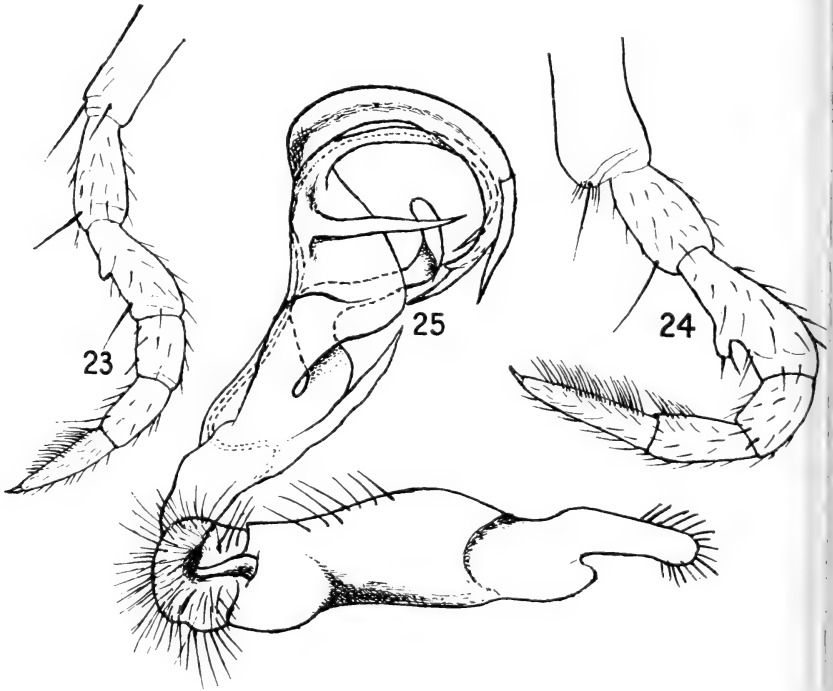


FIG. 23—25.

Polydrepanum implicatum n. sp. ♂.

Fig. 23: Erstes Bein. — Fig. 24: Zweites Bein. — Fig. 25: Gonopode, mediale Ansicht.

rand der flachen Grube, der vor ihm einen stumpfen Winkel bildet. Die porenlosen Kiele tragen hinter der Mitte des Seitenrandes eine mehr oder weniger deutliche, wellige Randverdickung. Der Hinterrand der Seitenflügel ist gerade, das Hintereck rechtwinklig erst vom 17. an etwas zackig ausgezogen, das 19. stark reduziert. Rücken der Metazonite deutlich gewölbt. Einschnürung de

Segmente mässig stark; Quernaht schmal, gerieft. Metazonite mit unregelmässigen, groben Längsrünzeln und Schrammen, besonders die mittleren (5.—12.) in ihrem hinteren Teil; jene der Segmente 4 bis 17 mit starker, gerader, fein und undeutlich geperlter Querfurche; vom Ende der letzteren geht je eine schwächere Furche nach vorn und hinten ab, die mit ihrem sehr stumpfen Winkel die leicht aufgetriebene Oberfläche der Seitenflügel gegen die Rücken-seiten abgrenzen. Vom 1. bis 19. Metazonit ist eine scharfe, auf den mittleren sogar starke Längsfurche vorhanden und dazu je eine vordere 4-zählige und eine hintere 6-zählige Querreihe von Knötchen, die wahrscheinlich ein Börstchen tragen.

Schwänzchen gerade, konisch gestutzt, mit kleinen Borstenwärtchen.

Vordere Pleuren bis zur 6. ziemlich dicht fein gekörnelt, die folgenden fast glatt. Pleuralkiel am 2. und 3. Segment als Höcker, am 4. als Beule entwickelt, sonst fehlend.

Sternite annähernd quadratisch, ohne Längs- und mit schwacher Querfurche, glatt und unbewehrt, kurz und spärlich weisslich beborstet. Sternit 5 mit dickem, zungenförmigem Fortsatz zwischen dem 4. Beinpaar, die Basis des Fortsatzes hinten nicht verdickt. Analschuppe subpentagonal, mit ganz kleinen Borstenwärtchen.

Beine des 1. und 2. Paares (Fig. 23, 24) eher schwach, mit Drüsenhöcker auf dem Femur, beide auch mit Sohlenbürste am Tarsus. Die folgenden Beine ohne Besonderheiten der Form, mit tarsaler Sohlenbürste, die vom 8. Paar an allmählich ausgeht und vom 15. an ganz fehlt. Vom 3. Paar an werden die Beine ganz unmerklich länger und schlanker, dann aber (ein seltener Fall!) vom 25. Paar an wieder kürzer und besonders dicker; jene des 29. und 30. Paares fallen durch ihren kurzen Femur, dicken Postfemur und dicke Tibia auf.

Gonopoden (Fig. 25) mit langer, etwas verbogener, zylindrischer Hüfte und gerader, plötzlich verschmälerter Stütze. Praefemur klein und rundlich. Der Femurstamm unterhalb der brüskten Biegung der Samenrinne ist sehr kurz; kurz darüber giebt er zwei starke Äste ab, einen spießförmigen, geraden Ast und eine bandförmige, gedrehte, spatelartig endende Lamelle; von der medialen Fläche des Femurs erhebt sich ein gebogener Wulst und weiter distalwärts ein fast wagrecht stehender Spieß. Die Grenze zwischen Femur und Tibiotarsus ist schwer festzustellen; der stark bauchig

vorgewölbte Vorderrand des Femurs geht in die entgegengesetzte Krümmung des Tibiotarsus über. Der geisselförmige Rinnenast folgt dem inneren Rand der tibiotarsalen Sichel und wird in seinem distalen Teil von diesem geführt (in einem Falz?). Der Tibiotarsus endet in zwei etwas ungleichen Ästen, deren innerer einen Zahn aufweist und mit diesem die Spitze des Rinnenastes zu leiten scheint.

F u n d o r t : 1 ♂, Kanda, bei Bombay. WROUGHTON, leg. (British Museum).

Vom Genotypus, *P. tamilum* Carl, durch den femoralen Höcker des 1. ♂-Beinpaars, den kürzeren Femur (dort Tibia genannt) und seine starke Verästelung wohl unterschieden. Die Verdickung der hintersten Beine dagegen ist bei ersterem auch vorhanden und zwar auch beim ♀, wenn auch schwächer.

Als Curiosum sei erwähnt, dass beim Typus der rechte Seitenflügel des 7. Metazonits die normale Form der porenlosen hat, der linke dagegen eine missgebildete Porenschwiele und einen Porus trägt, dabei wie zerquetscht aussieht.

Solaenaulus butteli (Carl).

Opisotretus butteli. CARL, Zool. Jahrb. Syst., Bd. 44, p. 573-574
Fig. L, M, 1922.

Subsp. *birmanica* n. spec.

(Fig. 26 u. 27.)

Ich hatte die Art nach einem einzigen ♂ aus Sumatra beschrieben. Der Typus ist mir heute nicht mehr zugänglich. Hingegen stelle ich bei birmanischen Tieren sehr deutliche Abweichungen von Sumatraner fest, die zum mindesten die Aufstellung einer Unterart rechtfertigen.

Die zwei borstentragenden Zähne am Seitenrand der Kiele sind stärker als beim Typus, und am Übergang vom Vorder- in den Seitenrand findet sich immer ein borstenloses Zahnchen. An den Gonopoden (Fig. 27) ist der Telopodit regelmässiger gebogen, nicht fast geknickt, der Femurstamm verhältnismässig kürzer, die Äste sind länger und schlanker, ihre Trichome feiner und weicher, mehr borsten- als stiftartig. Den veränderten Längen

verhältnissen entsprechend reicht die vom Praefemur aufstrebende spiessförmige Zacke bis zur Stelle hinauf, wo der Telopodit sich gabelt.

F u n d o r t : Irawadi, Birma, ♂♂, ♀♀.

Ausserdem weist das Material aus Birma Merkmale auf, von denen ich nicht sagen kann, ob sie der Unterart allein zukommen oder mir seinerzeit beim Typus entgangen sind. Dazu gehört in erster Linie die eigentümliche Behaarung der ♂-Beine. Sie sind stärker gebaut als jene des ♀ und verdickt, das 3. Paar stärker als

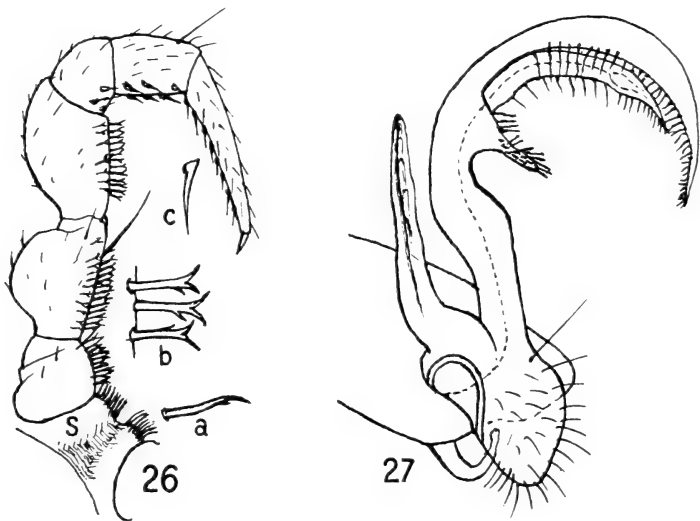


FIG. 26 u. 27.

Solaenaulus butteli (Carl) subsp. *birmanica* n. ssp. ♂.

Fig. 26: Drittes Bein mit Sternit (S) und stärker vergrösserten Borsten (a, b und c). — Fig. 27: Gonopode, laterale Ansicht.

die übrigen (Fig. 26). Unterseits tragen die drei Basalglieder einen dichten Besatz modifizierter Borsten von eigenartiger Form. Jede dieser kurzen, geraden Borsten ist am Ende gegabelt und vor der Gabelung noch mit einer, seltener zwei Nebenspitzen versehen (Fig. 26 b). Am 4. und 5. Gliede sind sie spärlicher und entspringen jede vor einem glänzenden Chitinknöpfchen. Die Borsten der Unterseite des 6. Gliedes sind gewöhnliche Spitzborsten, aber an der Basis hinten ebenfalls von einem Knötchen begleitet (Fig. 26 c). Die Sternite des ♂ sind dichter beborstet als jene des ♀, das 3.

bürstenartig; doch sind die Borsten einspitzig und nur mit einer kleinen Nebenspitze versehen (Fig. 26 a).

Die Borsten der Metazonite stehen auf deutlichen, jedoch nicht scharf begrenzten Beulen. Zwischen der ersten und zweiten Beulereihe ist eine stärkere, aber unscharfe Quereinsenkung. Die polygonale Grundskulptur der Prozonite, Metazonite und Fleuren ist auffallend stark und erscheint am getrockneten Tier als relativ grobe, an die Oberfläche eines Fingerhutes erinnernde Areolierung.

TRAVAIL DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE ET DE
LA STATION DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE
Directeur: M. le professeur E. GUYÉNOT.

Action de l'urine de femme enceinte (U.F.E) sur femelles de cobayes hypophysectomisées

par

Emile GUYÉNOT et Ernest HELD

Avec les planches 7 à 11.

Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

SOMMAIRE.

	Pages
I. Introduction	378
II. Action de l'U.F.E sur femelles normales.	380
III. Action crinogène pure de l'U.F.E sur femelles hypophysectomisées	386
IV. Action de l'U.F.O, puis de l'U.F.E, sur femelles hypophysectomisées	390
V. Action des extraits d'U.F.E chauffée sur femelles normales et hypophysectomisées	392
VI. Action des extraits auxogènes d'U.F.E après ultrafiltration	397
VII. Action de très faibles doses d'U.F.E normale	401
VIII. Discussion des résultats et conclusions	404
IX. Explication des planches	409
REV. SUISSE DE ZOOL., T. 48, 1941.	25

I. INTRODUCTION.

Nous étudions, depuis dix ans, l'action d'extraits d'urine de femme enceinte (UFE), préparés de la façon suivante.

L'urine fraîche, simplement filtrée sur papier, est amenée, par addition d'acide acétique, à un $\text{pH} = 6,4$. Elle est ensuite précipitée par quatre volumes d'alcool à 92° . On agite à plusieurs reprises. Après 24 heures de repos, le précipité est séparé par centrifugation. Il est remis en suspension dans l'alcool à 80° , puis centrifugé; il est ensuite agité avec de l'éther et centrifugé à nouveau. Ces opérations ont pour but d'en extraire complètement la folliculine. Le précipité, séché par un passage de quelques minutes dans une étuve à 50° , est redissous dans l'eau stérile de telle manière que 1 cc^3 de la solution représente 20 cc^3 d'urine. L'extrait est conservé à la glacière, sans aucune addition.

Le traitement par cet extrait, qui a été utilisé sur plus d'une centaine de cobayes femelles immatures ou adultes, est fait généralement dans les conditions suivantes. Les doses totales exprimées en centimètres cubes d'urine, sont réparties sur 4 ou 5 jours, à raison d'une injection par jour¹. Sauf exceptions, l'autopsie est pratiquée le 5^{me} ou le 6^{me} jour. Des traitements plus courts et plus longs ont été effectués, en diverses circonstances. Toutefois nous nous en sommes tenus dans la généralité des cas à la technique indiquée plus haut, qui nous a paru donner les résultats les plus nets et les plus constants.

Lors de l'autopsie, ont été systématiquement fixés les ovaires, les cornes utérines, le vagin, les thyroïdes, les surrénales. Pour tous les animaux, les ovaires dans leur totalité, l'utérus et le vagin ont été examinés sur coupes histologiques. C'est la seule manière d'obtenir des résultats précis.

La méthode, évidemment beaucoup plus rapide, utilisée par un nombre d'auteurs, qui consiste simplement à peser les ovaires et à noter, lors d'un examen à la loupe binoculaire, leur aspect externe, est à rejeter et peut conduire à des erreurs graves. Il vaut mieux, à notre avis, répéter une expérience sur dix animaux dont le

¹ Toutes les injections dont il est question dans ce travail ont été faites sous la peau.

organes sont étudiées histologiquement que de faire porter l'essai sur cent individus dont on se contente de peser les ovaires.

Cette méthode de pesée, qui est une solution de paresse, est absolument incapable de renseigner sur la véritable réaction des glandes génitales. Si un traitement a provoqué la croissance d'un ou de quelques follicules de Graaf, le poids des ovaires sera certes plus élevé; mais il en sera de même si ces follicules ont été plus ou moins lutéinisés, transformés en corps jaunes ou en méroxanthosomes. Par contre, si le traitement a déterminé l'atrésie générale des follicules avec hypertrophie des cellules thécales, l'ovaire, devenu stérile, aura subi des transformations considérables, sans qu'il y ait eu modification sensible de son poids.

Le choix des animaux d'expérience a une importance particulière. La plupart des auteurs se sont adressés à la souris et au rat, qui représentent un matériel moins coûteux et beaucoup plus facile à avoir en grande quantité que le cobaye. Nous avons fait une partie de nos essais sur la rate et la lapine. Toutefois, nous avons donné la préférence au cobaye, parce que les réactions y sont beaucoup plus nettes. La rate notamment présente très facilement une lutéinisation spontanée des follicules ovariens, qui doit tenir à la qualité de son hypophyse, à la suite de traitements n'exerçant, chez le cobaye, qu'une action de croissance folliculaire pure. De plus, chez le cobaye, la réaction des cellules thécales, si caractéristique des traitements crinogènes, est infiniment plus nette, plus spécifique que chez la rate.

Il existe, à ce point de vue, entre la rate et le cobaye, une différence analogue à celle que présentent ces animaux en ce qui concerne leur sensibilité à la privation d'acide ascorbique. La découverte des effets de la carence en vitamine C n'a été possible que grâce au fait que les savants danois HOLST et FRÖHLICH travaillèrent sur le cobaye, animal particulièrement sensible à cette avitaminose. Des recherches effectuées sur le rat n'auraient conduit qu'à des résultats négatifs.

La spécificité des animaux d'expérience est si importante que nos conclusions, en ce qui concerne l'action des extraits préhypophysaires ou des divers prolans, ont toujours été en harmonie avec celles de LÉO LOEB qui a aussi travaillé sur le cobaye; par contre, elles diffèrent, en certains points, de celles des auteurs qui ont expérimenté uniquement sur la rate ou la souris.

Le but de ce travail est, après avoir rappelé les différentes actions que peut exercer l'UFE sur l'ovaire des femelles de cobaye normales, de montrer le rôle de l'hypophyse de l'animal dans le déclenchement de ces réactions. La méthode est la comparaison des effets de diverses préparations d'UFE sur femelles normales et sur femelles hypophysectomisées.

La plupart de ces expériences remontent aux années 1936 à 1937. Une tâche écrasante d'enseignement n'a pas permis d'en publier plus tôt les résultats, dont certains ont cependant été annoncés dans deux notes préliminaires ¹ en 1937.

II. ACTION DE L'UFE SUR FEMELLES NORMALES.

L'extrait d'urine de femme enceinte provoque, chez la femelle immature de cobaye, trois types de transformations ovariennes qui dépendent principalement de la dose utilisée.

1. Effet auxogène pur des doses faibles.

Lorsqu'on injecte à une femelle immature, pesant de 160 à 190 gr. une dose totale correspondant à une quantité d'urine variant entre 0,1 cc³ et 4,0 cc³, on observe uniquement l'effet de croissance folliculaire des auteurs, que GUYÉNOT a désigné, dans notre langage usuel de laboratoire, sous le nom d'effet « auxogène » c'est-à-dire qui engendre la croissance des follicules.

Dans l'ovaire, les follicules primaires, secondaires et tertiaires ne subissent aucune modification appréciable. Seuls, quelques gros follicules tertiaires, au nombre de un, deux, parfois trois, plus rarement quatre, présentent une croissance énorme et arrivent rapidement à maturité ou, du moins, à un état très proche de cette dernière. Les figures observées (pl. 10, fig. 23, 24 et 27; pl. 11, fig. 30) sont superposables à celles que l'on rencontre au cours d'un ru spontané normal chez une jeune femelle adulte.

On n'observe, par contre, aucune trace de lutéinisation (formatio

¹ E. GUYÉNOT, K. PONSE et E. HELD. *Action des hormones gonadotropes urinaires sur femelles de Cobayes et de Rats hypophysectomisés*. Schweiz. Gesell. f. Geburtshilfe u. Gynäkol., Sitz. vom 12-13. Juni 1937. Helvetica Medica Acta 1939, 4. — E. GUYÉNOT, K. PONSE et E. HELD. *Hypophysectomie (Cobayes, Rats) et hormone gonadotrope*. Schweiz. Mediz. Wochenschrift, p. 1218, 1937. — E. HELD et E. GUYÉNOT. *Etude sur les hormones gonadotropes de l'urine de femme gestante*. Gynécologie et obstétrique, 40, p. 240, 1939.

de corps jaunes) ou de pseudo-lutéinisation (hypertrophie des cellules thécales dans les follicules, les faux corps jaunes, le tissu interstitiel), du moins au cours des 5 à 6 jours que dure l'expérience.

Cette évolution ovarienne, déclenchée par le traitement, s'accompagne, du côté du tractus génital, de la réalisation d'un cycle œstrien parfait et complet. Le vagin des femelles impubères s'ouvre le quatrième ou le cinquième jour du traitement. Selon que l'autopsie est plus ou moins précoce, la muqueuse vaginale montre les stades absolument caractéristiques du proœstre, de l'œstre ou du métœstre. L'évolution des cornes utérines qui deviennent énormes, rouges et qui présentent, sur coupes, l'œdème du chorion, le développement des glandes, l'élévation de l'épithélium, correspond aussi à celle d'un rut typique.

La dose minimum capable de déclencher cette réaction auxogène pure varie avec la provenance des urines. Par exemple, les urines de trois femmes atteintes de vomissements incoercibles avaient un pouvoir lutéinisant exceptionnellement élevé et se prêtaient mal à ce genre de recherches. Pour une même femme, la dose auxogène d'urine varie avec le moment de la gestation. Il faut aussi tenir compte des conditions de conservation de l'urine (pH; température, etc.) avant la préparation de l'extrait. Pour toutes ces raisons, il a été fait, pour chaque extrait, des expériences témoins accompagnant les essais sur femelles hypophysectomisées, ainsi que nous le verrons plus loin.

Il est important de comparer l'action auxogène de l'urine de femme enceinte, donnée à faibles doses, avec la réaction auxogène déclenchée par d'autres traitements, notamment par l'urine de femme castrée. En ce qui concerne l'effet de l'urine de gestation, il convient d'insister sur le caractère physiologique du rut prématuré qu'elle permet de provoquer. Le cycle caractérisant cette puberté précoce est identique, par le nombre des follicules en croissance, la maturité qu'ils atteignent, la réaction utéro-vaginale que l'on observe, au rut spontané d'une jeune femelle adulte normale.

La réaction diffère nettement de celle que l'on obtient avec d'autres méthodes, telles que l'implantation d'hypophyses de mouton ou l'injection d'urine de femme ovariectomisée (UFO). La réponse ovarienne des femelles immatures consiste alors, non plus dans l'énorme développement d'un ou de deux follicules arrivant à maturité, mais dans la croissance simultanée d'un grand nombre

de follicules, huit, dix, vingt ou plus, dont aucun ne dépasse une certaine taille limite. La réaction utéro-vaginale reste aussi plus inconstante, plus partielle. Le vagin ne s'ouvre pas toujours. Le plus souvent, on note surtout un état de proœstre: la prolifération basale de l'épithélium vaginal reste modérée; la kératinisation n'est que rarement réalisée.

Un deuxième point important est que le déclenchement par l'UFE de la puberté précoce n'est pas toujours obtenu. Il y a un certain pourcentage de femelles réfractaires. Ainsi, dans une expérience de titrage, on injecta à une série de femelles immatures, des doses de 0,1; 0,2; 0,4; 0,6; 0,8; 1,0; 1,5; 2,0 cc³, etc. Toutes ouvrirent le vagin et présentèrent, tant dans les ovaires que dans le tractus génital, les manifestations caractéristiques du rut, décrites plus haut; toutes, sauf une, celle qui avait reçu la dose de 1 cc³. Chez cet animal, les ovaires étaient restés typiquement infantiles, avec de petits follicules primaires et secondaires; le tractus vaginal était pâle, mince, de structure également infantile. Le traitement par une dose dix fois supérieure à la dose efficace minimum, était donc resté absolument inopérant.

Pareille observation fut faite à plusieurs reprises. Il a été constaté qu'il s'agissait, soit d'animaux trop jeunes (poids de 150 gr. ou au-dessous), soit d'individus retardataires, restés plus ou moins nains, n'ayant pas, en tous cas, subi une croissance normale. Nous reviendrons sur l'importance de ces résultats exceptionnels.

2. Effet crinogène (lutéinisant) prédominant.

A. — L'injection à des femelles immatures d'une dose totale, correspondant, par exemple, à 2-8 cc³ d'urine ou de dose beaucoup plus considérables¹, entraîne des effets radicalement

¹ Les doses sont très variables avec les urines, dépendant notamment de l'état plus ou moins avancé de la gestation. Les titrages de quatre urines ont, par exemple, donné les chiffres suivants :

Dose auxogène minimum	Dose crinogène minimum avec dioestres
0,1 cc ³	2,0 cc ³
0,4 »	6,0 à 8,0 »
0,6 »	2,0 »
1,4 »	4,0 »

L'effet mixte dont il sera question plus loin s'observe d'abord avec les doses intermédiaires entre les deux précédentes. Après une action crinogène

différents. Le vagin ne s'ouvre pas. L'ovaire ne présente plus de follicules normaux. Quelques-uns, généralement les plus jeunes, montrent encore l'ovocyte et la granuleuse, mais la thèque interne est épaissie, congestionnée; ses cellules sont hypertrophiées et se teignent fortement par l'éosine (hypertrophie thécale). La plupart des follicules sont réduits à l'état de faux corps jaunes: l'ovocyte et la granuleuse ont disparu; à leur place il n'y a plus qu'une cavité délimitée par une thèque très hypertrophiée. La cavité centrale finit par disparaître (pl. 11, fig. 29). L'ovaire, devenu temporairement stérile, n'est plus alors qu'une masse compacte, apparemment compartimentée en lobes dont chacun correspond à un follicule transformé en faux corps jaune. Les figures 1, 2, 3 de la planche 7 qui concernent les ovaires, non de femelles immatures, mais de femelles adultes hypophysectomisées, donnent une idée de cette transformation que l'on peut désigner par le terme hépatisation. Il faut ajouter que les cordons cellulaires constituant le tissu interstitiel, dérivés, ainsi que l'a montré LIMON, des cellules thécales de follicules ayant subi l'atrésie physiologique, sont aussi formés d'éléments hypertrophiés chromophiles.

La scène est, en somme, dominée par l'hypertrophie des cellules thécales: hypertrophie thécale de follicules ayant encore leur granuleuse; hypertrophie des cellules thécales des faux corps jaunes; hypertrophie du tissu interstitiel d'origine thécale. L'ensemble de ces transformations constitue la pseudo-lutéinisation de l'ovaire.

B. — Si au lieu de porter sur des femelles immatures, le traitement est appliqué à des femelles adultes, ayant des follicules mûrs ou proches de la maturité, on observe dans ces derniers une lutéinisation vraie. Les follicules mûrs se transforment en corps jaunes, où cellules thécales et cellules granuleuses subissent une hypertrophie considérable. Les follicules avancés, mais pas encore mûrs, présentent les mêmes transfor-

pure avec dioestère, on note, avec l'augmentation des doses (10 à 40 cc³ par exemple) un nouvel effet mixte avec prooestère. Enfin, si les doses deviennent considérables (200 à 400 cc³), on observe à nouveau une action crinogène pure.

mations; toutefois ils conservent en leur centre, soit un antrum plus ou moins vaste, limité par des cellules thécales hypertrophiées (pl. 11, fig. 31), soit une aire centrale occupée par des éléments de type fibroblastique (pl. 11, fig. 28). Ce sont des pseudo-corps jaunes ou méroxanthosomes. Parallèlement, les follicules plus jeunes présentent, soit l'hypertrophie thécale, soit la transformation en faux corps jaunes à cellules hypertrophiées. Autrement dit, lutéinisation vraie (avec hypertrophie de la granulose) et pseudo-lutéinisation (hypertrophie thécale seule) se rencontrent côte à côte avec des formes intermédiaires (méroxanthosomes).

Ces deux processus sont les réponses, différentes suivant leur âge, des follicules aux doses fortes d'UFE. C'est l'ensemble de ces transformations, où les éléments hypertrophiés acquièrent l'aspect de cellules sécrétrices — aspect correspondant certainement à la réalité pour les corps jaunes — que GUYÉNOT a appelé effet *crinogène*.

C. — Cette réaction ovarienne s'accompagne, dans les cas typiques, d'un état permanent de *diœstre* au niveau du tractus génital. Chez les femelles adultes, les ruts qui devaient se produire prochainement sont inhibés. Chez les femelles immatures, le vagin et l'utérus restent petits, au repos, infantiles.

Ajoutons que cette réaction *crinogène*, tant ovarienne qu'utéro-vaginale, est identique à celle que déclenche l'injection de doses fortes d'extrait alcalin de préhypophyse de bœuf.

3. *Effet mixte de l'UFE.*

Dans l'immense majorité des cas, l'injection à une femelle immature de doses totales, échelonnées entre la dose auxogène pure et la dose *crinogène* d'UFE, entraîne une réaction *mixte* caractéristique. Il en est de même de doses plus fortes, entre 10 et 100 cc³ par exemple.

Les injections déclenchent d'abord la croissance d'un ou de plusieurs follicules; mais, avec les injections suivantes, l'effet *crinogène* se développe et arrête le développement des follicules, les transformant en méroxanthosomes. Le résultat final est la lutéinisation et la pseudo-lutéinisation d'ovaires ayant subi

d'abord une réaction auxogène. On rencontre alors des petits follicules ayant encore leur granuleuse, mais à thèque hypertrophiée, des faux corps jaunes à cellules thécales hypertrophiées, de gros follicules transformés en méroxanthosomes (pl. 11, fig. 28 et 31) ou même parfois des corps jaunes de volume réduit.

En faisant varier les doses, on passe d'un effet auxogène pur à un début de lutéinisation, puis à une réaction crinogène de plus en plus marquée et finalement prédominante. De même, en autopsiant les animaux après une, deux, trois injections, on peut saisir les étapes de la transformation auxogène, puis crinogène, des ovaires. Les résultats sont assez comparables à ceux que l'on obtient en traitant successivement une femelle immature par un produit auxogène pur (urine de femme ovariectomisée), puis par un extrait crinogène (UFE ou extrait alcalin de préhypophyse).

Le tractus génital, de son côté, esquisse d'abord une réaction œstrale, indiquée par l'élévation de la couche muqueuse et un début de prolifération basale. Ce proœstre est généralement arrêté par la lutéinisation subséquente des ovaires. On a alors un aspect assez caractéristique (pl. 11, fig. 32): sur une couche basale à trois ou quatre rangs de cellules, donc hyperplasiée, une assise de hautes cellules muqueuses. En général, le vagin ne s'ouvre point. Toutefois, on retrouve ici une forte variabilité individuelle. Certaines femelles présentent un rut complet avec ouverture vaginale; telles autres ne dépassent pas le stade de proœstre ou, plus rarement, restent en diœstre. C'est, en somme, l'intensité de l'effet auxogène qui, ainsi que nous l'avons vu, dépend des individus; l'action crinogène est plus constante.

L'exposé qui précède montre que, suivant les cas, l'UFE exerce deux actions essentiellement différentes et même antagonistes. Nous aurons à nous demander si ces actions relèvent de deux hormones ou d'une seule. Par ailleurs, nous avons noté que la réaction auxogène due à l'UFE imite tout à fait un cycle physiologique; elle est nettement différente des effets auxogènes de l'urine de femme ovariectomisée qui donne des « ovaires en dentelle », creusés de nombreux follicules tertiaires entrés simultanément en croissance, mais qui ne dépassent pas un certain stade de développement. Ces deux actions auxogènes sont-elles dues à des principes différents? Nous avons montré que l'UFO agit directement sur l'ovaire, et reste active chez les femelles hypophy-

sectomisées¹. En sera-t-il de même du principe auxogène de l'UFE ?

Pourquoi, d'autre part, ces variations dans l'intensité de l'effet auxogène au cours des réactions mixtes ? Quelle est également la signification de ces cas exceptionnels où des femelles sont incapables de répondre à une dose auxogène d'UFE ? Est-ce parce qu'elles sont trop jeunes ou que leurs hypophyses sont déficitaires ? Cela veut-il dire que l'hypophyse de l'animal lui-même intervient dans le mécanisme de la réaction auxogène aux doses faibles d'UFE ?

Ces considérations nous ont conduits à reprendre comparative-ment sur femelles normales et sur femelles hypophysectomisées l'étude des effets des différentes doses ou de diverses préparations d'UFE.

III. ACTION CRINOGENE PURE DE L'UFE SUR FEMELLES HYPOPHYSECTOMISÉES.

Ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, la réaction la plus générale, quasi universelle, chez les femelles immatures traitées par des doses moyennes (de 10 à 250 cc³) d'UFE, est une transformation mixte des ovaires: croissance de follicules arrêtée bientôt par la lutéinisation ou la pseudo-lutéinisation. Corrélativement, le vagin réagit d'une façon plus ou moins complète, allant d'un simple proœstre à un rut complet.

Par comparaison avec ce qui se passe chez les femelles normales, la réaction, à des doses équivalentes, de femelles adultes hypophysectomisées est entièrement différente: il s'agit, en effet, dans ce cas, d'une réaction crino-gène pure.

L'hypophysectomie a été pratiquée suivant la technique que GUYÉNOT a mise au point en 1935 et qui a été décrite dans un travail précédent (1938). Tous les cas relatés correspondent à des ablations totales du lobe antérieur, attestées par l'état des thy-

¹ E. GUYÉNOT et K. PONSE. *Action auxogène pure d'une urine de femme ovariectomisée (UFO)*. I. *Réaction auxogène et lutéinisation secondaire chez les femelles immatures et adultes de Cobayes*. Arch. Anat., Hist., Embryol., t. XXVI, pp. 252-288, 1938. — E. GUYÉNOT, E. HELD et K. PONSE. *Action auxogène pure d'une urine de femme ovariectomisée*. II. *L'hypophysectomie du Cobaye et du Rat et l'action gonadotrope de l'urine de femme ovariectomisée (UFO)*. Arch. Anat., Hist., Embryol., t. XXVI, pp. 289-345, 1938. — E. GUYÉNOT. *Le principe gonadotrope de l'urine de femme ovariectomisée. Analyse expérimentale*. Trav. Stat. zool. Wimereux, t. XII, 1938.

roïdes, des surrénales, la suppression des ruts lorsque l'observation se prolonge et, avant tout, par l'examen histologique systématique du contenu de la loge hypophysaire.

Voici le détail des observations faites sur cinq femelles hypophysectomisées.

N° 901. — Cette femelle, du poids de 325 gr., est hypophysectomisée le 11 juillet 1936. Elle est traitée, du 6^{me} au 8^{me} jour après l'opération, par l'injection d'une dose totale correspondant à 120 cc³ d'urine. Autopsie le 9^{me} jour après l'opération.

Les o v a i r e s (pl. 7, fig. 4) sont petits et présentent une structure compacte liée à une atrésie généralisée. Il n'y a plus un seul follicule intact, à part quelques follicules primordiaux périphériques. Tous les autres sont transformés en faux corps jaunes (pl. 7, fig. 5): l'ovocyte et la granuleuse sont en dégénérescence ou ont déjà disparu. La petite cavité qui marque leur emplacement est délimitée par des cellules thécales hypertrophiées. Les trainées de cellules interstitielles sont également formées d'éléments du type crinogène. Il n'y a aucun follicule intact, aucun follicule en croissance, aucune action auxogène.

Le v a g i n et l' u t é r u s sont corrélativement en état de complet repos.

En somme: atrésie, conséquence de l'hypophysectomie; effet crinogène pur dû à l'UFE; aucune action auxogène.

N° 925. — Femelle du poids de 330 gr. opérée le 13 juillet 1936. Traitement, du 5^{me} au 11^{me} jour après l'hypophysectomie, par une dose totale de 214 cc³. Autopsie le 14^{me} jour.

Les o v a i r e s (pl. 7, fig. 2) contiennent encore çà et là quelques follicules en voie d'atrésie. Tout le reste est réduit à l'état de faux corps jaunes à cellules hypertrophiées (pl. 7, fig. 6). L'hypertrophie est ici plus considérable que dans l'animal précédent, la dose injectée ayant été presque double. On voit nettement, sur la figure, des cordons de cellules thécales hypertrophiées, résultant de la désintégration des faux corps jaunes atrétiques.

Le v a g i n est en diœstre, avec cependant une très légère élévation de la couche muqueuse, mais sans aucune prolifération basale. U t é r u s au repos complet.

Ici encore: réaction crinogène pure d'un ovaire atrésifié; tractus génital au repos.

N° 935. — Femelle de 310 gr., hypophysectomisée le 20 octobre 1936. Le traitement ne commence que 22 jours après l'opération: en 5 jours, injection d'une dose correspondant à 240 cc³ d'urine. Autopsie le 28^{me} jour: le vagin est resté fermé pendant toute cette période.

L'ovaire (pl. 7, fig. 1), à part quelques follicules primordiaux, n'a plus aucun follicule intact. De rares follicules primaires ont encore une granuleuse et présentent une thèque interne hypertrophiée. Tous les autres follicules sont transformés en faux corps jaunes, uniquement formés de cellules thécales hypertrophiées. C'est une véritable hépatisation de l'ovaire.

Le vagin et l'utérus sont au repos complet.

Effet crinogène pur, sans aucune réaction du tractus génital.

N° 1412. — Femelle de 400 gr., hypophysectomisée le 23 mars 1937. On observe l'animal pendant 28 jours: aucun rut. Le traitement a lieu du 29^{me} au 36^{me} jour et consiste dans l'injection d'une dose totale égale à 240 cc³ d'urine. Autopsie le 37^{me} jour.

Les ovaires (pl. 7, fig. 3), à part quelques follicules primordiaux et de rares follicules primaires en atrophie, ne contiennent qu'une masse de faux corps jaunes à cellules hypertrophiées: état caractéristique d'hépatisation.

Le vagin et l'utérus sont en diœstre.

N° 952. — Femelle de 350 gr., hypophysectomisée le 12 novembre 1936. On l'observe pendant 41 jours, ce qui permet de constater l'absence complète de ruts. On traite l'animal, du 47^{me} au 78^{me} jour après l'opération, par l'injection d'une dose correspondant à 540 cc³ d'urine. On sait que ces traitements prolongés entraînent, chez les femelles normales, un état d'accoutumance: celui-ci se traduit par la diminution, puis la cessation de la réaction crinogène et par un état exagéré de croissance folliculaire, accompagné de la réapparition des ruts. Autopsie le 79^{me} jour.

Les ovaires présentent un état général d'atrophie. Il n'y a aucun follicule creusé d'un antrum; *a fortiori*, pas de follicules plus gros. Par contre, on observe pas mal de petits follicules primaires que l'on voit subir la dégénérescence atrétique, dès qu'ils ont atteint une certaine taille. Les faux corps jaunes dans lesquels se sont transformés la plupart des follicules ont des cellules modérément hypertrophiées, ce qui témoigne d'un état d'accoutumance.

Le vagin et l'utérus sont en diœstre.

Effet crinogène pur dans un animal en voie d'accoutumance. Aucun effet auxogène; aucune réaction du tractus génital.

Témoins. — Toutes les femelles témoins ayant reçu les mêmes extraits ont présenté des réactions mixtes caractéristiques.

Ainsi la femelle N° 1409, pesant 217 gr., reçoit, en 5 jours, une dose de 150 cc³ du même extrait que celui utilisé sur la femelle hypophysectomisée 1412. Autopsie le 6^{me} jour.

Les ovaires renferment deux méroxanthosomes; il y a plusieurs gros follicules, dont la granuleuse dégénère et dont la thèque est hypertrophiée. Nombreux faux corps jaunes à cellules du type crinogène à divers degrés d'évolution.

Le vagin est en état de proœstre: légère prolifération de la couche basale et assise muqueuse élevée.

Conclusions.

1. Des doses moyennes d'UFE exercent, sur les ovaires des femelles normales, une action mixte, auxogène et crinogène, accompagnée d'au moins un début de rut du côté du tractus génital.

2. Ces mêmes doses, chez les femelles ayant subi l'ablation totale de l'hypophyse, n'exercent plus qu'une action crinogène pure.

Les ovaires présentent une atrésie généralisée, qui est due à la fois à l'hypophysectomie et à l'action de l'UFE. Cette dernière agit spécifiquement en provoquant la pseudo-lutéinisation, c'est-à-dire l'hypertrophie de toutes les cellules d'origine thécale. On note l'absence complète de gros follicules en croissance, de méroxanthosomes ou de corps jaunes. Il n'y a donc aucune trace de l'effet auxogène si caractéristique de l'UFE, aux doses utilisées.

3. Cette absence de croissance folliculaire s'observe même chez une femelle en état d'accoutumance. Nous avons montré¹ que, dans de tels cas, chez la femelle normale, l'effet crinogène disparaît même si l'on continue les injections; de plus, l'ovaire présente la croissance de nombreux follicules comme sous l'effet d'un

¹ Emile GUYÉNOT, E. HELD et A. MOSZKOWSKA. *Accoutumance aux hormones préhypophysaires et sérums protecteurs*. Rev. suisse Zool., t. 44, pp. 153-201, 1937.

traitement auxogène intense. Rien de semblable ne peut être noté chez la femelle hypophysectomisée.

4. Chez toutes les femelles privées de leur hypophyse antérieure, et corrélativement à l'absence de réaction auxogène dans les ovaires, le tractus génital reste petit, pâle, atrophié et au repos le plus complet.

5. La présence de l'hypophyse de l'animal est donc nécessaire pour que l'action auxogène de l'UFE puisse se manifester.

IV. ACTION DE L'UFO, PUIS DE L'UFE, SUR FEMELLES HYPOPHYSECTOMISÉES.

L'interprétation la plus simple de ce défaut d'action auxogène de l'UFE sur femelles hypophysectomisées serait de l'attribuer à l'absence, dans les ovaires, de follicules en bon état, aptes à subir la croissance et l'évolution caractéristiques. L'hypophysectomie entraîne, en effet, d'une façon particulièrement rapide chez le cobaye, la dégénérescence atrétique des follicules. On ne trouve plus alors que des masses de faux corps jaunes à cellules non hypertrophiées avec quelques follicules primordiaux et de rares follicules primaires que frappe l'atrésie, dès qu'ils atteignent un certain stade de développement. Ne peut-on penser que ces follicules jeunes sont incapables de répondre à la stimulation auxogène de l'UFE ?

Cependant, deux ordres de faits viennent à l'encontre de cette manière de voir. D'une part, ainsi que nous l'indiquerons dans un chapitre ultérieur, on n'obtient pas un meilleur résultat si on traite les femelles hypophysectomisées, dès le jour même de l'opération avant que leurs follicules secondaires ou tertiaires aient eu le temps de dégénérer. D'autre part, ainsi que nous l'avons fait voir dans un autre travail, l'action auxogène de l'UFO s'exerce parfaitement sur les ovaires de femelles hypophysectomisées, provoque le développement des follicules primaires, leur croissance, leur maturité et peut ainsi déclencher une réaction oestrale complète du tractus utéro-vaginal.

L'absence d'effet auxogène de l'UFE ne peut donc être mise sur le compte d'une incapacité de réponse des ovaires; elle est directement liée à la suppression de l'hypophyse antérieure des animaux traités.

C'est ce qui ressortira de deux expériences où les femelles opérées ont été traitées, d'abord par l'UFO pour parer à la dégénérescence atréique des ovaires et provoquer la croissance de follicules, puis, dans un deuxième temps, par l'UFE.

N° 1110. — Une femelle de 336 gr. est hypophysectomisée, puis, du 6^{me} au 16^{me} jour après l'opération, reçoit une dose totale correspondant à 440 cc³ d'urine de femme ovariectomisée. Le 9^{me} jour du traitement, le vagin commence à s'ouvrir.

L'animal subit ensuite, à partir du 16^{me} jour, un deuxième traitement correspondant à l'injection de 80 cc³ d'UFE. La femelle meurt le 18^{me} jour.

Les ovaires (pl. 8, fig. 7) sont remplis de gros follicules tertiaires, dont la présence, chez une femelle hypophysectomisée, traduit l'action auxogène de l'UFO. De plus, les cellules granuleuses et thécales présentent un léger degré d'hypertrophie, correspondant à un début de lutéinisation, dû à l'action crinogène de l'UFE.

Le vagin et l'utérus ont commencé à réagir: l'épithélium vaginal présente la prolifération basale et l'élévation de la couche muqueuse, caractéristiques du proœstre, mais ce stade n'a pas été dépassé.

N° 1043. — Cette femelle, du poids de 540 gr., est hypophysectomisée le 27 janvier 1937. On l'observe pendant 61 jours, ce qui permet de constater l'absence de ruts durant toute cette période. A ce moment, alors que l'atrésie ovarienne doit être depuis longtemps réalisée, on fait, du 62^{me} au 67^{me} jour, un premier traitement par une dose totale correspondant à 240 cc³ d'UFO. Le vagin s'ouvre le 67^{me} jour, preuve que l'ovaire a répondu à ce traitement auxogène.

On fait alors un deuxième traitement, en injectant, du 68^{me} au 74^{me} jour après l'opération, une dose correspondant à 280 cc³ d'UFE. Le vagin se referme le 69^{me} jour. L'autopsie a lieu le 75^{me} jour.

Les ovaires (pl. 8, fig. 8) présentent un aspect extraordinaire. Très volumineux, ils sont littéralement remplis d'énormes follicules lutéinisés, constituant autant de corps jaunes ou de méroxanthosomes. On compte plus de vingt de ces formations dans les deux ovaires. On observe, en plus, des faux corps jaunes

et des cordons interstitiels, formés de cellules thécales hypertrophiées.

Le nombre considérable des gros follicules ayant subi une croissance simultanée est tout à fait caractéristique de l'action auxogène de l'UFO. La lutéinisation et la pseudo-lutéinisation traduisent l'action crinogène de l'UFE.

Le *vagin* (pl. 8, fig. 9) présente un aspect anormal. La couche muqueuse est élevée comme dans un proœstre, mais la prolifération basale est restée faible. De plus, l'épithélium est infiltré de leucocytes comme dans un métœstre. On saisit en quelque sorte le résultat des actions antagonistes des traitements auxogène (UFO) et crinogène (UFE).

L'*utérus* est très gros et n'a plus du tout l'état d'atrophie qui caractérise les femelles hypophysectomisées. Son chorion est œdématié; les glandes sont bien développées; plusieurs sont kystiques.

Ces deux cas, que l'on peut rapprocher de ceux que nous avons relatés dans des travaux antérieurs, touchant l'action de l'UFO sur femelles hypophysectomisées, montrent que les ovaires renferment toujours, même 62 jours après l'opération, des follicules jeunes encore capables de s'accroître et de se développer sous l'influence de l'urine de femme ovariectomisée. Si l'urine de femme enceinte n'exerce plus une action auxogène similaire, c'est que ce résultat négatif est dû moins à l'état des ovaires qu'à la suppression d'une condition résultant de l'absence de l'hypophyse antérieure.

V. ACTION DES EXTRAITS D'UFE CHAUFFÉE SUR FEMELLES NORMALES ET HYPOPHYSECTOMISÉES.

Nous avons montré¹ que si l'urine de femme enceinte est chauffée pendant une heure, à 70°, elle n'a plus d'effet crinogène; par contre elle exerce, même à des doses de 50, 100, 200 cc³ et plus, un effet auxogène pur, identique à celui que produisent les très faibles doses (0,1 à 4,0 cc³) d'urine non chauffée.

L'un de nous reviendra prochainement sur cette action du chauffage qui a été étudiée en fonction du pH, de la durée, du degré de température. Les expériences que nous relatons ici concernent

¹ E. HELD et K. PONSE. *Obtention d'une action auxogène pure par chauffage de l'urine de femme enceinte*. C.R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, t. 52, 1935.

uniquement des extraits d'urine chauffée, une heure à 70°, à pH = 6,4-6,6. L'urine est, après chauffage, précipitée par 4 volumes d'alcool à 92°. Le précipité, lavé à l'alcool et à l'éther, sert à préparer l'extrait.

Voici les résultats de sept essais effectués sur des femelles hypophysectomisées et des expériences témoins sur femelles immatures normales.

a) *Extrait d'UFE chauffée n° 196.*

N° 1289. — Une femelle de 450 gr. est hypophysectomisée: on la suit pendant 20 jours, ce qui permet de constater l'absence de ruts. Du 20^{me} au 27^{me} jour après l'opération, elle reçoit une dose totale de l'extrait 196 correspondant à 290 cc³ d'urine chauffée. Le vagin ne s'ouvre pas; l'autopsie est pratiquée le 29^{me} jour.

Les o v a i r e s (pl. 8, fig. 10) sont petits, en atrésie complète; à part un ou deux follicules plus gros, mais en dégénérescence, il ne subsiste que des follicules primordiaux et primaires. Tout le reste est formé de faux corps jaunes atrétiques; il n'y a aucune hypertrophie des cellules thécales, donc aucun effet crinogène.

Le v a g i n (pl. 8, fig. 11) et l' u t é r u s sont petits et au repos.

L'UFE chauffée n'a, en fait, exercé aucune action, ni dans le sens crinogène, ni dans le sens auxogène. L'atrésie est, comme on le sait, la conséquence de l'hypophysectomie.

N° 1292. — Cette femelle pèse 375 gr. au moment où elle est hypophysectomisée. Elle reçoit, du 3^{me} au 6^{me} jour, un premier traitement par l'injection d'une dose, correspondant à 80 cc³ d'urine, d'un extrait n° 194 qui est encore légèrement crinogène. L'essai témoin montre, en effet, que cette urine, très riche en principe crinogène, a conservé un peu d'activité lutéinisante. On cesse donc ce traitement défectueux et, du 9^{me} au 16^{me} jour, on injecte une dose totale, égale à 290 cc³ d'urine, de l'extrait 196 à action auxogène pure. Il n'y a pas d'ouverture vaginale et l'autopsie est pratiquée 18 jours après l'opération.

Les o v a i r e s (pl. 9, fig. 15) sont petits, atrophiés, avec de nombreux kystes du rete. A part quelques follicules primaires, on ne rencontre qu'une masse de faux corps jaunes, dont les cellules thécales présentent un très léger degré d'hypertrophie dû au

premier traitement défectueux. Il n'y a aucune indication d'un effet auxogène quelconque.

Le vagin présente un épithélium surbaissé et en diœstre complet.

N° 1295. — Une femelle immature de 185 gr. est hypophysectomisée. Du 2^{me} au 4^{me} jour après l'opération, elle reçoit une dose totale du même extrait 196, correspondant à 50 cc³ d'urine chauffée. Autopsie le 5^{me} jour.

Les ovaires présentent un état déjà avancé d'atrésie; il n'y a aucune action auxogène ni crinogène. Le vagin est resté du type infantile.

Témoin N° 1296. — Une femelle immature de 190 gr. reçoit, en 4 jours, une dose d'extrait 196 correspondant à 114 cc³ d'urine chauffée. Le vagin commence à s'ouvrir au moment où on fait l'autopsie, le 5^{me} jour.

Les ovaires (pl. 8, fig. 12) ne montrent aucune trace de lutéinisation ou de pseudo-lutéinisation. Par contre, l'un d'eux renferme un énorme follicule traduisant l'effet auxogène de l'UFE.

Le vagin (pl. 8, fig. 13) montre le passage du proœstre à l'œstre: sur une couche basale ayant subi une forte prolifération repose une couche muqueuse élevée; par places, la kératinisation commence et l'assise muqueuse desquame.

b) *Extrait n° 198-199.*

N° 1301. — C'est une femelle qui pèse 330 gr. au moment de l'hypophysectomie. Elle est traitée, du 11^{me} au 24^{me} jour après l'opération, par une dose totale correspondant à 500 cc³ d'UFE. Le vagin reste fermé et l'autopsie a lieu le 25^{me} jour.

Les ovaires (pl. 9, fig. 14), fortement atrésiés, ne renferment que de rares follicules primaires ou secondaires qui dégèrent de qu'ils ont atteint une certaine taille. Tout le reste est formé de faux corps jaunes représentant autant de follicules frappés par l'atrésie. Ces formations sont creusées d'une cavité à la place de la granuleuse et de l'ovocyte; leurs parois sont formées de cellules thécales non hypertrophiées (pl. 9, fig. 19). Il n'y a aucune transformation auxogène ni crinogène, à part l'atrésie consécutive à l'hypophysectomie.

Le vagin (pl. 9, fig. 18) est en diœstre.

N° 1304. — Femelle pesant 285 gr. au moment de l'opération. Elle est traitée, du 6^{me} au 9^{me} jour après l'ablation de l'hypophyse, par une dose d'extrait 198-199 correspondant à 130 cc³ d'urine. Autopsie le 10^{me} jour.

Les o v a i r e s présentent déjà une atrésie complète; à part quelques follicules primaires, il n'y a plus que des faux corps jaunes atrétiques. On note deux corps jaunes de gestation.

On s'aperçoit, en effet, que la femelle était portante depuis peu et qu'elle a avorté. L'utérus est rempli de sang et renferme des débris d'embryons en résorption. Le v a g i n est en état de dicestre.

Aucune action auxogène ni crinogène.

N° 1306. — Une femelle pesant 385 gr. au moment de l'hypophysectomie reçoit, du 14^{me} au 20^{me} jour après l'opération, une dose d'extrait 198-199 correspondant à 360 cc³ d'urine. Elle est autopsiée le 21^{me} jour.

Les o v a i r e s (pl. 9, fig. 16) montrent une atrésie presque totale. A part quelques follicules n'ayant pas encore complètement dégénéré, on n'observe qu'un amas de faux corps jaunes atrétiques à cellules non hypertrophiées.

Le v a g i n est en dicestre.

Témoin N° 1302. — Une jeune femelle de 170 gr. reçoit, en 5 jours, une dose d'extrait 199, correspondant à 130 cc³ d'urine. Le vagin s'ouvre le 6^{me} jour.

Les o v a i r e s (pl. 9, fig. 17), outre de nombreux follicules secondaires et tertiaires intacts, renferment un énorme follicule à vaste antrum, traduisant l'effet auxogène spécifique de l'UFE chauffée.

Le v a g i n (pl. 9, fig. 20) est en plein œstre: couche muqueuse desquamée; kératinisation; couche basale hyperplasiée.

Témoin N° 1300. — Une femelle de 200 gr. reçoit, en 5 jours, une dose d'extrait 198 correspondant à 100 cc³ d'urine. Autopsie le 6^{me} jour au moment où commence l'ouverture vaginale.

Les o v a i r e s sont parfaitement normaux, mais l'un d'eux contient un énorme follicule à granuleuse épithélioïde.

Le v a g i n montre le passage du proœstre à l'œstre.

Témoin N° 1303. — Notons qu'il s'agit ici d'une de ces femelles immatures, donnant un résultat négatif, dont nous avons

parlé plus haut. L'animal, du poids de 110 gr. au début de l'expérience et pesant 147 gr. à la fin, a reçu, en 5 jours, une dose d'extrait 199 correspondant à 170 cc³ d'urine. Pas d'ouverture vaginale. Les ovaires et le vagin sont restés complètement infantiles.

La raison de l'insuccès est évidemment l'âge de cette femelle qui est trop jeune.

c) *Traitement préalable à l'UFO.*

Pensant que l'absence de réponse auxogène des femelles opérées pouvait être due à une dégénérescence atrétique trop avancée des follicules ovariens, consécutive à l'hypophysectomie, nous avons, dans deux cas, pratiqué d'abord un premier traitement à l'UFO, insuffisant pour déclencher le rut, mais capable de maintenir en bon état un nombre élevé de follicules. Un second traitement à l'UFE chauffée fut essayé aussitôt après. Voici la description de l'une de ces deux expériences qui donnèrent des résultats superposables.

N° 1275. — C'est une femelle qui est opérée alors qu'elle pèse 475 gr. Le jour même de l'intervention et pendant les quatre jours suivants, on fait un premier traitement en injectant une dose totale représentant 40 cc³ d'UFO. Du 5^{me} au 26^{me} jour, on injecte une dose totale d'extrait d'UFE correspondant à 300 cc³ d'urine. Le vagin reste fermé; autopsie le 28^{me} jour.

Les ovaires sont en atrésie totale, ne renfermant que de rares follicules primaires. Aucune réaction auxogène ni crinogène.

Le vagin est petit et en diœstre.

Quatre femelles immatures témoins, **N°s 1271, 1277, 1278 et 1279**, qui reçurent le même extrait d'UFE chauffée, présentèrent toutes l'ouverture vaginale le 5^{me} jour et montrèrent une réaction auxogène typique de leurs ovaires.

Conclusions.

1. Après un chauffage convenable, l'UFE injectée à des dose variant de 40 à 400 cc³, n'exerce plus aucune action crinogène. Par contre, elle provoque, chez les femelles impubères, de même que les très faibles doses d'urine gravidale normale, la croissance d'u

ou de quelques follicules, ainsi que l'ouverture du vagin et les modifications caractéristiques d'un œstre physiologique.

Nous n'avons relaté ici que les résultats de quelques-unes de ces expériences témoins, celles qui ont été faites avec les extraits utilisés pour les animaux hypophysectomisés. Par ailleurs, l'essai de plusieurs dizaines d'extraits d'urine chauffée, pratiqué sur plus d'une centaine de femelles immatures, nous a montré la constance de cette puberté précoce, déclenchée, avec tous les caractères d'un rut physiologique, par l'urine chauffée.

2. Les mêmes extraits ne produisent plus aucune action lorsqu'ils sont utilisés sur des femelles hypophysectomisées. Ils y sont, en effet, dépourvus, en raison du chauffage, de toute activité lutéinisante; de plus, ils ne produisent en aucune manière l'effet auxogène si caractéristique de la réaction des femelles normales.

3. Ainsi que la chose a été notée pour les très faibles doses d'urine normale, à action auxogène, les extraits d'UFE chauffée se montrent parfois complètement inactifs chez certains individus témoins, trop jeunes ou retardataires.

4. Les constatations précédentes permettent de conclure que l'action auxogène de l'UFE ne s'exerce pas directement sur l'ovaire, mais nécessite la présence d'une hypophyse antérieure capable de fonctionner.

5. Le résultat négatif constaté chez les femelles privées de leur pituitaire n'est pas dû à l'absence de follicules capables de répondre à la stimulation auxogène. En effet, un premier traitement par l'UFO qui, on le sait, agit directement et efficacement sur l'ovaire des femelles hypophysectomisées, pratiqué immédiatement après l'opération et suffisant pour maintenir en légère croissance de nombreux follicules, n'améliore en rien les conséquences d'un second traitement par l'UFE.

VI. ACTION DES EXTRAITS AUXOGÈNES D'UFE APRÈS ULTRAFILTRATION.

L'un de nous, lors de recherches relatives à la possibilité de séparer les principes auxogène et crinogène de l'UFE, a eu recours, depuis des années, à la méthode d'ultrafiltration de l'urine. Les

ultrafiltres 3% laissent passer les principes gonadotropes¹; les filtres 7½% les retiennent en totalité. Les filtres 6% donnent des résultats variables qui seront étudiés ailleurs et qui dépendent de nombreux facteurs, tels que la température, la durée, l'oxydation, le pH.

Dans quelques cas favorables, on put obtenir un ultrafiltrat à action auxogène pur, tandis que le résidu resté dans le filtre et récupéré par élusion exerçait un effet crinogène. Dans d'autres cas, où la filtration avait été effectuée à la température ordinaire et avait duré 20 heures et plus, on ne trouva plus, aussi bien dans l'ultrafiltrat que dans le résidu infiltrable, qu'une activité auxogène pure. Ce sont de tels produits qui ont été essayés à la fois sur des femelles témoins et sur des cobayes hypophysectomisés.

a) *Extrait n° 227.*

Une urine du 4^{me} mois, à pH = 6,2, est ultrafiltrée sur filtre 6%, à la température ordinaire: l'opération dure 20 heures. Le filtre, après lavage à l'eau acidulée à pH = 6,0, est retourné de manière à permettre une filtration en sens inverse avec de l'eau ammoniacale à 1 pour 1000. La liqueur obtenue est acidifiée, précipitée par 4 volumes d'alcool. Le précipité est traité selon la technique usuelle, lavé à l'alcool et à l'éther et redissous dans l'eau physiologique stérile.

Témoin N° 1393. — Une femelle de 180 gr. reçoit, en 4 jours une dose correspondant au résidu d'ultrafiltration de 160 cc d'urine. Le vagin s'ouvre le 5^{me} jour; la femelle est âgée de 21 jours et pèse 190 gr. Elle est alors autopsiée.

Les o v a i r e s (pl. 10, fig. 22) renferment des follicules normaux, sans aucune lutéinisation. Il y a, en plus, dans chacun d'eux, un énorme follicule (pl. 10, fig. 27) traduisant l'effet auxogène caractéristique dû au traitement par le produit injecté.

Le v a g i n est en plein cœstre: stade de desquamation cornée

N° 1400. — Cette femelle, pesant 450 gr. au moment de l'hypophysectomie, est suivie pendant 21 jours après l'opération, ce qu

¹ Les ultrafiltres sont les filtres en papier imprégnés de collodion que livre la maison Schleicher et Schüll et qui sont préparés selon la méthode de Bechhold.

permet de constater l'absence de ruts. Elle est traitée, du 21^{me} au 26^{me} jour, par une dose d'extrait 227 représentant le résidu d'ultrafiltration de 240 cc³ d'urine. Le vagin ne s'ouvre pas; autopsie le 27^{me} jour.

Les o v a i r e s sont, comme toujours, presque entièrement atrésiés. A part les faux corps jaunes, on note cependant quelques follicules primaires et secondaires qui auraient pu répondre à une action stimulant leur croissance. Or, il n'y a aucune réaction auxogène; aucune lutéinisation non plus.

Le v a g i n est petit et en diœstre.

N° 1401. — Cette femelle pèse 350 gr. quand elle est hypophysectomisée. Du 17^{me} au 21^{me} jour après l'opération, elle est traitée par une dose totale, correspondant au résidu d'ultrafiltration de 240 cc³ d'urine. Le vagin reste fermé; autopsie le 23^{me} jour.

Les o v a i r e s (pl. 10, fig. 24) présentent l'atrophie qui suit toujours l'ablation de la pituitaire: tous les follicules sont transformés en faux corps jaunes atrétiques (pl. 10, fig. 26) dont la paroi est formée de cellules thécales non hypertrophiées. Il y a, çà et là, des follicules jeunes que la dégénérescence ne frappera que plus tard. Aucune réaction auxogène; aucun effet crinogène.

Le v a g i n est en diœstre; son épithélium est surbaissé.

b) *Extrait 230.*

Cet extrait a été préparé suivant la même technique que le précédent avec le résidu d'ultrafiltration d'une urine provenant d'une femme à la fin de la gestation.

Témoin N° 1406. — Une femelle de 200 gr. reçoit, en 6 jours, une dose représentant le résidu de 240 cc³ d'urine. Ouverture vaginale le 6^{me} jour; autopsie le lendemain.

Les o v a i r e s contiennent deux énormes follicules dont la granuleuse est en état de prélutéinisation: le fait indique que l'extrait, à action indiscutablement auxogène, présente encore vraisemblablement une très faible activité crinogène.

Le v a g i n est en plein œstre: la couche muqueuse est complètement desquamée; la couche cornée commence à émettre des squames; l'assise basale est fortement épaissie.

Donc, action auxogène caractéristique avec traces d'activité crinogène expliquant le retard dans l'ouverture vaginale.

N° 1407. — Une femelle de 485 gr. au moment de l'hypophysectomie, est traitée, du 10^{me} au 17^{me} jour après l'opération, par une dose totale du résidu 230 correspondant à 300 cc³ d'urine. On lui injecte, en même temps, chaque jour, 1 cc³ de sérum de femelle impubère normale; cette addition est faite pour le cas où manquerait un facteur complémentaire venant de l'hypophyse, autre que le principe auxogène. Le vagin ne s'ouvre pas et l'autopsie a lieu le 18^{me} jour.

Les ovaires, creusés au centre de nombreux kystes du rete, ne renferment que des faux corps jaunes atrétiques, de rares follicules primaires; il n'y a aucun gros follicule.

Le vagin est en diœstre.

N° 1408. — Une autre femelle, pesant 385 gr. lors de l'hypophysectomie, est traitée, du 12^{me} au 18^{me} jour après l'opération, par une dose d'extrait 230 représentant 260 cc³ d'urine. Pas d'ouverture vaginale; autopsie le 20^{me} jour.

Les ovaires sont frappés d'une atrésie complète et ne présentent aucune trace de réaction auxogène.

Le vagin est petit et en diœstre.

Conclusions.

1. Des extraits à action auxogène pure (237) ou très prédominante (230), injectés à des femelles immatures témoins, y déclenchent une puberté précoce de type physiologique; croissance d'un ou deux follicules atteignant de grandes dimensions; ouverture vaginale et œstre.

2. Les mêmes extraits, essayés sur des femelles hypophysectomisées, n'y exercent plus aucune action sur les ovaires; ceux-ci présentent l'atrésie consécutive à la suppression de la préhypophyse, mais ne subissent aucune transformation auxogène. L'addition de sérum de femelle impubère normale ne change rien à ce résultat négatif.

3. Ici encore, par conséquent, l'effet auxogène n'est possible qu'en présence de l'hypophyse.

VII. ACTION DE TRÈS FAIBLES DOSES D'UFE NORMALE.

Nous avons vu que les doses très faibles d'urine de femme enceinte, données sous forme d'extraits dilués, provoquent, chez les femelles immatures normales, une puberté précoce de type physiologique traduisant leur activité auxogène pure.

De semblables doses ont été utilisées, pour plusieurs extraits, simultanément sur femelles impubères normales et sur femelles privées de leur hypophyse. Les doses pour ces derniers animaux ont varié entre 6 et 9 cc³ d'urine, doses qui sont encore fortement auxogènes. Elles sont un peu plus élevées que celles données aux témoins pour tenir compte de la différence de poids des animaux.

a) *Extrait dilué 233 B.*

Témoin N° 1410. — Une femelle pesant 170 gr. reçoit, en 5 jours, une dose totale correspondant à 2 cc³ d'urine. Le vagin s'ouvre à la fin du 5^{me} jour; autopsie le 6^{me}.

Les o v a i r e s (pl. 10, fig. 24) contiennent de nombreux petits follicules en bon état, comme cela est le cas pour toutes les femelles impubères; il y a, en outre, un énorme follicule, traduisant l'effet auxogène de l'urine.

Le v a g i n est en plein œstre: début de la desquamation cornée.

N° 1413. — Une femelle, pesant 350 gr., est hypophysectomisée. Elle est ensuite traitée, du 25^{me} au 33^{me} jour après l'opération, par une dose totale correspondant à 8 cc³ d'urine. Le vagin, resté fermé depuis l'ablation de la préhypophyse, ne s'ouvre pas; autopsie le 34^{me} jour.

Les o v a i r e s renferment de très nombreux follicules transformés en faux corps jaunes atrétiques; il y a cependant quelques jeunes follicules, ayant un début d'antrum et qui auraient pu réagir à une action auxogène. Néanmoins, on n'observe aucun follicule moyen ni gros. Donc réaction auxogène nulle.

Le v a g i n est resté en diœstre.

b) *Extrait 237.*

Témoin N° 1426. — Une femelle de 180 gr. reçoit, en 4 jours, une dose totale représentant 4 cc³ d'urine. L'ouverture vaginale se produit le soir du 4^{me} jour; autopsie le lendemain.

Les o v a i r e s (pl. 10, fig. 23) renferment quatre énormes follicules, dont trois dans l'ovaire gauche. Il n'y a aucune lutéinisation thécale: l'action est auxogène pure.

Le v a g i n est déjà en métœstre.

N° 1425. — Femelle hypophysectomisée alors qu'elle pèse 395 gr. Dans le but de faire agir le traitement sur les follicules ovariens avant qu'ils aient eu le temps de dégénérer, on fait, ainsi que dans les animaux suivants, un traitement très précoce.

La femelle reçoit, du 3^{me} au 8^{me} jour après l'opération, un traitement par une dose totale correspondant à 9 cc³ d'urine. Malgré cela, le vagin reste fermé. L'autopsie a lieu le 9^{me} jour.

Les o v a i r e s présentent une atrésie déjà générale des follicules; il y a encore de petits follicules primaires. Rien ne traduit une réaction auxogène ni crinogène.

Le v a g i n est en diœstre.

N° 1450. — Une femelle de 385 gr. est hypophysectomisée et subit un traitement précoce que l'on commence le jour même de l'opération et qui dure six jours. La dose totale injectée correspond à 9 cc³ d'urine. Il n'y a pas d'ouverture vaginale. L'autopsie a lieu le 7^{me} jour après l'ablation de la pituitaire.

Les o v a i r e s, dont la plupart des follicules sont déjà en atrésie, ne renferment aucun follicule gros ni moyen en bon état. Il n'y a donc aucune réaction auxogène.

Le v a g i n est en diœstre.

N° 1453. — Cette femelle, hypophysectomisée alors qu'elle pèse 350 gr., présente une ouverture vaginale le lendemain de l'opération. C'est un rut normal, aboutissement de conditions hormonales réalisées avant l'ablation de la glande pituitaire. On fait un traitement précoce, du 1^{er} au 6^{me} jour après l'opération, en injectant une dose totale correspondant à 9 cc³ d'urine. Autopsie le 7^{me} jour.

Les o v a i r e s (pl. 10, fig. 25) frappent par la présence de deux corps jaunes en dégénérescence graisseuse, témoins du rut survenu au moment de l'opération. Il y a de petits follicules en dégénérescence, beaucoup de faux corps jaunes atrétiques constitués, mais rien n'indique une réaction auxogène.

Le v a g i n est revenu à l'état de diœstre.

c) *Hypophysectomie partielle.*

Les résultats négatifs fournis par les femelles ayant subi une hypophysectomie totale trouvent leur contre-partie dans une expérience où l'ablation de la préhypophyse était restée partielle. L'urine utilisée fut, en même temps, essayée sur une femelle immature témoin.

Témoin N° 1455. — Une femelle de 200 gr. reçoit, en 4 jours, une dose totale d'extrait représentant 2 cc³ d'urine. Ouverture vaginale le quatrième jour; autopsie le lendemain.

Les o v a i r e s renferment trois énormes follicules dont la granuleuse est en état de prélutéinisation.

Le v a g i n est en métœstre.

N° 1464. — C'est une femelle hypophysectomisée alors qu'elle pèse 250 gr. Elle est traitée, le jour de l'opération et les trois jours suivants, par l'injection d'une dose totale correspondant à 2,6 cc³ d'urine. Il n'y a pas d'ouverture vaginale et l'autopsie a lieu le 5^{me} jour.

Les o v a i r e s renferment déjà un grand nombre de follicules en dégénérescence atrétique plus ou moins avancée. Quelques-uns sont à peu près normaux. Il y a en plus un gros follicule à granuleuse prélutéinique, indiquant une réaction auxogène.

Le v a g i n est en proœstre.

L'examen du contenu de la loge hypophysaire montra un gros reliquat constitué par le lobe postérieur auquel adhérait environ un quart du lobe antérieur. Sans doute, la réaction observée est-elle restée incomplète en ce qui concerne le tractus génital. Par contre, la croissance d'un énorme follicule et le proœstre utéro-vaginal ne se seraient certainement pas produits, six jours après l'opération, malgré le caractère partiel de l'intervention, si l'animal n'avait pas été traité. Le degré déjà avancé d'atrésie des autres follicules en fait foi. On peut donc considérer, selon toute vraisemblance, que la réaction constatée traduit un effet auxogène réduit, dû à l'UFE, chez une femelle ayant conservé une partie de son hypophyse antérieure.

Conclusions.

1. Ainsi que le fait a été observé, par ailleurs, sur de très nombreux animaux, les doses faibles d'un extrait d'UFE normale

déclenchent, chez les femelles immatures, une puberté précoce de type physiologique.

2. Des doses équivalentes, injectées à des femelles hypophysectomisées, n'y exercent plus aucune action auxogène, même si le traitement est commencé le jour ou le lendemain de l'opération, avant que les follicules aient été frappés d'atrésie. On ne note aucune croissance folliculaire; le vagin reste en diœstre.

3. Dans un cas où l'hypophysectomie était restée partielle en ce qui concerne le lobe antérieur, le traitement fut suivi d'un effet auxogène réduit, mais certain.

4. Ici encore, par conséquent, l'effet auxogène si caractéristique ne se produit que si l'animal possède au moins une partie de sa préhypophyse.

VIII. DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS.

I. L'urine de femme enceinte contient des principes exerçant deux sortes différentes d'activités gonadotropes. A dose moyenne, l'action sur l'ovaire est mixte, se composant, d'une part, d'un effet auxogène ou de croissance folliculaire, d'autre part, d'un effet crinogène consistant dans la lutéinisation ou la pseudo-lutéinisation. A mesure que les doses croissent, l'effet crinogène devient de plus en plus prédominant.

II. Par divers procédés, on peut obtenir des extraits d'UFE qui n'ont qu'une action auxogène pure. Trois de ces méthodes ont été utilisées dans ce travail:

- a) les doses très faibles d'un extrait d'urine gravide normale;
- b) les doses moyennes et fortes d'un extrait d'urine gravide chauffée;
- c) les doses moyennes et fortes d'un extrait d'urine gravide après ultrafiltration prolongée.

Les trois sortes d'extraits, utilisées sur des femelles immatures normales, déclenchent une puberté précoce d'allure physiologique. Dans les ovaires, seuls quelques follicules, un à quatre, se développent rapidement, tandis que le tractus génital est bientôt le siège d'un cycle œstrien complet. Les images histologiques sont

superposables à celles que l'on observe chez une femelle adulte, au cours de ruts spontanés.

Or, chez les femelles ayant subi une ablation totale du lobe antérieur de l'hypophyse, cette réaction auxogène fait défaut totalement, dans tous les cas. Les ovaires ne présentent que l'atrésie qui est la conséquence de l'hypophysectomie. Le tractus génital reste en diœstre permanent et montre un degré plus ou moins marqué d'atrophie qui est également une suite de l'opération.

III. Cette absence de réaction auxogène permet de comprendre pourquoi les doses moyennes d'urine gravide normale n'exercent plus, chez les femelles hypophysectomisées, leur action mixte caractéristique. L'activité de l'urine est alors purement du type crinogène, précisément parce que la réaction auxogène fait défaut.

IV. Ces expériences conduisent à distinguer dans l'activité gonadotrope de l'urine de femme enceinte deux modalités.

Une première action, crinogène ou de lutéinisation, s'exerce directement sur l'ovaire et se manifeste également, que l'hypophyse soit présente ou non.

Une seconde action, auxogène ou de croissance folliculaire, nécessite, pour se manifester, la présence de l'hypophyse de l'animal lui-même.

V. Nous rappelons que c'est là une particularité propre à l'urine de femme enceinte. En effet, comme nous l'avons montré dans un mémoire antérieur, l'urine de femme ovariectomisée (UFO), à action auxogène pure, est parfaitement efficace chez les femelles privées, même depuis longtemps, de leur pituitaire antérieure.

Les deux principes auxogènes, celui de l'UFO et celui de l'UFE, ne sont donc identiques ni dans leurs manifestations, ni dans leurs conditions d'activité.

Le principe auxogène de l'UFE nécessite la présence de l'hypophyse; il déclenche la croissance d'un petit nombre de follicules arrivant à maturité et l'apparition d'un cycle œstrien complet comme dans un rut physiologique.

L'action auxogène de l'UFO se manifeste, au contraire, même en l'absence de l'hypophyse; elle provoque une croissance modérée de nombreux follicules dont aucun n'arrive à maturité et s'accom-

pagne d'un rut généralement partiel. Il s'agit, en somme, d'une action d'un type spécial, s'exerçant directement sur l'ovaire.

VI. La nécessité de la présence de l'hypophyse pour que l'UFE puisse manifester son activité auxogène pourrait, à première vue, être due à la dégénérescence généralisée des follicules qui suit l'hypophysectomie. Dans cette hypothèse, l'ovaire manquerait de follicules en bon état capables de répondre à un traitement stimulant leur croissance. Ce point de vue ne paraît pas acceptable pour trois raisons:

a) L'effet auxogène manque également si le traitement est commencé le jour même ou le lendemain de l'opération, alors que la dégénérescence des follicules n'a pas encore eu le temps de se produire.

b) L'effet auxogène de l'UFO, à l'inverse de celui de l'UFE, se manifeste parfaitement, chez les femelles hypophysectomisées, des jours ou même des semaines après l'opération. Il y a toujours, en effet, dans l'ovaire, de jeunes follicules condamnés à dégénérer précocement mais qui peuvent répondre dès qu'intervient le traitement auxogène.

c) Un premier traitement rapide par l'UFO, dans le but d'empêcher la régression des follicules après l'hypophysectomie, n'a point permis d'obtenir une réaction auxogène par un traitement subséquent à l'UFE chauffée.

VII. Cette interprétation étant éliminée, il devient nécessaire d'attribuer à l'hypophyse un rôle direct dans la détermination de la réaction auxogène des ovaires, sous l'influence de l'UFE.

Travaillant sur la rate hypophysectomisée, LEONARD et SMITH (1934) ont noté l'impossibilité d'y faire apparaître des corps jaunes à la suite d'un traitement à l'urine de femme enceinte. Cela veut dire que la stimulation de la croissance folliculaire n'est pas obtenue: l'action lutéinisante ne pouvant s'exercer que sur des follicules atrésiés aboutit à des « corps lutéoïdes », c'est-à-dire à des faux-corps jaunes à cellules hypertrophiées (pseudo-lutéinisation). Les auteurs concluent que les hypophyses des animaux eux-mêmes fournissent un élément nécessaire à la production d'ovaires volumineux, car les ovaires des femelles privées d'hypophyse ne sont jamais aussi grands que ceux des femelles normales.

On pourrait supposer que l'hypophyse secrète un facteur complémentaire rendant possible l'action auxogène de l'UFE. Il nous paraît plus simple et plus conforme aux faits d'envisager une autre interprétation.

VIII. Nous devons, en effet, avoir présents à l'esprit trois résultats essentiels :

- a) la présence de l'hypophyse antérieure est nécessaire;
- b) le cycle déclenché dans l'ovaire et dans le tractus génital a tous les caractères d'un rut physiologique;
- c) certaines femelles immatures, trop jeunes ou retardataires, ayant une hypophyse déficiente au point de vue fonctionnel, ne répondent pas à l'action auxogène de l'UFE.

Tous ces faits deviennent compréhensibles si l'on admet que le facteur auxogène de l'UFE est, en réalité, un **stimulant de l'activité gonadotrope de l'hypophyse**. Sous son influence, l'hypophyse des femelles immatures sécréterait la véritable hormone auxogène agissant directement sur les ovaires et, par voie de conséquence, sur le tractus utéro-vaginal. On conçoit que, dans ces conditions, le cycle produit ait tous les caractères d'un rut physiologique. Les femelles trop jeunes ou anormales seraient réfractaires au traitement parce que leurs hypophyses ne sont pas capables de libérer, en quantité suffisante, l'hormone gonadotrope auxogène.

Cette interprétation est en accord avec une constatation de SEVERINGHAUS (1934). Cet auteur a vu que l'hypophyse des Rongeurs traités par l'urine de femme enceinte est beaucoup moins active que celle des témoins. Ce fait se comprend si la pituitaire a, sous l'influence du traitement, déchargé rapidement son hormone gonadotrope.

IX. En définitive, l'urine de femme enceinte exerce sa double activité dans les conditions suivantes :

- a) Elle contient un principe, qui persiste dans l'urine chauffée une heure à 70°, qui est une hormone stimulant l'activité gonadotrope de l'hypophyse. Dans la mesure où l'hypophyse est présente, ou subsiste en quantité suffisante, ou est à un degré de maturité convenable, cette glande déverse alors une dose d'hormone auxogène

entraînant un cycle ovarien avec rut de type physiologique. La lutéinisation spontanée est nulle ou très légère dans les conditions de temps où nous nous sommes placés.

b) L'urine contient un principe, détruit par le chauffage d'une heure à 70°, qui exerce une action directe sur l'ovaire, même en l'absence de l'hypophyse. Ce principe est crinogène: il produit à la fois la lutéinisation des follicules mûrs s'il y en a et la pseudo-lutéinisation des follicules plus petits et de tous les éléments d'origine thécale.

X. La différence essentielle dans la réaction déclenchée au niveau des ovaires par ces deux principes, la dissemblance fondamentale de leurs mécanismes d'action, l'un atteignant directement la glande génitale, l'autre agissant indirectement sur les ovaires par la voie hypophysaire, sont de forts arguments en faveur de l'existence dans l'urine de femme enceinte de deux hormones différentes. Nous ne considérons pas que nos expériences apportent une preuve décisive de cette dualité qui sera d'ailleurs étudiée plus à fond dans un autre mémoire. GUYÉNOT (faits non publiés) a, en effet, pu établir que lorsqu'on soumet l'urine de femme enceinte à la température de 70° pendant des durées croissantes (5, 10, 15 minutes, etc.) l'activité crinogène diminue environ quatre fois plus vite que l'activité auxogène. La comparaison des deux courbes établit nettement qu'il s'agit de deux substances dont l'une est beaucoup plus thermolabile que l'autre.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 7.

Fig. 1. — Photographie d'une coupe d'un ovaire de la femelle n° 935, traitée, 22 jours après l'hypophysectomie, par l'UFE normale: effet crinogène pur; follicules transformés en faux corps jaunes à cellules hypertrophiées ($\times 22$).

Fig. 2. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 925 hypophysectomisée et traitée par l'UFE normale. Effet crinogène pur: masse de faux corps jaunes pseudo-lutéinisés ($\times 20$).

Fig. 3. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 1412, hypophysectomisée et traitée par l'UFE. Effet crinogène pur: hépatisation ($\times 22$).

Fig. 4. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 901, hypophysectomisée et traitée par l'UFE normale. Effet crinogène pur ($\times 20$).

Fig. 5. — Fragment d'une coupe d'un ovaire de la femelle n° 901, hypophysectomisée et traitée par l'UFE normale. On voit un faux corps jaune résultant de l'atrésie d'un follicule et dont les cellules thécales sont hypertrophiées ($\times 150$).

Fig. 6. — Fragment d'une coupe d'un ovaire de la femelle n° 925, hypophysectomisée et traitée par l'UFE normale. Faux corps jaune à cellules thécales hypertrophiées et cordons de cellules interstitielles, d'origine thécale, également hypertrophiées ($\times 150$).

PLANCHE 8.

Fig. 7. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 1110, hypophysectomisée, traitée d'abord par l'UFO, ensuite par une petite dose d'UFE. L'urine de femme ovariectomisée a provoqué la croissance de nombreux follicules, présentant un début de lutéinisation dû à l'effet crinogène de l'urine de femme enceinte ($\times 18,5$).

Fig. 8. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 1043, hypophysectomisée et traitée par l'UFO, puis par l'UFE. Effet mixte: l'UFO a provoqué la croissance de très nombreux follicules que l'UFE a lutéinisés, les transformant en corps jaunes et méroxanthosomes ($\times 15$).

Fig. 9. — Fragment d'une coupe du vagin de la femelle n° 1043, hypophysectomisée puis traitée par l'UFO et par l'UFE. Stade anormal: combinaison de proœstre et de métœstre ($\times 170$).

Fig. 10. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 1289, hypophysectomisée et traitée par l'UFE chauffée. Atrésie, suite de l'absence de l'hypophyse, mais aucun effet auxogène ni crinogène ($\times 22$).

Fig. 11. — Fragment d'une coupe du vagin de la femelle n° 1289, hypophysectomisée et traitée par l'UFE chauffée. Atrophie et diœstre permanent ($\times 84$).

Fig. 12. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 1296: femelle immature témoin traitée par l'UFE chauffée; action auxogène typique indiquée par la croissance d'un follicule ($\times 22$).

Fig. 13. — Fragment d'une coupe du vagin de la femelle témoin n° 1296. Réaction proœstrale avancée, déclenchée par le traitement à l'UFE chauffée ($\times 84$).

PLANCHE 9.

Fig. 14. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 1301, hypophysectomisée et traitée par l'UFE chauffée. Atrésie due à l'absence de l'hypophyse; aucun effet auxogène ni crinogène ($\times 22$).

Fig. 15. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 1292, hypophysectomisée et traitée par l'UFE chauffée. Atrésie, mais aucune action auxogène ($\times 22$).

Fig. 16. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 1306, hypophysectomisée et traitée par l'UFE chauffée. Atrésie; aucune action auxogène ($\times 22$).

Fig. 17. — Coupe d'un ovaire de la femelle immature témoin n° 1302, traitée par l'UFE chauffée. Effet auxogène pur indiqué par la croissance d'un très gros follicule ($\times 22$).

Fig. 18. — Fragment d'une coupe du vagin de la femelle n° 1301, hypophysectomisée et traitée sans résultat par l'UFE chauffée. Le vagin est atrophié et en diœstre permanent ($\times 84$).

Fig. 19. — Fragment d'une coupe d'un ovaire de la femelle n° 1301, hypophysectomisée et traitée sans résultat par l'UFE chauffée. On voit des faux corps jaunes atrétiques provenant de la dégénérescence des follicules après l'hypophysectomie. Aucune réaction auxogène ni crinogène ($\times 150$).

Fig. 20. — Fragment d'une coupe du vagin de la femelle n° 1302; il s'agit d'une femelle immature témoin traitée par l'UFE chauffée. Stade d'œstre. Comparez avec la figure 18 ($\times 84$).

PLANCHE 10.

Fig. 21. — Coupe d'un ovaire de la femelle n° 1401, hypophysectomisée et traitée par un résidu d'ultrafiltration d'UFE à action auxogène chez les témoins. Ici, on ne note que l'atrésie due à la privation d'hypophyse, sans aucune réaction auxogène ($\times 22$).

Fig. 22. — Coupe d'un des ovaires de la femelle témoin n° 1393, traitée par le même extrait que l'animal précédent. Action auxogène attestée par la croissance d'un très gros follicule ($\times 22$).

Fig. 23. — Coupe d'un des ovaires de la femelle témoin n° 1426, traitée par une dose faible d'UFE. Action auxogène consistant dans la croissance de quatre follicules dont trois sont visibles ($\times 22$).

Fig. 24. — Coupe d'un des ovaires de la femelle témoin n° 1410, traitée par une dose faible d'UFE. Action auxogène indiquée par la croissance d'un gros follicule ($\times 22$).

Fig. 25. — Coupe de l'un des ovaires de la femelle n° 1453, hypophysectomisée et traitée sans résultat par une dose faible d'UFE. Les deux corps jaunes sont les témoins d'un rut survenu au moment de l'opération. Aucune action auxogène ($\times 22$).

Fig. 26. — Fragment d'une coupe de l'ovaire de la femelle n° 1401, hypophysectomisée et traitée sans résultat par un extrait auxogène d'UFE. On voit des faux corps jaunes atrétiques dus à l'hypophysectomie, mais à cellules non hypertrophiées ($\times 150$).

Fig. 27. — Fragment d'une coupe de l'ovaire de la femelle n° 1393 ayant servi d'animal témoin pour la femelle précédente. On voit une partie de l'énorme follicule dont la croissance a été déclenchée par l'action auxogène de l'extrait ($\times 150$).

PLANCHE 11.

Fig. 28. — Coupe d'un méroxanthosome, à centre de type fibroblastique, dans l'ovaire d'une femelle traitée par une dose moyenne d'UFE. Effet mixte ($\times 114$).

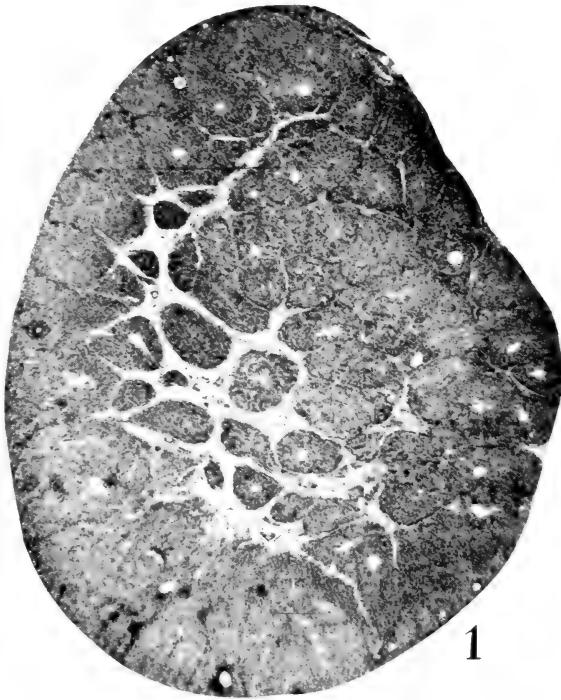
Fig. 29. — Coupe d'un faux corps jaune à cellules thécales hypertrophiées dans l'ovaire d'une femelle traitée par une dose forte d'UFE ($\times 114$).

Fig. 30. — Coupe d'un follicule en croissance sous l'influence d'une dose faible d'UFE à action auxogène pure ($\times 84$).

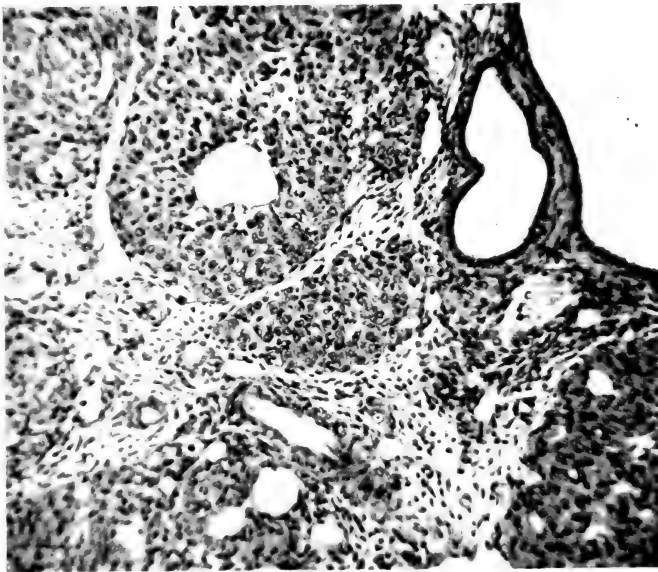
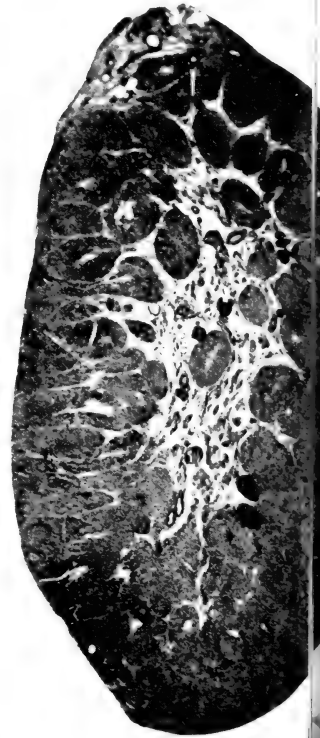
Fig. 31. — Coupe d'un méroxanthosome, avec persistance d'une cavité centrale, dans l'ovaire d'une femelle traitée par une dose moyenne d'UFE à action mixte ($\times 95$).

Fig. 32. — Fragment d'une coupe à travers le vagin d'une femelle traitée par une dose moyenne à action mixte d'UFE. Début de prolifération basale; élévation de la couche muqueuse ($\times 84$).

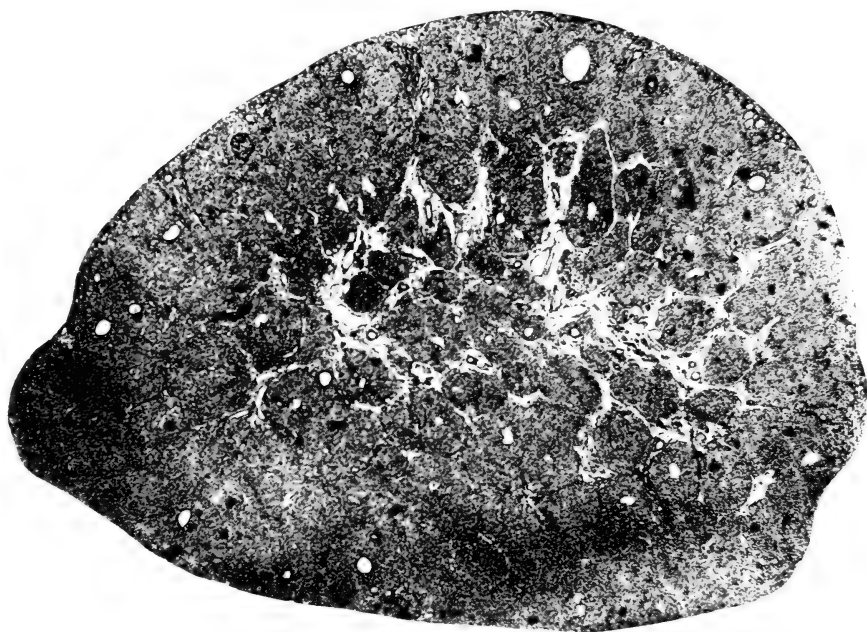




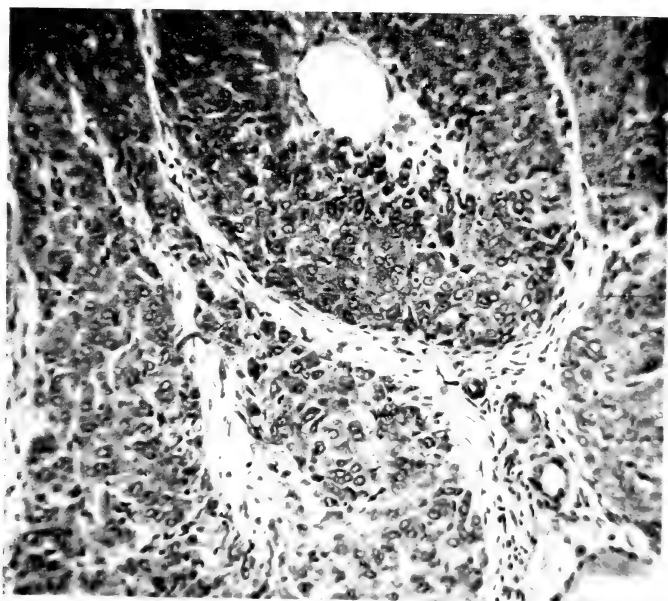
1



5

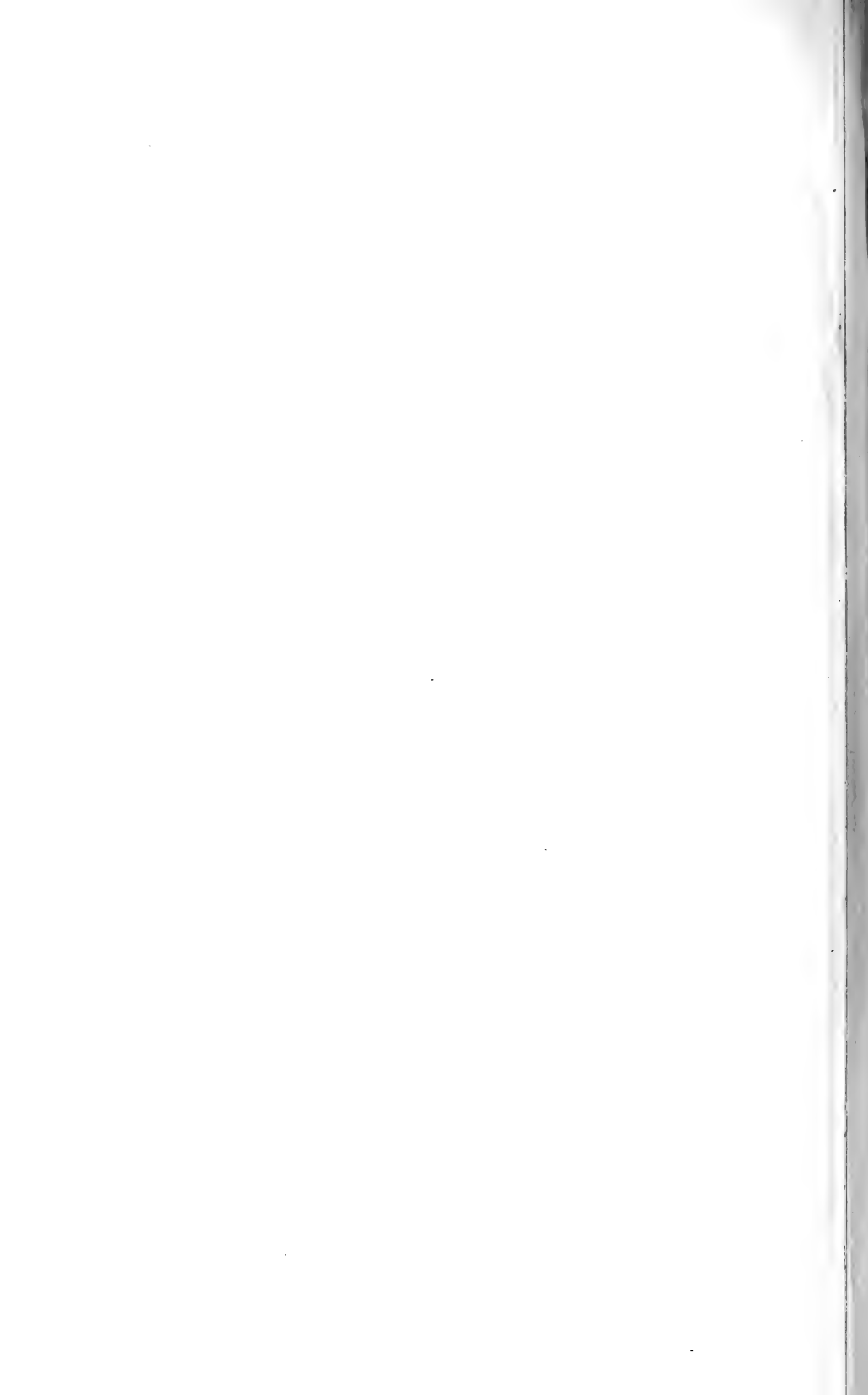


3

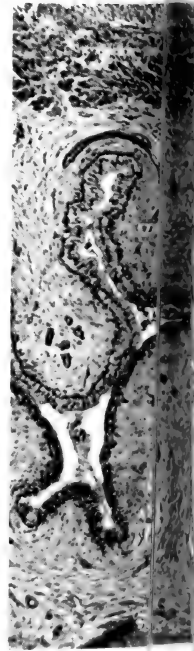
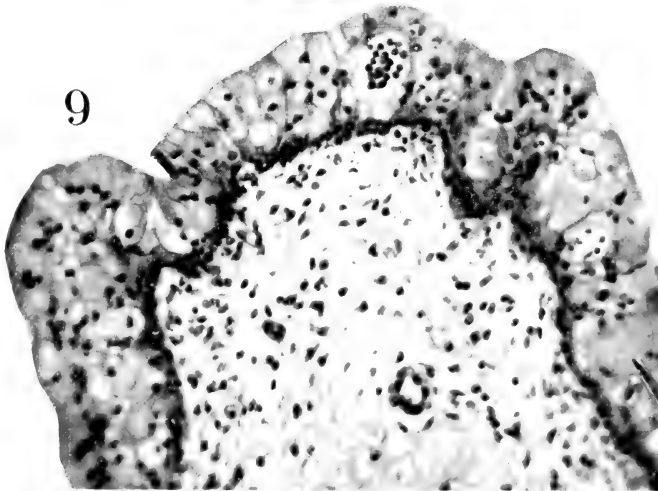
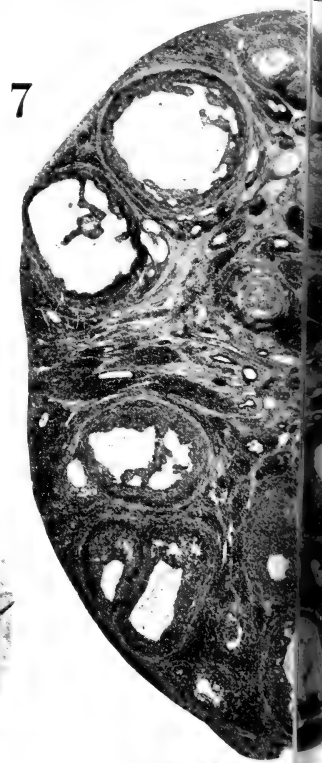


6

4







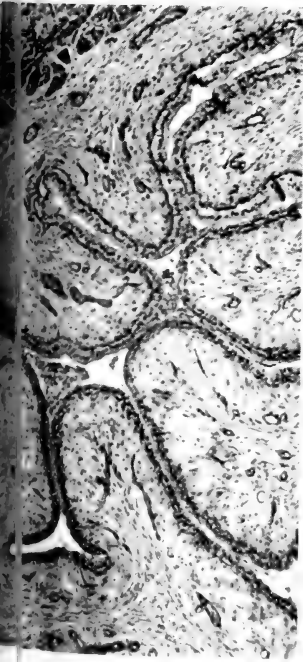
10



12

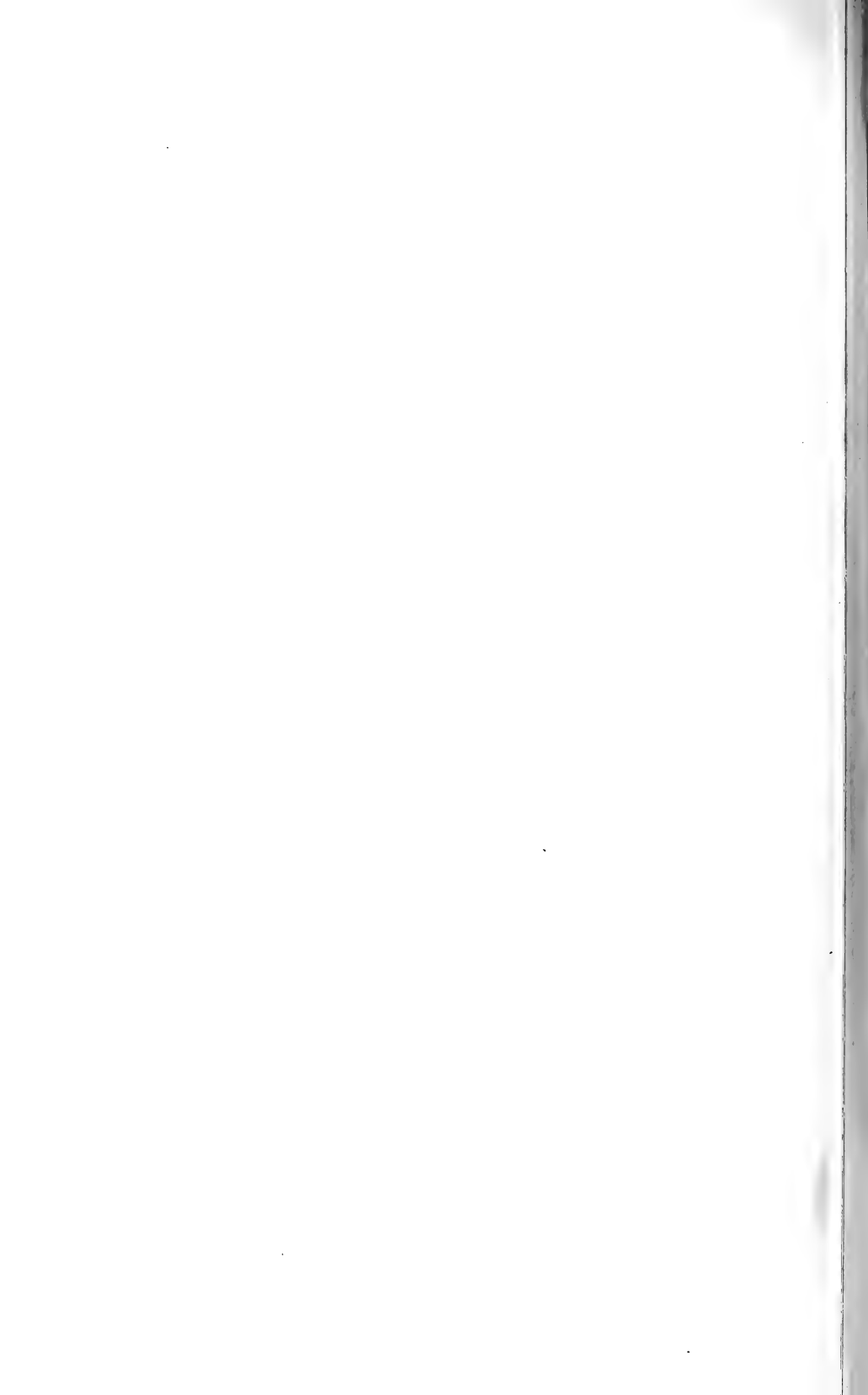


11



13





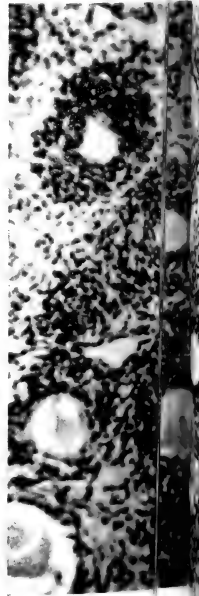




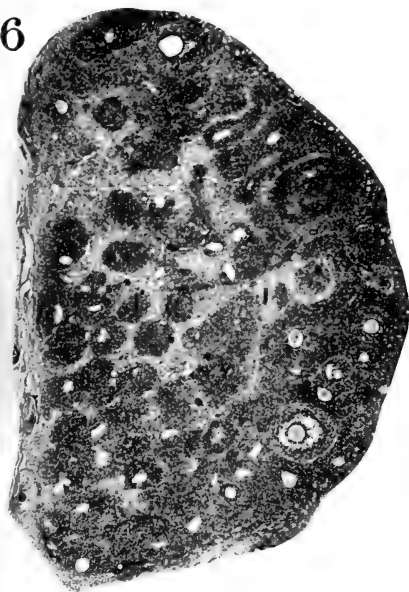
18



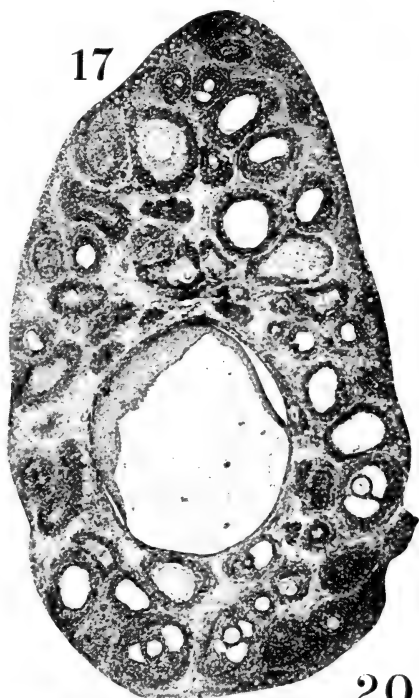
19



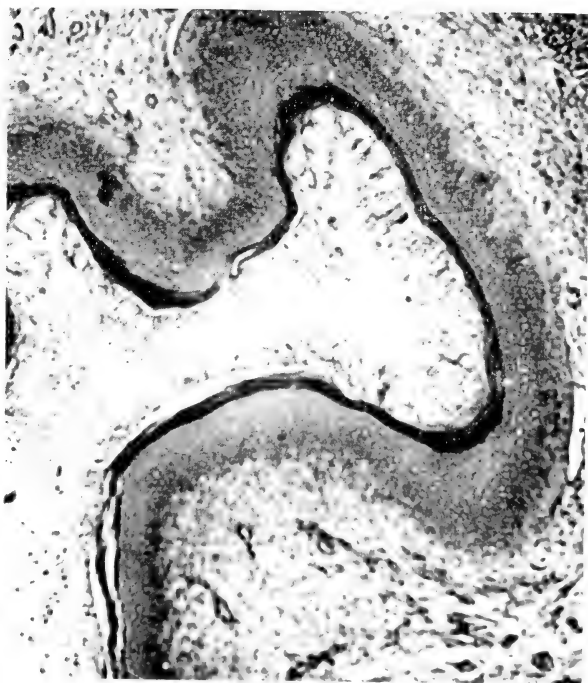
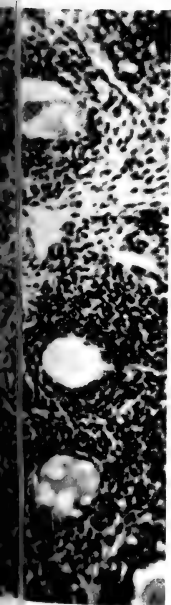
6

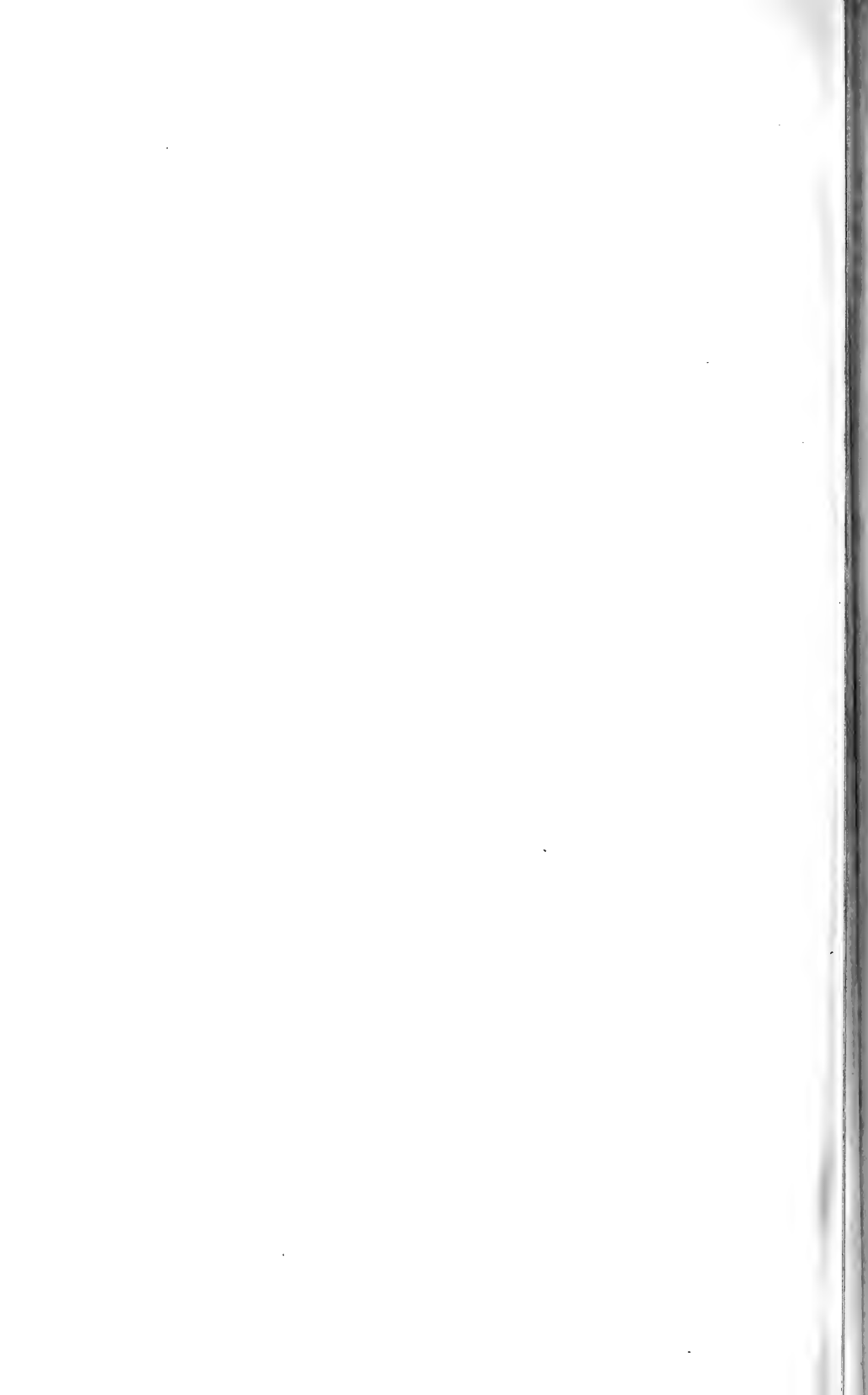


17



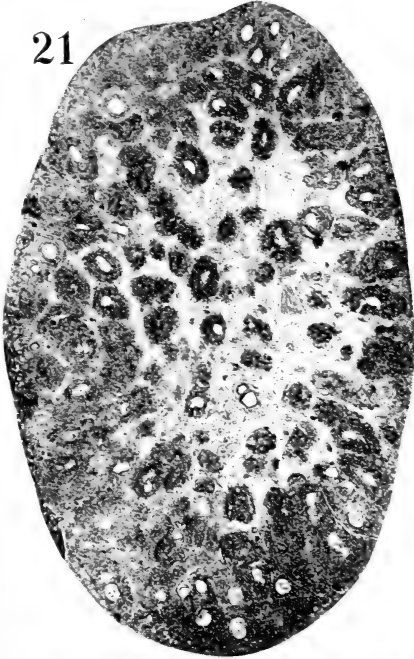
20



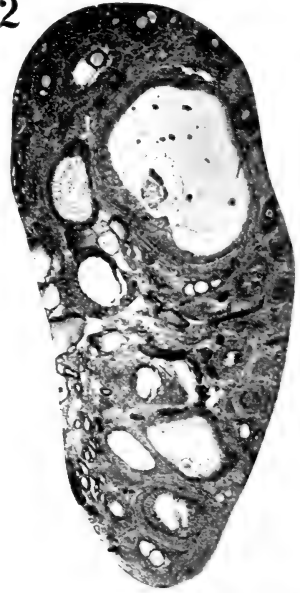




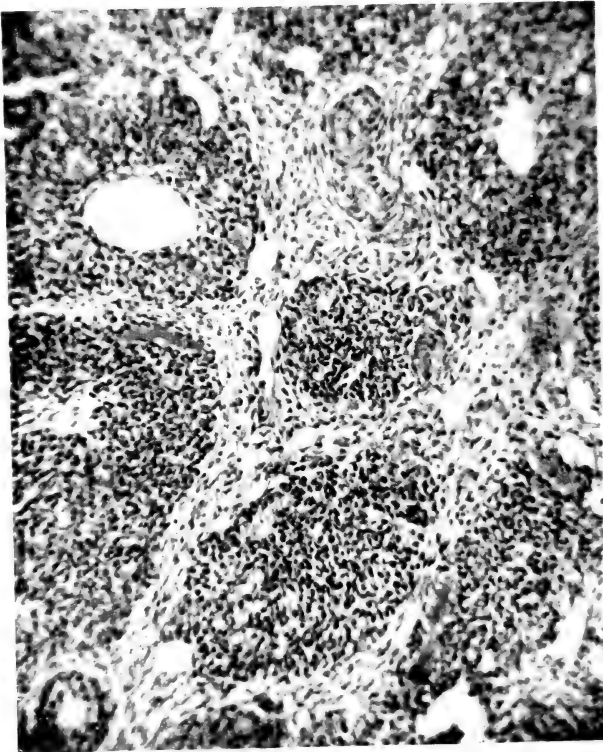
21



22



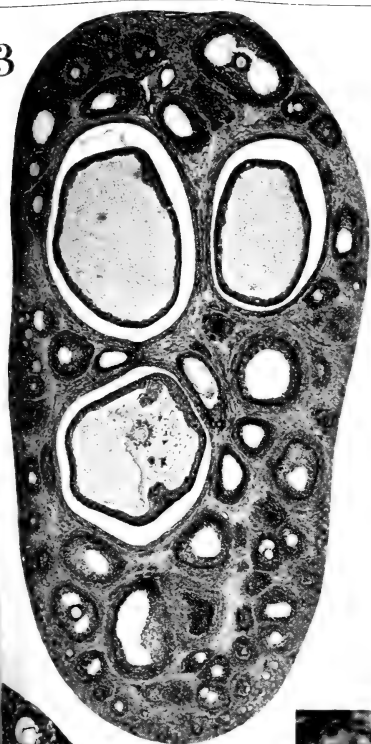
2



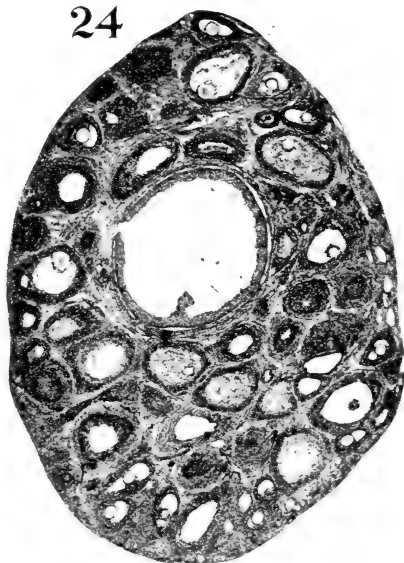
26



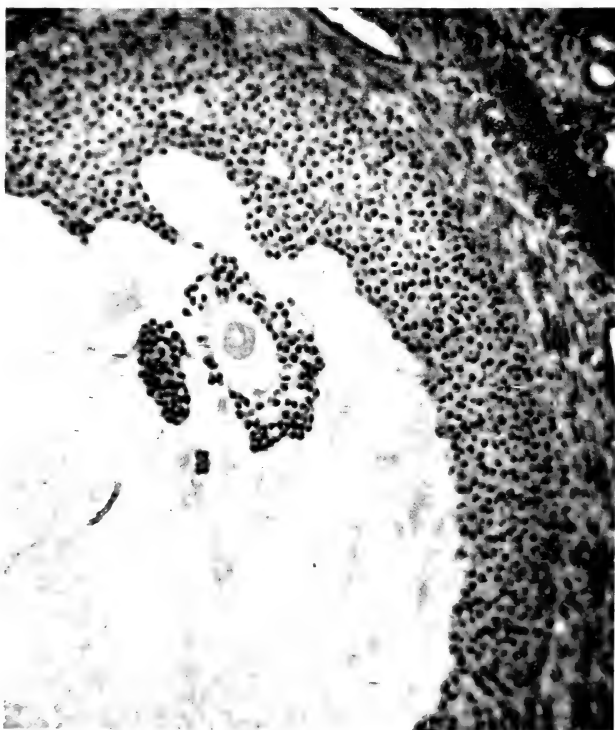
3

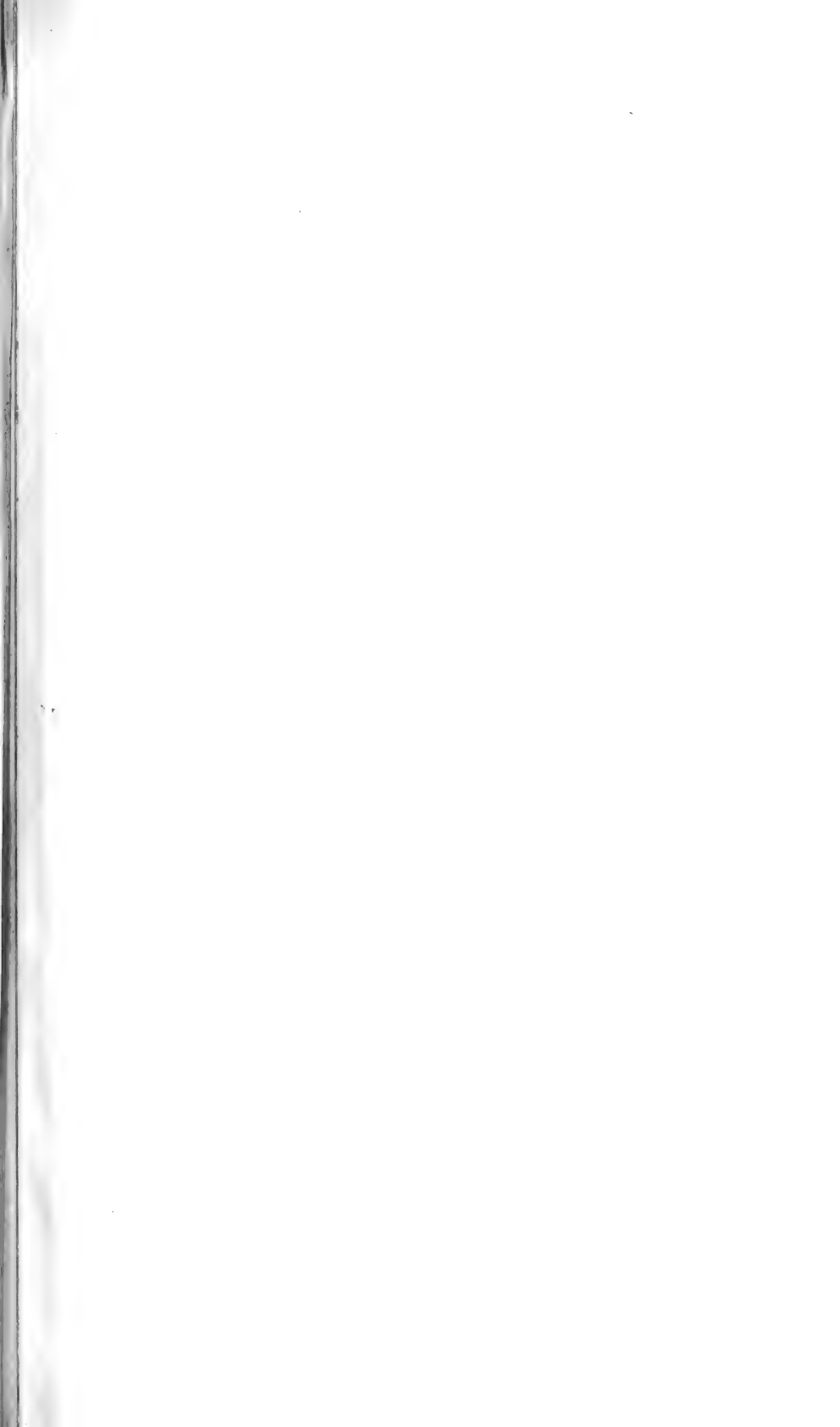


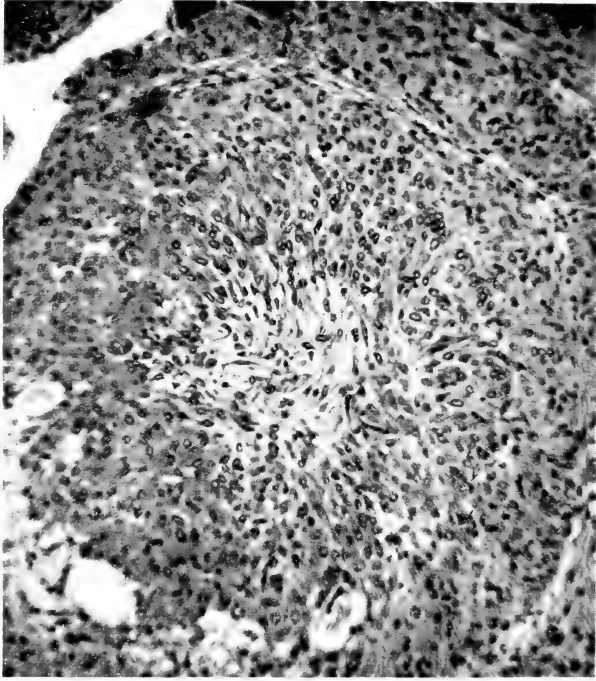
24



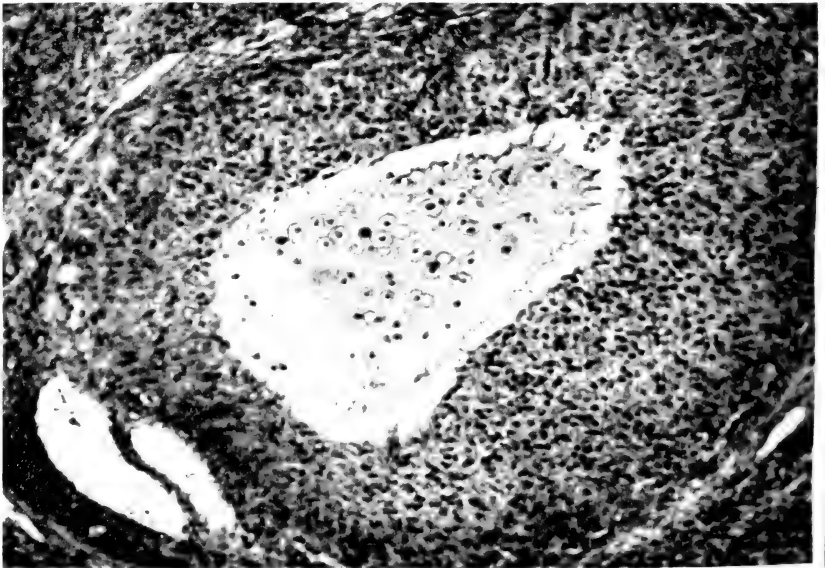
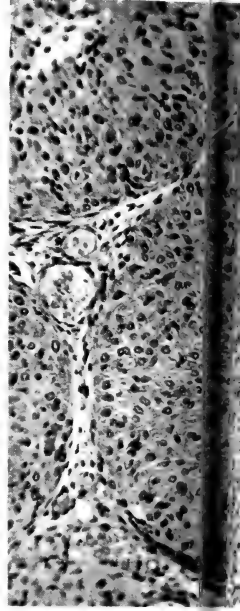
27



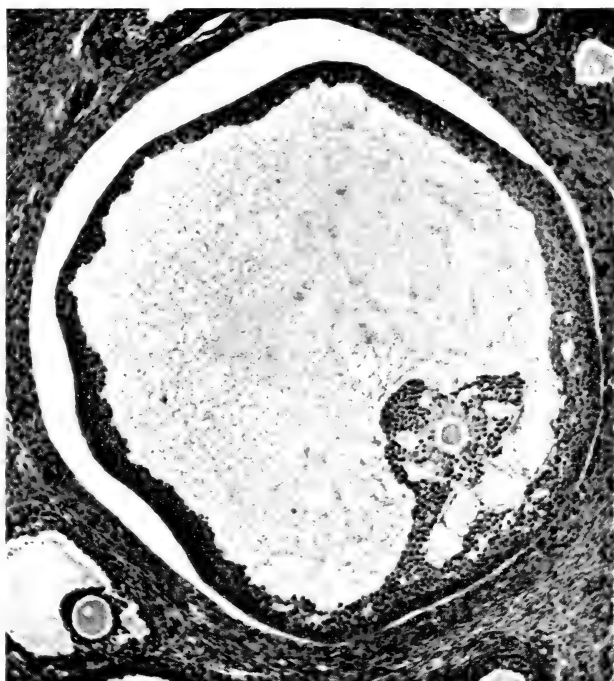
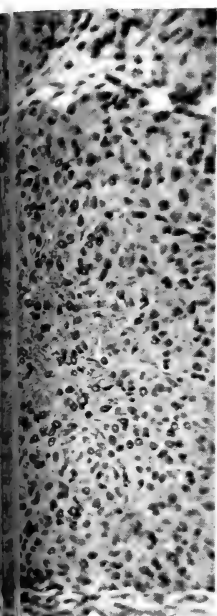




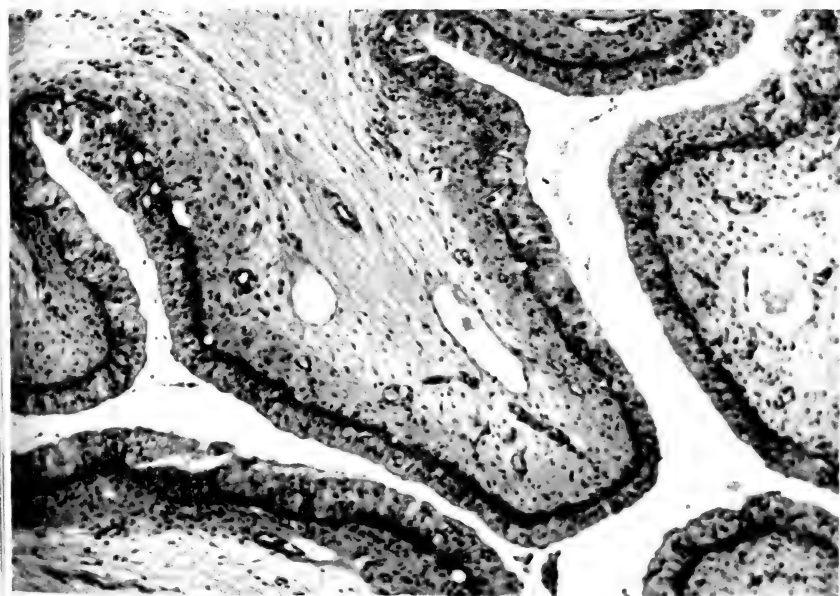
28



31



30



32

Untersuchungen an Chimären von Urodelen und *Hyla*

I. Die Pigmentierung chimärischer
Molch- und Axolotllarven mit *Hyla*-(Laubfrosch)-
Ganglienleiste.

von

F. BALTZER

(Zoologisches Institut Bern.)

Mit 41 Textabbildungen.

INHALT

	Seite
I. Einleitung. Problemstellung	414
II. Technisches	419
III. Überblick über die hergestellten Chimären	420
IV. Die Unterschiede in der Pigmentierung bei den zu Chimären kombinierten Formen	426
V. Genauere Beschreibung einzelner Pigmentchimären.	437
Gruppe A. Einseitige Neuralwulstimplantate:	438
1. <i>Hyla</i> -(Laubfrosch-)Implantate in Axolotl.	438
2. <i>Hyla</i> -(Laubfrosch-)Implantate in Triton	444
Gruppe B. Doppelseitige Implantate	465
VI. Zusammenfassung	476
REV. SUISSE DE ZOOL., T. 48, 1941.	27

I. EINLEITUNG. PROBLEMSTELLUNG¹.

Im Jahre 1921 hatte SPEMANN zur Aufklärung grundlegender Entwicklungsprobleme den „xenosplastischen“ Austausch von Geweben zwischen einem jungen Molchembryo und einem Froschkeim vorgeschlagen. „Die Voraussetzungen des Gelingens, die Verträglichkeit und die gegenseitige Beeinflussbarkeit von Keimteilen so verschiedener Tierarten waren beide gleich unwahrscheinlich“ (vgl. SPEMANN 1936, 232). Das Experiment wurde dann von SPEMANN und SCHOTTÉ (1932) und von HOLTFRETER (1935) ausgeführt. Das Ergebnis war erstaunlich. Es ergab sich das fundamentale Resultat, dass der Tritonkopf im ektodermalen Froschimplantat Organe induzieren kann, die er selbst überhaupt nicht ausbildet. Ausserdem ergab sich als Zweites: das Froschimplantat entwickelte sich auf Grund der organisierenden Wirkung des Wirts typisch ortsgemäss, die entstehenden Organe selbst aber waren durchaus herkunftsgemäss. Ihr Bau, alle ihre Charaktere entsprachen der Art des Implantatspenders. Bei SPEMANN und SCHOTTÉ waren im Mundbereich des Molches aus dem Froschektoderm Haftgruben, Hornkiefer und Hornzähne entstanden, also typische Kopfgorgane der Froschlarve. Bei HOLTFRETER entstand darüber hinaus eine ganze Musterkarte von Froschorganen: Hörblasen, Hirnteile, Kopfganglien, Kopfnerven, Stücke des Viszeralskeletts, Froschpigmentzellen. Die Froschbereiche sind, auch wenn sie sich im Bau dem Wirt weitgehend einpassen (wie die Hirnteile), doch an den kleineren Kernen von den grosskernigen Molchgeweben zu unterscheiden. Entsprechendes gilt für die reziproke Kombination (Molchorgane im Kopfbereich der Froschlarve). Der Organisie-

¹ Den beiden Stiftungen, die die vorliegenden Untersuchungen finanziell unterstützt und dadurch ermöglicht haben, sei der herzlichste Dank ausgesprochen: der bernischen Hochschulstiftung und der Stiftung Dr. J. DE GIACOMI der S.N.G. Ausserdem danke ich Fräulein V. VON ORELLI für die geschickte und umfangreiche Hilfe, speziell auch bei den photographischen Aufnahmen. Alle Bilder sind, wo nichts anderes bemerkt ist, und mit Ausnahme der Protokollskizzen, unretouchierte Photographien.

rungsplan des Kopfes, folgert HOLTFRETER (1935, 492) aus der Gesamtheit dieser Versuche, „muss bei beiden Ordnungen weitgehend übereinstimmen“.

Die Experimente der genannten Autoren haben eine Reihe weiterer Fragen aufgeworfen. Wie weit reicht, wenn die Schwanz- und Froschlurche einen gemeinsamen ersten Organisationsplan haben, diese Gemeinsamkeit? Gibt es auch in den weiteren äusserlich stark verschiedenen Larvenstadien noch gemeinsame entwicklungsphysiologische Züge für die beiden Amphibienordnungen? Es leuchtet ein, dass beide Fragen ein recht grosses Interesse besitzen. Zu ihrer Beantwortung sind jedoch ältere und normalere Tiere notwendig, als die genannten Autoren erzielt haben, deren xenoplastisch zusammengesetzten Keime über ein mehr oder weniger anormales Larvenstadium mit verzweigten Kiemen und älteren Vorderbeinanlagen (Alter rund 13 Tage) nicht hinauskamen. Eine normalere Entwicklung war zu erwarten, wenn die Transplantation an älteren, weniger empfindlichen Stadien vorgenommen und wenn kleinere Bereiche verpflanzt wurden. Als Operationsstadium wurde die Neurula gewählt, bei der die erste grundlegende Organisation schon vorhanden ist. Als Implantat wurden Stücke der Neuralwülste, also der späteren Ganglienleiste verwendet.

Dieses Material eröffnete deshalb besonders günstige Aussichten, weil aus ihm, wie wir vor allem durch HARRISON¹ und seine Mitarbeiter, ferner durch RAVEN² und durch DETWILER (1937) wissen, sehr charakteristische Bildungen hervorgehen, von denen hier zu nennen sind: im Kopf das viszerale Skelett, im Rumpf die Spinalganglien und dorsalen Spinalnerven, in beiden Regionen die gesamte Pigmentierung.

In den hier folgenden Versuchen wurde speziell die Pigmentierung verfolgt. Die vorliegende Arbeit enthält nur die Entwicklung der Axolotl- und Tritonchimären, bei denen Hyla-(Laubfrosch-)Wülste in die Urodelen-Neurulen verpflanzt wurden. Das Material der gleichzeitig ausgeführten Gegenexperimente soll in einer weiteren Arbeit beschrieben werden.

In allen diesen Kombinationen bietet die Pigmentierung mannigfaltige Verschiedenheiten zwischen Anur und Urodel; zudem

¹ Zusammenfassung bei HARRISON 1938.

² Siehe vor allem RAVEN: *Zur Entwicklung der Ganglienleiste II* (1933), V (1936).

ist sie am lebenden Tier sichtbar und während der Entwicklung jederzeit zu kontrollieren. Ausserdem war zu erwarten, dass die xenoplastischen Pigmentzellen für die Entwicklung des ganzen Keimes ein Mindestmass an Störung bedeuten würden. Endlich griffen wir deshalb gerade auf die Pigmentierung, weil sie von uns in merogonischen Versuchen zwischen verschiedenen Urodelen-spezies und Rassen verwendet wird. Aber die Versuche zeigten, dass auch für die Entwicklung des Viszeralskeletts und die Spinalganglien Aufschlüsse zu erwarten sind.

Auch in zellulärer Hinsicht ist gerade die Pigmentierung von besonderem Interesse. Bei SPEMANN-SCHOTTÉ und HOLTFRETER handelt es sich um die Entwicklung ganzer ordnungsfremder Gewebebereiche. Bei der Pigmentierung aber wandern die Zellen der Ganglienleiste einzeln in den Wirtskörper aus. Hier steht vor allem in den jungen Larven nicht ein ordnungsfremder Gewebebereich, sondern die ordnungsfremde Einzelzelle gegen den Wirt.

Im Problem der Pigmentierung berühren sich die vorliegenden Versuche nahe mit Austauschexperimenten von TWITTY (1936), TWITTY und BODENSTEIN (1939) und von ROSIN (1940). Für die weitere Betrachtung müssen wir wie diese Autoren zwei Dinge auseinander halten: die Charaktere der einzelnen Pigmentzellen und diejenigen des von ihnen gebildeten Musters.

Wir betrachten zunächst die Charaktere der einzelnen Zellen. TWITTY tauschte Ganglienleiste aus zwischen verschiedenen Arten und Bastarden der amerikanischen Molchgattung *Triturus*, des *Triturus torosus* mit etwas grösseren und dunkleren, des *Triturus similis* und *rivularis* mit etwas kleineren und helleren Melanophoren. Diese Charaktere kommen bei Verpflanzungsversuchen auch im fremden Wirt zur Ausbildung. Die *torosus*-Melanophoren haben auch in den heller pigmentierten Wirten *similis* und *rivularis* dunklere Färbung, während die Pigmentzellen der helleren Arten im dunklen *torosus*-Wirt ihre herkunftsgemässe hellere Tönung erhalten. Es kam also TWITTY für die Einzelzellen auf breiter Basis zu dem auch von HOLTFRETER, wenn auch hier nur beiläufig an der Molch-Froschchimäre festgestellten Befund, wonach die vom Implantat gelieferten Pigmentzellen auch im fremden Wirt ihre reinen herkunftsgemässen Merkmale behalten.

Die gleiche Feststellung ergab sich noch klarer bei der ROSIN'schen

Kombination Axolotl + Triton, deren Pigmentzellen stärkere Unterschiede aufwiesen als diejenigen der *Triturus*-Arten. Die aus den implantierten Wülsten hervorgegangenen Melanophoren sind herkunftsgemäss in Grösse, Farbe und Verzweigungstypus. Die Versuche mit den vorliegenden Urodel-Hyla-Chimären gehen noch einen Schritt weiter. Der Unterschied der Melanophoren ist noch grösser. Dazu kommen Unterschiede in der Guanophoren- und Lipophoren-Entwicklung.

Neben den Artmerkmalen der einzelnen Pigmentzellen ist die Ausbildung des Musters von besonderem Interesse. TWITTY kam für die *Triturus*-Chimären zu dem Ergebnis, dass auch das Muster fast ausschliesslich herkunftsgemäss bestimmt wird. Bei *torosus* bilden die Melanophoren 2 dorsale Längsstreifen. Die Myotome und der Dotterbereich bleiben nahezu pigmentfrei. Bei *similis* und *rivularis* aber sind die Melanophoren über die ganze Rumpffseite bis in den dorsalen Teil des Dotters hinein zerstreut. Ein *torosus*-Implantat liefert in einem *similis*-Wirt *torosus*-Streifen und nicht zerstreute Pigmentierung, ein *similis*-Implantat ergibt umgekehrt in einem *torosus*-Wirt eine zerstreute *similis*-Anordnung. Ausserdem scheint auch die Zahl der Pigmentzellen weitgehend vom Implantat diktiert zu werden: vom *torosus*-Implantat werden auch im fremden Wirt weniger, vom *similis*- und *rivularis*-Implantat werden zahlreiche Melanophoren geliefert.

Nur in einem Fall übte der Wirt einen deutlichen Einfluss aus: der *torosus*-Dotterbereich wird von *similis*- oder *rivularis*-Melanophoren im Gegensatz zu den Spenderarten nicht besiedelt.

Bei den Chimären der Kombination Axolotl + Triton, die ROSIN hergestellt hat, folgt das Muster stärker dem Wirt. Die Axolotl-Melanophoren des Implantats ordnen sich in den jüngeren Larven in das Streifenmuster des Tritonwirtes ein. Im umgekehrten Fall ist das Muster stärker herkunftsgemäss.

Man weiss aus den Experimenten von DUSHANE (1935) und TWITTY (*l. c.*), dass bei der Musterbildung ausser den Eigenschaften der Pigmentzellen auch die umgebenden Gewebe, in deren Nachbarschaft sich die Zellen ausbreiten, eine Rolle spielen (Epidermis, Neuralrohr, Myotome, Dotter; die verschiedenen Einflüsse sind noch nicht gegeneinander abgegrenzt). Diese Umgebungsfaktoren

scheinen bei den verschiedenen *Triturus*-Arten, die alle der gleichen Gattung angehören, keine Artdifferenzen für die Musterbildung zu enthalten. Hieraus wäre der überwiegend herkunftsgemässe Charakter der Fremdbesiedelung zu erklären. Sie würde nach dieser Deutung herkunftsgemäss sein können, weil sie gleiche oder sehr ähnliche Umgebungsfaktoren vorfindet. Dagegen müssen solche Unterschiede, wie ROSIN hervorhebt, zwischen *Triton* und *Amblystoma*, Vertretern verschiedener Familien, vorhanden sein. Es war zu erwarten, dass die *Hyla*-Chimären hier interessantes weiteres Material geben würden. Die folgenden Kapitel zeigen, dass dies der Fall ist.

II. TECHNISCHES.

Die Operationen geschahen alle in steriler HOLTFRETER'scher Zuchtlösung und zwar in kleinen Petrischalen, deren Boden — einem persönlichen Rat HOLTFRETERS folgend — mit sterilem, gut gewässertem Agar ausgegossen war. Zur Festlegung der Keime werden dann mit einem Messerchen Löcher von geeigneter Grösse in den Agar geschnitten. Als Operationsinstrumente bewährten sich — was ursprünglich auf eine Anregung von DALCQ zurückgeht — Schlingen und Stifte von feinstem Platindraht (0,05 mm Dicke) besonders gut. Diese Instrumente können vor jedem Gebrauch in der Bunsenflamme steril gemacht werden und lassen sich wie die Spemannschen Haarschlingen handhaben. Für die steril durchgeführten Operationen wurde das Binokular in ein Glasgehäuse mit freien Zugängen für die Hände des Operierenden eingebaut.

Die Keime wurden bis nach der Gastrulation in ihrer Gallerthülle belassen, dann vor ihrer Verwendung in der Gallerthülle mit 80%igem Alkohol sterilisiert: die Axolotlkeime 1—1½ Minuten, die Molch- und Hylakeime 20—30 Sekunden. Dann wurden sie in sterilem Leitungswasser gewässert und aus den Hüllen genommen. Meistens wurde ein Partner des Austauschexperiments während der Furchung mit Nilblausulfat vorgefärbt. Der Verlust an operierten Keimen war bei dieser Technik sehr gering, bei gutem Material kaum 10% (siehe die Tabellen 1—3, S. 423-425).

Da das Stadium der Neuralplatte ziemlich rasch vorübergeht, wurde die Operationsschale auf einer hohlen Metallscheibe von der Form einer Petrischale, in der Eiswasser zirkulierte, gekühlt. Die operierten Keime blieben nach der Operation für einen halben oder ganzen Tag in der Operationsschale liegen, und kamen dann einzeln in Agar-ausgegossenen Halbrundschalen (HOLTFRETER'sche Zuchtlösung) zur Weiterentwicklung. Die Lage der Implantate im Keim wurde entweder sofort nach der Operation oder aber nach Schluss des Medullarrohrs skizziert. Die bei Zimmertemperatur heranwachsenden Larven wurden etwa alle Wochen photographiert. Es lässt sich an ihnen die Musterbildung sehr gut verfolgen und es lassen sich auch die Pigmentzellen der beiden Partner leicht unterscheiden. Für die feinsten Charaktere der Pigmentzellen reichen allerdings die bisherigen Photographien nicht aus.

III. ÜBERBLICK ÜBER DIE HERGESTELLTEN CHIMÄREN.

Das beste Austauschstadium dürften wohl Keime mit breiter Neuralplatte und eben deutlich gewordenen Wülsten sein. Man hat naturgemäss zu beachten, dass man nur den Neuralwulst, nicht aber das darunter liegende Urdarmdach ablöst. Bei den hier zu schildernden Experimenten ist manchmal, besonders bei den ersten Versuchsserien, etwas Urdarmdach mitgenommen worden. Für das Pigmentproblem bleibt dieser Fehler belanglos.

Twitty hat (1936, 282) bei *Triturus* erst nach Schluss der Neuralplatte operiert, wenn die Wülste sich zur medianen Leiste verbunden haben. Bei unserem Material war jedoch in diesem Stadium die Leiste ziemlich schwer von dem unterliegenden Neuralrohr abzulösen. Die dabei vorkommenden Schädigungen beeinträchtigten die weitere Entwicklungsfähigkeit. --- Es wurde möglichst orthotop verpflanzt, also das Neuralwulststück in eine dem Entnahmeort entsprechende Neuralregion übergepflanzt. Zur topographischen Orientierung dienten bei Axolotl und Triton eigene Erfahrungen und das von HARRISON (1938, Abb. 1) gegebene Schema der Kopf- und Rumpfganglienleiste. Für *Hyla* sind die Grenzen der beiden Regionen in der Neurula weniger genau bekannt. Hier dürfte die Rumpfregion etwas kürzer, die Schwanzregion etwas grösser sein. Infolgedessen sind die in der Urodelenneurula eingesetzten *Hyla*-Wulststücke nicht immer einer genau entsprechenden Körperregion entnommen worden. Der Fehler dürfte belanglos sein, wenn es sich um Rumpfbereiche und Schwanzregion handelt, wesentlicher aber, wenn es sich um Kopfbezirke handelt. Denn die Kopfganglienleiste liefert neben Pigment, Ganglien und anderen Nervenbestandteilen auch Knorpel, welche Lieferung der Rumpfleiste abgeht.

Das ideale Experiment für Pigmentchimären besteht in ortsgemässen Austausch von R u m p f - Leistenstücken. Im Urodelen-Rumpf werden, zufolge der starken Streckung dieser Körperregion, auch bei ziemlich kleinen Transplantaten recht grosse Querzonen von den ordnungsfremden Pigmentzellen besiedelt.

EINSEITIGER UND DOPPELSEITIGER WULSTAUSTAUSCH.

Es kann der Neuralwulst der Tritonneurula nur auf der einen Seite oder es können entsprechende Wulststücke beider Seiten gegen Hylawülste ausgetauscht werden. Die Operation wurde in letzterem Fall in zwei Etappen gemacht. Man tauscht zunächst das Wulststück der einen Seite aus und lässt den Austausch auf der andern Seite nach ca. 1 Stunde, wenn das erste Stück eingehüllt ist, nachfolgen.

In Abb. 1 und 2 sind zwei Beispiele der Überpflanzung gegeben. Beide sind nicht genau orthotop.

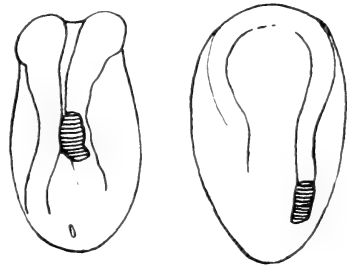


ABB. 1 a und b.

Prot. Skizze zu Ax Hy 5 II (S. 442). Lage der ausgetauschten Wulststücke (schraffiert) einige Stunden nach der Operation. Das Hyla-Implantat ist in der Ax-Neurula (1 b) sehr gut eingehüllt. Das Ax-Implantat hat sich im Hyla-Keim (1 a) weniger genau eingepasst und steht wulstig vor.

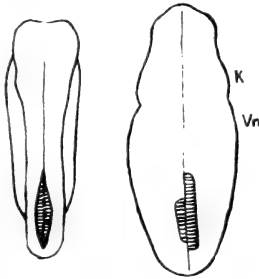


ABB. 2 a und b.

Protokollskizze zu Fall VII (A Hy 4 I, S. 465), Austausch zwischen *Triton alpestris* und *Hyla*; Implantate 1 Tag nach der Operation (4.V.40). Abb. 2 a: *Hyla*-Keim mit *Triton alpestris*-Wülsten. Abb. 2 b: *Triton alpestris*-Keim mit *Hyla*-Wülsten. Der Rücken des *Triton*-Rumpfes enthält, in der Mediane zusammenschliessend, als Implantat rechts einen längeren, links einen kürzeren Wulststreifen von *Hyla*. K = Kiemen-, Vn = Vornierenbuckel.

Im einen Fall, mit einseitiger Verpflanzung (Abb. 1 a und b), stammt das Hyla-Wulststück aus dem vordersten Rumpfabschnitt und wurde in den Mittelrumpf gesetzt. (Die Implantationsskizze wurde sofort nach der Verpflanzung hergestellt.) Im zweiten Fall mit doppelseitiger Verpflanzung (Abb. 2) wurde das in den Rumpf einer *alpestris*-Neurula eingesetzte Wulstpaar von *Hyla* etwas zu weit hinten entnommen. Die Skizze wurde in diesem Fall erst am nächsten Tag hergestellt.

In der weiteren Entwicklung verhalten sich die einseitigen und die doppelseitigen Implantate stark verschieden. Bei einseitigem

Austausch enthält die mediane Ganglienleiste nach Schluss des Neuralrohrs im Transplantationsbereich einen gemischten Bestand arteigener und artfremder Zellen; die Auswanderung der Pigmentzellen — wenigstens der Melanophoren — vollzieht sich, wie RAVEN und DETWILER festgestellt haben, meist gemischt nach beiden Seiten. Trotz des einseitigen Wulstaustauschs erhalten also beide Seiten des Tieres artfremdes Pigment, oft in ungefähr gleichem Umfang und immer gemischt mit arteigenen Pigmentzellen. Diese Fälle sind, wie schon die ROSIN'schen Versuche zeigten, für das Verhalten der einzelnen artfremden Zellen und für die Frage ihrer Einordnung in das Wirtsmuster sehr geeignet.

Bei doppelseitigem Austausch dagegen entsteht nach Schluss der Neuralrinne in der Implantationszone ein Stück reiner ordnungsfremder Ganglienleiste. Dem entsprechend erhält auch die zugeordnete Querzone des Körpers ausschliesslich ordnungsfremde Pigmentzellen. Die Grenze gegen die Pigmentzone des Wirts ist bei Rumpf-Implantaten in guten Fällen sehr deutlich. Diese Fälle sind besonders zur Verfolgung des artfremden Pigments in älteren Larven geeignet.

AUSBREITUNG DER PIGMENTZELLEN. ÜBERSICHT ÜBER DIE HERGESTELLTEN KOMBINATIONEN.

Die Pigmentierungsleistung des Implantats wird im Verlauf einer Woche durch die dermalen Melanophoren angezeigt. Die anderen Pigmentzellsorten kommen später. Wir berücksichtigen von den späteren die Guanophoren und die epidermalen Melanophoren. Die Lipophoren aber, die sich bei der Konservierung nicht erhalten und auch in den Photographien schwer zu sehen sind, lassen wir beiseite.

Es wurden folgende Kombinationen hergestellt.

1. Hyla-Wulst in Axolotl-Neurula. 12 Keime davon 7 erfolgreich, alle Implantate einseitig. Über den Ort der Einpflanzung, den Bereich der Hyla-Melanophoren und das von den Keimen erreichte Alter gibt Tabelle 1 Auskunft. Die Mortalität ist in dieser Gruppe höher als in den folgenden. Der Grund liegt

darin, dass das Eimaterial der Versuchsreihe 5 an sich schlecht war. Von den zu dieser Serie gehörenden 6 Keimen degenerierten 4 schon vor der Pigmentbildung. Die beiden andern Versuchsreihen mit zusammen 6 Keimen hatten überhaupt keinen Ausfall.

TABELLE 1.

Prot. Nr.	Ort des Implantats	Bereich der Besiedelung mit hy-Melanophoren	Erreichtes Alter von Operation an gerechnet	Abbildungen
Ax-Hy 2.I	Vornieren-u. hintere Kiemenregion, einseitig	Kiemen- und vorderster Rumpfbereich	nach 5 Monaten fixiert	
2.III	wie 2.I. einseitig	wie 2.I	Notizen nur für die ersten 2 Wochen	
1.I	Vornierenregion, einseitig	vorderste Rumpfreion	nach 2 Wochen fixiert	
1.II	Vornierenregion, einseitig	vorderste Rumpf- und hinterste Kiemenregion	nach 5 Monaten fixiert	
2.II	Vornieren- und kurzer anschliessender Bereich, einseitig	vordere Rumpfhälfte	nach 2 Wochen fixiert	
2.IV	Vornierenregion, einseitig	vorderstes Rumpfdrittel	nach 10 Wochen fixiert	7-9
5.II	hintere Rumpfhälfte, einseitig	fast gesamter Rumpfbereich	nach 5 Wochen fixiert	1, 10
5.I	wie 5.II	bald nach Pigmentierung degeneriert		

2. *Hyla-Wulst* in *Triton palmatus*-Neurula. 8 Keime, davon 7 erfolgreich. Alle Implantate einseitig. Für weitere Einzelheiten siehe Tabelle 2.

TABELLE 2.

Prot. Nr.	Ort des Implantats	Bereich der Besiedelung mit hy-Melanophoren	Erreichtes Alter von Operation an gerechnet	Abbildungen
P-Hy 3.2	Kiemensregion	hintere Kopfhälfte, Kiemen, Schulterbereich, Vorderbeine	am 78. Tag konserviert	21, 22
3.1	Vornieren- und hintere Kiemenzone	Mitte Kiemensbereich bis Mitte Rumpf	bis über Metamorphose gezüchtet, dann vertrocknet gefunden	14-16
3.3	wie 3.1	hintere Kopfhälfte, Kiemen-Schulterbereich und Vorderbeine	bis zu Metamorphose gezüchtet, dann †	
3.5	wie 3.1	wie 3.3, aber ganze vordere Rumpfhälfte mit Hyla-Besiedelung	im Alter von 1 Monat fixiert	17-20
3.4	hintere Rumpfregion	hintere Rumpfhälfte	bis über Metamorphose gezüchtet, dann vertrocknet gefunden	
3.6	wie 3.4	2 hintere Rumpfdrittel	bis kurz vor Metamorphose gezüchtet, dann verloren	11-13
3.7	hintere Rumpf- und vordere Schwanzregion		am 11. Tag degeneriert, vor Ausbildung eines deutlichen Pigmentmusters	
p-hy 4.IX	wie 3.1	hintere Kopfhälfte bis Schulter	am 21. Tag fixiert	

3. *Hyla*-Wülste in *Triton alpestris*. 7 Keime, davon 6 erfolgreich, 3 doppelseitig. Implantate, Ausbreitungsgebiete und Zuchalter sind in Tabelle 3 eingetragen.

TABELLE 3.

Prot. Nr.	Ort des Implantats	Bereich der Besiedelung mit hy-Melanophoren	Erreichtes Alter von Operation an gerechnet	Abbildungen
A-Hy 4.V	Kiemen- u. Labyrinthregion, einseitig	ganzer Kopfbereich	am 33. Tag fixiert	
4.VII	Kiemenbereich beidseitig	Kopfbereich bis Augenregion	am 18. Tag fixiert (reduzierte Kiemen)	
4.III	Kiemen- u. Vornierenbereich, einseitig	am 7. Tag, vor Pigmentbildung, degeneriert		
4.VI	Kiemen- u. Vornierenbereich beidseitig	hintere Kopfhälfte Schulterbereich	bis Metamorphose gezüchtet, dann vertrocknet	31-33
4.IV	Vornieren- und Vorderrumpfbereich. Einseitig. Mit Neuralwulst ein Stück Epidermis mitverpflanzte	Kiemen-, Schulter- und Vorderrumpfbereich	Nach Metamorphose fixiert	23-26
4.I	Mittel- und Hinterrumpf beidseitig	von Hinterrand der Schulterregion bis Schwanzwurzel	nach Metamorphose fixiert	2, 27-30
4.II	wie I	Zwei hintere Rumpfdritte! und vorderer Schwanzbereich	nach zwei Wochen teilweise zersetzt. Fixiert	

Im ganzen wurden also 27 Hyla-Verpflanzungen in Urodelen-Neurulen gemacht, von denen 20 erfolgreich verliefen. Zahlreiche Tiere kamen bis zur Metamorphose. Als Gegenstücke wurden 23 Urodelen-Implantate in Hyla-Wirte eingesetzt. Von ihnen waren 21 erfolgreich, konnten aber, da Hyla-Larven allgemein schwerer als Triton- oder Axolotllarven zu züchten sind, nur bis zu alten Larvenstadien gebracht werden. Dieses Material soll noch ergänzt und in einer zweiten Arbeit beschrieben werden.

IV. DIE UNTERSCHIEDE IN DER PIGMENTIERUNG BEI DEN ZU CHIMÄREN KOMBINIERTEN FORMEN.

Bevor wir die Entwicklung der einzelnen Pigmentchimären beschreiben können, müssen wir uns mit den Pigmentierungsunterschieden der verwendeten Arten genauer auseinandersetzen. Als Komponenten des Farbkleides kommen folgende 4 Arten von Pigmentzellen in Betracht:

1. Dermale braune oder schwarze Melanophoren. Die nach aussen leicht sichtbare und genauer verfolgte Masse dieser Zellen liegt zwischen Kutis und Epidermis.

2. Epidermale braune oder schwarze Melanophoren, die in der Epidermis selbst liegen.

3. Weisslich oder gelblich glänzende, das Licht reflektierende Guanophoren.

4. Gelbe oder rötliche Lipophoren oder Xanthophoren.

Im folgenden werden berücksichtigt: ausser den dermalen auch die epidermalen Melanophoren, ferner die Guanophoren, nicht aber die schwer photographierbaren und nicht leicht konservierbaren Lipophoren.

Für die dermalen Melanophoren ist die alleinige Herkunft aus der Ganglienleiste gesichert (HARRISON, DUSHANE). Bei den übrigen Kategorien ist die gleiche Herkunft wahrscheinlich, aber noch nicht bewiesen. Einen Beweis für die Guanophoren wird Fall VII dieser Arbeit beibringen.

Die weitere Charakteristik der Pigmentierungsunterschiede zwischen den verwendeten Amphibienarten hat, wie oben auseinandergesetzt wurde, auf zwei Dinge Rücksicht zu nehmen: auf die Unterschiede der Zellen selbst und auf die Zell-anordnung, auf das Zeichnungsmuster. Über die zellulären Unterschiede zwischen den Hyla- und den Urodelen-Pigmentzellen hat ganz kurz HOLTFRETER (1935) in seiner Chimärenarbeit über das Zeichnungsmuster der Tritonlarven haben eingehend

GLÜCKSOHN (1931) und HAMBURGER (1936)¹ berichtet. Wir werden für Hyla die Bilder einiger Kontrolltiere geben und verweisen für die normalen Verhältnisse bei Triton auf eine Anzahl Chimären, die in ihren normalen Bezirken die reinen Artcharaktere wiedergeben. Über die besonderen Unterschiede zwischen Axolotl und Triton vergleiche ROSIN (1940).

Naturgemäss müssen gleichaltrige Stadien und entsprechende Körperregionen verglichen werden. Die Alterszeiten sind jeweilen von der Operation, also vom Neurulastadium an, gerechnet. Zur Umrechnung auf die Zeiten von der Eiablage an müssen bei Aufzucht im Zimmer rund 3 Tage zugezählt werden.

A. ZELLULÄRE UNTERSCHIEDE. ZEITLICHES AUFTRETEN.

Es gelten für die Pigmentzellen in den Abbildungen stets folgende kleine Buchstaben: ax = Axolotl, *Amblystoma mexicanum*; a = *Triton alpestris*; p = *Triton palmatus*; hy = *Hyla arborea*.

1. Dermale Melanophoren.

Ausbreitung zwischen Epidermis und Kutis. Dermale Melanophoren dringen auch zwischen die inneren Organe ein. Doch werden wir uns um die tiefer gelegenen Ansammlungen nicht kümmern, da wir uns nur mit dem von aussen leicht sichtbaren Farbleid beschäftigen.

Grössenunterschiede: In jüngeren Larven (6—12 Tage nach der Neurula) verhalten sich die Durchmesser der einzelnen Zellen in ausgebreitetem Zustande mindestens wie 4 (*Amblystoma*): 3 (*Triton alpestris* und *palmatus*): 1 (*Hyla*). Darnach sind Hyla- und Urodelenzellen an ihrer Grösse immer leicht zu unterscheiden, wofür die Photographien der vorliegenden Arbeit deutliche Beweise sind. (Vergl. z. B. Abb. 3 und 4, reine hy von 5 und 7 Tagen nach der Neurulation, ferner die Chimären Abb. 9 (ax-Melanophoren); 12 b, 16 und 20 b (p-Melanophoren), endlich 27 a und b (a-Melanophoren neben hy-Zellen).)

¹ Ausserdem standen mir von HAMBURGER zahlreiche Originalphotographien zur Verfügung, für deren freundschaftliche Überlassung ich meinem Kollegen herzlich danken möchte.

Verzweigungstypus: die dermalen ax- und die Triton-Melanophoren sind stark verzweigt (genauer bei ROSIN 1940). Die hy-Melanophoren sind klumpiger, weniger verzweigt, im Umriss kurz Zackig. Diese Unterschiede sind vor allem in den jüngeren Larven (7.-12. Tag nach der Operation) sehr deutlich. Als Belege dienen zahlreiche Abbildungen, vor allem 20 b.

Farbe: Dermale ax- und Triton-Melanophoren haben einen hellbraunen bis dunkelbraunen, öfter etwas rötlichen Farbton; hy-Zellen sind tief schwarz. Der Farbunterschied ist im Leben wie am konservierten Tier deutlich (Fixierung in Zenker, Untersuchung in Alkohol). Auch in der Photographie ist er ziemlich gut sichtbar (vergl. u.a. Abb. 20b.) — Der Grössenvergleich wird bei älteren Stadien etwas schwieriger. Die Melanophoren legen sich dann bei hy häufig zu grösseren Komplexen zusammen und erreichen damit als Zellgruppen die Grösse der einzelnen Urodelen-Melanophore. Genaue mikroskopische Analyse wird fast immer die richtige Deutung geben. An Photographien aber ist in diesem Fall die Artzugehörigkeit weniger leicht verfolgbar. Die Urodelenzellen fliessen nur in geringem Grade zu Komplexen zusammen.

Bei vier und mehr Wochen alten Urodelen-Larven (mit zerstreutem Muster) wird die Grösse der dermalen Melanophoren stärker variabel. Es gibt bei ihnen dann auch kleinere Zellen, die mit hy-Zellen verwechselt werden können. Beispiele: Abb. 21 und 32, vorderer Kopfbereich. Damit vermindert sich zuweilen die Sicherheit der Unterscheidung gegenüber Hyla.

2. Die epidermalen Melanophoren.

Diese Melanophoren sind wie die dermalen Melaninzellen verzweigt, aber sie sind viel kleiner und treten viel später als jene auf. Die ersten Zellen dieser Art werden nach meinen sehr fragmentarischen Notizen (bei Triton) etwa 4-5 Wochen nach der Neurulation sichtbar. Sie besiedeln zuerst vor allem die Oberseite des Kopfes, weniger den Rumpf. In welchem Grad sie für Hyla und die Urodelen an ihrer Form oder Grösse unterscheidbar sind, wurde nicht genauer untersucht. Beispiele epidermaler Melanophoren: Abb. 25 (34 Tage), 33b (35 Tage).

3. Die Guanophoren.

Die Guanophoren sind sehr auffallende, weisse oder gelbliche Zellen. Etwas genauere Angaben können zunächst nur für Triton und Hyla gemacht werden. Bei ihnen bieten die Guanophoren wichtige Unterschiede. Ein erster geringerer Unterschied besteht im Farbton. Er ist bei Triton ein stumpfes Weiss, bei Hyla ein glänzendes Gelb oder Gelblichweiss. Ein zweiter klarerer Unterschied betrifft das zeitliche Auftreten: Die Guanophoren kommen zwar bei allen 4 verwendeten Arten in ähnlich frühem Larvenstadium als Augenzellen vor. In anderen Bereichen aber ist die Guanophorenbesiedelung zeitlich verschieden. Bei Hyla hat der Rumpfbereich Guanophoren schon in jungen Tieren (11—12 Tage nach der Neurulation, Beispiele: Abb. 6 reine Hyla. Abb. 27a und b, Hylabesiedelung in Urodelen). Die gleiche Region bleibt bei Triton bis zu 7—8 Wochen alten Stadien guanophorenfrei (vergl. z. B. Abb. 28). Dagegen haben dann die 54 und 58 Tage alten *alpestris*-Larven der Abb. 26 und 30 zahlreiche Guanophoren gebildet, sowohl am Kopf wie am Rumpf.

Für die Schwanzregion von Triton sind die Zeiten des ersten Erscheinens der Guanophoren anders (HAMBURGER 1936 und persönliche Mitteilungen dieses Autors). Doch kommt diese Körperregion bei den Hyla-Besiedelungen der vorliegenden Arbeit nicht in Betracht.

B. DAS PIGMENMUSTER IN DEN VERSCHIEDENEN ALTERSSTADIEN BIS ZUR METAMORPHOSE.

Das Pigmentmuster wird hier nur so weit beschrieben, als es bei der Analyse der Chimären gebraucht wird. Das Gewicht liegt ausser auf der Feststellung der Muster-Unterschiede selbst auf der Zeitfolge der verschiedenen Merkmale. In allen 3 verwandten Urodelenarten, wie auch bei der Laubfroschlarve bilden die dermalen Melanophoren die erste und hier am genauesten verfolgte „Schwarz-weiss-Zeichnung“. Sie werden bei den Urodelen zuerst im Stadium mit getrennten Kiemenstummeln (Gläser Stadium 27-28) sichtbar, zunächst bei allen 4 Arten als kleine spritzerartige

Pünktchen, die dann in einigen Tagen die typische Grösse und eine charakteristische Anordnung, die im folgenden beschrieben wird, erreichen.

1. Triton.

a) Streifenmuster der jungen *palmatum*- und *alpestris*-Larve. Dieses altbekannte Muster¹ entsteht etwa 7 Tage nach der Neurulation an der noch vorderbeinlosen ganz jungen Larve mit kurzen Kiemenhöckern und erhält sich bis zum etwa 30-tägigen Larvenstadium mit 2—3-zehigen Vorderbeinen. Es besteht aus 2 dorsalen und 2 ventralen Längsstreifen. Die Rückenstreifen laufen über den ganzen Rumpf dem dorsalen Flossensaum entlang und weichen im Kopfbereich etwas stärker auseinander. Die ventralen Streifen verlaufen innerhalb des Rumpfes am untern Rand der Myotome in der Randzone des Dotters. Der grösste Teil der Myotome bleibt pigmentfrei. In der Kiemengegend sind die ventralen Streifen unterbrochen. Sie setzen sich aber im Kopfbereich als etwas unregelmässigere Backenstreifen bis unter die Augen fort. In der Herzgegend sind sie durch einen Querbogen verbunden. Man vergleiche zur Veranschaulichung dieses Musters in der vorliegenden Arbeit die Tritonbereiche der Abbildungen 16, 18, 19 und andere.

b) Zerstreutes Melanophorenmuster der älteren Tritonlarven, dazu epidermale Melanophoren und Guanophoren. Bei weiter entwickelten Larven mit 3-zehigen Vorderbeinen geht diese Streifung verloren. Der vorher pigmentfreie Raum der Myotome wird allmählich auch von Melaninzellen besiedelt. Der Übergang zur zerstreuten Anordnung beginnt nach GLÜCKSOHN (1931) im Alter von ca. 19 Tagen, nach GLÄSNER (1925) in einem solchen von etwa 25 Tagen, in meinen Zuchten etwa im Alter von 4 Wochen. GLÜCKSOHN züchtete bei 19-21° (*l. c.* S. 346), GLÄSNER (*l. c.* S. 2) bei 15-16°; hieraus lässt sich der Unterschied in den Zeitangaben erklären. Der Übergang zu diesem zerstreuten Melanophorenmuster findet sich in der vorliegenden Arbeit dargestellt in der Abb. 20a. Etwa zur gleichen Zeit erscheinen, und zwar zunächst am Kopf, später auch am

¹ Siehe GLÄSNER, Stadium 29 bis 44 und, ausführlicher, GLÜCKSOHN 1931 Stadium 1-45.

Rumpf, und überdies von Anfang an in gleichmässiger Zerstreuung die epidermalen, viel kleineren Melanophoren. Deutlich noch später treten die ersten Guanophoren am Rumpf und Kopf als matte weisse Fleckchen auf.

Endlich kommen in den letzten Wochen vor der Metamorphose — in 7—9 Wochen alten Larven — die Zeichnungscharaktere der sich verwandelnden Tiere und jungen Molche zur Ausbildung. Während in den Larven jüngeren und mittleren Alters die Pigmentkleider von *palmatus* und *alpestris* noch gleich waren, ergeben sich jetzt zwischen den beiden Arten deutliche Unterschiede. Da diese jedoch für die vorliegende Frage der Hyla-Zeichnung in Triton-Froschchimären keine Bedeutung haben, seien sie hier übergangen.

2. Axolotl (schwarze Rasse).

a) Junge und mittlere Stadien, 6—12 Tage nach der Neurulation. Die Pigmentierung beginnt sich ungefähr zu gleicher Zeit wie bei den jungen Tritonlarven auszubilden. Sie beruht auch hier zunächst ausschliesslich auf dermalen Melanophoren. Ein Vergleich dieser Stadien mit den entsprechenden Tritonstadien kann nur auf Grund gleichen Alters bei gleicher Zuchttemperatur geschehen. Die Entwicklung der Kiemen gibt keine genauen Anhaltspunkte und die Entwicklung der Beine ist hier überhaupt nicht verwertbar. Denn diese entwickeln sich bei *Amblystoma* wesentlich später als bei Triton.

Junge und mittlere Axolotl-Stadien von 6 und mehr Tagen zeigen gegenüber den entsprechenden Tritonlarven einen typischen Unterschied: Es fehlt das Streifenmuster; die Melanophoren sind von Anfang an über den Rücken und die Seiten des ganzen Körpers zerstreut. Wie bei Triton entspricht dabei vor allem in den jüngeren Stadien jedes Fleckchen einer Zelle. Melanophorenfrei bleiben (wie bei Triton) die Bauchfläche des Rumpfes und die Unterseite des Kopfes.

Dieses zerstreute ax-Muster ist in den Bildern 8a und b (Alter 6 Tage nach der Neurulation) zu sehen. Etwas später ordnen sich die Melanophoren in undeutlichen Querbinden an. In der 2—3 Wochen alten Larve kommen zu den dermalen auch zahlreiche epidermale kleinere, fein verzweigte Melanophoren hinzu. In

diesem Zustande erhält sich die Pigmentierung während einiger Wochen. Guanophoren fehlen noch.

b) *Ältere Stadien*, 1—2 Monate nach Beginn der Entwicklung. (Auf die Wiedergabe von Bildern wurde verzichtet.)

Melanophoren. Die zerstreute Anordnung der dermalen Melanophoren ändert sich nicht. Da die älteren Tritonlarven auch zum diffusen Muster übergehen, verschwindet in diesem Stadium der auffallende Unterschied im Melanophorenmuster zwischen den beiden Gattungen.

Guanophoren. Diese Farbzellen treten im zweiten Monat auf. Der Rumpf besitzt sie nur in bestimmten Bezirken: sehr reichlich auf der Bauchseite (wahrscheinlich im Peritoneum), ferner als Fleckenreihe in der ventralen Seitenlinie. Die Rücken- und die oberen Teile der Seitenflächen des Rumpfes bleiben, soweit meine Beobachtungen reichen, noch länger guanophorenfrei.

3. Hyla.

Wir können die Hylastadien mit denjenigen von Triton und Axolotl nur auf Grund gleichen Alters bei gleicher Zuchttemperatur vergleichen. Dem Vergleich sei eine kurze Übersicht über die Formentwicklung auf Grund der Abbildungen 3—6 vorausgeschickt. Die Zucht geschah bei Zimmertemperatur. Die Pigmentierung setzt im Stadium mit freien Kiemen ein; doch sind diese sehr klein; sie werden sehr bald überwachsen und bleiben hier unberücksichtigt.

A. DIE ÄUSSERE FORMENTWICKLUNG.

1. Stadium 5—7 Tage nach der Neurulation. Abb. 3 u. 4.

Der Kopf hat noch Haftdrüsen (Hdr) und sehr kleine, in den Bildern nicht sichtbare freie Kiemen. Der Rumpf bleibt kurz und hat (verglichen mit den Urodelen) nur einen kleinen Dotterbereich (Do). Der Schwanzabschnitt hat sich im Gegensatz zu den Urodelen-Larven gleichen Alters bereits zu einem grossen Ruderschwanz mit langer Myotomreihe und hohen Flossensäumen entwickelt. Er ist der bei weitem grösste Abschnitt des ganzen

Körpers. In Abbildung 3 ist nur die Hälfte der Schwanzregion wiedergegeben.

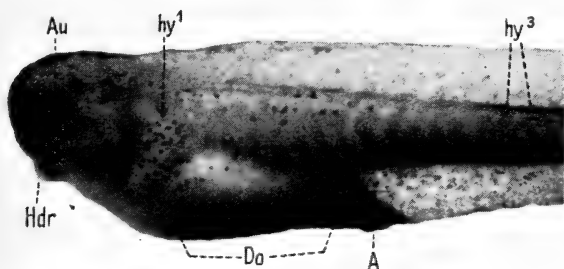


ABB. 3.

Hyla-Keim 5 Tage nach der Neurulation. Erstes Pigment. hy^1 = Pigmentzellen im seitlichen Bezirk des vordersten Rumpfabschnittes; hy^3 = Pigmentlinie in der Schwanzregion; A = After; Au = Auge; Do = Dotterbereich des Rumpfes. Vergr. 10 \times .

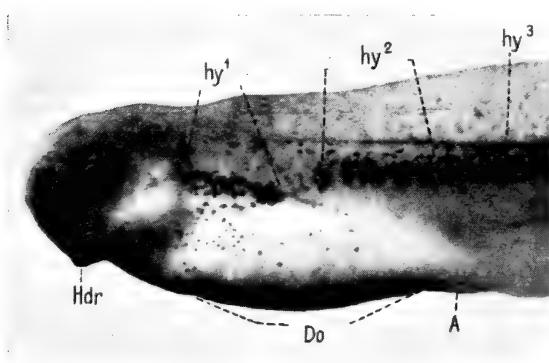


ABB. 4.

Hyla-Keim 7 Tage nach Neurulation. Das Pigment hat zwei dichtere Hauptbereiche gebildet, einen seitlichen Streifen im vordersten Rumpfbezirk (hy^1), einen grossen Pigmentbezirk im Schwanz (hy^3) und in der hinteren Rumpfhälfte (hy^2). Die Melanophoren verbinden sich besonders in der Schwanzregion zu netzigen Komplexen. Vergr. 10 \times .

Die Epidermis liegt in diesem Stadium noch überall der Kutis dicht auf, wie bei den Urodelen.

2. Das 11—12 Tage alte Stadium (Abb. 5 und 6).

In diesem Alter hat das Tier schon ausgesprochenen Larventypus. Es ist stark gewachsen. (Abb. 3 bis 6 sind gleich starke Vergrößerungen, $10\times$.) Der Rumpf ist gegenüber dem Kopfabschnitt kürzer geworden. Beide Abschnitte haben jetzt ungefähr gleiche Länge. Die äusseren Kiemen haben inneren Kiemen

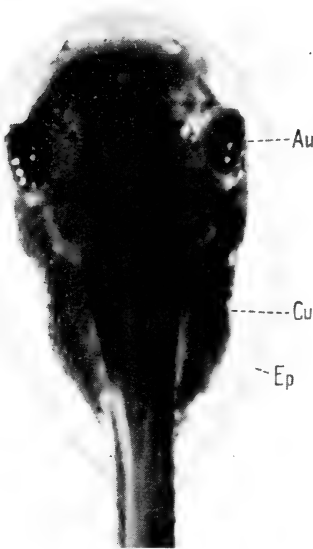


ABB. 5.

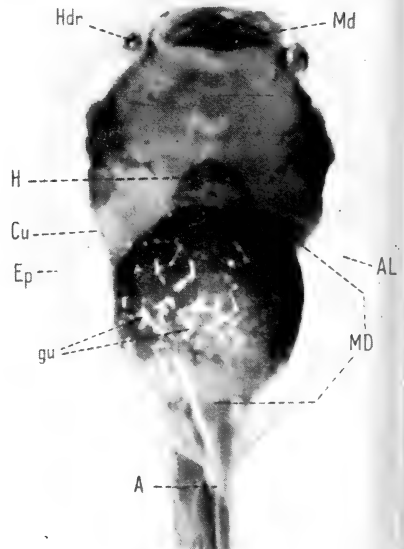


ABB. 6.

ABB. 5 und 6.

Hyla-Larve 11—12 Tage nach der Neurulation. Abb. 5: Rückenansicht. Abb. 6: Bauchansicht. Die zarten Umrissse der abgehobenen Epidermis (Ep) sind in beiden Bildern etwas nachretuschiert. Der Umriss des Atemlochs (AL) ging in der Reproduktion verloren. A = After; AL = Atemloch; Cu = Cutis; Ep = Epidermis; gu = Guanophoren; H = Herz; Hdr = Haftdrüsen; MD = Mitteldarmspirale. Vergr. $10\times$.

Platz gemacht. Es hat sich eine Kiemenhöhle mit Atemloch (AL in Abb. 6) auf der linken Seite ausgebildet. Der Dotter hat stark abgenommen; Enddarm und After sind angedeutet. Die Mitteldarmspirale (MD) ist vorhanden, enthält aber noch Dotter. Das Maul (Md) mit seinen Hornbildungen ist angelegt, aber noch nicht ganz fertig. Das Herz (H) pulsiert. Die Haftdrüsen (Hdr) sind ganz oder fast ganz zurückgebildet.

Für unsere Untersuchung ist wesentlich die Umbildung der Haut. Es ist jetzt die Epidermis (Ep) von der Cutis (Cu) abgehoben. Die beiden Schichten sind durch ein lockeres Bindegewebe getrennt. Die Epidermis bildet damit eine Art Aussenhülle.

Wenig ältere Larven gehen zur aktiven Nahrungsaufnahme über. Das Maul hat die üblichen Hornkiefer und Hornzähnen. Die Tiere nagen vor allem den Algenbelag an Wasserpflanzen und an der Glaswand der Aquarien ab. Fleisch fressen sie nicht.

B. DAS PIGMENTMUSTER.

Die Pigmentierung beginnt sich schon bei den Tieren mit freien Kiemen auszubilden, jedoch etwas früher als bei Triton oder Axolotl, etwa 3 Tage nach der Neurulation.

1. J ü n g s t e p i g m e n t i e r t e S t a d i e n . 5—7 T a g e n a c h N e u r u l a t i o n . A b b . 3 u n d 4 .

Die Zeichnung wird hier wie bei jungen Urodelenstadien ausschliesslich durch dermale Melanophoren gebildet. Diese haben schwarzen Farbton (bei Urodelen heller braun bis schwarzbraun). Als erste grössere Ansammlung finden wir Pigmentzellen an den Seiten des vordersten Rumpfabschnitts, dicht hinter der Kiemenregion (h_1 in Abb. 3). Ausserdem sind Melanophoren weiter dorsal über Rumpf und Kopf verteilt. Auch der Dotterbereich (Do) wird schon von einzelnen Zellen besiedelt. Im Schwanzbereich endlich zeichnet sich eine Pigmentlinie am dorsalen Rand der Längsmuskeln ab (h_3). In etwas weiter vorgeschrittenem Stadium hat sich die Pigmentierung des Rumpfes an der Grenze zwischen Dotter und Muskulatur verstärkt (Abb. 4, h_1). Auch der Herzbereich hat schon etwas Pigment. Der dorsale Teil der Schwanzmuskulatur ist durch einen breiten, dichten Pigmentlängsstreifen besiedelt, der sich über die hintere Rumpfhälfte nach vorn verlängert (h_2) und hier eine undeutlich metamere Anordnung aufweist.

2. L a r v e n , 11 u n d 12 T a g e n a c h N e u r u l a t i o n . A b b . 5 u n d 6 .

Die Bezirke dermalen Melanophoren haben im Kopf und Rumpf stark zugenommen. Die Kopfoberseite ist jetzt fast vollständig schwarz, und im Rumpf fliessen dorsale und ventrale schwarze

Bereiche nahezu zusammen. Jetzt ist auch im Gegensatz zu allen Urodelen die Bauchfläche über der sich entwickelnden Darmspirale (Abb. 6, MD) mit zahlreichen Melanophoren und Guanophoren (gu) besetzt. Die Pigmentierung des Schwanzes hat sich nicht verändert; nur haben sich die Melanophoren weitgehend zu einem zusammenhängenden dichten Netz verbunden. Frei von Melanophoren sind jetzt noch: die Unterseite des Kopfes, die Felder zu beiden Seiten des Herzens, die unteren Teile der Schwanzmyotome.

Ein zweites, gegenüber den Urodelen sehr charakteristisches Pigmentierungsmerkmal hängt mit der Abhebung der Epidermis von der Cutis zusammen. Bei den Urodelen liegen beide Hautschichten dauernd dicht aufeinander. Infolgedessen sind ihre dermalen Melanophoren in gleicher Weise mit der Unterseite der Epidermis wie mit der Aussenfläche der Cutis in Kontakt. Wenn sich bei der *Hyla*-Larve infolge der Ausbildung des lockeren Zwischengewebes die Epidermis von der Cutis abhebt, bleiben die dermalen Melanophoren alle an der Cutis. Die Epidermis bleibt frei von Pigmentzellen. Die Abbildungen 5 und 6 sind hierfür sehr bezeichnend.

Im Schwanzabschnitt bleiben beide Hautschichten einander benachbart. Die Melanophoren behalten hier wie bei den Urodelen ihre Beziehung zu beiden Grenzflächen.

Über die Guanophoren wurde schon auf Seite 14 berichtet. Sie erscheinen im Rumpf der *Hyla* viel früher — schon in der zweiten Woche nach der Neurulation (Abb. 6) — als bei *Triton* oder *Amblystoma*.

3. Ältere Larven. Alter 4 Wochen und mehr.

Im Kopf und Rumpf ist die Besiedelung mit dermalen Melanophoren noch etwas umfangreicher; die hellen Zwischenräume sind infolge dessen noch schmaler geworden. Das Melanophoren- und Guanophorenmuster ist jedoch im wesentlichen gleich geblieben. Neben den dermalen Melaninzellen, die der Cutis anliegen, sind jetzt auch epidermale Melanophoren erschienen. Sie besiedeln die Innenfläche der Epidermis, also die „äußere Hülle“.

Auf die Pigmentierung in den Wochen vor der Metamorphose brauchen wir, da sie für die Chimären keine Rolle spielt, nicht einzugehen.

V. GENAUERE BESCHREIBUNG EINZELNER PIGMENTCHIMÄREN.

Im folgenden sind eine Reihe typischer Fälle genauer beschrieben. Wie aus der Einleitung hervorgeht, lauten die dabei sich stellenden wichtigsten Fragen wie folgt:

1. Welche Arten von ordnungsfremden Pigmentzellen treten auf: dermale Melanophoren? epidermale Melanophoren? Guanophoren? Lipophoren?
2. Haben die vorhandenen ordnungsfremden Pigmentzellen ihre herkunftsgemässe typische Grösse und Form?
3. Entwickeln sie sich in normaler Menge, wie sie der Spenderart oder der Art des Wirts entsprechen würde?
4. Bilden sie ein herkunftsgemässes Muster oder richten sie sich ganz oder teilweise nach dem Wirtsmuster, also nach ihrer neuen Umgebung?
5. Bleiben die ordnungsfremden Pigmentzellen, wenn sie sich ausgebildet haben, während der ganzen Larvenentwicklung bis über die Metamorphose hinaus erhalten?

Die nachfolgende Beschreibung ordnet die Experimente in zwei Hauptgruppen:

- A. Einseitige Implantate mit nachfolgenden doppel-
seitigen, aber gemischten Besiedelungen.
- B. Doppelseitige Implantate mit Querzonen
reiner Hylä-Pigmentierung.

In jeder Hauptgruppe sind jeweilen die Transplantationen von Hylä auf Axolotl und auf Triton (*palmatum* und *alpestris*) für sich gruppiert und in jeder Gruppe folgen sich: Rumpf-Implantate, dann Vorderrumpf- und Kiemenbereich-Implantate. Die auf die Pigmentierung sich beziehenden Zeitangaben sind, wie schon bemerkt, vom Schluss der Neuralrinne, d. h. vom Operationstag an gerechnet. Für die normalen Zeiten vom Beginn der Furchung an müssen 3 Tage zugezählt werden. Doch wurde die Entwicklung vor der

Operation sehr oft künstlich verzögert, um Neurulen der beiden verwendeten Formen gleichzeitig zur Verfügung zu haben. Deshalb wird vom Operationsstadium an gerechnet.

GRUPPE A: EINSEITIGE WULSTIMPLANTATE.

Die Wulststücke wurden in allen Fällen auf der entsprechenden Seite des Wirts, aber in verschiedenem Grade orthotop eingesetzt.

1. — Hyla-(Laubfrosch-)Implantate in Axolotl.

FALL I. Einseitige Verpflanzung von Hyla-Neuralwulst in den vorderen Rumpfbereich einer Axolotl-Neurula (schwarze Rasse, Prot. Ax Hy 2 IV).

1. Operation. 23.IV.40.

Ein kleines Stück der rechten Hyla-Leiste aus der mittleren Rumpfreigion wurde rechts seitlich in den vordersten Rumpfbereich einer Axolotl-Neurula eingepflanzt. Siehe Abb. 7; Skizze 1 Tag nach Operation.

2. Beschreibung der Entwicklung.

29.IV. Abb. 8a und b. Embryo mit stummelförmigen Kiemen. Das Implantat liegt hinter der Kiemenregion und ragt rechts der Mediane als Kamm etwas über die Rückenlinie hinaus. Es sind sehr zahlreiche dermale Hyla-Melanophoren aufgetreten. Sie sind im dorsalen Kopfbereich bis in die Kiemenzone nach vorn, im vorderen Rumpfbereich nach der Bauchfläche hin bis an die Dottergrenze gewandert. Unter den Kiemen erstreckt sich eine schmale Schar bis in die Herzgegend. Die Besiedelung ist auf beiden Seiten ungefähr gleich. Die hintere Grenze der Hyla-Besiedelung deckt sich mit der hinteren Grenze des Implantats. Dieses selbst enthält ähnlich wie der Flossensaum des Wirts nur wenige Pigmentzellen.

4.V. Abb. 9. Larve mit verzweigten Kiemen. Das Pigmentierungsbild ist ähnlich wie am 29.IV; die Ax-Zellen (ax) sind dunkler geworden. Die Hy-Melanophoren sind etwas verschieden gross, bleiben aber hinter der Grösse der Axolotl-Melano-

phoren immer um ein vielfaches zurück. Zu den Hyla-Melanophoren sind nun, aber nur auf der rechten Seite (der Implantat-

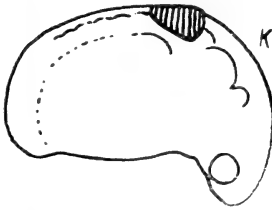


ABB. 7.

Fall I. Prot. Ax Hy 2, IV, Skizze der Lage des hy-Implantats (schraffiert) am Tag nach der Operation. Der Keim hat Harrison-Stadium 26 erreicht. Das implantierte Gewebe ragt etwas buckelig über die Fläche des Keimes heraus. K = Kiemenbuckel.

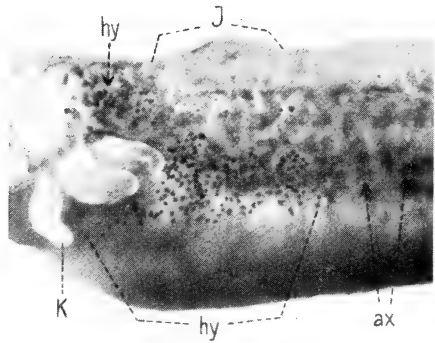


ABB. 8 b.

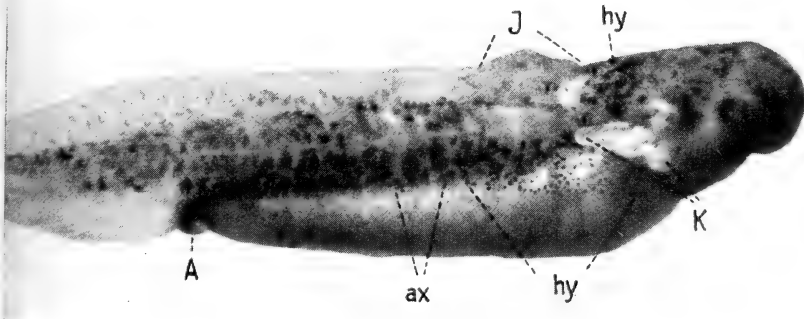


ABB. 8 a.

ABB. 8 a und b. Ansicht der Larve von Fall I am 29.IV.40, 6 Tage nach der Implantation. Abb. 8 a: Gesamtansicht von rechts, Implantatseite (Vergr. 15 \times). Abb 8 b: Teilansicht von links (Vergr. 20 \times). ax = dermale Melanophoren von Axolotl; hy = dermale *Hyla*-Melanophoren; A = After; J = Implantat; K = Kiemen.

seite) auch Guanophoren gekommen, in der Abb. als kleine helle Flecke (gu) erkennbar. Die Bauchfläche ist unpigmentiert geblieben.

18.V. Larve mit kleinen Vorderbeinstummeln. $2\frac{1}{2}$ Wochen nach der Operation. HARRISON Stad. 39.

Es sind nur mehr wenige kleine schwarze Punkte dicht hinter der Kiemenregion zu finden, die als Hyla-Melanophoren gedeutet werden können (ähnlich wie bei Fall VIII, Abb. 33).

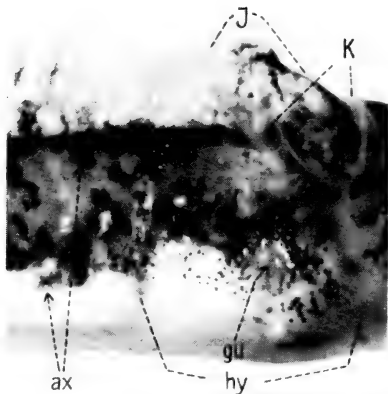


ABB. 9.

Teilansicht der gleichen Larve, 11 Tage nach der Operation (4.V). Implantatseite. Das Implantat (J) ist als Höcker am Vorderende des Flossensaumes erkennbar. Bei gu Hyla-Guanophoren. Vergr. $20\times$.

27.VI. Larve mit 4-zehigen Vorderbeinen und kurzen Hinterbein-Anlagen. Keine Melanophoren und Guanophoren vom Hyla-Typus mehr nachweisbar.

3. Zusammenfassung.

a) Während der ersten Entwicklungszeit (ca. 2 Wochen) sind synchron mit der Bildung und Aussaat der dermalen Axolotl-Melanophoren auch Hyla-Melanophoren gebildet worden und in das ordnungsfremde Wirtsgewebe eingewandert. Das gleiche gilt für Hyla-Guanophoren, wobei zu bemerken ist, dass Axolotl im entsprechenden Stadium überhaupt noch keine Guanophoren in der Körperhaut besitzt.

b) Die Grösse und Form der Hyla-Pigmentzellen ist nach genauer Untersuchung von aussen her typisch Hyla. Eine eingehendere mikroskopische Untersuchung wurde allerdings nicht durchgeführt.

c) Mit Rücksicht auf die grosse Zahl von Hyla-Melanophoren muss man annehmen, dass trotz des fremden Wirts eine normale Entwicklung dieser Hyla-Zellen stattgefunden hat.

d) Der dem Implantat zugeordnete Besiedlungsbezirk ist an den Melanophoren gut nachweisbar. Er umfasst die zum Implantat gehörende Querzone und die Nachbarbereiche.

e) Obgleich Hyla-Wulst nur rechts eingesetzt wurde, ging die Auswanderung der Hy-Melanophoren ziemlich symmetrisch

nach beiden Seiten (vergl. Abb. 8a und b). Die Guanophoren-Besiedelung dagegen scheint stärker an die Implantatseite gebunden zu sein.

f) Die Melanophoren zeigen zwar die herkunftsgemässen artigen Charaktere, ordnen sich aber in mancher Hinsicht deutlich dem Wirtsmuster ein. Vor allem wandern sie, wie die Axolotl-Melanophoren, ventral nur bis in die Grenzzone des Dotterbereichs. In keinem Stadium besiedeln sie, wie dies bei Hyla am Ende der 2. Woche (nach der Neurula) geschieht, die eigentliche Bauchfläche.

Die Einwanderung der Hyla-Melanophoren in die Haut über dem Herzen zeigt das für Hyla typische Bild — zahlreiche Pigmentzellen auf einem „Strässchen“ gegen den Herzbereich hin. Dies wäre herkunftsgemässes Verhalten. Jedoch findet eine topographisch ähnliche, wenn auch viel zellenärmere Wanderung auch bei Axolotl im gleichen Stadium statt.

g) In der drei Wochen alten Larve ist der Bestand an Hyla-Melanophoren stark zurückgegangen. Im Alter von 2 Monaten hat das Pigmentierungsmuster reinen Axolotltypus und besteht nur mehr aus Axolotlzellen.

FALL I A—E. Parallelbeispiele zu Fall I.

Es wurde Hyla-Wulst, meistens aus der präsumptiven mittleren Rumpfregeion, in 5 weiteren Fällen einseitig in die Vorderrumpf- und die hintere Kopfregion von gleichaltrigen Axolotl-Keimen eingepflanzt. Immer waren Spender und Wirt junge Neurulen (HARRISON, Stad. 16).

Alle 6 Fälle verliefen identisch oder sehr ähnlich wie das ausführlich beschriebene Beispiel und zeigen damit das gesetzmässige Verhalten der Chimären: Zuerst erschienen reichlich dermale Hy-Melanophoren auf beiden Seiten in der Schulter- und Kiemenregion. Einzelne Zellen wanderten weit nach vorn in den Kopfbereich. Nur in einem Fall war die Zahl der Melanophoren geringer. In 5 Fällen traten etwas später auch Guanophoren auf, wie bei Fall I überwiegend auf der Implantatseite. Auch die Höckerform des Implantats am Vorderende des Flossensaumes entspricht Fall I. -- 2 Tiere wurden bis über 2 Monate weiter gezüchtet. Ca. 3 Wochen nach der Operation ist bei ihnen die vorher ziemlich breite Zone

der Hy-Melanophoren stark verschmälert. Man findet dann Hy-Zellen nur mehr in geringerer Anzahl dicht hinter den Kiemen. In noch späteren Stadien haben die beiden Larven reines Axolotl-Muster. Da es sich um Axolotl handelt, metamorphosieren sie nicht.

FALL II. Einseitige Einpflanzung von Hyla-Wulst in die mittlere Rumpfregeion einer Axolotl-Neurula (schwarze Rasse. Prot. AxHy 5 II).

1. Operation. 5.V.40.

Es wurde rechtsseitiger Wulst vom Vorderrumpf der Hyla-Neurula in den Mittelrumpf der Axolotl-Neurula wiederum rechtsseitig eingepflanzt. Für Entnahme- und Einpflanzungsort siehe Abb. 1a und b. Urdarmdach-Unterlagerung wurde nicht mitgenommen.

2. Beschreibung der Entwicklung.

11.V. Stad. HARRISON 36. Das Tier hat synchron mit den

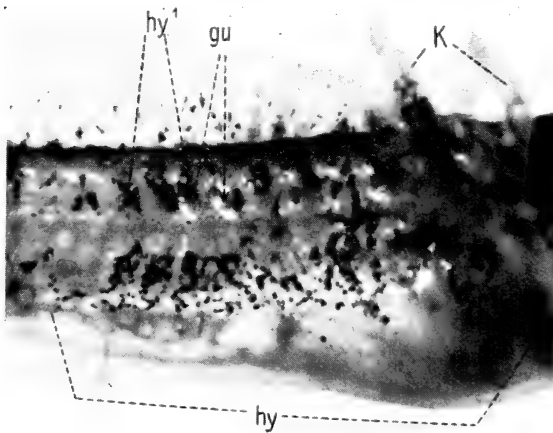


ABB. 10.

Fall II, Prot. Hy Ax 5 II. Implantationsskizze siehe Abb. 1 a und b. Rechte Seitenansicht (Implantatseite) der Larve am 20.V, 15 Tage nach der Operation. Sehr umfangreiche Besiedelung mit dermalen Hy-Melanophoren. Bei hy¹ netzig verbundene Hy-Zellen (die einzelnen Zellen lassen sich noch eben erkennen). Zahlreiche Guanophoren (z. B. bei gu). K = Kiemen. Photo. Vergr. 20 ×.

Axolotl-Melanophoren dermale Hyla-Melanophoren gebildet. Diese sind nach beiden Seiten ausgewandert, jedoch rechts (auf der Implantatseite) zahlreicher. Ventral gehen sie ebenso weit wie die Melanophoren des Wirts selbst.

17 u. 20.V. (Abb. 10 vom 20.V.) Die Hyla-Melanophorer sind zahlreicher geworden und nehmen in der Abbildung mit hy bezeichneten Raum ein. Sie haben sich zum Teil zu netzigen

undeutlich segmental angeordneten Paketen verbunden, die nicht immer leicht von den grossen Ax-Zellen unterschieden werden können. Komplexe dieser Art finden sich bei hy 1. Ausserdem sind, wiederum ganz überwiegend auf der Implantatseite, zahlreiche Guanophoren (gu) erschienen¹. Sie gehören, da Axolotl-Guanophoren erst später auftreten, zu Hyla und finden sich auch nur in dem durch die Hyla-Melanophoren bezeichneten Bereich. Die Hyla-Melanophoren verhalten sich Axolotl-gemäss, indem sie wie in Fall I die *ventrale Rumpffläche* freilassen, aber Hyla-gemäss in der undeutlich segmentalen Anordnung (vgl. Abb. 4). Weder für die Spender- noch für die Wirtsart typisch ist die Bildung einer pigmentarmen Seitenzone im mittleren Bereich der Rumpfmotome. Wir werden diesen Charakter bei den Triton-Hyla-Chimären wiederfinden.

27.V. Das Tier hat HARRISON Stad. 39 mit kurzen Vorderbeinknospen erreicht. Es bewegte sich noch, war aber nicht mehr normal: kein Herzschlag, keine Blutzirkulation in den Kiemen. Die Hyla-Melanophoren waren im Rücken und in den Seiten des Rumpfes noch ähnlich angeordnet wie am 20.V., die Bauchfläche auch hier, 3 Wochen nach der Neurulation, pigmentfrei. Das Tier wurde fixiert und in Schnittserien in bezug auf die Ausbildung der Spinalganglien auf der Implantatseite untersucht. Hierüber wird in einer späteren Arbeit berichtet werden.

3. Zusammenfassung.

a) Es sind wie in Fall I während der ersten Entwicklungszeit (synchron mit der Einwanderung der Axolotl-Zellen) sehr zahlreiche dermale Hyla-Melanophoren und -Guanophoren in einen grossen Rumpfbezirk des Wirts eingewandert. (Axolotl bildet während dieser Periode keine eigenen Guanophoren.) Die Implantation geschah nur auf der einen Seite. Die Auswanderung der Melanophoren geschah wie in Fall I nach beiden Seiten; die Guanophoren wanderten überwiegend nach der Implantatseite.

b) Die Grösse und Form der Hy-Melanophoren ist typisch Hyla, also rein herkunftsgemäss. Auch die Neigung zu netziger Verbindung ist herkunftsgemäss. Zahlenmässig dürfte die Produktion von Hy-Melanophoren normal für Hyla sein. Eine Hemmung

¹ Die nicht abgebildete linke Seite hat nur eine deutliche Guanophorenzelle.

scheint nicht zu bestehen. Eine genauere zahlenmässige Schätzung ist schwierig.

c) Die Hy-Zellen ordnen sich wie bei Fall I in einem Merkmal dem Wirtsmuster ein; sie halten gegenüber der Bauchfläche die gleiche seitliche Pigmentierungsgrenze wie die Axolotl-Zellen ein, auch in Stadien, in denen bei Hyla die Bauchfläche sehr reichlich von Melanophoren besiedelt wird.

d) Ausserdem ist an der Rumpfseite eine Art Streifenmuster ausgebildet, wie wir es ähnlich bei den Triton-Hyla-Chimären finden werden. Im vorliegenden Fall ist jedoch (im Gegensatz zu den Tritonfällen) diese Anordnung nicht wirtsgemäss. Im Axolotl-Rumpf sind die Melanophoren gleichmässig zerstreut.

e) Die Besiedelung der mittleren Rumpfreigion mit Hy-Melanophoren (und -Guanophoren) ist 3 Wochen nach der Implantation noch in voller oder beinahe voller Stärke erhalten. Dieses Resultat steht im Gegensatz zu den Besiedelungen der Kiemenregion, wo nach 3 Wochen fast keine Hy-Melanophoren zu finden waren, betrifft aber eine andere Körperregion.

2. — Hyla-(Laubfrosch-)Implantate in Triton.

FALL III. Hyla-Wulst aus Schwanzregion in die hintere Rumpfreigion einer *palmatus*-Neurula linksseitig eingepflanzt. (P Hy 3, 6.)

1. Operation. 2.V.40.

Die Verpflanzung geschah bei älteren Neurulen mit genäherten Neuralwülsten. Über die Lage des Implantats orientiert Abb. 11, nach einer 23 Stunden nach der Operation gezeichneten Skizze. Die Neuralplatte hat sich geschlossen.

2. Beschreibung der Entwicklung.

9.V. Es sind zahlreiche dermale Melanophoren vom Hyla- und vom Tritontypus sichtbar geworden. Sie sind an der Grösse sehr leicht zu unterscheiden. Die Abb. 12 *a* und *b* geben die charakteristische Pigmentzellenmischung auf beiden Körperseiten wieder (Vergr. 15 und 20×). Die Hyla-Zellen sind, wie in den schon

beschriebenen Fällen, nach beiden Seiten gewandert, obgleich der fremde Wulst nur auf der linken Seite eingepflanzt worden war. Die Zellenzahl ist auf der rechten Seite etwas grösser als links.

Auf beiden Seiten haben sich die Hy-Zellen weitgehend in das Streifenmuster des Wirts eingeordnet;

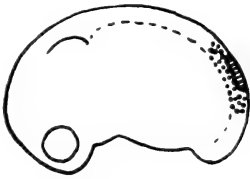


ABB. 11.

Fall III, P Hy 3, 6. *Triton palmatus*-Keim mit linksseitiger *Hyla*-Leiste in Rumpffregion, Prot. Skizze am 3.V.40, 1 Tag nach der Operation. Schraffiert: oberflächliches Implantat; punktiert: Implantat von Wirtsgewebe überwachsen.

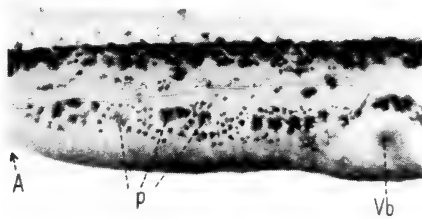


ABB. 12 b.

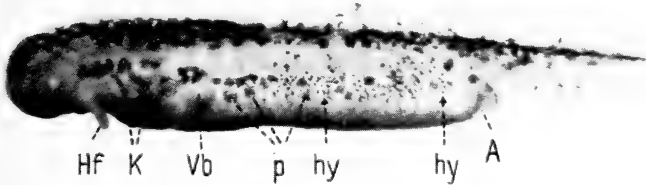


ABB. 12 a.

ABB. 12 a und b. — Gleicher Keim wie Abb. 11 am 9.V (7 Tage nach der Operation). Larve mit kurzen Kiemenstummeln. Vorderbeinanlagen als flache Buckel sichtbar. 12 a: linke = Implantatseite (Vergr. 15 ×). Abb. 12 b: Teilansicht von rechts (Vergr. 20 ×). Auf beiden Seiten, besonders in 12 b, deutlich gemischte Bestände von grossen dermalen grauen *palmatus*-Melanophoren (p) und kleinen schwarzen *Hyla*-Melanophoren (hy). A = After; HF = Haffaden; K = Kiemenstummel; Vb = Vorderbeinbuckel.

der mittlere Myotombereich blieb, wie bei normalen *palmatus*-Larven, weitgehend pigmentfrei. Die wenigen in der freien Zone vorhandenen Melanophoren — zum grösseren Teil *Hyla*- zum kleineren *palmatus* — sind zweifellos meistens Auswanderer auf dem Wege nach der Dotterzone.

14.V. (Abb. 13 a und b; Larve hat stummelförmige Vorderbeine mit Andeutung zweier Zehen). Dermale Melanophoren: Der Grössenunterschied zwischen den Hy- und Triton-Melanophoren (p) ist sehr deutlich. Das Muster ist ähnlich wie am 9.V.; jedoch ist der Pigmentstreifen an der Dottergrenze nicht mehr so klar gegen die pigmentfreie Muskelbahn abgehoben. Diese ist vor allem im ventralen Teil von Hy-Zellen besiedelt.

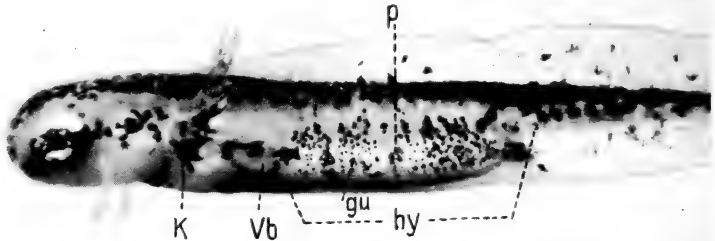


ABB. 13 a.

Abb. 13 a und b. Gleicher Keim wie Abb. 11. Stadium vom 14.V, 12 Tage nach der Operation. Larve mit verzweigten Kiemen. Vorderbeine (Vb) stummelförmig, am Ende ausgerandet (Zehenanlage).

Abb. 13 a: Implantatseite. Übersicht (Vergr. 15 ×).

Abb. 13 b: Teilansicht von rechts (Vergr. 20 ×). Auf beiden Seiten bestehen die dorsalen Pigmentstreifen vorwiegend aus *palmatum*-Melanophoren, die Dotterstreifen aber aus *Hyla*-Melanophoren, diese undeutlich segmental angeordnet. Zwischen den zahlreichen *Hyla*-Zellen einzelne oder kleinere Gruppen von *palmatum*-Zellen. gu = Guanophoren (*Hyla*), in der Reproduktion (13 a) kaum zu sehen. Abkürzungen wie bei Abb. 12.

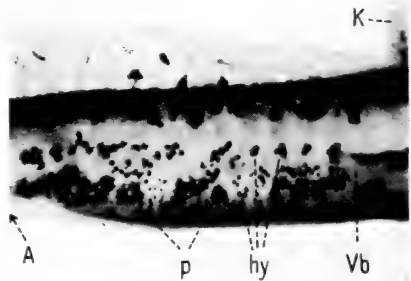


ABB. 13 b.

worden. Auch hier, wie in Fall II, ist eine undeutlich metamere Anordnung sichtbar.

Guanophoren: Ausser den Melanophoren sind jetzt, und zwar ausschliesslich an der linken Seite der Larve, der Implantatseite, auch Guanophoren aufgetreten. Sie treten leider in Abbildung 13 a nicht deutlich hervor; die Originalphoto zeigte sie einwandfrei.

Charakteristisch ist das *Mass der Auswanderung*: Von den *palmatus*-Melanophoren bleibt eine grosse Zahl im dorsalen Streifen und nur eine Minderzahl gelangt bis zur seitlichen Dotterzone. Von den Hy-Zellen dagegen hat in der gleichen Zeit die Mehrzahl die Dotterzone erreicht und nur eine Mindérzahl ist dorsal geblieben. Die Wandertendenz der Hy-Zellen ist also trotz des fremden Wirts grösser oder früher wirksam als diejenige der *palmatus*-Zellen.

Die Besiedelungszone der Hyla-Zellen geht in der Längsrichtung über die ursprüngliche Implantatgrenze hinaus. Der rechtsseitige Hyla-Bezirk reicht vom After bis nahe an den hinteren Rand des Vorderbeinbuckels (Abb. 12 *b*). Links ist die Zone etwas kürzer.

Auf beiden Seiten sind die Hy-Zellen, wie Abb. 12 und 13 zeigen, um ein *mehrfaches* zahlreicher als die viel grösseren *palmatus*-Melanophoren. Es sind auf der rechten Seite (Abb. 13*b*) im Dotterstreifen etwa 70 sicher ansprechbare Hy-Zellen und ca. 20 fertig ausgebildete, sicher deutbare *palmatus*-Zellen vorhanden; die Zugehörigkeit des Restes verzweigter kleinerer Melanophoren ist nicht sicher zu bestimmen. Zum Teil handelt es sich wohl um heranwachsende *palmatus*-Zellen.

20.V. 18 Tage nach Operation (nicht abgebildet). Larve mit 2—3-zehigen Vorderbeinen. Viele dermale Hyla-Melanophoren haben sich netzartig zu Komplexen verbunden, ein Vorgang, der auch für Hyla selbst charakteristisch ist, dort aber in wesentlich früherem Stadium beginnt. Ein Teil der Komplexe ist segmental angeordnet, vor allem auf der linken Seite. Die Zahl der Hy-Zellen hat wohl etwas abgenommen; doch lässt sich schwer genauer bestimmen, wie viele einzelne Hy-Zellen an einem grösseren Hyla-Komplex beteiligt sind. Die Guanophoren haben sich etwas vermehrt. Sie liegen auch in diesem Stadium (mit Ausnahme weniger Zellen rechts am dorsalen Flossensaum) noch ausschliesslich auf der linken Seite und gehören alle zu Hyla. Die Schulterregion, Kopf- und Schwanzregion, wo keine Hyla-Besiedelung stattfand, haben keine Guanophoren.

7.VI. Die 5 Wochen alte Larve hat nahezu fertige Hinterbeine. Die dermalen *palmatus*-Melanophoren sind jetzt, wie bei normalen *palmatus*-Larven dieses Alters, gleichmässig über den ganzen Körper zerstreut. Das Streifenmuster ist verschwunden. Die *palmatus*-

Melanophoren sind gleichmässig verteilt. Es sind fast keine sicheren Hyla-Melanophoren mehr zu sehen. Nur noch wenige Einzelpunkte können (ähnlich wie in Abb. 22 und 33 a) als Hyla angesprochen werden. Auch Komplexe von Hyla-Melanophoren sind kaum mehr vorhanden.

22. VI. Keine *Hyla*-Pigmentzellen mehr. Reines *palmatus*-Muster.

Das Tier war am 1. VII. verwandelt und konnte aus der Zuchtshale entkommen, die nicht rechtzeitig mit Gaze überspannt worden war.

3. Zusammenfassung.

Es gelten die für den Axolotl-Fall II formulierten Ergebnisse auch für das *palmatus-Hyla*-Experiment.

a) Während der ersten Zeit (im vorwiegenden Fall mindestens während 2 Wochen) normale herkunftsgemässe Entwicklung von dermalen Hyla-Melanophoren und -Guanophoren.

Darüber hinaus ergibt sich für die Musterbildung folgendes:

b) Während der ersten Larvenstadien Einordnung der Hyla-Melanophoren in das Wirtsmuster: keine Besiedelung der ventralen Fläche; ausserdem, besonders deutlich in den jüngeren Stadien, Einordnung in das Triton-Streifenmuster. Der grössere Teil der seitlichen Rumpfmuskulatur bleibt weitgehend frei. In späteren Stadien verwischt sich diese Einordnung. Die Komplexe der Hyla-Melanophoren haben dann einen Teil der Rumpfbahn, die bei Tritonlarven dieses Alters unpigmentiert bleibt, besiedelt. Verglichen mit Hyla-Larven gleichen Alters ist aber auch dann das Muster noch stark Tritonartig, also wirtsgemäss. In der segmentalen Anhäufung der Hyla-Zellen zeigt sich jedoch wiederum der Einfluss von Hyla.

c) In alten Larvenstadien, ca. 3 Wochen vor Beginn der Verwandlung, sind die Hyla-Melanophoren fast vollständig verschwunden. Zugleich scheint die Besiedelung mit *palmatus*-Melanophoren entsprechend zugenommen zu haben. Es finden sich keine Lücken. Der von den Hyla-Melanophoren frei gegebene Raum ist von *palmatus*-Pigmentzellen besetzt. (Vergl. hiezu den Fall VII, S. 469, mit doppelseitigem Implantat.)

FALL III A. Parallellfall zu III. Hyla-Leiste aus Schwanzregion in hintere Rumpffregion einer *palmatus*-Neurula linksseitig eingepflanzt (Prot. P Hy 3, 4).

Der Versuch verlief sehr ähnlich wie Fall III: Auswanderung der dermalen Hy-Melanophoren ungefähr gleich stark nach beiden Seiten. Auch die Guanophoren sind hier beidseitig gewandert, nach der Implantatseite etwas ausgiebiger als nach der Gegenseite. Die Hy-Melanophoren sind am 5. Tag nach der Operation deutlich in das Streifenmuster des Wirtes eingeordnet (ähnlich Abb. 12 des Falles III). Am 13. Tag haben sie ihren Bezirk vom Dotterstreifen aus stärker nach dorsal erweitert mit Andeutung von Metamerie (ähnlich Abb. 13). Die Bauchfläche bleibt immer pigmentfrei (wie Fall III). 4½ Wochen nach der Operation ist, ähnlich wie in Fall III, und zwar besonders gegen den Bauchbereich hin der grösste Teil der Hyla-Melanophoren verschwunden. Nur im Bereiche des früheren dorsalen Streifens finden sich noch einige Komplexe von Hy-Zellen. Im übrigen hat das Tier nun das zerstreute reine *palmatus*-Muster. Es metamorphosierte Mitte Juli.

FALL IV. Hyla-Wulst in Vorderrumpf und hinterste Kiemenregion einer Neurula rechtsseitig eingepflanzt. (Prot. P Hy 3, 1.)

1. Operation. 2.V.40.

Als Spender diente eine *Hyla*-Neurula mit breiter Platte (ähnlich HARRISON 16), als Wirt eine etwas ältere *palmatus*-Neurula mit schmaler Platte (wie HARRISON Stad. 18). Es wurde bei der Verpflanzung kein Hyla-Mesoderm mitgenommen. Über die Lage des Implantats orientiert Abb. 14, Zeichnung am Tag nach der Operation. Das am Tag vorher im rechten Neuralwulst eingesetzte Stück liegt jetzt median rechtsseitig und bildet im vorderen Teil einen Buckel.

2. Beschreibung der Entwicklung.

7.V. 5 Tage nach Operation. Abb. 15, Körperausschnitt, Vergr. 20 ×. Das Implantat (J) bildet im Rückensaum einen stark

vorstehenden Höcker (siehe auch Abb. 16). Die dermalen *Hyla*-Melanophoren haben überwiegend die rechte Körperseite, die Implantatseite, besiedelt. (Hier sind die Melanophoren im dorsalen und im

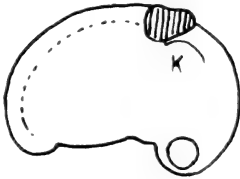


ABB. 14.

Fall IV, Prot. P Hy 3, 1. *Triton palmatus*-Keim mit rechtsseitigem *Hyla*-Wulst, am 3.V.40, Skizze 1 Tag nach Operation. Der vordere Teil des Implantats liegt über dem hinteren Bereich des flachen Kiemenbuckels (K). Der hintere liegt dorsal von der Vornierengegend.

streifen teil. Auch der Herz-
bereich ist, und zwar über-
wiegend von rechts her, mit
Hyla-Zellen besiedelt worden.

9.V. Abb. 16 (Vergrößerung
15 ×). Keim 7 Tage nach
Operation. Der Grössenunter-
schied zwischen den *Hyla*-
und den *palmatus*-Zellen ist un-
gemein deutlich. Der Farbton
der *Hyla*-Zellen ist durch-
schnittlich dunkler schwarz
als derjenige der *palmatus*-Mela-
nophoren. Die Reproduktionen
geben dies nur teilweise wieder,
(vgl. z. B. die hy-zellen mit
den p-zellen der Kopfregion
bei Abb. 16). Am deutlich-
sten ist für diesen Farbunter-
schied Abb. 20 b.

Dotterstreifen sehr zahlreich, während der Dotterstreifen der nicht abgebildeten linken Seite nur 9 *Hyla*-Zellen enthält). Der besiedelte Bereich rechts beginnt dicht hinter den Kiemen und greift nach hinten bis über die Rumpfmittle aus (vgl. das Übersichtsbild Abb. 16). Die Farbzellen sind also nach hinten über die Implantatzone hinaus gewandert. Der grösste Teil der *Hyla*-Melanophoren ordnet sich in das **Wirtsmuster** ein und nimmt an den beiden längs verlaufenden Streifen, dem Rückenstreifen und dem Dotter-

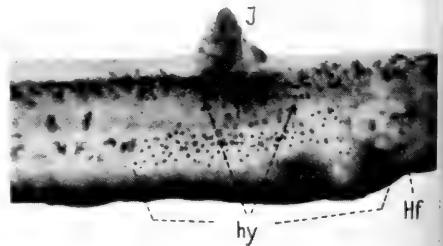


ABB. 15.

Keim von Abb. 14, am 7.V, 5 Tage nach der Operation. Körpausschnitt von Kiemen- und Haftfadenbereich bis Hinterrumpf; rechte Seite. Die dermalen Melanophoren von *palmatus* sind schon stark verzweigt haben aber noch nicht ihre volle Grösse erreicht. Die *Hyla*-Zellen sind schwärzer als die *palmatus*-Zellen. Hf = Haftfaden; hy = *Hyla*-Melanophoren; J = Höcker, durch da Implantat gebildet. Vergr. 20 ×.

Wie in Abb. 15 sind auch in 16 die Mehrzahl der Hyla-Zellen in das Streifenmuster eingeordnet und es sind die Muskelsegmente freigelassen. Nur in der Mitte ist (wie in Abb. 15) der Pigmentzellenfreie Streifen eingeengt. Die Anzahl der Hyla-Zellen ist ungefähr dieselbe geblieben wie am 7.V. Die (nicht abgebildete) linke Körperseite ist, wie am 7.V., nur schwach mit Hyla-Zellen besetzt.

Der Abstand zwischen den einzelnen Melanophoren scheint gesetzmässig zu sein. Sie halten bestimmte Zwischenräume ein. Dies wird gerade bei der Hyla-Besiedelung des Dotterstreifens der rechten Seite (in Abb. 15) sehr deutlich.

Der flache Buckel der Vorderbeinanlage (Vb) der rechten Seite ist fast ausschliesslich mit Hyla-Zellen besiedelt. Dies ist insofern

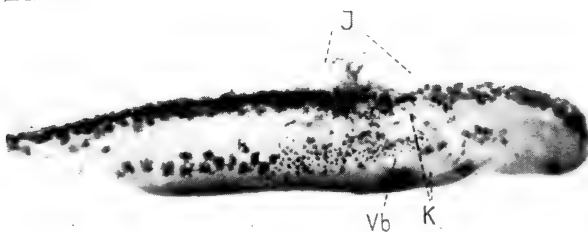


ABB. 16.

Keim von Abb. 14, am 9.V, 7 Tage nach der Operation; rechte Seite, Übersichtsbild. Kiemen mit ersten Seitenästen. J = Implantat; K = Kiemen; Vb = Vorderbeinanlage. Vergr. 15 ×.

wirtsgemäss, als Hyla im gleichen Entwicklungsalter noch kaum sichtbare Vorderbeinanlagen hat, die erst viel später mit Pigmentzellen besetzt werden. Der Vorderbeinbuckel der linken Seite trägt *palmatus*-Melanophoren.

14.V. 12 Tage nach Operation. Die Vorderbeine sind lange Stummel mit je 2 Zehenanlagen, GLÄSNER Stad. 40. Der Wirt besitzt noch das typische Streifenmuster mit Rücken- und Dotterstreifen. Die *Hyla*-Melanophoren sind nur mehr zum Teil in dieses Muster eingeordnet. Eine grössere Zahl hat den breiten Myotomraum, den die *palmatus*-Melanophoren freilassen, besiedelt. Auf der rechten Seite (Implantatseite) liegt ein grösserer Guano-phorenkomplex.

7.VI. $4\frac{1}{2}$ Wochen nach Operation. 4-beinige Larve mit zerstreutem Melanophoren-Muster. Die Hyla-Besiedelung ist sehr stark zurückgegangen. Es sind nur noch — und auch dies ohne volle Sicherheit — eine Anzahl kleiner Pigmentpunkte hinter den Kiemen als Hyla-Melanophoren anzusprechen (ähnlich wie in Abb. 33 a, Fall VIII). Ausserdem hat das rechte Bein fast ausschliesslich, aber nicht sehr reichlich Hyla-Zellen.

10.VII. 68 Tage nach der Operation. Das Tier hat metamorphosiert. Länge von Kopf bis Schwanzspitze 29 mm. Das rechte Vorderbein ist auffallend arm an Melanophoren. So weit vorhanden, sind es *palmatus*-Zellen. Dagegen sind das linke Vorderbein und die beiden Hinterbeine normal mit *palmatus*-Melanophoren besetzt. Hyla-Melanophoren sind nirgends mehr nachweisbar, weder am Rumpf noch an den Beinen. — Das Tier wurde am 27.VII. vertrocknet in der Schale gefunden.

3. Zusammenfassung.

Es sind hier nur die Ergebnisse erwähnt, die gegenüber den vorhergehenden Fällen Ergänzungen oder Abweichungen bedeuten.

a) Die dermalen Hyla-Melanophoren sind in sehr grosser Zahl erschienen. Im Gegensatz zu den bisherigen Fällen sind sie hier fast ausschliesslich auf der Implantatseite geblieben. Ihre Zahl ist, auf die gleiche Strecke des Dotterstreifens gerechnet, ungefähr das vierfache der *palmatus*-Besiedelung. Der grösste Teil der Hyla Zellen ordnet sich wie in den andern Fällen in das Streifenmuster des Wirts ein.

b) Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Melanophoren haben eine gewisse Regelmässigkeit. Trotz der grossen Zahl der Hyla-Zellen im Dotterstreifen finden keine netzigen Verbindungen statt. Dies entspricht dem Verhalten der *palmatus*-Zellen und steht im Gegensatz zu Hyla, beruht also offenbar auf Einflüssen des Wirtsgewebes.

c) Der Rückgang der Hyla-Pigmentierung konnte an den dermalen Melanophoren bis über die Metamorphose verfolgt werden. Das reiche Pigmentkleid der sich verwandelnden Laubfroschlarve bleibt gänzlich aus.

FALL V. *Hyla*-Wulst aus mittlerer Rumpfre-
gion rechtsseitig im Vorderrumpf einer
palmatus-Neurula eingepflanzt. (Prot. P
Hy 3, 5.)

1. Operation. 2.V.40.

Bei der Verpflanzung der *Hyla*-Leiste wurde auch Unterlagerung mitgenommen. Der Spender war eine sehr junge, der Wirt eine etwas ältere Neurula. Über den Einpflanzungsort orientiert Abb. 17, Skizze 1 Tag nach der Operation.

2. Beschreibung der Entwicklung.

6.V. Embryo mit kurzen stummelförmigen Kiemenanlagen. Das Implantat sitzt auf der rechten Seite, ist schlecht eingewachsen und bildet einen kammförmigen Wulst über der Schulterregion. Die Pigmentierung besteht wie üblich aus dermalen Melanophoren, deren Verteilung für die folgenden Stadien beschrieben wird.

9.V. Abb. 18a und b, Larve mit rundlichen Vorderbeinbuckeln und verlängert-stummelförmigen Kiemen (wie GLÄSNER Stad. 33). Die beiden Bilder stellen die vordere Körperhälfte in den beiden Seitenansichten dar (Vergr. 20 ×). Das Implantat bildet, in der Schulter- und hinteren Kiemenregion einen niederen Wulst.

Er sitzt dem Rumpf rechts von der Mediane als schräger Lappen auf. Die dermalen *Hyla*-Melanophoren sind vom rechtsseitigen Implantat in gleichem Mass nach der rechten und linken Körperseite ausgewandert. Die meisten liegen nicht mehr im Rückenbereich sondern nahe der Dottergrenze und in der Herzgegend. Sie sind deutlich weiter gewandert als die in der gleichen Zone liegenden *palmatus*-Zellen, deren Mehrzahl dorsal geblieben ist. Der rechte dorsale Längsstreifen ist im Bereich des Implantats unterbrochen (vgl. ausser Abb. 18b besonders auch Abb. 19 vom



ABB. 17.

Fall V, Prot. P Hy 3, 5. Proto-
kollskizze mit Implantat am
3.V, 1 Tag nach der Operation.
Das Implantat sitzt dorsal der
Vornieren- und der hinteren
Kiemenregion.

14.V). Die Lücke ist nur von wenigen *Hyla*- und *palmatus*-Zellen besiedelt.

14.V. Abb. 19, Rückenansicht. Larve mit verzweigten Kiemen und grossen am Aussenende ausgerandeten Vorderbeinanlagen. Die

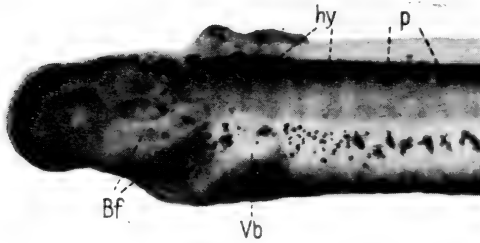


ABB. 18 a.

Abb. 18 a und b.
Keim von Abb. 17, am 9.V, 7 Tage nach der Operation.

Abb. 18 a: Seitenansicht von links;

Abb. 18 b: Teilstück der rechten Seite (beide Vergr. 20 ×). Bf = Haftfaden; hy = Bereich der *Hyla*-Melanophoren; J = Implantat; p = *palmatus*-Melanophoren; Vb = Vorderbeinbuckel.

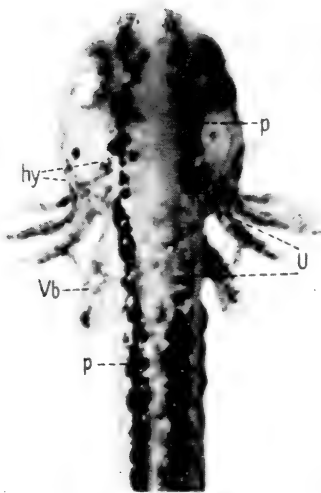


ABB. 19.

Keim von Abb. 17, am 14.V, in Rückenansicht, 12 Tage nach der Operation. Das Bild zeigt die Unterbrechung (U) des dorsalen *palmatus*-Pigmentstreifens im Bereich des Implantats. Vorderbeine (Vb) und Kiemen überwiegen mit *Hyla*-Zellen (hy). Vergr. 10 ×.

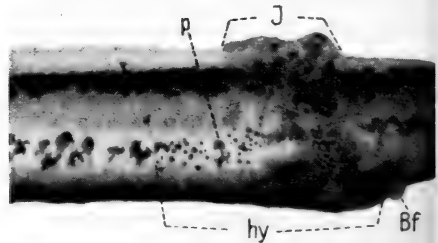


ABB. 18 b.

punktförmigen *Hyla*-Melanophoren (hy) sind besonders auf der linken Körperseite gut von den fladenförmigen *palmatus*-Melanophoren zu unterscheiden. Die Kiemen, ferner die beiden Vorderbeinanlagen haben fast ausschliesslich *Hyla*-Zellen. Der Herzbereich (nicht abgebildet) ist rein *Hyla*-pigmentiert.

Die Abbildung zeigt überdies sehr deutlich die Unterbrechung des rechten dorsalen Streifens des *palmatus*-Musters im Bereich des Implantats,

dessen meiste Melanophoren, wie schon Abb. 19 zeigte, nach der Ventralseite ausgewandert sind.

Abb. 20 *a* und *b*; Photographien nach dem Ende Mai fixierten Tier.

Die Larve hatte Vorderbeine mit drei Zehen und normale Kiemen mit Blutzirkulation. (Sie entspricht GLÜCKSOHN Stad. 46.) Das für die früheren Stadien typische Streifenmuster ist noch vorhanden, geht aber schon stark in die zerstreute Melanophoren-Anordnung

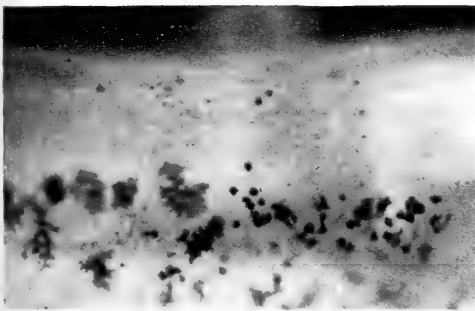
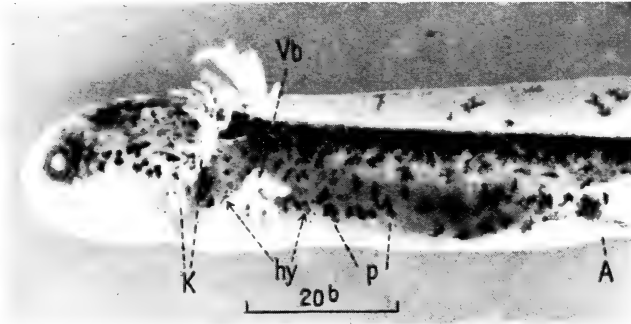


ABB. 20 *a* und *b*.

Keim von Abb. 17, etwa 4 Wochen alt. Photos nach dem fixierten Tier. Abb. 20 *a*: Seitenansicht von links. A = After; K = Kiemen; übrige Bezeichnungen wie in Abb. 18 (Vergr. 22 \times). Abb. 20 *b*: Detailbild aus 20 *a*. Die Lage der abgebildeten Melanophoren ist in 20 *a* angegeben. (Vergr. 60 \times).

der späteren Periode über. Epidermale Melanophoren sind noch nicht ausgebildet. Die dermalen *Hyla*-Melanophoren sind noch vollständig oder fast vollständig erhalten. Sie unterscheiden sich, wie das Detailbild Abb. 20 *b* zeigt, in Form, Grösse und Farbton auch in diesem Stadium und beim konservierten Tier deutlich von den *palmatus*-Zellen: diese sind um ein vielfaches grösser, bräunlich und stark verzweigt, die *Hyla*-Zellen sind klein bis sehr klein, schwarz, ihr Umriss ist kurzzackig. Manchmal sind sie nur

winzige Pünktchen, in diesem Fall möglicherweise schon im Abbau begriffen. Die *Hyla*-Besiedelung reicht mit einzelnen Zellen nach vorn bis in die Labyrinthregion, nach hinten immer noch bis dicht vor die Rumpfmittle. Die meisten Hy-Melanophoren liegen, wie in den vorausgegangenen Zuständen, im ventralen Dotterstreifen. Die Vorderbeine haben überwiegend *Hyla*-Zellen. Die Herzregion ist zweifellos auch jetzt noch von *Hyla*-Zellen besetzt. Da diese jetzt aber stark gehäuft sind, lassen sie sich von *palmatus*-Zellen kaum unterscheiden.

3. Zusammenfassung.

In den jüngeren Stadien verhält sich dieses Beispiel wie die bisherigen mit entsprechenden Implantaten. Darüber hinaus hat sich folgendes ergeben:

a) Die Wandertendenz der *Hyla*-Zellen ist grösser als diejenige der *palmatus*-Zellen. Während von diesen ein grosser Teil im Rückenbereich bleibt, wandern die *Hyla*-Zellen grösstenteils bis an die Dottergrenze oder in den ventralen Herzbereich.

b) Als vielfach beobachtete Erscheinung zeigt dieses Beispiel, dass bei einseitigem Implantat im hinteren Kopfbereich und Schulterbereich der dorsale Längsstreifen in diesem Bezirk unterbrochen wird. Dies kommt dadurch zustande, dass die meisten Pigmentzellen des Hy-Wulstes vermöge ihrer starken Wanderfähigkeit aus dem Implantatbereich auswandern und dieser Verlust durch einwandernde *palmatus*-Zellen von der Gegenseite nur in geringem Grade ausgeglichen wird.

c) Die dermalen *Hyla*-Melanophoren sind auch bei der weit entwickelten, etwa 4 Wochen alten Larve mit dreizehigen Vorderbeinen noch intakt. Sie lassen — wirtsgemäss — die Bauchfläche frei. In einem Parallelfall (VA = P Hy 3, 3) sind sie in der 5 Wochen alten Larve fast alle verschwunden (siehe S. 457).

d) Die Vorderbeine und Kiemen hatten im vorliegenden Fall überwiegend *Hyla*-Pigmentierung. In den Kiemen sind sie, weil eng zusammengedrängt, nicht überall sicher von *palmatus*-Zellen zu unterscheiden.

e) Das Implantat hat hier wie bei ähnlichen andern Fällen (IV, VI) schon auf frühem Stadium einen stark vorstehenden

Lappen oder Kamm gebildet. Alle diese Lappen stimmen im Bau darin überein, dass sie unter einer gut entwickelten Epidermis lockeres Bindegewebe und Hohlräume besitzen. Dieser Bau dürfte demjenigen der larvalen Hyla-Haut entsprechen, bei der sich in der jungen Larve zwischen der Epidermis und der Cutis ein lockeres umfangreiches Bindegewebe entwickelt und dadurch die epidermale Hautschicht von der Kutisunterlage abgehoben wird. Diese Entwicklung legt die Annahme nahe, dass die Neuralleiste nicht nur Pigmentzellenmaterial liefert, sondern auch Elemente des lockeren Zwischengewebes enthält, durch das die Epidermis von der Kutis abgehoben wird. Die auffallenden Wülste oder Lappen im Implantatbereich wären dann als *Hyla*-Bildung zu bewerten.

FALL V A und B. Ähnlich wie Fall V.

Fall V A (P Hy 3, 3).

Implantation am 2.V.40 genau gleich wie in Fall V in Schulterregion, rechtsseitig. Es werden normale Kiemen und Beine ausgebildet und, vor allem rechts, reichlich mit *Hyla*-Melanophoren besiedelt. Der rechte dorsale Längsstreifen ist wie in Fall V auf Schulter- und Kiemenhöhe unterbrochen. Von Interesse sind die alten Larvenstadien bis zur Metamorphose.

5.VI. 4½ Wochen nach Operation. Etwa Stadium 56 nach GLÜCKSOHN. Vorderbeine 4-zehig. Kurze Hinterbeine. Das Streifenmuster der jüngeren Larvenstadien hat dem zerstreuten Muster Platz gemacht. Es sind nur mehr wenige *Hyla*-Melanophoren als einzelne Punkte in der Schulter- und Kiemenregion aufzufinden. Ob das Tier schon epidermale Melanophoren (*palmatus*) gebildet hat, war nachträglich aus der (hier nicht abgebildeten) Photo nicht zu erkennen.

17.VI. Kein *Hyla*-Pigment mehr am Körper.

6.VIII. Das Tier hat metamorphosiert. Gesamtlänge 30 mm. Reine *palmatus*-Zeichnung. Ist später in Zuchtschale vertrocknet.

Fall V B (P Hy 3, 2).

Operation am 2.V.40. Das Implantat sitzt auf der linken Seite etwas weiter vorn als in Fall V, innerhalb der präsumptiven

Kiemenregion. Gleiche Erscheinungen wie in den vorausgegangenen Fällen. Sieben Tage nach der Operation bildet das Implantat links von der Mediane über der Kiemenregion einen hohlen Höcker. Der dorsale Melanophoren-Streifen ist auf der linken Seite in der Implantatzone unterbrochen (vergl. Abb. 21); Kiemen beider Seiten von *Hyla*-Melanophoren besiedelt; Vorderbeine dagegen überwiegend mit *palmatus*-Zellen. Die Haut über dem Herzbereich wird

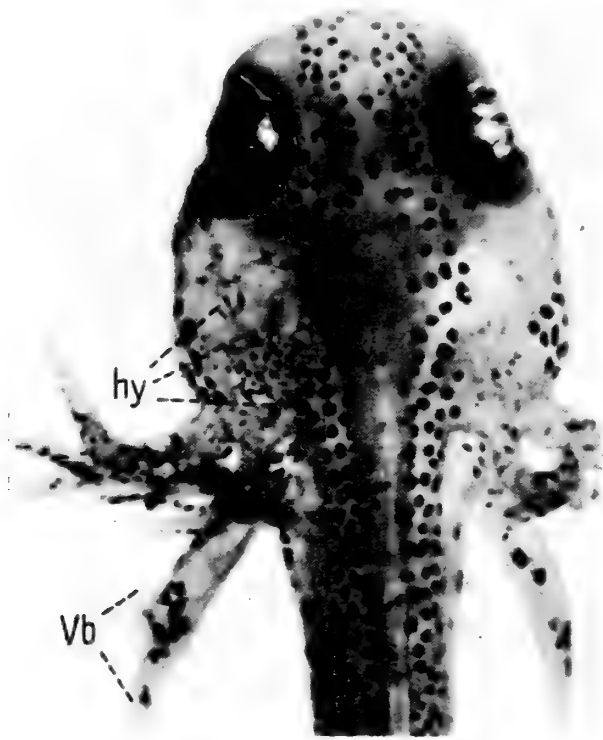


ABB. 21.

Fall V B, P Hy 3, 2. Am 2.V.40 war *Hyla*-Wulst linksseitig in zukünftige Kiemenregion eingepflanzt worden. Larve am 17.V mit zahlreichen *Hyla*-Melanophoren auf beiden Seiten in Kiemen- und Labyrinthgegend (hy). Der dorsale Streifen der *palmatus*-Melanophoren ist auf der Implantatseite (links) unterbrochen, auf der rechten Seite intakt. Vergr. 11 ×.

haben Blutstrom. Die *palmatus*-Melanophoren bilden nun ein gleichmässig zerstreutes Muster. Die Bauchfläche ist, wie immer bei *palmatus*, pigmentfrei. Auf der Kopfoberseite sind epidermale *palmatus*-Melanophoren (epm) hinzugekommen.

In Abbildung 22 ist ein Ausschnitt der Pigmentierung der linken Kopfseite vergrössert wiedergegeben. Von den *Hyla*-Melanophoren

von links her mit zahlreichen *Hyla*-Zellen, von rechts her mit einer *palmatus*-Zelle beliefert. Die Kiemen entwickeln sich normal.

Am 17.V., 15 Tage nach der Operation, sind diese Verhältnisse noch sehr ähnlich. Das Tier hat nun 2-zehige Vorderbeine und noch deutliches Streifenmuster. Es ist in Abb. 21 in Dorsalansicht abgebildet. Die *Hyla*-Melanophoren sind noch intakt. Am 18. Tag ist die Streifenanordnung dorsal noch deutlich, ventral schon aufgelöst. Die Zahl der Hy-Melanophoren ist zurückgegangen.

7.VI. (36. Tag nach der Operation.) Das Tier hat grosse 4-zehige Vorderbeine und kurze Hinterbeine mit 3 Zehen (die 4. als Knospe angelegt, GLÜCKSOHN Stad. 55). Die Kiemen sind normal und

sind nur noch ganz wenige Einzelzellen (z.B. bei hy) wahrnehmbar. Bemerkenswert ist ihre Lagerung, die freilich in der Photographie nicht zu erkennen ist. Am oberflächlichsten in der Haut liegen die kleinen epidermalen *palmatus*-Melanophoren; dann folgen die grossen dermalen *palmatus*-, noch tiefer die dermalen *Hyla*-Zellen. Die tiefe Lagerung der letztgenannten Zellen ist ähnlich wie bei *Hyla* selbst (vergl. S. 436). Ob die Kiemen noch zahlreichere *Hyla*-Melanophoren enthalten, ist im Stadium von Abb. 22 nicht sicher feststellbar.

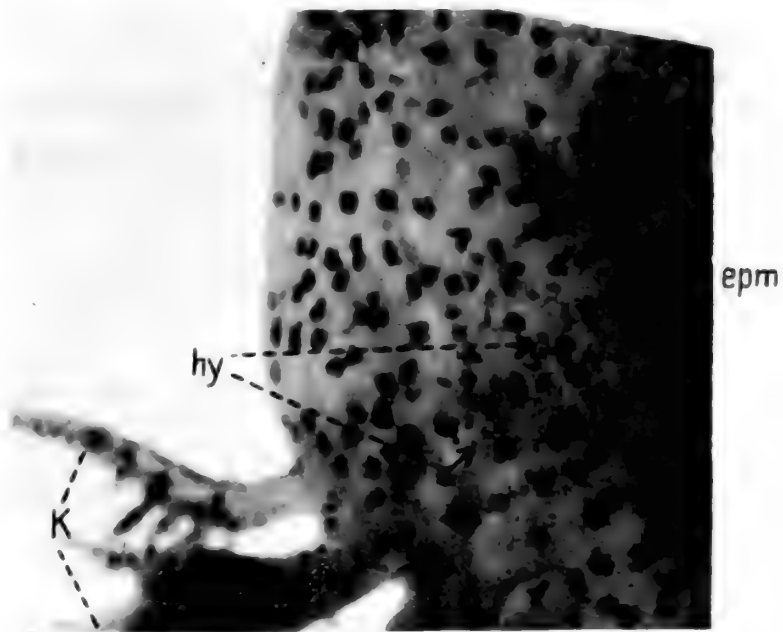


ABB. 22.

Gleiches Tier wie in Abb. 22, am 7.VI, 5 Wochen nach der Operation. Stück der Oberseite des Kopfes mit den Ansätzen der linksseitigen Kiemen. Fast normales *palmatus*-Muster mit dermalen und (z. B. bei epm) epidermalen Melanophoren. Nur noch wenige *Hyla*-Zellen (hy). K = Kiemen. Vergr. 30 ×.

Anfang Juli ist das Tier verwandelt (Gesamtlänge 31 mm) und hat ein reines *palmatus*-Muster ohne Unterbrechung in der Kiemenregion.

FAIL VI. (A Hy 4 IV.) Neuralwulst aus der hinteren Rumpfhälfte einer jungen *Hyla*-Neurula rechtsseitig in den Vorderrumpf einer jungen *alpestris*-Neurula eingepflanzt.

1. Operation. 3.V.40.

Spender und Wirt waren junge Neurulen mit erster Andeutung der Wülste (Harr. schwach 15). Über den Ort der Einpflanzung gibt Abb. 23 Auskunft. Das Implantat sitzt rechts von der Mediane in der vorderen Rumpfregeon. Mit dem Wulst selbst

wurde auch ein angrenzendes Stück Epidermis verpflanzt. Unterlagerndes Gewebe wurde nicht mitgenommen.

2. Beschreibung der Entwicklung.

Die ersten Wochen der Entwicklung zeigen hinsichtlich der Pigmentierung die gleichen Erscheinungen wie die bisherigen Fälle. Ob

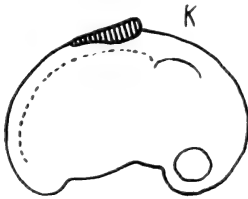


ABB. 23.

Fall. VI, Prot. A Hy 4, IV. Protokollskizze mit Implantat im jungen Embryo. (6. oder 7.V.40). K = Kiemensack.

Hyla-Wulst in *alpestris* oder *palmatus* eingepflanzt wird, ändert das Ergebnis nicht. Die kleinen *Hyla*-Zellen sind von den grossen *alpestris*-Melanophoren in gleicher Weise unterscheidbar wie von den *palmatus*-Zellen. Die Bauchfläche wird nicht besiedelt (wirtsgemässes Muster).

20.V. (17 Tage nach Operation.)
Abb. 24. Die Vorderbeine sind zweizehig mit Anlage der 3. Zehe, die

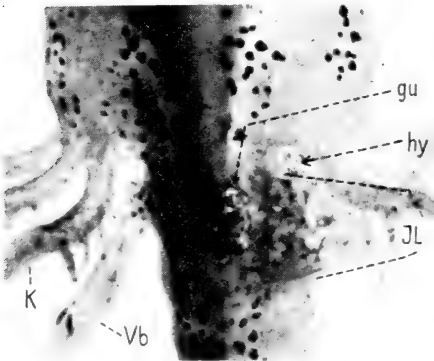


ABB. 24.

Gleiches Tier wie in Abb. 23, am 20.V, 17 Tage nach der Operation. Der Umriss des Implantatlappens (JL) ist durch Retusche deutlicher hervorgehoben. Dieser selbst, sowie die hinterste und die mittlere Kieme, ferner die beiden Vorderbeine haben deutliche *Hyla*-Melanophoren. gu = *Hyla*-Guanophoren; hy = *Hyla*-Melanophoren; JL = Implantatlappen; K = Kiemen; Vb = Vorderbeine. Vergr. 11 ×.

Kiemen normal verzweigt, mit Blutstrom. Das Implantat bildet einen nach rechts herausstehenden, mit lockerem Gewebe erfüllten Lappen (JL). Die Besiedelung mit dermalen *Hyla*-Melanophoren war am Tier deutlicher zu sehen als in der Photographie. Sie erstreckt sich auf den Implantatlappen selbst, ausserdem beiderseits auf die vordere Rumpffregion, den hintersten Kiemenbereich und die Beine, vor allem dasjenige der rechten Seite, das in der Abbildung nicht zu sehen ist. Ausser Melanophoren sind an der Lappenbasis auch Guanophoren (gu) aufgetreten, diese aber nur

auf der Implantatseite. Der *palmatus*-Rückenstreifen ist im Bereich des Implantats lückenhaft, was allerdings in der Abb.24 nicht sehr deutlich herauskommt.

7.VI. (34 Tage nach Operation.) Abb. 25. Ausser den 4-zehigen Vorderbeinen hat die Larve jetzt kurze, 4-zehige Hinterbeine. Sie hat GLÜCKSOHN-Stadium 58 erreicht. Das Tier hat im Kopfbereich epidermale *alpestris* zugehörige Melanophoren gebildet (z. B. bei epm). Die dermalen *alpestris*-Melanophoren bilden jetzt das typisch zerstreute Muster. Sie fehlen jedoch fast vollständig im Bereich des Implantatlappens (JL), der noch immer seitlich aus



ABB. 25.

Gleiches Tier wie Abb. 23, am 7.VI, 5 Wochen nach der Operation. Der Implantatlappen ist kleiner geworden. *Hy*-Melanophoren nur noch im Implantat. a = dermale *alpestris*-Melanophoren, epm = epidermale *alpestris*-Melanophoren. Vergr. 10 ×.

der Rückenfläche heraussteht und reichlich *hy*-Melanophoren enthält. Sonst sind keine *hy*-Zellen mehr da. Ausser den *alpestris*-Melanophoren sind jetzt, allerdings in der Rückenansicht von Abb. 25 nicht sichtbar, an den Rumpfsseiten auch zahlreiche *alpestris*-Guanophoren aufgetreten.

Die Vorderbeine haben nur mehr *alpestris*-Pigment; ihr *Hyla*-Pigment ist verschwunden.

26.VI. Larve 53 Tage nach der Operation, GLÜCKSOHN-Stadium 60, nicht abgebildet, Hinterbeine 4--5-zehig. Im Pigmentmuster lassen sich schon die Charaktere der Metamorphose erkennen.

Insbesondere fällt die reiche Guanophoren-Entwicklung an den beiden Rumpfseiten auf. Die Melanophoren-Besiedelung der beiden Vorderbeine ist, wie schon bei Abb. 25, rein *alpestris*, aber von auffallend verschiedenem Grad. Das linke Bein ist annähernd normal pigmentiert, das rechte, das in den früheren Stadien zahlreiche *Hyla*-Zellen besass, ist jetzt weitgehend pigmentlos.

Das lappenförmige Implantat der Schulterregion ist jetzt fast ganz in die Kopffläche einbezogen, ist aber durch seine Pigmentarmut als heller Bereich gegen seine Umgebung deutlich abgrenzbar.

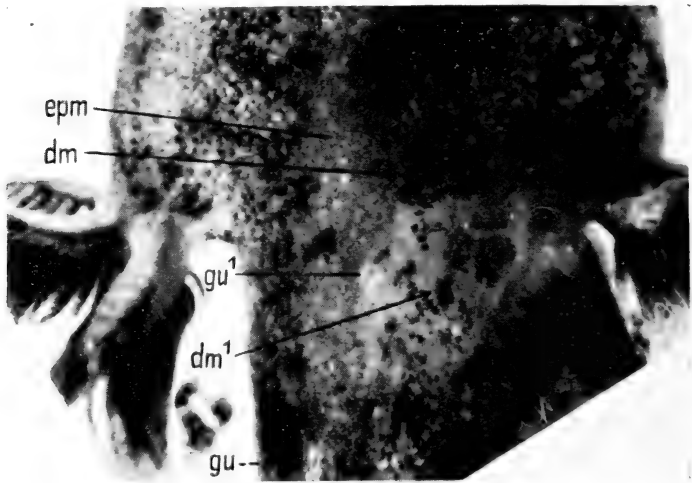


ABB. 26.

Gleiches Tier wie Abb. 23, am 1.VII, 58 Tage nach der Operation. Rückenfläche mit hellerem *Hyla*-Epidermisbereich. *dm* = dermale *alpestris*-Melanophoren im Wirtsbereich; *dm*¹ = *alpestris*(?)-Melanophoren im Implantat; *epm* = epidermale *alpestris*-Melanophoren; *gu* = *alpestris*-Guanophoren im Wirtsbereich; *gu*¹ = *alpestris*(?)-Guanophoren im Implantat. Vergr. 7 ×.

1.VII. Abb. 26. Wir brauchen nur mehr die Oberseite des Kopfes und Nackens zu betrachten, wo sich das Hautimplantat befindet. Der ganze Kopfbereich ist gleichmässig und dicht mit epidermalen *alpestris*-Melanophoren besiedelt, am deutlichsten, weil dort nicht von dermalen Flecken unterlagert, in der Rückenmediane (z. B. bei *epm*). Ihrem gleichmässigen Muster gegenüber bilden die dermalen *alpestris*-Melanophoren grosse, unregel-

mässige Flecken (dm). Ausserdem sind zahlreiche Guanophoren (gu) vorhanden.

Das Implantat ist als kleines, helles, rechts von der Mediane gelegenes Feld dicht hinter der Kiemenregion nachweisbar. Es enthält, wenn überhaupt, nur ganz wenige epidermale Melaninzellen und tritt infolgedessen hell aus seiner Umgebung hervor. Auf dem hellen Grund finden sich, viel lockerer verteilt, kleinere und grössere dunkle Flecken, die ihrer Form nach als Komplexe von *alpestris*-Melanophoren anzusprechen sind (dm₁). Für diese Deutung spricht auch, dass manche dieser Flecken ohne Unterbrechung aus dem typisch pigmentierten *alpestris*-Gebiet in das Implantat hineinreichen. Einzelne, kleine schwarze Fleckchen könnten auch *Hyla* sein. Ausser der Melanophoren-Besiedelung enthält das helle Hautstück auch Guanophoren (gu¹).

15.VII. Das Tier hat metamorphosiert und besitzt nur noch ganz kurze Kiemenstummeln. Der Implantat-Bezirk scheint weniger höckerig zu sein als die Umgebung. Das für den *alpestris*-Kopf charakteristische, braune und weissliche Fleckenmuster (Melanophoren und Guanophoren) geht ununterbrochen durch das Implantat durch. Das Tier wurde am 19.VII. nach Farbfilm-Aufnahme fixiert. Am konservierten Objekt wurden im Implantatbezirk grössere Bereiche kleiner Melanophoren sichtbar, die in ihren Dimensionen und ihrer Verteilung den gewöhnlichen dermalen *Hyla*-Melanophoren ähnlich sind, und offenbar tiefer in der Haut lagen. Dann wurde der Implantatbezirk geschnitten. Die Epidermis ist hier dünner als in den benachbarten Wirtsbereichen und entbehrt, wie die typische *Hyla*-Epidermis, der für *alpestris* charakteristischen Hautdrüsen. Darnach ist dieser Bezirk als *Hyla*-Haut anzusprechen. Eine genauere Untersuchung über das Verhalten von *Hyla*-Epidermis auf *Triton* an grösserem Material ist geplant. Es sei aus diesem Grund auch die Schilderung des vorliegenden Transplantats auf später verspart.

3. Zusammenfassung.

1. Pigmentierung. Der Schwund der *Hyla*-Pigmentierung ist wie in den bisherigen Fällen am leichtesten an den Melanophoren zu verfolgen. Er setzt wiederum nach Erreichung des zerstreuten Melanophorenmusters ein.

Dabei breitet sich, je mehr die *Hyla*-Zellen verschwinden, umso stärker die *Triton*-Pigmentierung aus, und damit bekommt das Tier ein reines Tritonfarbkleid. Eine Ausnahme machten zwei Bereiche:

a) Das rechte Vorderbein. Seine Haut besass in jüngeren Stadien überwiegend oder ausschliesslich *Hyla*-Melanophoren. Sie bleibt nach dem allgemeinen Schwund der *Hyla*-Zellen pigmentlos. Die dermalen *Hyla*-Melanophoren sind verschwunden und die dermalen *alpestris*-Melanophoren können offenbar, wenn überhaupt, nur in spärlicher Anzahl in dieses lang gestreckte Organ einwandern, das am Körper nur mit schmaler Basis ansetzt. Möglich ist auch, dass eine Einwanderung überhaupt nicht stattfindet und dass die im Bein vorhandenen Bezirke dermalen Melanophoren nur durch Vermehrung aus wenigen früher schon vorhandenen Zellen gleicher Art hervorgehen. Auch epidermale Melanophoren wandern nicht ein; doch gilt dies wahrscheinlich auch für normale *alpestris*-Beine dieser Stadien.

b) Der *Hyla*-Epidermisbereich im Nacken. Er scheint die früher eingewanderten dermalen *Hyla*-Melanophoren zu behalten. Dagegen bleiben die epidermalen *Hyla*-Melanophoren, die im Stadium der Metamorphose ein oberflächliches, dichtmaschiges Netz bilden würden, völlig aus. Andererseits sind dermale *alpestris*-Melanophoren und Guanophoren in beschränkten Zahlen eingewandert; epidermale *Triton*-Melanophoren dagegen fehlen. Es scheint also die *Hyla*-Epidermis die früh auftretende *Hyla*-Pigmentierung zu bekommen und behalten zu können, dagegen scheinen ihr die später auftretenden *Hyla*-Farbzellen zu fehlen. Andererseits scheinen die *Triton*-Pigmentzellen die *Hyla*-Haut nur schwer besiedeln zu können. Da bisher nur ein Fall von implantierter *Hyla*-Epidermis vorliegt, muss die hier gegebene Deutung als durchaus vorläufig betrachtet werden.

2. Entwicklungsfähigkeit der *Hyla*-Epidermis. Durch das vorliegende Tier wird noch ein zweites Problem berührt. Aus allen bisherigen Fällen geht hervor, dass sich die Pigmentzellen der *Hyla* zuerst normal entwickeln und im Wirtsorganismus „mitmachen“. In älteren Stadien aber, ungefähr, wenn das Tier in seiner schwarz-weiss-Zeichnung vom Streifen-

typus zur zerstreuten Anordnung übergeht, gehen die Hyla-Pigmentzellen im Wirtsbereich zugrunde. Es besteht also eine zeitlich begrenzte Zusammenarbeit zwischen den ordnungsfremden Pigmentzellen und dem umgebenden Wirtsgewebe, wobei als nächste Nachbarschaft für die Pigmentzellen nach aussen die Epidermis, nach innen die Cutis in Frage kommt. Auch die Myotome und das Neuralrohr können eine Rolle spielen (TWITTY 1936, 1939).

Die Hyla-Epidermis aber blieb im Gegensatz zu den Pigmentzellen bis über die Metamorphose erhalten. Ob sie dabei alle typischen Hyla-Merkmale entwickelt hat, lässt sich nach dem einzigen vorliegenden Fall nicht sagen.

Das von den Pigmentzellen abweichende Verhalten der Hyla-Haut stellt allgemein die Frage, wie weit sich *Hyla*-Organe oder Gewebe im ordnungsfremden *Triton* harmonisch entwickeln können. Es scheint, dass diese Fähigkeit für die verschiedenen Gewebe sehr verschieden ist, und es ist bemerkenswert, dass die Haut nach den bisherigen Versuchen die grösste „xenoplastische Entwicklungsfähigkeit“ besitzt, so wie sie auch in den Mergonievorsuchen die grösste Entwicklungsfähigkeit besass (vgl. HADORN 1937, BALTZER 1940 u. a. O.).

GRUPPE B: DOPPELSEITIGE WULSTIMPLANTATE.

FALL VII. Beidseitig Stücke der Neuralwülste aus der Schwanzregion von *Hyla* verpflanzt in die Rumpfregeion einer *alpestris*-Neurula (Prot. A Hy 4 I).

1. Operation. 3.V.40.

Zum Austausch wurden junge Neurulen mit eben angedeuteten Medullarplatten verwendet. Die Transplantation wurde in zwei Stufen durchgeführt; zuerst wurde, ohne Unterlagerung mitzunehmen, der rechte, dann nach ungefähr 1 Stunde der linke Wulst ausgetauscht. Die Implantation links gelang weniger gut als diejenige rechts. Es blieb ein Teil der *alpestris*-Leiste stehen. Über den Einpflanzungsort gibt Abb. 2 Aufschluss. Die Ver-

pflanzung geschah, wie aus dem auf S. 421 Gesagten hervorgeht, nicht ganz ortsgemäss. Die Hyla-Stücke wurden zu weit hinten entnommen.

2. Beschreibung der Entwicklung.

15.V. Die Larve hat 12 Tage nach der Operation verzweigte Kiemen und längliche Vorderbeinknospen. Sie ist in Abb. 27 *a* und *b* abgebildet (Übersichtsbild für die rechte, Ausschnitt stärker vergrössert für die linke Seite). Der ganze Rumpf ist bis über den Afterbereich hinaus, jedoch mit Ausnahme der Schulterregion, beidseitig von dermalen Hyla-Melanophoren reich besiedelt worden. Ihre Zahl ist am grössten in der hinteren Rumpfhälfte, die dem doppelseitigen Wulst-Implantat entspricht. Einzelne Hyla-Zellen sind ziemlich weit in die Schwanzregion gewandert (Abb. 27 *a*, hy). Zwischen den *Hyla*-Zellen sind, an ihrer Grösse sofort erkennbar, einzelne *alpestris*-Zellen eingestreut (als *a* bezeichnet, in der Originalphoto deutlicher als in der Reproduktion).

Die grosse Zahl der Hyla-Zellen ist ein schlagender Beweis für die normale Entwicklung der Hyla-Pigmentierung im fremden Wirt. Ausser den Melanophoren sind auch Guanophoren (gu) aufgetreten. Sie sind in der Photographie als zahlreiche kleine weisse Kleckse sichtbar.

Beide Rumpfsseiten zeigen — aber hier nun fast ganz von den fremden Hyla-Zellen gebildet — ein ziemlich deutliches Triton-Streifenmuster. Zwischen dem Rücken- und dem Dotterstreifen bleibt ein Zwischenraum pigmentfrei, der allerdings besonders in der Rumpfmittle stark eingeengt ist. In den Rückenstreifen haben sich, in Abweichung vom reinen Wirtsmuster, die Hyla-Zellen segmental angeordnet. Diese Anordnung findet sich auch — aber schwächer ausgeprägt — bei *Hyla* selbst. Im Dotterbereich liegen die Hyla-Zellen einzeln, in ziemlich gleichmässiger Verteilung. Nur an wenigen Stellen haben sich hier mehrere Zellen zu Komplexen verbunden. In der dorsalen Region dagegen sind die einzelnen Zellen zu grösseren Verbänden vereinigt, eine Anordnung, die für den Hyla-Schwanz sehr charakteristisch ist. Die Bauchfläche ist pigmentfrei (wirtsgemäss).

Die ganze Anordnung der Melanophoren ist also überwiegend wirtsgemäss. Man darf die Ursache für die geringe Breite des pigmentfreien Längsstreifens wohl in der überaus grossen Zahl

von *Hyla*-Zellen sehen, die ein vielfaches der Melanophorenzahl bei *Triton* beträgt. Wir haben bei Fall IV (S. 451) gesehen, dass sich die einzelnen Zellen, sofern sie keine Komplexe bilden, in gewissen Abständen anordnen. Es wird also je nach der Pigmentzellenzahl ein entsprechend grosser Raum beansprucht. So kann lediglich infolge der grossen Zellenzahl der pigmentfreie Raum eingengt worden sein.

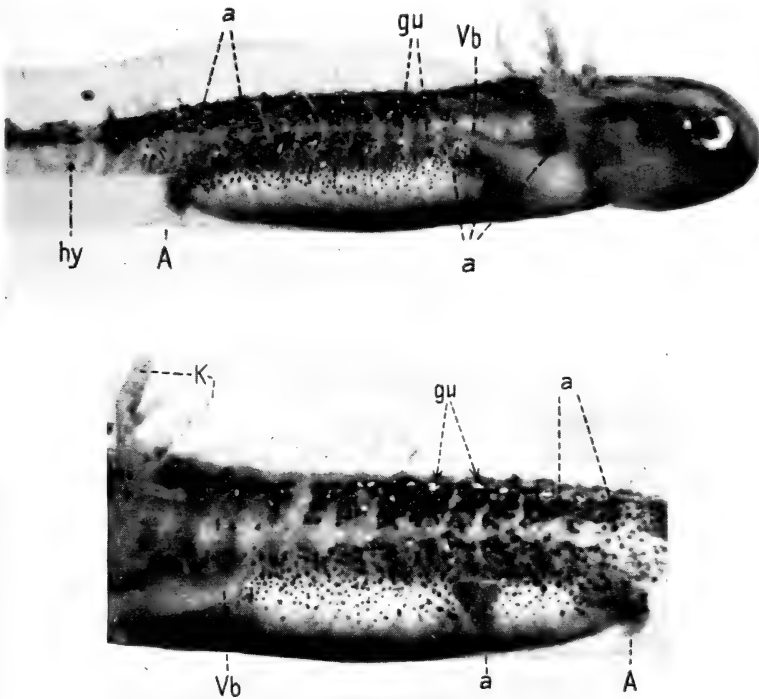


ABB. 27 *a* und *b*.

Fall. VII, Prot. A Hy 4, I. Implantatskizze siehe Abb. 2. Keim 12 Tage nach der Operation. Abb. *a* gibt ein Übersichtsbild von rechts, *b* gibt die *Hyla*-Zone der linken Seite stärker vergrössert. *a* = *alpestris*-Melanophoren; A = After; *gu* = *Hyla*-Guanophoren; *hy* = *Hyla*-Melanophoren; K = Kiemen; Vb = Vorderbein. Vergr. *a*: 15 ×; *b*: 20 ×.

5.VI. Abb. 28, 32 Tage nach Operation. Die Larve hat weit entwickelte, aber noch nach hinten gestreckte, dreizehige Hinterbeine. Die Abbildung gibt die linke Rumpfseite vom Ansatz des Vorder- bis zum Ansatz des Hinterbeins (Vb, Hb). Die *alpestris*-

Melanophoren in der Schwanzregion haben das Streifenmuster schon stark zugunsten der zerstreuten Anordnung aufgegeben.

Die Hyla-Pigmentierung des Rumpfbereiches ist stark zurückgegangen, aber noch sichtbar. Sie umfasst immer noch den grösseren Teil des Rumpfes, aber von den dichten Beständen an Hyla-Melanophoren ist nur mehr eine lockere Punktierung übrig geblieben. Am zahlreichsten sind sie noch gegen die Bauch-

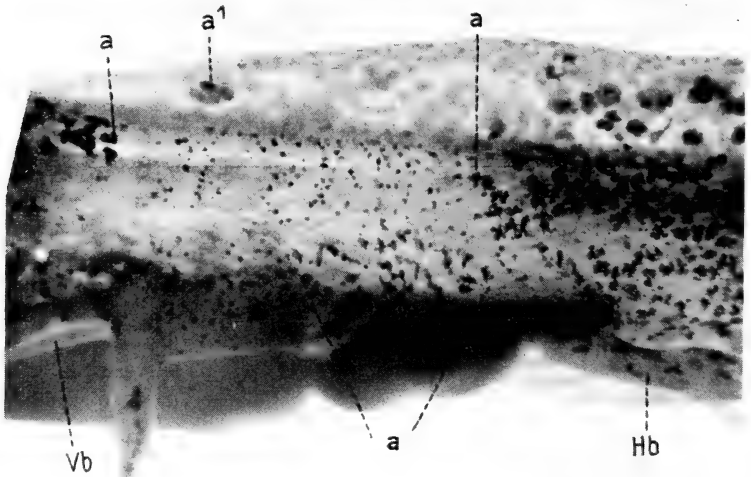


ABB. 28.

Gleiches Tier wie Abb. 27. 32 Tage nach der Operation. Linke Rumpfseite. Links ist noch gerade der Ansatz des Vorderbeins (Vb), rechts das Hinterbein mit seinen drei Zehen zu sehen. Die Hyla-Melanophoren (kleine bis sehr kleine, schwarze Punkte) sind stark zurückgegangen. Ihr Areal (die mittlere Zone der Abb.) ist jetzt sehr unregelmässig gegen die *alpestris*-Besiedelung, die mit *a* bezeichnet ist, abgegrenzt. Hb = Ansatz des Hinterbeins; Vb = Ansatz des Vorderbeins. Vergr. 15 ×.

fläche hin. Der dorsale Flossensaum ist, im Gegensatz zum *alpestris*-besiedelten Saum der Schwanzregion, ganz *Hyla*-frei. Die Grösse der Hyla-Zellen ist ziemlich verschieden, einzelne sind nur mehr kleinste Pünktchen. Die Hyla-Guanophoren der Bilder 27 *a* und *b* sind verschwunden.

Die Besiedelung mit *alpestris*-Melanophoren ist, vor allem von hinten her, in das *Hyla*-Areal eingedrungen, ein Vorgang, der am

12.VI. noch auffallender sein wird. Auch *alpestris*-Guanophoren sind jetzt nachweisbar. Nach dem Gesagten erfolgt der Hyla-Pigmentschwund hier in der gleichen Weise, nur doppelseitig, wie bei den Fällen mit einseitiger Implantation (vergl. Fall III). Im vorliegenden Fall ist er viel auffallender, weil die Hyla-Zellen nicht von Anfang an stark mit Wirts-Melanophoren untermischt waren und die Lücken nur langsam ausgefüllt werden.

12.VI. Abb. 29. Gleiches Tier, 39 Tage nach Operation. Rückenansicht. Die dermalen Hyla-Melanophoren sind fast alle verschwunden. Epidermale Hyla-Melanophoren sind nicht aufgetreten. Der Pigmentschwund ist im Gegensatz zu Fall III nur teilweise durch *alpestris*-Melanophoren ausgeglichen worden; es ist eine grosse Rumpfzone pigmentfrei geblieben. Im Kopfbereich haben sich jetzt ausser den dermalen *alpestris*-Zellen auch epidermale Melanophoren ausgebildet (siehe Pfeil bei epm). Den Vergleich mit Abb. 28 erleichtert die Pigmentinsel a^1 . Er ergibt, dass sich die Grenze der dermalen *alpestris*-Melanophoren von hinten her weiter gegen die Rumpfmittle vorgeschoben hat. Die beiden Vordergliedmassen sind in hohem Grade pigmentfrei.



ABB. 29.

Gleiches Tier wie Abb. 27, 39 Tage alt. Rückenansicht. Fast keine Hyla-Melanophoren mehr. Bei a^1 der gleiche *alpestris*-Fleck wie bei Abb. 28 und 30 *a* und *b*. epm = epidermale *alpestris*-Melanophoren. Vergr. 10 \times .

26.VI. Abb. 30*a* und *b*. 54 Tage nach der Operation. Alte Larve mit dicht verzweigten Kiemen, Hinterbeine 5-zehig. Wie in Abb. 29 ist der mittlere Gürtel des Rumpfes pigmentfrei, hat also einerseits das Hyla-Pigment verloren¹, andererseits kein

¹ Hyla-Larven haben kurz vor der Verwandlung auf dem Rücken und an den Rumpfsseiten ein dichtes, zusammenhängendes, schwarzes Melanophorennetz und ausserdem einen Belag fein verteilter kleiner Guanophoren.

Triton-Pigment erhalten. Von hinten her springt die Triton-fleckung, wie schon in Abb. 28, halbinselartig in die nackte Zone ein. Von den Gliedmassen sind die Vorderbeine auffallend arm an Pigment. Die Hinterbeine haben annähernd normale Triton-Pigmentierung.

Ausser dem Melanophorenmuster ist eine reichliche Besiedelung mit *alpestris*-Guanophoren entstanden (z. B. bei gu in Abb. 30a).

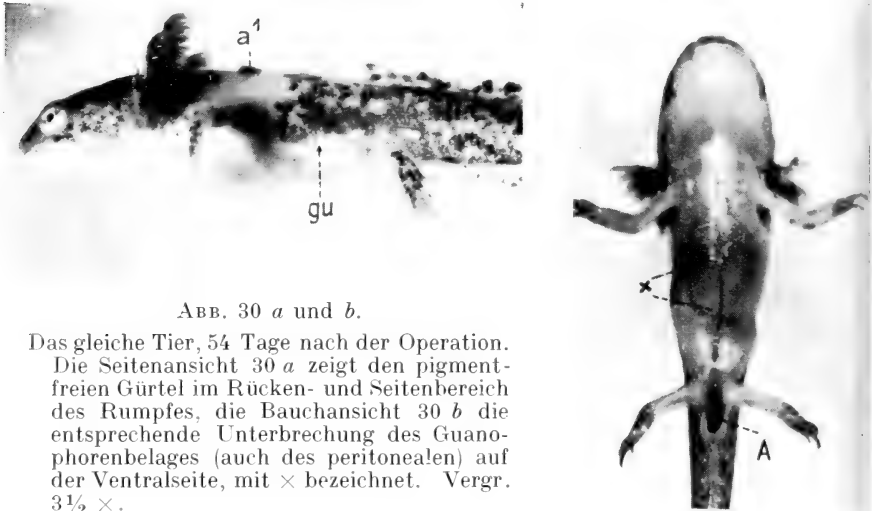


ABB. 30 a und b.

Das gleiche Tier, 54 Tage nach der Operation.

Die Seitenansicht 30 a zeigt den pigmentfreien Gürtel im Rücken- und Seitenbereich des Rumpfes, die Bauchansicht 30 b die entsprechende Unterbrechung des Guanophorenbelages (auch des peritonealen) auf der Ventralseite, mit × bezeichnet. Vergr. $3\frac{1}{2} \times$.

Aber die ventrale gu-Besiedelung ist entsprechend der dorsalen nackten Zone auf der vorderen Bauchfläche unterbrochen, so dass innere Organe durchscheinen (Abb. 30b, ×).

7.VII. 65 Tage nach der Operation. Tier kurz vor der Metamorphose. Es wurde mit Farbenphotographie aufgenommen. Die pigmentfreie, im Farbton gelbliche Zone umfasst das zweite Rumpfviertel, wozu noch ein kleinerer nackter Bereich auf der linken Seite, im hintersten Rumpfviertel kommt. Die Grenzen haben sich somit gegenüber dem 26.VI. nicht stark verändert.

Das Tier war am 15.VII. metamorphosiert und wurde nun fixiert. Die partielle Pigmentlosigkeit war noch ganz ähnlich wie am 7.VII.

3. Ergebnis.

a) Die doppelseitige Implantation von *Hyla*-Wülsten in die Rumpf-Neuralplatte der *alpestris*-Neurula führte zu einer äusserst

reichlichen beidseitigen Besiedelung mit dermalen Hyla-Melanophoren. Sie war in der mittleren Rumpfzone völlig oder nahezu rein Hyla. Der Fall zeigt besonders schlagend, dass sich die Hyla-Melanophoren im Tritonkörper selbständig vermehren und weiterentwickeln. Sie bedürfen dazu auch keiner Beimischung von Triton-Melanophoren. Dieses Resultat wird durch Fall VII A bestätigt.

b) Ausser der Grösse und Form ist auch die Neigung zu netzigen Verbänden im dorsalen Bereich Hyla-gemäss. Das gleiche gilt für den Farbton: die *Hyla*-Zellen sind dunkler schwarz als die *alpestris*-Melanophoren. Auch diese Eigenschaften sind also durch die Herkunft der Zellen selbst bestimmt.

c) Ausser den dermalen Melanophoren treten auch reichlich Hyla-Guanophoren in einem Stadium auf, in dem dem Wirt diese Farbzellen noch fehlen. Auch dies ist herkunftsgemäss.

d) Die Musterbildung ist wiederum zum Teil wirtsgemäss: die Hyla-Zellen ordnen sich in das Streifenmuster der jungen Larve ein, doch ist die pigmentfreie Bahn im Myotombereich stark eingeengt, wahrscheinlich infolge der grossen Zahl der vorhandenen Hyla-Zellen. Auch hier scheinen, wie in andern Fällen und vor allem im ventralen Bereich, die einzelnen Zellen gewisse Raumabstände zu wahren und damit ein bestimmtes Areal zu beschlagnahmen.

e) Ausser dem Streifenmuster zeigt das Hyla-Zellenareal der Chimäre ein anderes Merkmal: die segmentale Anordnung. Dieses Merkmal fehlt bei *Triton*, hat aber Anklänge bei *Hyla* (vergl. Abb. 4).

f) In der älteren Larve, wenn das Streifenmuster verloren geht und die Melanophoren eine zerstreute Anordnung erhalten, verschwindet die Hyla-Pigmentierung. Dies betrifft sowohl die dermalen Melanophoren wie die Guanophoren. Die epidermalen Hyla-Melanophoren, die in dieser Larvenperiode auftreten sollten, sind nicht nachweisbar.

g) Die durch den Schwund des *Hyla*-Pigments pigmentfrei gewordene Rumpfzone wurde bis zur Metamorphose nur in beschränktem Mass von *alpestris*-Pigment besiedelt, im vorliegenden Fall vor allem von hinten her. Infolgedessen bleibt eine mittlere Rumpfzone bis über die Metamorphose hinaus unpigmentiert; das Tier sieht aus wie ein partieller Albino.

h) Die Tatsache, dass die pigmentfreie Rumpfzone auch der Guanophoren entbehrt, macht wahrscheinlich, dass auch das Guanophorenmaterial aus der Ganglienleiste hervorgeht. Die ältere normale *alpestris*-Larve bildet ein reichliches Guanophorenkleid. Denn die *alpestris*-Guanophoren fehlen ja gerade dort, wo der Rumpf ausschliesslich *Hyla*-Ganglienleiste, aber keine *alpestris*-Leiste enthält.

FALL VII A. Implantation am 3. V. genau gleich wie bei Beispiel VII. Doppelseitige Wülste der Schwanzregion von *Hyla* in die Rumpfregion einer *alpestris*-Neurula eingepflanzt.

Die Entwicklung der ersten 2 Wochen verläuft in gleicher Weise wie bei VII. Am 18. V. haben die *Hyla*-Melanophoren in der hinteren Hälfte beider Rumpfseiten ein schönes Streifenmuster ausgebildet. Sie sind im Dotterstreifen wesentlich zahlreicher als im Rückenstreifen. Das Tier wurde am 18. V. in schlechtem Zustand gefunden und konserviert. Im konservierten Zustand lassen sich die *Hyla*-Melanophoren ausser an der Grösse wiederum auch an ihrer schwärzeren Farbe von den *alpestris*-Melanophoren unterscheiden.

FALL VIII. Doppelseitige *Hyla*-Wülste des hintersten Rumpfbereichs in vordere Rumpfregion einer *alpestris*-Neurula eingepflanzt. (Prot. A Hy 4 VI.)

1. Operation. 3.V.40.

Die *Hyla*-Wülste wurden ohne Unterlagerung eingepflanzt. Ihre Lage ist aus Abbildung 31 ersichtlich. Die rechte Leiste ist länger als die linke.

2. Beschreibung der Entwicklung.

10. V. 7 Tage nach Operation. Die Larve hat kurze stummelförmige Kiemen. Wie in anderen Fällen hat das Implantat einen hohen Kamm mit bindegewebigem Inneren gebildet.

Die durch das Implantat bezeichnete Körperzone umfasst die Schultergegend und reicht nach vorn bis zur mittleren Kieme. Sie ist bis zur Bauchfläche mit dermalen Hy-Melanophoren besiedelt. Einige wenige hy-Zellen sind bis gegen die Bauchmediane gewandert. Sie haben sich als Ausnahme wie die Melanophoren in der reinen *Hyla* verhalten.

Die dorsalen für Triton charakteristischen Melanophorenstreifen sind im Implantatbereich auf beiden Seiten unterbrochen, links

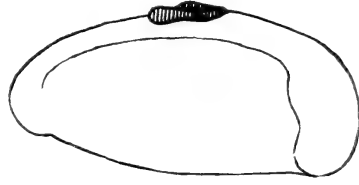


ABB. 31.

Fall VIII, Prot. A Hy 4, VI. *Hyla*-Wulstimplantate beidseitig in *alpestris*-Neurula. Operation am 3. V.40, Protokollskizze 1 Tag nach der Operation (4.V). Der rechte implantierte Wulst ist länger als der linke.

vollständiger als rechts (vergl. Abb. 32). Am 15.V. ist das Bild noch ähnlich. Auf der linken Seite sind einige Guanophoren dazu gekommen.

20.V. 17 Tage nach Operation, Larve mit 2-zehigen Vorderbeinen. (Abb. 32). Das von *Hyla*-Melanophoren besiedelte Areal umfasst beiderseits die gesamte Kiemen- und die Vorderbeinregion. Einzelne Zellen reichen bis in die Augenregion. Das rechte Vorderbein hat ausser *Hyla*-auch *alpestris*-Melanophoren, das linke scheint nur *Hyla*-Zellen zu haben. Die Kiemen sind normal verzweigt und durchströmt. Sie haben einzelne Nester von *Hyla*-Zellen.

7.VI. 35 Tage nach Operation. Abb. 33a u. b. Larve

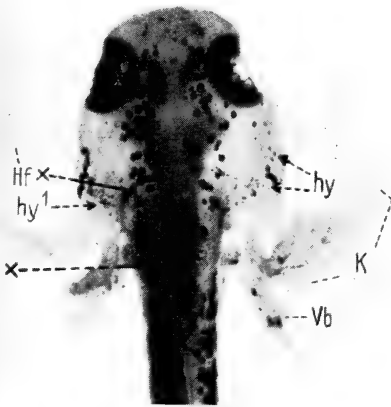


ABB. 32.

Tier von Abb. 31, am 20.V. mit verzweigten Kiemen und zweizehigen Vorderbeinen. Die *Hyla*-Besiedelung ist besonders deutlich beiderseits vor dem Ansatz der Kiemen (hy, hy¹), ferner links hinter der Kiemenregion, doch ist diese Stelle in der Reproduktion undeutlich. Die beiden Rückenstreifen des *palmatus*-Musters sind im Bereich des Implantats unterbrochen (x—x). Linkes Bein nur mit *Hyla*-, rechtes Bein mit gemischter Besiedelung. Hf = Haftfaden; K = Kiemen; Vb = Vorderbein. Vergr. 15 ×.

mit vierzehigen Vorderbeinen, Dorsalansicht. Das Streifenmuster des Wirtes ist (am Rumpf) in Auflösung begriffen. Die Kopfoberseite hat reichlich epidermale Melanophoren (epm). Die Kiemen sind stark verzweigt. In der Schultergegend und um die Ansätze der

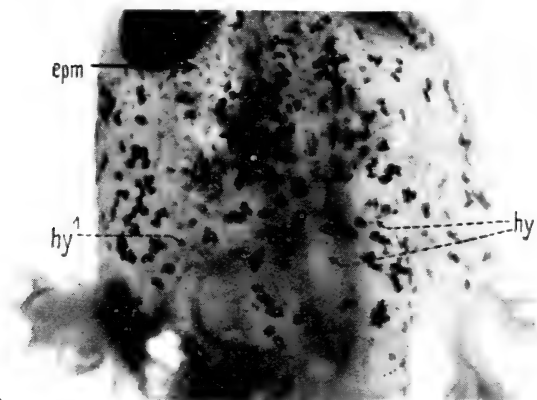


ABB. 33 a.



ABB. 33 b.

ABB. 33 a und b. — Tier von Abb. 32, am 7.VI, 35 Tage nach der Operation. Abb. 33 a: Übersichtsbild, Kopfoberseite; Abb. 33 b: Detailbild der linken hinteren Kopfregion. Ausser den dermalen sind jetzt auch epidermale Melanophoren des *alpestris*-Typus über die Oberseite des Kopfes verbreitet (epm). Einzelne *Hyla*-Melanophoren bei hy^1 und hy . Sonst sind keine sicheren *Hyla*-Melanophoren mehr nachweisbar.

Vergr. a: 15 ×; b: 30 ×.

Kiemen herum, den Zonen, die früher stark von *Hyla*-Pigment besiedelt waren, sind nur mehr wenige sichere *Hyla*-Melanophoren zu finden. Am deutlichsten ist noch ein Zellenhäufchen (mit h^1 bezeichnet) dicht am Ansatz der linken hinteren Kieme.

Dieser Bereich ist in Abb. 33 b stärker vergrößert wiedergegeben. Auch die Beine haben ihr *Hyla*-Pigment verloren. Das linke hat jetzt eine ausgiebige Triton-Pigmentierung. Das rechte ist bis auf einige Tritonflecke in der Hand- und Ellenbogenregion pigmentlos. Der vorliegende Fall ist in bezug

auf die Beine dem Fall VII ähnlich (S. 470).

22.VI. und 7.VII. Das Tier hat jetzt mit Ausnahme des schon erwähnten rechten Vorderbeins normale *alpestris*-Pigmentierung. Es metamorphosierte in der zweiten Hälfte Juli.

3. Ergebnis.

1. In bezug auf die Pigmentbesiedelung des einen Beins verhält sich das Tier sehr ähnlich wie die Fälle IV, V und VII: Schwund des *Hyla*-Pigments im Lauf des zweiten Entwicklungsmonats und -- infolge dieses Schwundes und Ausbleibens von *Triton*-Melanophoren — Pigmentlosigkeit.

2. Aber in bezug auf die Pigmentierung der von *Hyla*-Zellen besetzten Körperregion selbst stimmt der vorliegende Fall nicht mit VII überein. Dort entstand eine sehr auffällige pigmentlose Rumpfzone, die hier fehlt. Der Gegensatz dürfte durch die Lage des Implantats und die Wachstumsverhältnisse der betreffenden Region erklärt werden. In Fall VII fiel die *Hyla*-Pigmentierung in den eigentlichen Rumpf, der in Zusammenhang mit der allgemeinen Streckung der Larve selbst erheblich weiter wuchs. Im vorliegenden Fall aber fällt die *Hyla*-Pigmentierung in die Kiemen- und Schulterregion. Hier ist das Wachstum gering. Die Kiemenregion nimmt beim Heranwachsen der Larve an Länge überhaupt nicht zu, die Schulterregion nur wenig. Damit schiebt sich der ursprünglich von *Hyla* besiedelte Bereich zusammen und wird, vermutlich unter Einwanderung von *Wirts*-Melanophoren, völlig aufgehoben.

VI. ZUSAMMENFASSUNG.

Da der vorliegenden Arbeit eine zweite über die reziproken Implantationen folgen soll (Entwicklung von Urodelen-Neuralleiste in *Hyla*-Keimen), sei eine Diskussion aufgeschoben. Sie wird hier vorliegenden Befunde vor allem mit den umfangreichen Ergebnissen vergleichen müssen, die TWITTY (1936, 1939) an Pigmentchimären der Molchgattung *Triturus* erhalten hat, ferner mit den erst zum Teil veröffentlichten Resultaten ROSINS (1940) an Chimären zwischen Axolotl und *Triton*. — Hier sei lediglich eine Zusammenfassung gegeben.

1. Ersetzt man, wie dies ähnlich schon innerhalb verschiedener Urodelengattungen von mehreren Autoren gemacht wurde, Stücke der Neuralwülste der Urodelen-Neurula durch entsprechende Wulstabschnitte von *Hyla*, so entstehen auch bei dieser Kombination Pigmentchimären. Die aus dem *Hyla*-Wulst hervorgehenden präsumptiven Pigmentzellen wandern zwischen die Wirtsgewebe aus und beteiligen sich an der Zeichnung der entstehenden Larve.

Als Wirte wurden drei Urodelenarten benützt: der Axolotl, *Amblystoma mexicanum*, und zwei Molcharten: *Triton palmatus*, der Fadenmolch, und *Triton alpestris*, der Bergmolch. Als Spender diente immer die gleiche Anurenart: *Hyla arborea*, der Laubfrosch. Untersucht wurde vor allem das Verhalten der dermalen Melanophoren und der Guanophoren.

In den meisten Fällen wurde die Implantation nur einseitig vorgenommen. Dann besteht nach Schluss der Neuralrinne die Ganglienleiste, d. h. das Material der beidseitigen Wülste, in der Zone der Einpflanzung je zur Hälfte aus Zellen des Wirts und des Implantats. Trotz der Einseitigkeit des Implantats wandern die präsumptiven Melanophoren meistens gleichmässig nach beiden Seiten aus. Es entstehen damit auf beiden Seiten gemischte Bestände von Pigmentzellen des Wirts und des Implantatspenders. Dies entspricht den Erfahrungen einer Reihe von Autoren.

Die Guanophoren wanderten in den meisten Fällen nur nach der Seite des Implantats.

In einer kleineren Zahl von Fällen wurde Hyla-Wulst auf beiden Seiten eingesetzt. Dann erhält die entsprechende Körperzone nur Hyla-Pigment.

Zahlreiche dieser Chimären wurden bis zu alten Larvenstadien oder bis über die Metamorphose gezüchtet. Eine Übersicht über Art der Chimären und erreichtes Alter geben die Tabellen 1—3 (S. 423-425).

2. Obgleich Wirt und Implantat zu verschiedenen Amphibienordnungen gehören, entwickeln sich die implantierten Hylawulststücke zuerst ganz normal. Die präsumptiven fremden Pigmentzellbildner wandern zu gleicher Zeit aus wie die Zellen des Wirts und liefern in der jungen Urodelenlarve eine reichliche Hyla-Pigmentierung.

3. Am genauesten wurde die Besiedelung mit dermalen Melanophoren verfolgt. Sie hat für die jüngeren Larvenstadien folgendes ergeben:

a) Die dermalen Melanophoren der Hyla zeigen, in Übereinstimmung mit den kurzen Angaben von HOLTFRETER (1935), im fremden Wirt in jeder Hinsicht, obgleich sie sich als Einzelzellen zwischen fremden Geweben befinden, ihre reinen Artmerkmale. Sie sind viel kleiner, etwas schwärzer und viel weniger verzweigt als die Urodelen-Melanophoren. Gute Beispiele sind in Abb. 8—10, 12, 13, 16, 18, 20, 27 wiedergegeben. Auf Grund dieser Artmerkmale lässt sich die Hyla-Besiedelung in der Urodelenlarve in sehr vollkommener Weise abgrenzen und weiter verfolgen.

b) Die Hyla-Besiedelung greift in der Längsrichtung nicht selten über die Querzone, die dem Implantat entspricht, hinaus.

Die Hyla-Zellen haben in der Transversalrichtung eine grössere Wandertendenz als die Wirtsmelanophoren. Sie besiedeln überwiegend die Rumpfsseite, während ein grosser Teil der Melanophoren des Wirts in der Nachbarschaft der Rückenmediane bleibt, von woher die Auswanderung beginnt.

c) Die fremden Melanophoren nehmen entgegen dem Charakter der eigenen Art am Pigmentmuster des Wirts teil. Dies ist besonders deutlich bei den Verpflanzungen auf Triton. Die jungen Molchlarven haben als charakteristisches Pigmentmuster jederseits

einen dorsalen Längsstreifen nahe der Rückenmediane und einen Seitenstreifen nahe und in der Dottergrenze. Die Laubfroschlarve besitzt diese Streifung nicht. In der chimärischen Larve aber ordnen sich die Hyla-Melanophoren in die Längsstreifen des Molches ein.

Auch in einem zweiten Merkmal folgen die Hyla-Zellen in der Chimäre dem Wirt. Bei Hyla wird die Bauchfläche im Bereich der Darmspirale intensiv von Melanophoren und Guanophoren besiedelt, bei den Urodelen und ebenso bei den Chimären bleibt sie pigmentfrei.

Zusammenfassend lässt sich sagen: Verhält sich die Einzelzelle in ihrer Morphologie absolut herkunftsgemäss, so ist die topographische Einordnung überwiegend wirtsgemäss. Die larvalen Laubfroschzellen reagieren also auf die für Triton spezifischen Gruppierungsfaktoren. Gute Fälle für die Einordnung ins Streifenmuster finden sich in Abb. 12, 15, 18, 27.

d) Ein drittes Merkmal der Chimäre finden wir weder bei Urodelenlarven noch gleich deutlich bei Hyla-Kaulquappen; es betrifft die Neigung der Hyla-Melanophoren zu segmentaler Anordnung im Bereich der Myotome: Abb. 27.

e) Ein charakteristisches Merkmal der reinen Hyla-Larve, die frühzeitige netzförmige Verbindung zahlreicher Melanophoren zu grösseren Komplexen, kehrt in der Chimäre nur abgeschwächt wieder. Die Zellen wahren hier, besonders in der Bauchregion, wie die Urodelen-Melanophoren, bestimmte Abstände: Abb. 12, 16, 27 u.a.

4. Ausser den dermalen Melanophoren liefert der implantierte Hyla-Wulst im Rumpfbereich der jungen Chimärenlarve auch Guanophoren. Sie treten etwas später als die Melanophoren auf und sind als helle, glänzende Zellen leicht zu erkennen (Abb. 24, 27). Dass es sich dabei um Hyla-Zellen handelt, geht aus der Zeit des Auftretens und aus der Beschränkung auf die Implantatzone hervor. Die Urodelenlarven bilden Guanophoren in der Rumpfreion erst in einem viel späteren Entwicklungsstadium.

5. In der älteren Urodelenlarve wird die Hyla-Pigmentierung zurückgebildet. Auch in dieser Hinsicht wurden vor allem die dermalen Melanophoren genauer untersucht. Diese Zellen beginnen von der 5. oder 6. Entwicklungswoche an kleiner zu werden und zu verschwinden.

Im übrigen war das Verhalten der Chimären verschieden, je nachdem es sich um Tiere mit gemischtem Melanophorenbestand handelte, wie bei den Fällen mit einseitiger Implantation, oder um Fälle mit Zonen reiner Hyla-Besiedelung nach doppelseitiger Implantation. Sind Wirtsmelanophoren und Hylamelanophoren durcheinander gemischt, so verschwinden die letzteren, ohne Lücken zu hinterlassen. Diese werden offenbar sehr rasch von wirtseigenen Pigmentzellen ausgefüllt. Dies ist der Fall bei den Abb. 21, 22 und 26.

Besitzt jedoch die Chimäre nach doppelseitiger Implantation eine grössere Rumpfzone mit reiner Hyla-Pigmentierung, so entsteht mit dem Schwinden der Hyla-Melanophoren eine breite pigmentfreie Zone. Hiefür liegt erst ein Beispiel vor (Abb. 28—30), dieses allerdings von durchschlagender Klarheit. Die pigmentfreie Zone wurde von hinten her durch vordringende Melanophoren des Wirts eingeeengt, blieb aber bis zur Metamorphose erhalten. Einige weniger klare, nicht abgebildete Fälle sprechen in gleichem Sinn.

Der Beginn des Pigmentschwundes fällt bei den Tritonchimären zeitlich nahe zusammen mit einer Änderung in der normalen Pigmentierung des Wirts. Diese geht in der 4. bis 5. Woche vom Streifenmuster zu einer zerstreuten Melanophorenanordnung über (vgl. Abb. 20a). Mit den dermalen Hyla-Melanophoren verschwinden auch die Hyla-Guanophoren.

6. Die späteren, erst nach der Rückbildungsperiode der fremden Melanophoren einsetzenden Pigmentschübe werden bei den Chimären nur noch vom Wirt und nicht mehr vom Hyla-Implantat geliefert. Dies betrifft in erster Linie die Ausbildung epidermaler Melanophoren und dann natürlich auch die noch späteren Pigmentveränderungen. Das grünliche Farbkleid, das bei der sich verwandelnden Laubfroschlarve erscheint, bleibt erst recht aus. Es nimmt also die Fähigkeit zur Zusammenarbeit der Zellen ordnungsverschiedener Herkunft mit zunehmender Entwicklung der Chimäre ab.

7. Herkunft der Guanophoren. Während für die dermalen Melanophoren nachgewiesen ist, dass sie nur aus der Ganglienleiste, d.h. aus den Neuralwülsten stammen (DUSHANE

1935); hat über die Herkunft der Guanophoren bisher keine Sicherheit bestanden.

Die Tatsache, dass in Urodelen-Chimären mit Hyla-Neuralwulst *Hyla-Guanophoren* auftreten, ist ein Beweis dafür, dass ausser den Melanophoren auch diese Sorte von Pigmentzellen von der Ganglienleiste geliefert wird. Bei der älteren Larve des Falles VII, mit doppelseitigem Implantat, ist überdies bemerkenswert, dass in der entpigmentierten Zone keine Guanophoren auftreten, während der übrige Körper des Wirts gleichzeitig Molch-Guanophoren erhält (Abb. 30a und b). Diese Tatsache macht es wahrscheinlich, dass auch die Guanophoren, wie die dermalen Melanophoren, nur von der Ganglienleiste gebildet werden. Sie konnten in der operierten Zone der Chimäre VII nicht auftreten, weil hier die Ganglienleiste des Wirts vollkommen entfernt worden und die eingetauschte ordnungsfremde Hyla-Leiste im späteren Larvenstadium nicht mehr lieferungsfähig war.

8. Im Fall VI wurde mit dem Neuralwulst ein Stück präsumptive Haut implantiert. Diese Haut hat sich, im Gegensatz zu den Melanophoren, bis über die Metamorphose erhalten (vgl. Abb. 26). Eine genauere Beschreibung wird später, wenn noch mehr solche Fälle vorliegen, gegeben werden.

Ausserdem wurden ziemlich viele Beobachtungen über das Verhalten von Hyla-Spinalganglien, die in der Chimäre ebenfalls vom Implantat aus gebildet werden, gesammelt. Dass sie gebildet werden können, hat schon HOLTFRETER (1935) festgestellt. Auch sie werden zurückgebildet, aber wahrscheinlich in einer früheren Larvenperiode als die Melanophoren. Über diese Bildungen sowie über die Entwicklung von Hyla-Viszeralskelett, die aus implantiertem Wulstmaterial entstehen, kann ebenfalls erst in einer späteren Arbeit berichtet werden.

LITERATUR

1940. BALTZER, F., *Über das Verhalten ordnungsfremder Pigmentzellen bei Amphibienlarven (Austausch von Ganglienleiste zwischen Hyla und Urodelen)*. Verh. S.N.G. 120. Versammlung, Locarno.
1940. — *Über erbliche letale Entwicklung und Austauschbarkeit artverschiedener Kerne bei Bastarden*. Naturwissenschaften 28, Heft 12 u. 13.
1937. DETWILER, S. R., *Observations upon the migration of neural crest cells, and upon the development of the spinal ganglia and vertebral arches in Amblystoma*. Am. J. Anat. 61.
1935. DUSHANE, G. P., *An experimental study of the origin of pigment cells in Amphibia*. J. exp. Zool. 72.
1925. GLAESNER, L., *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (Molge vulgaris)*. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, 14. Heft.
1931. GLÜCKSOHN, S., *Äussere Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvenperiode von Triton taeniatus Leyd. und Triton cristatus Laur.* Roux' Arch. 125.
1937. HADORN, E., *Die entwicklungsphysiologische Auswirkung der disharmonischen Kern-Plasmakombination beim Bastardmerogon Triton palmatus ♀ × Triton cristatus ♂*. Roux' Archiv, 136.
1936. HAMBURGER, V., *The larval development of reciprocal species hybrids of Triton taeniatus Leyd. (and Triton palmatus Duges) × Triton cristatus Laur.* J. exp. Zool., Vol. 73.
1935. HARRISON, R. G., *Heteroplastic grafting in embryology*. The Harvey lectures, 1933-34.
1938. — *Die Neuralleiste*. Verh. Anat. Ges. 45. Vers. Königsberg.
1935. HOLTFRETER, J., *Morphologische Beeinflussung von Urodelenektoderm bei xenoplastischer Transplantation*. Roux' Arch. f. Entw. mech. 133.
1935. — *Über das Verhalten von Anurenektoderm in Urodelenkeimen*. Ib. 133.
1936. — *Regionale Induktion in xenoplastisch zusammengesetzten Explantaten*. Ib. 134.

1933. RAVEN, Chr. P., *Zur Entwicklung der Ganglienleiste II. Über das Differenzierungsvermögen des Kopfganglienleistenmaterials von Urodelen.* Roux' Arch. f. Entw. mech. 129.
1936. — *Zur Entwicklung der Ganglienleiste. V. Über die Differenzierung des Rumpfganglienleistenmaterials.* Ib. 134.
1940. ROSIN, R., *Zur Frage der Pigmentmusterbildung bei Urodelen (Transplantation von Amblystoma mexicanum auf Triton palmatus).* Rev. Suisse de Zool. 47.
1921. SPEMANN, H. *Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen Triton cristatus und taeniatum.* Roux' Arch. f. Entw. mech. 48.
1932. — und SCHOTTÉ, O., *Über xenoplastische Transplantation als Mittel zur Analyse der embryonalen Induktion.* Naturwissenschaften 20.
1936. — *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung.* J. Springer, Berlin.
1936. TWITTY, V. C., *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus. I. Hybridization. II. Transplantation.* J. exp. Zool. 74.
1939. — and BODENSTEIN, D., *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus. III. Further transplantation experiments on pigment development. IV. The study of pigment cell behavior in vitro.* Ib. 81.
-

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 5. UND 6. APRIL 1941

Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination¹

von

Rud. GEIGY

Basel.

Mit 3 Textabbildungen.

Die Larve wird im Allgemeinen definiert als eine Zwischenform, welche im Moment des Schlüpfens (aus dem Ei oder dem Mutterleib) dem erwachsenen Endzustand mehr oder weniger unähnlich ist. Dieser Definition haften zwei Mängel an, indem einerseits ja der Entscheid über ähnlich oder unähnlich stark von der subjektiven Beurteilung abhängig ist und es andererseits bei näherem Zusehen durchaus willkürlich erscheint, gerade den Schlüpfmoment als „Stichzeit“ für diese Bewertung zu erwähnen. Diese Unzulänglichkeiten sind wohl vor allem Schuld daran, wenn in der Unterscheidung und Grenzsetzung zwischen direkter und indirekter Entwicklung und damit auch in den über die Metamorphose herrschenden Anschauungen eine gewisse Unsicherheit und Verwirrung Platz gegriffen hat.

Ein klareres Erfassen des Wesens der Metamorphose und damit auch eine bessere Möglichkeit, die beiden genannten Ontogenesetypen auseinanderzuhalten, ergibt sich, wenn das Metamorphoseproblem von der histologischen und embryologischen Seite her angegangen wird. Echte Metamorphose, im Sinne einer grund-

¹ Als Referat gehalten an der Tagung der Schweiz. Zoologischen Gesellschaft in Bern zum Diskussionsthema: *Aktuelle Fragen der tierischen Metamorphose*. Korreferat von E. HADORN: *Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose* (siehe Nr. 10).

legenden Umgestaltung „von Innen heraus“, kann dann auf drei Hauptprozesse zurückgeführt werden:

1. Auf den **Abbau** bestimmter Körperpartien oder Organe durch Histolyse (zuweilen begleitet von Phagocytose); er betrifft die **transitorischen larvalen Bildungen**.

2. Auf den **Neuaufbau** gewisser Partien aus Anlagen, die bisher in embryonalem Zustand verharrten und nun zur Entwicklung und Ausdifferenzierung kommen. Dieser betrifft somit die **adulten Bildungen** („Adultkeim“).

3. Auf das **Weiterbestehen** gewisser Partien, die sich durch die Metamorphose „hindurchretten“, sie überdauern und in den adulten Organismus übernommen werden, entweder ohne sichtbare Begleiterscheinungen oder nach Überwindung einer inneren Krisis (Kernpyknoten, Plasmaausstossungen usw.). Es betrifft dies die von Anfang an definitiven **larvo-adulten Bildungen**.

Metamorphosen verschiedenster Art und bei den verschiedensten Tiergruppen (Anneliden, Echinodermen, Bryozoen, Nemertinen, Gastropoden, Lamellibranchier, Arthropoden, Amphibien usw.) können immer wieder auf dieses allen gemeinsame Grundprinzip zurückgeführt werden².

Wird in dieser Weise auf das Einzelschicksal der Gewebe (oder Organe) der entstehenden Organismen und auf ihr spezifisches späteres Verhalten geachtet und abgestellt, so ergibt sich gleichzeitig die Möglichkeit, den prinzipiellen Unterschied zwischen direkter und indirekter Entwicklung zu erkennen. In Abbildung 1 ist der Versuch gemacht, diesen Sachverhalt in einem Schema darzustellen. Darin sind, wie betont sei, alle Erscheinungen, welche den beiden Ontogenesetypen gemeinsam sind, weggelassen worden, um den Unterschied umso klarer hervortreten zu lassen. So sind im Schema nicht berücksichtigt der jedes werdende Gewebe auszeichnende Vorgang der Zellvermehrung und des Wachstums, ebenfalls nicht die regelmässig sich wiederholende Zellerneuerung und das Heranreifen der Geschlechtszellen, sodann auch nicht alle

² Eingehendere Behandlung der Postembryonalperiode der tierischen Ontogenesen erfolgt in einem demnächst in den „Naturwissenschaften“ erscheinenden Aufsatz von GEIGY und PORTMANN.

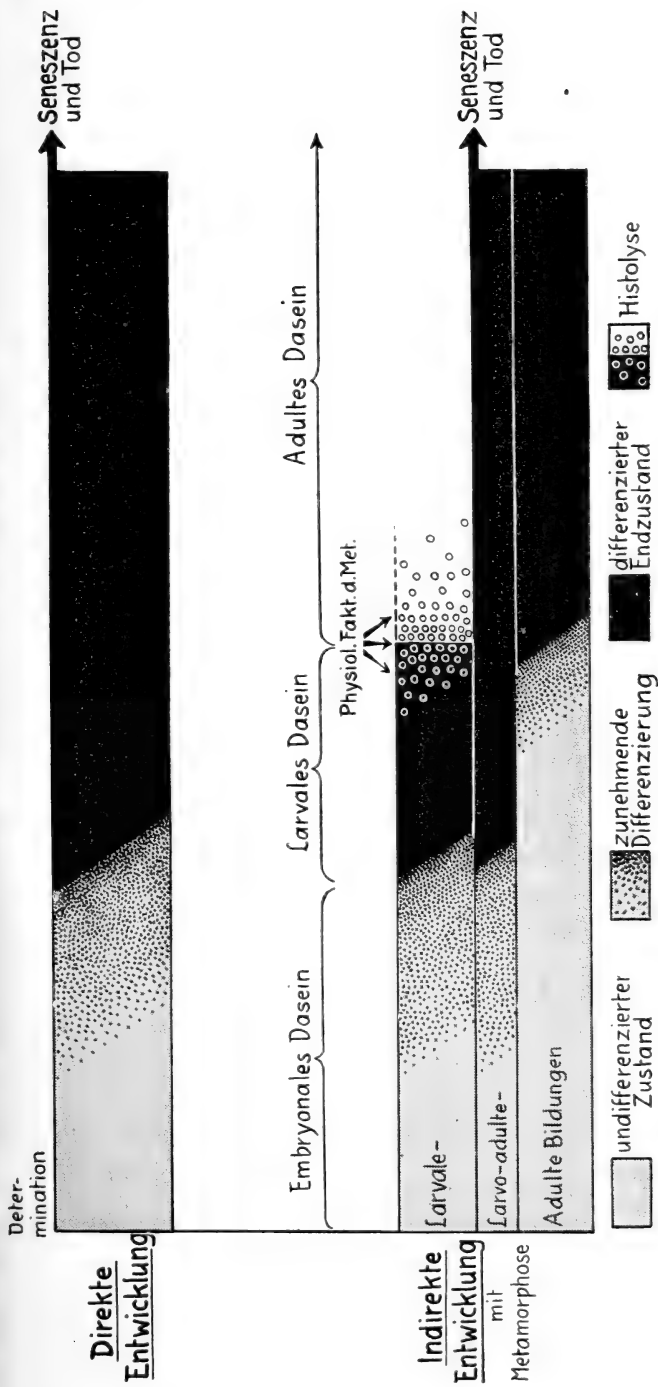


Abb. 1.

etwa noch im erwachsenen Zustand möglichen Gestaltswandlungen, die eventuelle Regenerationsfähigkeit gewisser Organe oder Gewebekomplexe im Adultzustand, oder die als Seneszenz bezeichneten geweblichen Zerfallerscheinungen usw.

Aus dem Schema ergibt sich folgendes:

a) Bei der direkten Entwicklung folgt auf den undifferenzierten Ausgangszustand des sich furchenden Eies die über eine gewisse Spanne des Entwicklungsganges sich erstreckende und für die einzelnen Gewebe und Körperregionen nicht gleichzeitig beginnende Periode der Differenzierung von Gestalt und Struktur. Sie führt früher oder später zur Ausbildung eines Jungtieres, dessen noch mehr oder weniger unfertige Architektur allmählich durch direkte, postembryonale Weiterentwicklung in diejenige der Adultform übergeführt wird. Beispiele: Octocorallier, Ctenophoren, Nematoden, Rotatorien, Chaetognathen, gewisse Insekten, Cephalopoden, gewisse Fische, Sauropsiden, Säuger².

b) Die indirekte Entwicklung dagegen nimmt einen weniger kontinuierlichen Verlauf. Sie gipfelt in ihrer ersten Etappe in der Ausbildung einer mehr oder weniger weit ausgebauten Larvenorganisation, die aber in ihren wesentlichen Zügen auf die Dauer keinen Bestand hat, sondern früher oder später dem histolytischen Zerfall anheimfällt. Etwa um dieselbe Zeit erwachen die schon bei der Embryonalentwicklung in Reserve zurückgestellten und seitdem im Larvenkörper verborgenen Anlagen mit „adulter“ Bestimmung und erfahren jetzt in einer Art „zweiten Embryonalphase“ ihre endgültige Differenzierung, währenddem die bereits differenzierten larvo-adulten Bildungen in den neu erstehenden Organismus übernommen werden. Bei Insekten und Amphibien ist nachgewiesen, dass gewisse Auf- und Abbau-Vorgänge dieser Periode unter dem Einfluss besonderer Metamorphose-Hormone (Abb. 1. „Physiol. Fakt. d. Met.“) stehen. Als Endresultat dieses ganzen Umbaus entsteht die Adultform, das definitive „Bild der Art“ (Imago).

Organismen mit Metamorphose stellen somit ein Mosaik dar, welches sich aus den drei genannten larvalen, larvo-adulten und adulten Komponenten zusammensetzt. Diese sind vielfach ihrer histologischen Struktur nach nicht voneinander unterscheidbar (Schwanzmuskulatur der Anurenkaulquappe = larval, Rumpf-

muskulatur = larvo-adult, Extremitätenmuskulatur = adult), und auch nach ihrer Lage im Organismus können sie oft nur schwer identifiziert werden (diffuse Verteilung der imaginalen Elemente im Körper einer holometabolen Insektenlarve). Das allein sichere Kriterium bildet vielmehr ihr Schicksal, ihr Verhalten im Verlauf der Ontogenese, also der Umstand, ob sie sich an der Metamorphose mit Zerfall, Weiterbestand oder Neuentwicklung beteiligen.

Aus dieser Betrachtungsweise ergeben sich für die Metamorphose-Forschung neue Möglichkeiten. Es liegt nahe, zu vermuten, dass die Verwirklichung der Metamorphose nicht allein auf Vorgänge innerhalb der postembryonalen Periode (z. B. Hormonwirkungen) zurückzuführen ist, sondern determinativ schon in frühen Embryonalphasen vorbereitet wird. Damit wird aber die Metamorphose zu einem Objekt der kausalen Embryologie.

Die experimentelle Entwicklungsphysiologie hat allerdings bisher relativ wenig Resultate gezeitigt, die für die Illustration dieses präformistischen Charakters der Metamorphose verwendbar wären. Sozusagen alle Erörterungen über das Determinationsgeschehen bei Metamorphose-Tieren wie Echinodermen, Insekten, Amphibien galten nämlich dem Zustandekommen und der Differenzierung der larvalen (und larvo-adulten) Organisation, und dementsprechend wurden die Untersuchungen und ihre Ergebnisse höchstens bis in frühe Larvenstadien der Versuchstiere hinein verfolgt (VON UBISCH, SEIDEL, SPEMANN u. a.). Die auf embryologischer Basis fussende Kausalanalyse der Metamorphose hat dagegen den experimentellen Eingriff wohl in jungen Keimstadien vorzunehmen, sie muss aber ihr spezielles Augenmerk denjenigen Auswirkungen des Experimentes zuwenden, die erst in später Larvenperiode und besonders während der Metamorphose offenbar werden.

Innerhalb der Fülle von Problemen, die sich in diesem neuen Zusammenhang stellen, sollen drei Fragenkomplexe besonders hervorgehoben werden:

1. Wann und in welchem Sinne wird das Schicksal der Gewebe hinsichtlich der Metamorphose auf frühembryonaler Stufe festgelegt ?

2. Ist die Funktion gewisser innersekretorischer Drüsen, deren Inkrete nachgewiesenermassen als Auslöser verschiedener Meta-

morphoseprozesse eine wichtige Rolle spielen, ebenfalls in diesem Determinationsplan vorgesehen ?

3. Ist dieses Determinationsgeschehen im Ei von Tieren mit stark ausgeprägter Metamorphose zeitlich dissoziierbar in Vorgänge, welche die Festlegung der unmittelbar im Verlauf der Embryonalentwicklung zur Differenzierung gelangenden larvalen Bildungen betreffen und in solche, die speziell den später erwachenden adulten Bildungen gelten ?

1. — Die erste Frage ist in Transplantationsexperimenten an Anuren (*Rana*, *Bombinator*) geprüft worden, deren Resultate bereits publiziert³ und in Abbildung 2 und 3 dargestellt sind. Es handelt sich einerseits um Verpflanzung ganzer Schwanzknospenanlagen oder von Teilen solcher in den Rumpf eines etwa gleichaltrigen Keimes, andererseits um Verbringung von Rumpfmateriale in jüngste Schwanzanlagen. In unserem Schema (Abb. 1.) gehört der Kaulquappenschwanz zu den Bildungen mit larvalen, der Rumpf zu denjenigen mit larvo-adulter Bestimmung.

Die Operationen fanden frühestens im Neurulastadium statt, also zu einem Zeitpunkt, wo die im Verlauf der Gastrulation unter der Organisatorwirkung zustandekommende Determination der verschiedenen Keimteile sich eben etabliert hat. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass sich die an fremden Ort verpflanzten Keimteile herkunftsgemäss zu ganzen Schwänzen resp. zu typischen Schwanz- oder Rumpfteilen differenzierten, sobald die trophischen Bedingungen (gutes Einheilen, Gefässversorgung usw.) dies erlaubten. Von unserer Fragestellung aus interessiert nicht dieses — an sich selbstverständliche — erste Resultat, sondern dasjenige, das sich viel später, am Ende des Larvenlebens, ergibt und das Verhalten dieser Transplantate bei der Metamorphose betrifft: Die Schwanzgewebe im Rumpf zeigten (gleichzeitig wie der Wirtsschwanz) typische Histolyse und wurden vollkommen resorbiert (Abb. 2.). Die Rumpfgewebe im Schwanz dagegen hielten stand, obschon sie sich mitten in einem Histolyse-Herd befanden, überdauerten die Metamorphose und sassen schliesslich wohl erhalten dem Steiss des Jungfrosches auf (Abb. 3 e u. f). Die histologische Untersuchung

³ R. GEIGY: *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Anuren-Metamorphose* I. Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges., 1937, S. 160—162.

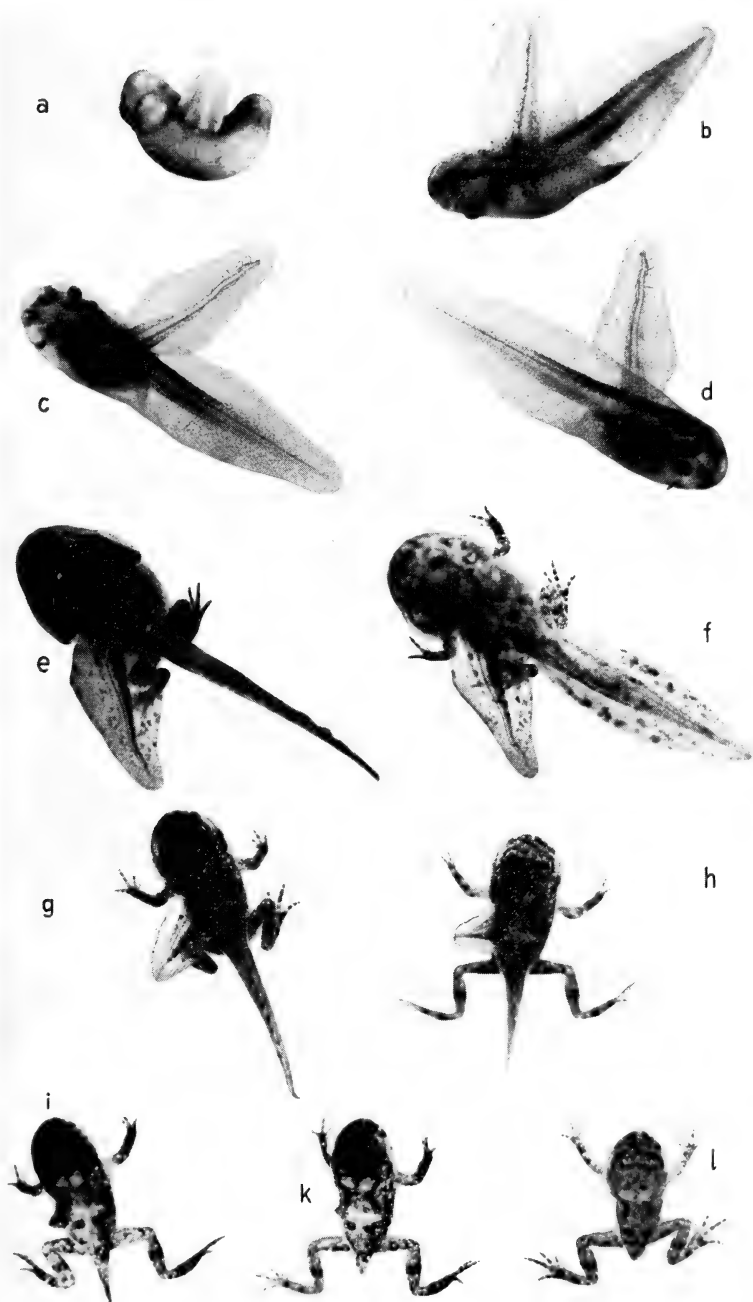


ABB. 2.

Verhalten einer homöoplastisch in den Rumpf transplantierten Schwanzanlage von *Bombinator packypus* bei der Metamorphose.

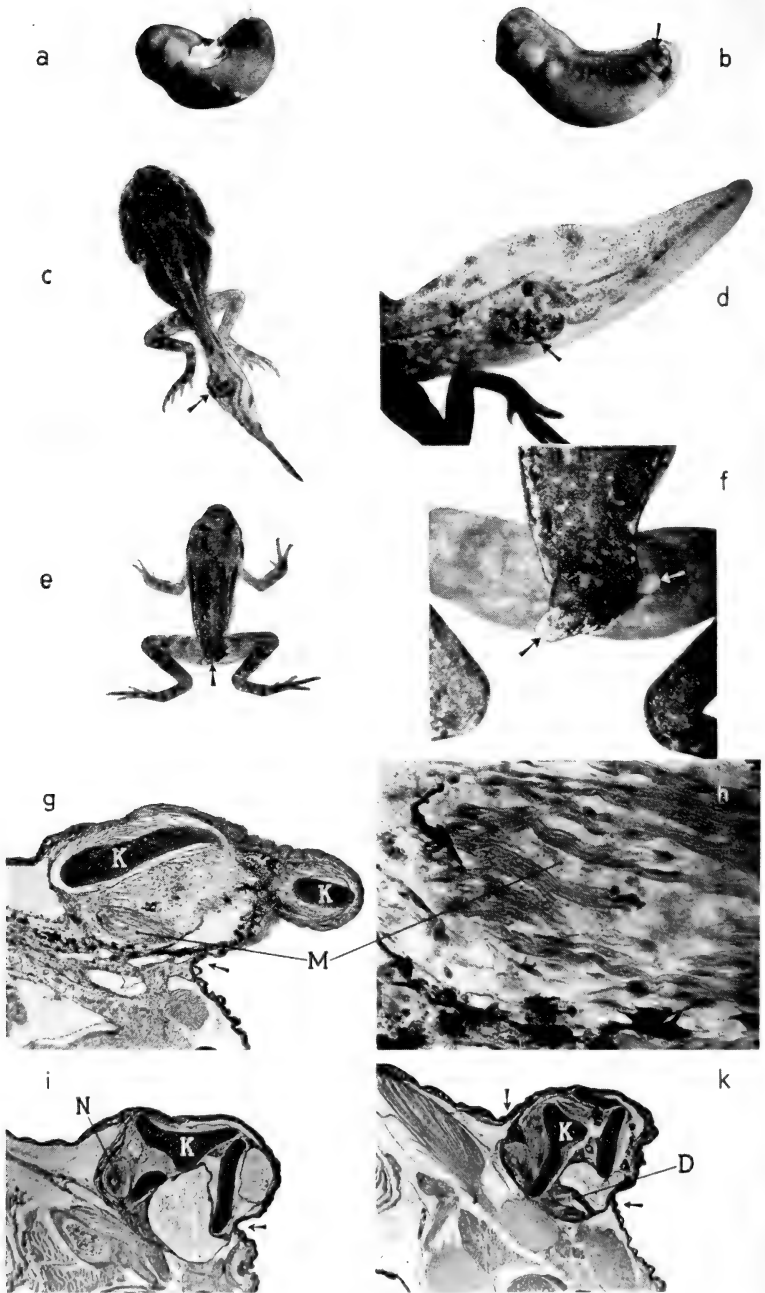


ABB. 3.

Verhalten homöoplastisch in die Schwanzanlage transplantierten Rumpfmaterials von *Rana temporaria* bei der Metamorphose. (*a* = Spender. In *b*—*f* zeigen die Pfeile die Lage des Transplantats an, in *g*—*k* seine Angrenzungen an die Gewebe des Wirtskörpers.)

konnte zu diesem Zeitpunkt im Transplantat verschiedenste Rumpfgewebe nachweisen, die sich aus den seiner Zeit verpflanzten ekto-, meso- und entodermalen Elementen herkunftsgemäss differenziert hatten (Abb. 3 *g—k*: M = quergestreifte Muskulatur, K = Knorpelspangen von Rückenwirbeln, N = ein kleines Stück Nervenrohr, D = ein Darmstück, usw.).

Es geht aus diesem Befund hervor, dass das verschiedene Verhalten der Rumpf- und Schwanzmaterialien bei der Metamorphose — ungeachtet ihrer oft sogar gleichartigen Struktur — nicht von ihrer Lage im Larvenkörper an sich abhängt, sondern von einer schon im Gastrulastadium determinativ vorbereiteten besonderen inneren Disposition, gemäss welcher sie sich an den durch die Metamorphose-Hormone ausgelösten Prozessen positiv oder negativ beteiligen („Determination der Lebensdauer“).

Aus der bekannten Tatsache, dass es gelingt, durch frühe Thyroxingaben an jüngeren Kaulquappen vorzeitig Metamorphose auszulösen, geht hervor, dass die Gewebe schon früher auf dieses Hormon ansprechen können, als dies in der Normalentwicklung tatsächlich geschieht. Doch ist diese Feststellung in zweierlei Hinsicht einzuschränken: 1. Gibt es zeitlich eine untere Grenze des Reaktionsvermögens, indem Kaulquappen erst von einem bestimmten (noch nicht genau festgestellten) Stadium an durch Thyroxin zur Metamorphose gebracht werden können. 2. Haben Thyroxinbehandlungen früher Embryonalstadien gezeigt, dass es larvale Organe gibt, die vom Schilddrüsenhormon überhaupt unabhängig sind. So bilden sich z. B. die äusseren Kiemen und die Saugnäpfe der Anuren-Junglarven aus und wieder zurück, ohne vom genannten Hormon darin irgendwie beeinflusst zu werden. Die beschränkte Lebensdauer dieser Organe beruht also offenbar auf einer rein internen Determination, die im gegebenen Moment keines physiologischen Auslösers bedarf.

2. — Es ist somit vorausgehend ein determinativ vorbereitetes spezifisches Verhalten der Gewebe im Verlauf der Metamorphose festgestellt worden, das sich bei gewissen Organen unabhängig, bei andern wieder nur unter hormonalem Impuls äussern kann. Im letzteren Falle müssen Aktions- und Reaktionsbereitschaft wenigstens bis zu einem gewissen Grade zeitlich aufeinander abgestimmt sein. Deshalb drängt sich die Frage auf, ob der Funktionsbeginn

derjenigen innersekretorischen Drüsen, welche die Auslöser produzieren — Hypophyse, Schilddrüse usw. — nicht auch irgendwie im frühembryonalen Determinationsplan vorgesehen ist. Der Vorgang wäre dann zu vergleichen mit einem aufgezogenen Uhrwerk (Aktionssystem der determinierten Drüsen) welches das ebenfalls vortempierte Weckerwerk (Reaktionssystem der determinierten Gewebe) zur gegebenen Zeit zum Ablauf bringt.

Wir besitzen zur Zeit noch keine sicheren Belege dafür, dass schon die ersten embryonalen Anlagen der genannten Drüsen von einer ihre spätere Funktion regelnden Determination betroffen werden. Andererseits wäre es aber nach den heutigen Vorstellungen kaum denkbar, dass sich diese Organe, im Gegensatz zu allen andern, souverän verhalten und dem allumfassenden Determinationsgeschehen entrinnen könnten.

3. — Die Frage, ob in der Frühentwicklung gewisser Tiere zwischen zeitlich gesondert verlaufenden larvaalem und adultem Determinationsgeschehen unterschieden werden muss, ist bis jetzt nur bei Insekten und zwar hauptsächlich an *Drosophila*-Keimen untersucht worden, hat aber erst zu vorläufigen Indizien geführt⁴.

Die Dipteren stellen einen der extremsten Metamorphosetypen dar, innerhalb der Insekten und der ganzen Tierreihe überhaupt. Bezüglich des Determinationsgeschehens nehmen sie mit den Lepidopteren ebenfalls eine extreme Stellung ein, indem sich ihre Eier als sehr frühzeitig determiniert erweisen — sicher im Stadium des Keimhautblastems, vielleicht schon im mütterlichen Ovar — und deshalb oft als typische Beispiele für „Mosaik Eier“ zitiert werden. Diese Feststellung bezieht sich genau genommen aber lediglich auf die Verwirklichung der Larvenorganisation, indem REITH (1925), PAULI (1927) u. a. nach Schnürung, Anstich oder Brennung von Eiern Defektlarven erzeugen konnten, die das Imaginalstadium nie erreichten.

Es ist mir nun 1931 gelungen, durch schwache ultraviolette Totalbestrahlung von *Drosophila*-Eiern im Stadium der Keimstreifenbildung erstmals Auswirkungen zu erzielen, welche eine Entwicklung bis über die Metamorphose hinaus ermöglichten, indem sie die Larvenorganisation völlig verschonten und nur die

⁴ R. GEIGY: Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. Roux' Archiv, Bd. 125, 1931, S. 406-447

Imago betrafen. Die so provozierten Anomalien fanden sich stets im Abdomen oder im Thorax und seinen Anhängen und zwar, je nach der Orientierung der Eier bei der Bestrahlung, in dorsalen, ventralen oder lateralen Körperbezirken der Fliege. Es handelte sich um Defekte verschiedensten Grades in der äusseren Gestaltung der Abdominal- und Thorakalsegmente, sowie der Beine und Flügel, zuweilen auch um vollkommene Unterdrückung dieser Teile. Diese Resultate sind zunächst nicht dazu angetan, die bisherige Auffassung betreffend den Mosaikcharakter des Fliegeniees zu ändern. Sie bringen eine für das Metamorphoseproblem wertvolle Ergänzung, indem sie zeigen, dass im Determinationsplan des jungen Keimes auch die imaginalen Bildungen der Endform bereits inbegriffen sind und mit schwacher ultravioletter Bestrahlung selektiv getroffen werden können.

Bemerkenswert ist nun aber der Umstand, dass neben diesen Defekten in gewissen Fällen auch deutliche Mehrleistungen in Form von aller Art **Doppelbildungen** der Fliegenbeine zu verzeichnen waren. Daraus ergibt sich die Vermutung, dass sich im jungen Keimstreif Anlagen der späteren Imaginalscheiben finden, die noch regulationsfähig sind, deren Determination im Moment der Bestrahlung also noch nicht abgeschlossen war. Das Ei dieses extrem holometabolen Insekts würde somit nur hinsichtlich der larvalen Organisation der Definition des Mosaiktyps entsprechen. Auf die früh im Keimhautblastem erfolgte Festlegung der larvalen Potenzen würde später im Keimstreif diejenige der imaginalen folgen.

In neuester Zeit hat M. LÜSCHER (Basel) durch ultraviolette Ei-bestrahlungen bei *Tineola biselliella* ganz analoge Imaginaldefekte und auch die Bildung eines überzähligen kleinen Flügels, also eine Mehrleistung erzielt (Resultate noch unveröffentlicht). Es scheint, dass der Schmetterling — als Form mit ebenfalls extremer Metamorphose — der Fliege auch darin an die Seite gestellt werden kann, dass sein Keimmateriale durch zusätzliche imaginale Determinationsprozesse auf die ihm bevorstehende doppelte Aufgabe larvo-imaginaler Natur vorbereitet wird.

Es wäre nun allerdings verfrüht, die hier erwähnten vorläufigen Ergebnisse bei Insekten theoretisch auszubauen, bevor die Situation durch eingehende Untersuchungen weiter abgeklärt ist. Dann wird versucht werden müssen, sie mit den interessanten neueren

Darlegungen von SEIDEL, BOCK und KRAUSE über die Organisation des Insekteneies („Die Naturwissenschaften“, 1940, Heft 28, Seite 433—446) in Einklang zu bringen, unter gebührender Berücksichtigung der Metamorphose und der imaginalen Determination.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass das Metamorphosegeschehen der Tiere früh im Keim wichtige, determinative Festlegungen erfährt und dass die hier vertretene Ansicht, die Metamorphose sei eine Folge gewebsspezifischer Determination, auch im Experiment Bestätigungen gefunden hat.

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 5. UND 6. APRIL 1941

Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose¹

von

Ernst HADORN

(Aus dem Zoologisch-Vergl. Anatomischen Institut
der Universität Zürich.)

I. HORMONALE VORAUSSETZUNGEN

1. *Mosaikartig-autonome oder korrelativ-gesteuerte Entwicklungsprozesse.*

In der Metamorphose greifen die verschiedenartigsten Entwicklungsvorgänge ineinander. Dabei kann die Umkonstruktion des Organismus nur gelingen, wenn die verschiedenen Gewebs- und Organreaktionen zeitlich aufeinander abgestimmt sind. So darf bei einem holometabolen Insekt der larvale Darm nicht zu früh zerfallen; die Imaginalscheiben müssen im richtigen Zeitpunkt zu Ausstülpung und Entfaltung bereit sein, und das Reservematerial des Fettkörpers hat rechtzeitig zur Verfügung zu stehen. Dieses gegenseitige Ineinanderpassen der Entwicklungsrhythmen könnte durch zwei in ihrem Wesen grundsätzlich verschiedene Mechanismen gesichert sein.

Es könnte erstens so sein, dass jedes Organsystem oder gar jede Zelle einem eigenen, autonom-inhärenten Entwicklungs-

¹ Auszugsweise Wiedergabe eines einleitenden Diskussions-Referates zum Thema: *Aktuelle Fragen der tierischen Metamorphose*. Der Beitrag beschränkt sich darauf, Fragestellungen aufzuzeigen, wie sie sich aus der experimentellen Bearbeitung der Insekten- und Amphibien-Metamorphose ergeben. Eine auch nur annähernd erschöpfende Auswertung und Berücksichtigung des in den letzten Jahren gewaltig angewachsenen Tatsachenmaterials ist nicht beabsichtigt. Korreferat von R. GEIGY: *Die Metamorphose als Folge gewebspezifischer Determination* (siehe oben, Nr. 9).

rhythmus folgte. Die einzelnen Zellen wären dann jede mit einer selbständig laufenden, durch Erb- und Aussenfaktoren kontrollierten „Uhr“ versehen — und der synchrone Gang der Uhren und damit das zeitliche Ineinanderpassen käme zustande ohne korrelative Beziehungen. Die Metamorphose als Ganzes wäre eine Mosaikleistung.

Oder aber die z w e i t e Möglichkeit: Es bestünden funktionelle Korrelationen zwischen den einzelnen Entwicklungssystemen, wobei die Steuerung der Metamorphose ausginge von übergeordneten Zentren, durch deren Einfluss die Reaktionen anderer, von sich aus nicht selbständig metamorphosierender Organe und Zellen rechtzeitig in Gang gebracht würden. In einem solchen System hätten die metamorphose-auslösenden Erb- und Aussenfaktoren primär nicht mehr an allen Organsystemen anzugreifen, sondern nur an einem oder an wenigen ausgezeichneten Organen und Gewebstypen. Also nicht mehr viele selbständig laufende Uhren, sondern zentrale Steuerung!

Zahlreiche Experimente zeigen zunächst, dass der Zeitpunkt des Metamorphose-Eintritts durch die Tätigkeit hormonespendender Drüsen bestimmt wird. Körperflüssigkeiten führen die Hormone allen Zellen zu, die darauf in gewebsspezifischer Weise mit den verschiedenartigsten Veränderungen reagieren (GEIGY 1941). Als Musterbeispiel eines derartig hormonal gesteuerten Prozesses ist seit längerer Zeit die Amphibienmetamorphose bekannt. In den letzten Jahren wurden nun auch für die verschiedensten Insektengruppen Metamorphosehormone nachgewiesen oder mindestens wahrscheinlich gemacht (vergl. die Zusammenfassungen von HANSTRÖM 1939, HADORN 1939, KÜHN 1938, DE BEAUMONT 1940, KOLLER 1941). Die Feststellung, dass auch bei Insekten hormonale Korrelationen bestehen, hat zunächst nur deshalb überrascht, weil hier die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale nicht wie bei Wirbeltieren von der endokrinen Tätigkeit der Gonaden abhängt, sondern mosaikartig-autonom, d. h. entsprechend der Erbkonstitution der somatischen Einzelzelle erfolgt. Bei Anwendung der geeigneten Methodik wird es bestimmt gelingen, den Metamorphosemechanismus noch bei zahlreichen weiteren, wahrscheinlich allen Insektenordnungen als hormonal-korrelatives Geschehen zu analysieren.

Dabei handelt es sich weder bei Insekten noch bei Amphibien-

um doppelt gesicherte Systeme, in denen den hormonalen Faktoren lediglich die Rolle zukäme, einen auch selbständig ablaufenden Prozess zu beschleunigen oder zu „verbessern“. Das Hormon ist vielmehr unentbehrlich: Amphibien ohne Schilddrüse metamorphosieren nicht, und eine Fliegenmade, der man die Ringdrüse entfernt, bleibt eine wochenlang überlebende Dauerlarve (BURTT 1938). Zellverbände in der Epidermis eines Frosches oder präsumptive Augenzellen in den Imaginalscheiben der Fliegen können von sich aus die zur Metamorphose führenden Prozesse nicht einleiten. Sie sind in bezug auf das Merkmal „Metamorphosebeginn“ nicht autonom. Sie müssen erst einen von aussen eintretenden Stoff abwarten, über dessen Produktion und Freigabe eine ausserhalb ihres physiologischen Machtbereiches laufende „Uhr“ wacht.

2. Heranreifen der Reaktionsbereitschaft.

Die Tatsache, dass im Experiment durch hormonalen Anstoss die Metamorphose verfrüht, d. h. schon zu einer Zeit ausgelöst werden kann, da die betreffenden Gewebe unter natürlichen Bedingungen noch nicht am Ende ihres Larvenlebens stehen, stellt uns vor die Frage, wie weit diese Vorverlegung getrieben werden kann.

Für Amphibien liegen experimentelle Erfahrungen vor, nach denen frühe Larvenstadien auf Thyroxineinwirkung nicht mit einer normalen Metamorphose antworten können, sondern an Entwicklungsstörungen zugrunde gehen. So fand KUHN (1933), dass der Thyroxinreiz bei sehr jungen Salamander-Larven zwar zu einer Verhornung der Epidermis führt, dass aber eine weitere Reaktion, nämlich die für den Metamorphoseumbau benötigte mitotische Aktivität der Hautzellen, nicht einsetzen kann. Die behandelten Tiere gehen dann innerhalb des „Hornpanzers“ zugrunde.

Eigene Experimente an *Drosophila* (HADORN und NEEL 1938) zeigten, dass implantierte Ringdrüsen bei zu jungen Larven wohl die Pupariumbildung erzwingen, dass sich aber die eigentliche Metamorphose nicht anschliesst. Am gleichen Objekt stellte BODENSTEIN (1939 a) fest, dass Imaginalscheiben erst nach Ablauf des ersten Drittels der Larvenperiode fähig werden, imaginale Strukturen zu differenzieren, falls sie als Transplantate den Metamorphosehormonen ausgesetzt werden. — Also besitzen auch die von der „Zentraluhr“ abhängigen Territorien ihre eigenen „Metamorphoseuhren“. Nur sind diese Nebenuhren weit vorgestellt und

zeigen schon auf Metamorphose, lange bevor die Zentraluhr so weit ist.

Die *F r ü h b e r e i t s c h a f t* des reagierenden Materials zeigt sich bei den verschiedensten Gruppen. *Rana catesbiana* metamorphosiert normalerweise erst im zweiten oder dritten Jahr. Nach Schilddrüsenzufuhr kann die Kaulquappe schon in der dritten Woche zum Frosch werden (cit. nach KOLLER 1941). PIEPHO (1938 *b*) verpflanzte Hautstücke von frisch aus dem Ei geschlüpften Räumchen der Wachs- und der Mehlmotte (*Galleria* resp. *Ephestia*) in den Fettkörper verpuppungsbereiter Larven des letzten Stadiums. Synchron mit dem Wirte führen die implantierten Epithelien — unter Überspringen aller noch fälligen Larvenhäutungen — die pupale und imaginale Häutung unter Bildung der charakteristischen Strukturen durch. BOUNHIOL (1937) entfernte aus Seidenraupen des zweiten Larvenstadiums die Corpora allata: die Larve schreitet unter Auslassen einer dritten und vierten Häutung direkt zur Metamorphose und bildet eine Zwergpuppe. WIGGLESWORTH (1934) vereinigte bei der Wanze *Rhodnius prolixus* ein winziges Lärchen des ersten Stadiums parabiologisch mit einer vor der Häutung zur Imago stehenden Larve des fünften Stadiums: es erscheinen imaginale Merkmale auch im angeheilten Junglärchen.

3. *Plastizität der Reaktionsmöglichkeiten.*

Die Beobachtung, dass bei Insekten im Experiment die Metamorphose-Reaktion unter Überspringen der im Normalprogramm vorgesehenen, vorausgehenden Häutungen ablaufen kann, zeugt für eine weitgehende Plastizität des reagierenden Zellmaterials. Auf Grund dieser Plastizität sind aber auch Wiederholungen bereits einmal vollzogener Entwicklungsschritte möglich, sobald ein entsprechender hormonaler Anstoss einwirkt. So hat PIEPHO (1938 *a*, 1938 *b*) gezeigt, dass Hautstücke von Schmetterlingen nach erfolgter Transplantation in jüngeren Wirten gleichzeitig mit der neuen Umgebung überzählige larvale, pupale und imaginale Häutungen ausführen können.

Dieses hormonal bedingte *Überspringen und Wiederholen rhythmischer Entwicklungsvorgänge* ist in doppelter Hinsicht aufschlussreich. Erstens ersehen wir daraus, dass die Hormone mehr sind als unspezifische Auslöser. Sie bewirken nicht nur, dass etwas geschieht, sondern sie ent-

scheiden innerhalb einer bestimmten Serie von Möglichkeiten auch über die Art der Reaktion, wobei das gleiche Substrat zu larvaler, pupaler oder imaginaler Reaktion gebracht werden kann.

Somit sind es *phasenspezifische Hormone*, die den Rhythmus der Insektenentwicklung leiten, und wir sind berechtigt, zwischen larvalen Häutungshormonen und Metamorphosehormonen zu unterscheiden. Es wird die Aufgabe künftiger Forschung sein, diese Unterschiede schärfer zu fassen und zu untersuchen, ob und in welchem Ausmasse die verschiedenen hormonalen Faktoren qualitativ verschieden sind und ob sie verschiedenen Zentren entstammen. Ansätze zu derartigen Untersuchungen liegen bereits vor. So wird angenommen, dass bei Schmetterlingen die larvalen Häutungen durch die *Corpora allata* kontrolliert werden. Als Spender des Verpuppungshormons kommt dagegen das Gehirn und nicht das *Corpus allatum* in Frage (PLAGGE 1938, PIEPHO 1940).

Die zweite Folgerung, die wir aus dem Wiederholungs- und Übersprungseffekt ziehen, betrifft das Reaktionssystem: durch zelleigene Faktoren ist weder eine bestimmte Zahl von Häutungen noch eine starre Folge von Entwicklungsvorgängen festgelegt, sondern bloss ein Repertoire verschiedener Reaktionsmöglichkeiten. Innerhalb dieses Rahmens treffen zellfremde Faktoren die Auswahl.

4. *Zum Mechanismus der Auslösung und des Ablaufes.*

Sobald in der Entwicklungsphysiologie Auslösungsreaktionen eine Rolle spielen, müssen zwei Möglichkeiten im Auge behalten werden. Eine Reaktion kann eintreten wegen eines neu hinzukommenden Faktors, der im vorausgehenden Inventar der Kräfte und Stoffe nicht vorhanden gewesen — oder aber: die Reaktion kommt in Gang infolge Wegfallens einer bis anhin bestehenden Hemmung.

Für Amphibien sind mir keine Tatsachen bekannt, die dafür sprächen, dass die Larve nur so lange Larve bleibt, bis eine Hemmung wegfällt. Sie wird vielmehr erst dann in die Metamorphose eintreten, wenn etwas Zusätzliches, das Thyroxin, auf sie einwirkt. Bei Insekten dagegen scheinen beide Auslösungsmechanismen zur Anwendung zu kommen. Werden z. B. bei Schmetterlingen (BOUNHIOL 1937) die *Corpora allata* junger Larven entfernt, so metamorphosieren die operierten Tiere verfrüht. Andererseits verhindert das Implantieren larvaler *Corpora allata* die fällige Um-

wandlung metamorphosebereiter Larven (PIEPHO 1940, PFLUGFELDER 1939). Also — so schliesst man — liefert diese Drüse ein metamorphosehemmendes Hormon, bei dessen Wegfall eine längst vorhandene latente Umwandlungsbereitschaft sich durchsetzt. Fliegenlarven dagegen verhalten sich scheinbar ganz anders als Schmetterlingsraupen. Sie benötigen, ähnlich wie die Amphibien, einen zusätzlichen Faktor als Metamorphose-Auslöser. Sie treten erst dann in die Umwandlung ein, wenn ein Hormon der Ringdrüse, die nach SCHARRER und HADORN (1938) das Homologon zu den Corpora allata anderer Insekten enthält, zur Ausschüttung kommt (HADORN 1937, BURTT 1938).

Eine tiefere Einsicht in die Auslösungsmechanismen werden wir allerdings erst dann gewinnen, wenn die Insekten-Endokrinologie weiter ausgebaut ist. Vielleicht zeigt sich dann, dass kein prinzipieller Unterschied zwischen dem Fliegen- und dem Schmetterlingsmodus besteht, indem in beiden Fällen antagonistische Wirksysteme mit metamorphosefördernden und -hemmenden Agentien vorkommen. Der gegenwärtige Gegensatz würde dann nur darauf beruhen, dass heute bei Fliegen der Förderungs-, bei Schmetterlingen aber der Hemmungsfaktor experimentell fassbar ist.

Der Ablauf der Metamorphose erscheint dem nicht-experimentierenden Beobachter sowohl bei Amphibien wie bei Insekten als eine ununterbrochene Folge eng sich aneinander anschliessender Prozesse. Es fragt sich nun, ob mit dem hormonal bewirkten Anfang im Reaktionssystem ein Zustand geschaffen ist, der automatisch alle weiteren Metamorphoseschritte nach sich zieht, ohne dass erneut das Eingreifen übergeordneter Zentren nötig wäre¹.

Wird ein Hautstück eines Axolotls, der nach Thyroxin-Behandlung eben mit der Metamorphose begonnen hat, einem unbehandelten Wirte implantiert, so beendet das Transplantat autonom — auf Grund eines „Beharrungsvermögens“ — seine Metamorphose inmitten des larval bleibenden Wirtes (WORONZOWA und LIOSNER

¹ Dass bei den Häutungs- und Metamorphoseprozessen der Arthropoden durchaus verschiedenartige Differenzierungs- und Stoffwechselfasen zu unterscheiden sind, zeigen sowohl die Untersuchungen DRACH's an Krabben als die Stoffwechselanalysen von WEINLAND, JOS. HELLER, TANGL u. a. bei Fliegen und Schmetterlingen. Neben allgemein vorkommenden Grundprozessen, wie Reduktionen und Oxydationen, sind Vorgänge speziellerer Art im Spiel, die z. B. die verschiedenen Eiweisskörper, Kohlenhydrate und Fettsubstanzen betreffen.

1936). Hier also scheint durch einen ersten Anstoss die Hautmetamorphose als Ganzes gesichert. Bei holometabolen Insekten dagegen lässt sich die Metamorphose in Teilprozesse auflösen, die je einzeln besonderer Auslöser bedürfen. Man unterscheidet bei Schmetterlingen und Fliegen zwischen einem Verpuppungshormon und einem weitem Faktor, der nach erfolgter Verpuppung noch notwendig ist zur Durchführung der imaginalen Differenzierung (HACHLOW 1932, PIEPHO 1938 a, BODENSTEIN 1938). Die Trennung dieser beiden Faktoren demonstrieren auch unsere Experimente an *Drosophila*: Individuen, die nach Ringdrüsenimplantation ihr Puparium verfrüht bilden, schlüpfen nicht eher als unbehandelte, sich später verpuppende Kontrolltiere (HADORN und NEEL 1938). Die pupale Umbildung als erstes Ereignis bedingt demnach nicht zwangsläufig den Eintritt der weiteren Reaktionen.

Während die hormonale Natur des Verpuppungs- resp. Pupariumbildungs-Faktors einwandfrei feststeht, lässt sich über das Wesen des zweiten Faktors noch nichts Abschliessendes aussagen. Jedenfalls liegt seine Emissionszone im vordern Körperbereich. BODENSTEIN (1939 b) glaubt auf Grund seiner Versuche, dass das für die imaginale Differenzierung benötigte Zentrum das thorakale Tracheensystem sei, dem die Aufgabe zukäme, die metamorphosierenden Puppengewebe mit Sauerstoff zu versorgen. Er lässt immerhin die Frage noch offen, ob nicht überdies auch noch ein Hormon zur Ausschüttung komme, dessen Wirksamkeit allerdings an einen genügenden Sauerstoffdruck gebunden wäre.

5. *Eigenschaften der Metamorphosehormone.*

Während das Thyroxin nach Entstehung, Konstitution und Wirkung zu den bestbekanntesten Hormonen gehört, lässt sich z. Z. über die Natur der Metamorphose-Hormone bei Wirbellosen nur wenig aussagen. Die ersten eingehenden Untersuchungen von BECKER und PLAGGE (1939) beziehen sich auf das Pupariumbildungshormon der Fliegen. Es ist hitze- und säurebeständig, wird dagegen durch Alkalien zerstört. Löslich ist es in Wasser, Alkohol, Azeton und Dioxan, nicht aber in spezifischen Lipidlösungsmitteln. Die leichte Dialysierbarkeit spricht gegen ein sehr hohes Molekulargewicht.

Wichtig ist zudem die Feststellung, dass die Metamorphosehormone der Insekten, genau so wie Wirbeltier-Wirkstoffe, inner-

halb weitester Grenzen eine nicht-artspezifische Wirksamkeit haben. So lässt sich, um nur ein besonders eindrucksvolles Beispiel zu erwähnen, mit einem Vorpuppenextrakt des Schmetterlings *Galleria* die Pupariumbildung einer *Calliphora*-Fliege erwirken (BECKER und PLAGGE 1939).

II. GENETISCHE VORAUSSETZUNGEN.

Wir gehen aus von der berechtigten Vorstellung, dass Gene zu den unentbehrlichen und bedingenden Faktoren jeder Entwicklungsleistung gehören. Daraus ergibt sich ihre entscheidende Bedeutung auch für das Metamorphosegeschehen. Mit welchen Mitteln aber und an welchen Stellen greifen sie in die Metamorphose ein? Ist es anhand des heute Bekannten möglich, der Hormonphysiologie eine Genphysiologie der Metamorphose zur Seite zu stellen oder gar zugrunde zu legen? Im folgenden seien einige Ansatzmöglichkeiten für eine gen-physiologische Begründung der Metamorphose zur Diskussion gestellt.

1. *Der nicht-artspezifische Wirkungsbereich.*

Wenn Fliegen und Schmetterlinge einerseits, Amphibien und Säuger andererseits Stoffe mit vertretbaren Metamorphosewirkungen produzieren, so scheint dies auf den ersten Blick nicht für gen-bedingte Entstehung dieser Stoffe zu sprechen. Denn die Gene sind uns als differenzierende Faktoren vertraut: In der Regel erscheint ihre Tätigkeit dort, wo sie erfassbar ist, als etwas sehr Spezifisches, das Unterschiede bedingt und schafft. Und doch zeigen gerade jene Wirkstoffe, von denen wir heute wissen, dass ihre Produktion mit der Anwesenheit bestimmter Gene in kausalem Zusammenhange steht, eine weit über den Artrahmen hinausreichende Wirksamkeit. So ist der die Augenausfärbung bedingende a^+ -Stoff von *Ephestia* ersetzbar durch den v^+ -Stoff der *Drosophila* (vergl. BECKER 1938). Man ist deshalb berechtigt anzunehmen, dass bei Fliegen und Schmetterlingen „sich entsprechende oder homologe Gene“¹ vorkommen, auf

¹ Der in der neuern genetischen Literatur verwendete Terminus „homologe Gene“ dürfte kaum zu Missverständnissen und zu Verwechslungen mit dem Homologiebegriff der vergleichenden Morphologie Anlass geben, da man ja auch seit langem von homologen, d. h. sich entsprechenden Chromosomen spricht.

deren Tätigkeit die Produktion der übereinstimmenden Wirkstoffe zurückzuführen wäre. Die Existenz gleichwirkender und damit vertretbarer Gene bei systematisch recht weit entfernten Organismen wird übrigens auch durch das Vorkommen von Parallelmutationen nahegelegt, wie sie besonders eindrucklich in der Färbung und im Scheckungsmuster von Säugern und Vögeln nachzuweisen sind. Aber auch die Leistungen bastard-merogonischer Amphibienkeime (BALTZER 1940), bei denen der Artkern durch eine Gengarnitur artfremder Herkunft ersetzt wird, sprechen für die Existenz gleichwirkender Erbfaktoren im Genom verschiedener Arten.

Auf Grund dieser Überlegungen scheint es durchaus möglich, die Nicht-Artspezifität von Hormonen, wie sie u. a. in der Metamorphose wirksam sind, zurückzuführen auf die Aktivität homologer, vielleicht identischer Gen-Strukturen im Erbgute von Organismen, die sich in der komplexen Gesamtheit der übrigen gen-bedingten Differenzierungen nicht nahezustehen brauchen. Mit dieser Deutung wollen wir nicht etwa die Vorstellung verbinden, dass Hormone einfache Gen-Sekrete seien. Sie sind vielmehr aufzufassen als Stoffwechselprodukte, die in kompliziertem Zusammenwirken mannigfacher Zellfaktoren zustande kommen. Wesentlich wäre nur das Postulat, dass Gene am Hormonbildungsprozess bedingend beteiligt sind und dass die Hormone deshalb austauschbar sind, weil ihre Produktion bei verschiedenen Arten durch übereinstimmende Gene gesteuert wird.

2. Die art-spezifische Leistung des Reaktionssystems.

Während die auslösenden Faktoren der Metamorphose art-unspezifischer Natur sind, verläuft das Geschehen im Reaktionssystem nach einem streng artspezifischen Modus. Wird z. B. auf die eine Amphibienart eine Schwanzknospe einer fremden Art transplantiert, so metamorphosiert zwar das artfremde Implantat synchron mit dem Wirt; die auftretenden imaginalen Strukturen aber werden durch den artfremden Hormonspender in keiner Weise beeinflusst. Sie erscheinen als autonome Merkmale und folgen einzig den zelleigenen Erbfaktoren im metamorphosierenden Gewebe selbst (vergl. GEIGY 1938). In entsprechender Weise bildet auch eine Fliegenmade ein charakteristisches Fliegenpuparium, wenn die Auslösung durch ein Schmetter-

lingshormon geschieht (S. 502). Der vom Hormon bei Insekten übermittelte Reiz ist zwar insofern recht speziell, als er entweder auf Metamorphose oder auf larvale Häutung lauten kann (S. 499). Innerhalb solcher „Aufträge“ aber wird die artliche Autonomie der reagierenden Zellen nicht tangiert. In dieser Hinsicht besteht eine völlige Parallele zum Verhalten embryonaler Zellen, die den Einflüssen artfremder Induktoren ausgesetzt werden. In dem bekannten SPEMANN'schen Experiment kann ein Molchorganisator einem Stück Rumpfepidermis des Frosches zwar den sehr speziellen „Auftrag Mundbewaffnung“ erteilen, ohne dabei die rein-froschgemässe Ausführung zu beeinflussen.

Ein Frosch ist von einem Molch, ein Schmetterling von einer Fliege in einer grossen Zahl von Genen verschieden. Da nun die Metamorphose ebenso wie die Embryogenese aufzufassen ist als ein Prozess, auf dessen Ablauf sehr viele, wenn nicht alle Gene ihre direkten oder indirekten Einflüsse ausüben, so verstehen wir, dass dieser Ablauf nicht anders als artgemäss erfolgen kann. Relativ einfache, durch wenige übereinstimmende Gene kontrollierte Prozesse dürften der Hormonproduktion zugrunde liegen; bei den komplizierten Leistungen des reagierenden Substrates träte dagegen das gesamte, in seiner Zusammensetzung von Art zu Art stark differierende Genom in Aktion.

3. *Vom Anteil bestimmter Gene am Metamorphoseprozess.*

Einen tiefen Einblick in die genetischen Voraussetzungen der Metamorphose werden wir aber erst dann erreichen, wenn es gelingt, die entwicklungs-physiologische Rolle einzelner Gen-Loci zu untersuchen. Vorbedingung dieser Analyse ist das Auftreten von Mutationen, die den Metamorphoseablauf abändern. Nun wirken sich die meisten bekannten Mutationen an imaginalen Merkmalen aus. Für alle diese Gene ist deshalb anzunehmen, dass ihre primären oder sekundären Wirkungen irgendwie während der Metamorphose eingreifen. Diese Gen-Aktivität ist zudem in vielen Fällen nach Mass und Richtung durch Aussenfaktoren beeinflussbar, wobei die „sensiblen Perioden“ erwartungsgemäss in die Metamorphosezeit hineinreichen können.

Bei all diesen Allel-Paaren handelt es sich aber nicht um Gen-Unterschiede, die Schlüsse zuliessen über Grundvoraussetzungen des Metamorphoseprozesses. Getroffen wird durch derartige Mu-

tationsschritte nicht die Metamorphose an sich, sondern lediglich ihr Ausführungsmodus. Lassen sich denn nicht auch eigentliche Metamorphose-Gene nachweisen, deren Tätigkeit den Prozess selbst bedingt? Sicher gibt es derartige Faktoren, nur sind sie im einzelnen schwierig zu fassen.

Für Schmetterlinge sind Gene bekannt, deren mutative Veränderung die Zahl der larvalen Häutungen abändert (GOLDSCHMIDT 1938, S. 77). Nach allem, was wir über die hormonalen Voraussetzungen der Larvenhäutungen wissen, ist anzunehmen, dass diese Gene den Rhythmus der hormonproduzierenden Organe kontrollieren.

Aufschlussreicher aber sind jene spätwirkenden Letalmutationen, die nach Ablauf des larvalen Lebens die Metamorphose verunmöglichen. Sie können uns die Existenz von Genen anzeigen, deren Aktivität im nicht-mutierten Ausgangszustande eine unentbehrliche Metamorphosevoraussetzung ist. Dabei sind zwei Angriffsstellen für solche Fundamentalfaktoren denkbar. Sie könnten die Bildung der Metamorphosehormone bedingen resp. nach der Mutation verunmöglichen — oder sie beeinflussten das auslösende System nicht und würden nur das Funktionieren des Reaktionssystems garantieren resp. im mutierten Zustande abnorm werden lassen.

Eine erste spezielle Untersuchung über einen derartigen Faktor wurde von mir bei *Drosophila* in Angriff genommen (HADORN 1937). Es handelt sich um den von C. B. BRIDGES gefundenen autosomalen Faktor „lethal-giant larvae“ (Symbol *lgl*). Tiere, die für den *lgl*-Faktor homozygot sind, durchlaufen die embryonale und larvale Entwicklung. Die zum Tode führende Krise wird äusserlich akut zur Zeit des Verpuppungsbeginnes. Die Pupariumbildung setzt entweder um mehrere Tage verspätet ein, oder sie unterbleibt ganz. Auch dort, wo Puppengehäuse entstehen, kommt es nicht zur Weiterentwicklung in imaginaler Richtung. Es entstehen nur Pseudopuppen mit nekrotischem Inhalte.

Transplantationsexperimente ermöglichen einige Feststellungen über Wirkungsweise und Angriffsorte dieses Letalfaktors. Er trifft einerseits das Aktionssystem, indem er elektiv das Wachstum (SCHARRER und HADORN 1938) und die Tätigkeit der Ringdrüse hemmt, die das Pupariumbildungshormon spenden sollte. Durch Implantation genetisch normaler Ringdrüsen kann bei letalen

Larven eine normale und rechtzeitige Pupariumbildung erreicht werden (HADORN 1937). Also ist die larvale Haut auch bei der Letalrasse fähig, die Umwandlung in ein Puppengehäuse zu vollziehen. Soweit ist das Reaktionssystem unbeeinträchtigt, aber nur soweit. Den nächst-anschliessenden Schritt, die Ausstülpung der Imaginalscheiben zur eigentlichen Puppe, vermag kein *lgl*-Genotyp zu leisten, und zwar auch dann nicht, wenn ihm nach Ringdrüsenzufuhr eine rechtzeitige Pupariumbildung ermöglicht wurde. Es zeigte sich, dass die Imaginalscheiben deshalb nicht reagieren können, weil sie schon in der Larve einer irreparablen Degeneration verfallen (HADORN 1938). Ob zwischen der Schädigung der Ringdrüse und dem Zerfall der Imaginalscheiben eine entwicklungsmechanische Abhängigkeitsbeziehung besteht, wissen wir noch nicht. Es mag sein, dass der *lgl*-Faktor sich primär in verschiedenen Territorien unabhängig auswirkt; es ist andererseits auch möglich, dass noch unbekannte Korrelationen bestehen zwischen primär getroffenen Organen oder Zellen und nur sekundär in Mitleidenschaft gezogenen Entwicklungssystemen. Im ersten Fall läge „primäre Pleiotropie“ vor; im zweiten würde es sich um „sekundäre Pleiotropie“ handeln (vergl. HADORN 1940).

Wesentlich ist jedenfalls die Feststellung, dass der *lgl*-Faktor ein ganz bestimmtes Schädigungsmuster im Bereiche der an der Metamorphose beteiligten Systeme bedingt. Es fragt sich jetzt, ob dieses Schädigungsmuster für den *lgl*-Locus spezifisch ist, oder ob nicht die Metamorphose als besonders sensible Phase auf alle möglichen Erb- und Aussenfaktoren in gleicher Weise reagiert. Die Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist von theoretischer Tragweite. Sie würde uns erleichtert, wenn wir noch eine Reihe anderer Mutationen untersuchen könnten, die ebenfalls die Metamorphose verunmöglichen. Würden sie alle ungefähr das gleiche Schädigungsmuster verursachen, so erhielten wir keine Argumente, die dafür sprächen, dass verschiedene Gene an verschiedenen Stellen bedingend in den Ablauf der Metamorphose eingreifen. Wären dagegen für verschiedene Gene wesentlich verschiedene Metamorphosestörungen nachweisbar, so liesse sich eine spezielle Gen-Physiologie der Metamorphose anbahnen.

Vor kurzem nun trat in meinen *lgl*-Zuchten eine erbliche Metamorphosestörung neu auf, die sich auf Grund ihres spezifischen Schädigungsmusters vom *lgl*-Typ deutlich

abgrenzen lässt. Die Larven unterscheiden sich von der Normalform durch ihre ausserordentliche Transparenz. Da noch nicht feststeht, ob es sich um ein Allel des *lgl*-Locus oder um die Auswirkung von Genen anderer Loci handelt, soll die neue Letalrasse vorläufig als „forma translucida“ (*trans*) bezeichnet werden. Charakteristisch für die *trans*-Form — und darauf beruht z. T. ihre Durchsichtigkeit — ist eine übermässig aufgeblähte Larve und Puppe sowie ein sehr stark reduzierter Fettkörper. In dieser Hinsicht weicht *trans* stärker vom Normalen ab als *lgl*. Dagegen degenerieren die *trans*-Imaginalscheiben nicht, sondern sind nach der Pupariumbildung ausstülpungsfähig und bilden noch Kopf-, Thorax-, Fuss- und Flügelanlagen. Erst später stirbt die Puppe. In dieser Beziehung steht *trans* dem Normalen viel näher als die *lgl*-Mutante.

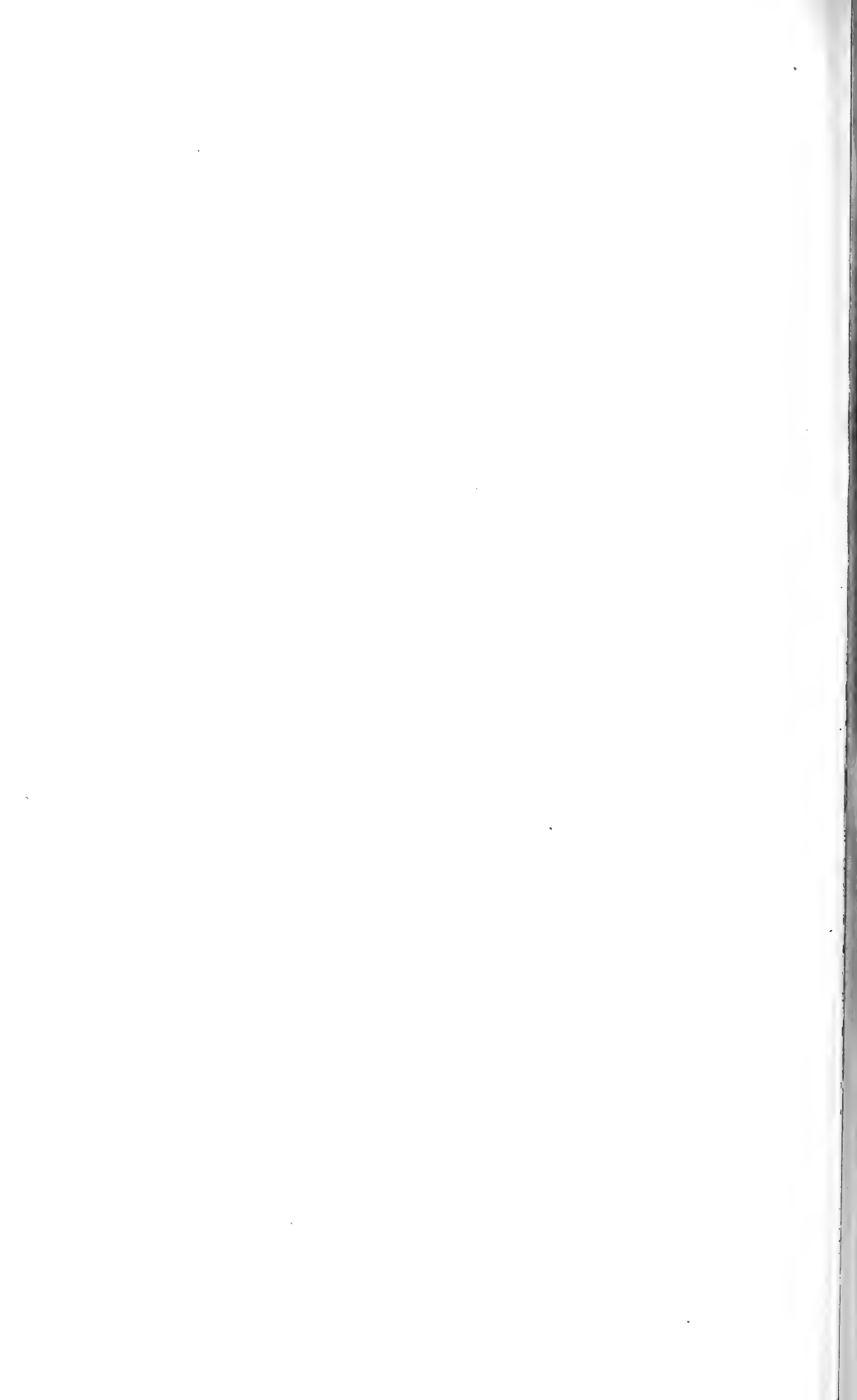
Es ist zu hoffen, dass eine vergleichende Analyse der Wirkungsweisen im *lgl*- und *trans*-Genotypus einen Beitrag leiste zur Beurteilung der im einzelnen noch völlig unbekanntem genetischen Voraussetzungen der Metamorphose.

LITERATURVERZEICHNIS

1940. BALTZER, F. *Über erblich letale Entwicklung und Austauschbarkeit artverschiedener Kerne bei Bastarden.* Naturw. 28.
1940. DE BEAUMONT, J. *Le déterminisme des métamorphoses chez les Insectes (hormones de métamorphose).* Mitteilungen Schweiz. Entomol. Ges. 18.
1938. BECKER, E. *Die Gen-Wirkstoff-Systeme der Augenausfärbung bei Insekten.* Naturw. 27.
1939. — und E. PLAGGE. *Über das Pupariumbildung auslösende Hormon bei Fliegen.* Biol. Zbl. 59.
1938. BODENSTEIN, D. *Untersuchungen zum Metamorphoseproblem.* I u. II. Roux' Arch. 137.
- 1939a. — *Investigations on the problem of metamorphosis. IV. Developmental relations of interspecific organ transplants in Drosophila.* J. exp. Zool. 82.
- 1939b. — *Investigations on the problem of metamorphosis. VI. Further studies on the pupal differentiation center.* J. exp. Zool. 82.

1937. BOUNHIOL, J.-J. *La métamorphose des insectes serait inhibée dans leur jeune âge par les corpora allata*. Cr. Soc. Biol. Paris 126.
1938. BURTT, E. T. *On the corpora allata of dipterous insects*, II. Proc. roy. Soc. London B 126.
1938. GEIGY, R. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über Anuren- und Urodelen-Metamorphose*, II. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Chur.
1941. — *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination*. Rev. Suisse Zool. T. 48.
1938. GOLDSCHMIDT, R. *Physiological Genetics*. New York.
1932. HACHLOW, V. *Zur Entwicklungsmechanik der Schmetterlinge*. Roux' Arch. 125.
1937. HADORN, E. *An accelerating effect of normal „ring-glands“ on puparium-formation in lethal larvae of Drosophila melanogaster*. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 23.
1938. — *Die Degeneration der Imaginalscheiben bei letalen Drosophila-Larven der Mutation „lethal-giant“*. Rev. Suisse Zool. 45.
1939. — *Die Verpuppung der Fliegen als Beispiel eines hormonal bedingten Prozesses bei Wirbellosen*. Mitt. Naturw. Ges. Thun 4.
1940. — *Über letal wirkende Erbfaktoren*. Schweiz. Med. Woch. 70.
1938. — und J. NEEL. *Der hormonale Einfluss der Ringdrüse (Corpus allatum) auf die Pupariumbildung bei Fliegen*. Roux' Arch. 138.
1939. HANSTRÖM, B. *Hormones in Invertebrates*. Oxford University Press.
1941. KOLLER, G. *Hormone*. Sammlung Göschen 1141.
1938. KÜHN, A. *Zur Entwicklungsphysiologie der Schmetterlingsmetamorphose*. Ber. VII. Intern. Kongr. Entomologie.
1933. KUHN, O. *Über morphogenetische Schilddrüsenhormonwirkungen in frühen Entwicklungsstadien*. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl.
1939. PFLUGFELDER, O. *Wechselwirkungen von Drüsen innerer Sekretion bei Dixippus morosus*. Z. wiss. Zool. 152.
- 1938a. PIEPHO, H. *Über die Auslösung der Raupenhäutung, Verpuppung und Imaginalentwicklung an Hautimplantaten von Schmetterlingen*. Biol. Zbl. 58.
- 1938b. — *Über die experimentelle Auslösbarkeit überzähliger Häutungen und vorzeitiger Verpuppung an Hautstücken bei Kleinschmetterlingen*. Naturw. 26.
1940. — *Über die Hemmung der Verpuppung durch Corpora allata. Untersuchungen an der Wachsmotte Galleria mellonella L.* Biol. Zbl. 60.

1938. PLAGGE, E. *Weitere Untersuchungen über das Verpuppungshormon bei Schmetterlingen.* Biol. Zbl. 58.
1938. SCHARRER, B. und E. HADORN. *The structure of the ring-gland (corpus allatum) in normal and lethal larvae of Drosophila melanogaster.* Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 24.
1934. WIGGLESWORTH, V. B. *The physiology of ecdysis in Rhodnius prolixus (Hemiptera). II. Factors controlling moulting and „metamorphosis“.* Quart. J. microsc. Sci. 77.
1936. WORONZOWA, M. A. und L. D. LIOSNER. *Untersuchungen über die Hautmetamorphose des Axolotls (III).* Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 56.
-



MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 5. UND 6. APRIL 1941

Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Biologie

von

Adolf PORTMANN

(Zoologische Anstalt der Universität Basel).

Der Vergleich der Ontogenese des Menschen mit der von gestaltverwandten Primaten steht seit Jahrzehnten so gut wie ausschliesslich unter der Herrschaft der Abstammungsidee und hebt darum einseitig fast immer nur die weitgehenden Ähnlichkeiten und die vielen Übereinstimmungen hervor. Die Eigenart der menschlichen Entwicklung ist bei dieser Richtung der Aufmerksamkeit viel zu wenig beachtet worden, und doch ist sie in mancher Hinsicht sehr auffällig und bedeutungsvoll. Diese Besonderheiten werden am deutlichsten, wenn man unseren Entwicklungsgang an den Gesetzmässigkeiten misst, welche die Ontogenese der Säuger kennzeichnen, und wenn man dabei das Problem der Ableitung, die Frage des Werdens einer solchen Ontogeneseart zunächst völlig beiseite setzt.

Die Tabelle 1 stellt die Korrelationen in der Ontogenese von Eutherien zusammen, wie sie das Studium von ausgeprägt primären und klar sekundären Formen ergibt (PORTMANN 1938).

TABELLE 1.

Niedrige Organisation (Primäre Typen)	Hohe Organisation (Sekundäre Typen)
kurze Tragzeit	lange Tragzeit
grosse Jungenzahl	geringe Jungenzahl
Nesthocker	Nestflüchter

Die Insectivoren und der Grossteil der sciuromorphen Nager mit drei bis vier Wochen Tragzeit, grossen Würfen und typischen Nesthockerjungen sind Beispiele für das Extrem der primären Säuger; alle höheren Huftiere, die Robben und die Wale zeigen den sekundären Zustand, wie ja auch kein Zweifel darüber besteht, dass diese Gruppen extreme Spezialisierungen des Säugertierypus darstellen. Ihre Jungtiere sind bei der Geburt verkleinerte Abbilder der Alten, ihrer Sinnes- und Bewegungsorgane mächtig. Auch die Jungtiere der Primaten gehören dieser Nestflüchtergruppe an — nur sind sie, als arboricole Formen, durch starke Sonderinstinkte während der ersten Lebenswoche an das Muttertier gebunden, an dem sie sich völlig selbständig festhalten und auf dem sie auch etwa herumklettern. Die Mutter ist der erste „Baum“ für diese Formen.

Dass der Mensch im Geburtsmomente diesem Nestflüchterzustand nicht entspricht, braucht nicht betont zu werden. Die Hilflosigkeit des neugeborenen Menschen ist bekannt; ja dieser Entwicklungszustand ist oft einfach als Nesthocker bezeichnet worden, was den Tatsachen nicht voll entspricht. Der Mensch durchläuft im Uterus das eigentliche Nesthockerstadium der Säuger mit einem transitorischen Augenverschluss, der auf den verfrühten Geburtsmoment der eigentlichen Nesthocker abgestimmt ist. Die menschliche Entwicklung schreitet also noch intra-uterin weiter zum Zustand, der bei der Norm der hochorganisierten Säuger zum Nestflüchtergrade führt, beim Menschen aber zu einer Ausbildung, die als „sekundärer Nesthocker“, als ein völliger Sonderfall innerhalb der Säuger bezeichnet werden muss.

Der neugeborene Mensch weicht ganz besonders stark von den Proportionen des Adulten ab im Gegensatz zu den eben geborenen Anthropoiden, bei denen das Verhältnis der Rumpflänge zu den Gliedmassen weitgehend dem der Endform entspricht.

Indessen wird die Eigenart des menschlichen Geburtszustandes erst recht sichtbar, wenn man das Massenwachstum in Betracht zieht. Die in der Tabelle 2 angeführten Zahlen (Mittelwerte wie Extreme) zeigen deutlich, dass das fötale Wachstum beim Menschen sehr viel grösser ist als das aller Anthropoiden, eine wenig beachtete, aber wichtige Tatsache. Sie ist umso beachtenswerter, als infolge der Beobachtungen der späteren postfötalen Entwicklung des Menschen unser Wachstum meist allgemein als schlechthin „lang-

sam“ taxiert wird, eine Generalisierung, die für die fötalen Verhältnisse gar nicht stimmt.

TABELLE 2.

	Fötalzeit	Bei Geburt		Adult	
		Totalgewicht	Hirngewicht	Hirngewicht	Totalgewicht
Gorilla	—	1500 g	ca. 130 g	450 g	100 kg
Schimpanse . . .	253 Tage	1500	ca. 130	400	75
Orang	275	1500	ca. 130	400	75
Mensch	280	3200	360—386	1450	65—75

Die Fötalzeit der Anthropoiden entspricht der für den Menschen üblichen Angabe; das errechnete „Konzeptionsalter“ für den Schimpansen beträgt für den obigen Mittelwert 237 Tage. Die Zahlen für das Gehirngewicht der Anthropoiden bei der Geburt sind Schätzungen, die aus den bekannten Gewichten der spätesten Fötalzeit und der frühesten Saugzeit (vor Erscheinen des Milchgebisses) abgeleitet wurden.

Das hohe menschliche Geburtsgewicht steht sicher nicht in Beziehung zum Adultgewicht, da ja die Endgewichte der Schimpansen und Orangs dem unsrigen vergleichbar, das des Gorillas aber viel höher ist und diese Arten trotzdem das geringe Gewicht im Augenblicke der Geburt zeigen. Dagegen deuten die Zahlen der Tabelle 2 auf eine Beziehung zum Hirngewicht: Wie verschieden auch das adulte Hirngewicht bei Mensch und Anthropoiden ist, so schafft die fötale Entwicklung doch in beiden Gruppen einen Zustand, von dem aus sich das postfötale Wachstum sehr ähnlich gestaltet. In allen Fällen vermehrt sich das Hirngewicht von der Geburt an etwa 3 bis $3\frac{1}{2}$ Mal. Eine solche Entsprechung müsste eigentlich erwarten lassen, dass auch der allgemeine Ausbildungszustand des neugeborenen Menschen dem der Anthropoiden näher stünde, als dies in Wirklichkeit der Fall ist. Obschon der grosse Unterschied im adulten Hirngewicht von Mensch und Anthropoiden durch das entsprechend erhöhte menschliche Geburtsgewicht des Gehirns ausgeglichen ist, obschon diesem grossen Gehirngewicht auch ein viel bedeutenderes Gesamtgewicht bei der Geburt entspricht, so ist trotz alledem der Ausbildungsgrad des neugeborenen Menschen der des hilflosen sekundären Nesthockers!

Eine Erklärung dieses eigenartigen Zustandes wird stets von der Tatsache ausgehen müssen, dass die Komplikation des menschlichen

Zentralnervensystems sehr viel grösser ist als die rein quantitative Steigerung unseres Gehirns über die Anthropoidenzustände, so gross sie auch erscheint, ahnen lässt. Wir müssen wohl annehmen, dass auch bei einer Verdoppelung der Körpermasse, wie wir sie in der menschlichen Fötalzeit verglichen mit der von Anthropoiden beobachten, in 280 Tagen kein Zustand erreicht werden kann, bei dem das Zentralnervensystem dem Adultzustand so nahe wäre, wie dasjenige eines Menschenaffen bei der Geburt. Um einen Ausbildungsgrad zu verwirklichen, der dem neugeborenen Menschen das Verhalten eines typischen Nestflüchters ermöglichen würde, ist die menschliche Fötalperiode viel zu kurz.

Die Eigenart der menschlichen Schwangerschaftsdauer können wir nur voll erfassen, wenn wir einen Augenblick die so oft stillschweigend gemachte Annahme voll gelten lassen, dass nämlich der Mensch in seiner naturgebundenen Gestaltung ein typisches Säugetier sei. Nehmen wir diese geläufige Annahme für einen Moment in ihrer vollen Tragweite, nicht wie es meist geschieht, als eine Art vager, nicht weiter diskutierter Selbstverständlichkeit! Wie müsste der neugeborene Mensch beschaffen sein, wenn er der Norm der höheren Säugerstufe wirklich entspräche? Ein vollendeter Nestflüchter müsste er sein, ein Saugkind mit Proportionen der Glieder, die denen der Erwachsenen sehr viel näher wären als die des Kleinkinds (ähnlich, wie wir dies beim Schimpansen sahen). Dieser normale Neugeborene müsste die unserer Art zukommende aufrechte Körperhaltung aufweisen und bereits die Elemente der menschlichen Sprache besitzen.

Der hier geforderte Entwicklungszustand entspricht annähernd dem eines etwa einjährigen Kindes. Würde dieser Zustand auf säugertypischem Wege erreicht, also intra-uterin, so müsste der Mensch eine Schwangerschaftsdauer von etwa 21 Monaten aufweisen: ein Jahr mehr als die wirkliche Dauer beträgt.

Diese Annahme von 21 Monaten mag einen Augenblick phantastisch erscheinen. Doch entspricht sie genau der Tragzeit, die tatsächlich bei sehr hoch organisierten und gestaltlich spezialisierten Säugern vorkommt. So hat der Elefant bei einem Gehirngewicht von etwa 5400 g, 21—22 Monate Tragzeit.

Die menschliche Schwangerschaftsdauer ist keine Selbstverständlichkeit: bei gestaltlich verwandten Säugern hat stets der höher organisierte Typus die längere Tragzeit; der Umstand, dass

trotz der gewaltigen organisatorischen Verschiedenheit die Fötalzeit von Mensch und Menschenaffe fast gleich ist, stellt also ein Problem dar.

Im Licht einer solchen Fragestellung erscheinen aber auch einige Tatsachen bedeutungsvoll, die das postfötale Wachstum betreffen und wenig beachtet worden sind, weil sie keine unmittelbare Handhabe für irgendeine in der Evolutionslehre brauchbare Herleitung bieten. Die Zahlen der Tabelle 3 zeigen, dass das Wachstum der Anthropoiden von der Geburt an sehr gleichsinnig verläuft; beim Menschen dagegen ist das Wachstum im ersten postfötalen

TABELLE 3.

	Körpergewicht in kg (Mittelwerte)					
	bei Geburt	1 Jahr	2 Jahre	3 Jahre	4 Jahre	adult
Gorilla	1,5	8	20	35	55	100
Schimpanse . .	1,5	6,5	16	27	38	75
Orang	1,5	5	8	13	19	75
Mensch	3,2	10	12,8	15,8	17	65—75

Jahre völlig anders als das der Folgezeit. Die höheren Säugertypen verhalten sich alle wie die Anthropoiden; die Wuchsart des Menschen ist eine einzigartige unter den Formen seines Gestaltenkreises. Diese Ausnahmestellung ist wenig beachtet worden; doch hat die Erscheinung im Rahmen der menschlichen Wachstumsanalyse einige Diskussion angeregt. So hat v. LANGE (1903) gezeigt, dass in Hinsicht auf das Längenwachstum die charakteristische Art des Zuwachses erst nach dem ersten Jahr beginnt. Und SCAMMON hat 1922 nachgewiesen, dass die postfötale Massenzunahme erst gegen Ende des ersten Lebensjahres einsetzt, dass dagegen in der auf die Geburt folgenden Zeit die Gewichtszunahme fötalen Gesetzen folge. Da allen Säugern die Milchernährung in der ersten Periode gemeinsam ist, die erwähnte Wuchsart in der Frühzeit aber nur beim Menschen vorkommt und auch den nächsten Gestaltverwandten fehlt, so darf unser Verhalten nicht mit der Saugzeit und ihren besonderen Nahrungsverhältnissen in Zusammenhang gebracht werden. Die Wuchsart des ersten postfötalen Jahres erscheint vielmehr als eine fötale Eigenschaft, als die sie auch SCAMMON schon taxiert hat. Der Übergang zu der als typisch postfötal zu bezeichnenden Wuchsart erfolgt genau zu der Zeit,

wo die eigentliche säugertypische Geburtszeit anzusetzen wäre. Das Wachstum des Menschen folgt der Säugernorm, die Geburt aber tritt sehr viel früher ein, als es dieser Norm entspricht.

Sowohl die Deutung, welche den menschlichen Geburtszustand als besonders günstige Massenproportion für den Mutterkörper ansieht, als die, welche in der Beckenweite die limitierende Beziehung für die kindliche Kopfgrösse sucht — beide sind schon darum unzulänglich, weil sie den zu erklärenden Komplex von Tatsachen nur als ein technisches Problem sehen, als eine Grössenfrage, die von der Natur nach menschlich technischer Denkart gelöst worden ist!

Wenn für eine einzige Lebensform eines grösseren Kreises von Gestaltverwandten — in unserem Fall für den Menschen in der Gruppe der höheren Säuger — die Ontogenesegesetze des Typus durchbrochen sind, dann weist das Einzigartige dieser Ausnahme-Ontogenese auf Beziehungen zu den bedeutungsvollsten Besonderheiten der menschlichen Daseinsart. Das wahre Ausmass dieser Eigenart stellt sich aber dem Biologen erst dar, wenn er ausser der Körpergestalt auch das Verhalten mitbetrachtet.

Es ist nicht möglich, im Rahmen dieser Mitteilung die Besonderheiten des menschlichen Verhaltens darzustellen; die Beziehungen zu der Sonderform unserer Ontogenese sollen an anderer Stelle erörtert werden. Ein kurzer Hinweis auf die zu betrachtenden Erscheinungen muss genügen. Die Verschiedenheit des Erlebens bei Mensch und Tier, der Unterschied im Anteil des Instinktiven bei beiden Lebensformen, die Möglichkeit des Menschen, die Umwelt Dinge als eigentliche „Gegenstände“ zu erleben und alles den Sinnen zugängliche zu „Bedeutungsträgern“ zu machen, ferner sich selbst als einem Objekte gegenüber zu treten, also die Möglichkeit sowohl des objektiven wie des subjektiven Verhaltens: das sind einige der Besonderheiten, die unsere Umgebung über die Stufe einer tierischen Umwelt zu einer „Welt“ erheben und die wir meistens zusammenfassend als „geistig“ bezeichnen.

Die geistige Art des Erlebens entwickelt sich in der Ontogenese nicht durch das Ausreifen von relativ selbständig sich differenzierenden Erbanlagen allein; die durch Vererbung gegebenen Anlagen sind alle von sehr offenem, unausgeprägtem Charakter und erhalten ihre besondere individuelle Ausgestaltung im engsten Kontakt mit den Sinnesindrücken, welche die Aussenwelt ver-

mittelt. Die Herausbildung der menschlichen Sprache ist wohl das drastischste Beispiel aller geistigen Ontogeneseprozesse. Dem Heranreifen einer festgefühten, instinktgebundenen Verhaltensweise, wie sie die höheren Säuger charakterisiert, ist die lange intrauterine Entwicklung zugeordnet, die bis zur Ausbildung eines dem Endzustand in Gestalt und Verhalten sehr weitgehend entsprechenden Jungtiers führt. Der Ausbildung einer Lebensform mit geringer instinktgebundener Organisation, bei der wesentliche Verhaltensweisen auf Prägungen im Kontakt mit der Umgebung beruhen, erscheint dagegen eine Entwicklungsweise zugeordnet, deren intrauterine Phase noch in früher, sehr plastischer Stufe abgelöst wird von einer extrauterinen Frühzeit, die im Grunde noch dem embryonalen Leben zugezählt werden müsste.

Es verdient grösste Beachtung, dass in dieser extraembryonalen Frühzeit auch die besondere aufrechte Haltung des Menschen entsteht und dass sich in derselben Periode die Elemente der menschlichen Sprache durch eigene Lautgestaltung (Lallen) und Übernahme des Sozialgebildes der Sprache heranbilden. Kontakt mit der Umgebung, Nachahmung des von Anderen Gehörten, bei Anderen Geschauten spielen eine ebenso wesentliche Rolle bei der Entstehung der Lautsprache wie beim Erwerben der menschlichen Körperhaltung und der uns eigenen Erlebensart.

So erscheint das extrauterine Frühjahr in unserer Individualentwicklung in besonderem Masse als die Zeit, in der sich die als geistig bezeichneten charakteristischen Merkmale unseres Typus herausbilden. Der Notwendigkeit, diese besondere geistige Daseinsform mit der ihr eigenen Sprache und Körperhaltung im engsten Kontakt mit den reichen Sinneseindrücken der Umgebung heranzubilden — dieser Notwendigkeit entspricht die Kürze der menschlichen Schwangerschaft und der hilflose sekundäre Nesthockerzustand des neugeborenen Menschen. Die säugertypische Embryonalzeit des Menschen erstreckt sich auf etwa 21 Monate und gliedert sich in zwei Abschnitte: in die intrauterine Zeit und das extrauterine Frühjahr. Dieses letztere, eine Eigenheit allein der menschlichen Entwicklung, kann nur aus dem Zusammenhang mit den Ausbildungsbedingungen der besonderen Daseinsform des Menschen verstanden werden, die wir die geistige nennen.

ZITIERTE LITERATUR

1903. LANGE, E. VON. *Die Gesetzmässigkeit im Längenwachstum des Menschen.* Jahrb. f. Kinderheilk., N.F. 57.
1938. PORTMANN, A. *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem,* I, II. Bio-Morphosis, Vol. 1.
1922. SCAMMON, R. E. *On the time and mode of transition from the fetal to the postnatal phase of growth in man.* Anat. Rec., Vol. 23.
-

Le centre organisateur dans la régénération des Amphibiens

par

S. NEUKOMM

(Lausanne.)

Par la comparaison de mes observations personnelles, relatives aux mécanismes histo-physiologiques de la régénération, avec les données obtenues par les auteurs s'occupant du comportement des tissus *in vitro*, il est possible d'établir une hypothèse de travail dont nous poursuivons actuellement la vérification expérimentale.

1. MÉCANISMES HISTOPHYSIOLOGIQUES.

A. *Etablissement du blastème.*

La première phase des phénomènes conduisant à l'établissement du blastème de régénération consiste en une cicatrisation consécutive à l'amputation. Cette cicatrisation est très rapide et se fait simultanément par deux processus distincts: la formation d'un caillot sanguin et l'étalement, par dessus ce caillot et les tissus lésés, de la couche épithéliale de l'épiderme.

Puis on observe au niveau de la base, évidentes conséquences du traumatisme opératoire, des phénomènes dégénératifs étendus, tandis que dans une partie plus distale du futur blastème débute une infiltration du caillot par l'épiderme. Bientôt cette infiltration se poursuivra avec une intensité accrue.

Vers le dixième jour (animaux dans l'eau à température de 18°), le blastème commence à se former: les limites entre les cellules deviennent très indistinctes, semblent même disparaître complète-

ment, pour réapparaître plus tard. Et la membrane basale, habituellement interposée entre l'épiderme et le derme, ne peut plus être mise en évidence. Dans les anciens tissus, le sang extravasé est presque totalement résorbé. Beaucoup de leucocytes, particulièrement d'éosinophiles, se rencontrent encore.

Au 17^{me} jour, le régénérat et sa base montrent un grand nombre d'éléments cellulaires étroitement juxtaposés et dont l'origine épithéliale ou mésenchymateuse ne peut être établie avec certitude. Nous avons en effet constaté que les cellules épithéliales immigrées perdent leur physionomie histologique habituelle et ressemblent alors beaucoup à des fibroblastes. Le sang du coagulum de cicatrisation a disparu; déjà des vaisseaux apparaissent, et c'est alors que débute la régénération proprement dite.

Ainsi le blastème s'édifie principalement grâce au concours de trois tissus: l'épithélium, le caillot sanguin, les tissus conjonctifs de la base.

On constate deux mouvements cellulaires: 1^o un mouvement basipète de l'épithélium qui infiltre le caillot; 2^o un mouvement basifuge, plus tardif, post-dégénératif, des tissus conjonctifs qui vont au-devant de l'épithélium.

Il faut remarquer que le caillot sanguin, conséquence de sa localisation, sert primitivement d'*isolant* entre l'épithélium et les tissus conjonctifs, et par la suite, permet un accroissement de la masse des deux tissus en présence.

B. *Comportement des tissus in vitro.*

Ces phénomènes peuvent s'expliquer si l'on tient compte du comportement de ces tissus *in vitro*. L'on sait que les cellules épithéliales sont capables de digérer la fibrine. Ce fait rend compte du mouvement basipète de l'épithélium dans l'intérieur du coagulum. D'autre part, dans la région de dégénérescence, des substances stimulant la croissance cellulaire sont libérées et agissent sur les tissus de la base. Ces derniers prolifèrent alors activement et leurs éléments prennent cet aspect peu différencié qui permet de les appeler « cellules de régénération ».

Cependant, la culture des tissus met encore en évidence l'existence, entre deux tissus, de corrélations et d'un véritable équilibre. Si l'on cultive isolément *in vitro* du tissu conjonctif et du tissu épithélial, on constate que la croissance du conjonctif est deux à

trois fois plus grande que celle du tissu épithélial, dans les mêmes conditions. Par contre, lorsque l'on fait une culture mixte conjonctivo-épithéliale, la croissance de l'ensemble est très réduite. Tout se passe comme si l'épithélium inhibait la croissance conjonctive.

Bien plus, il a été démontré qu'une prolifération intense des cellules entraînait inévitablement une différenciation morphologique, comme celle que l'on observe dans la formation du blastème. Mais dès que la prolifération est entravée, la différenciation réapparaît et se fixe. On a ainsi précisé cette notion que la prolifération cellulaire était incompatible avec la différenciation.

2. DISCUSSION DES FAITS.

On peut admettre que l'antagonisme existant entre l'épithélium et le conjonctif constitue le mécanisme inhibiteur de la prolifération. Autrement dit, cet antagonisme est à la base de la différenciation des éléments constituant une ébauche embryonnaire, la différenciation allant de pair avec un ralentissement de l'activité cellulaire. La théorie du gradient axial se trouve par là-même rejointe, puisque CHILD attribue à la région dominante une action frénatrice sur l'activité métabolique des parties sous-jacentes. D'ailleurs, pour CHILD, à chaque degré quantitatif de l'activité protoplasmique correspond une certaine différenciation morphologique et histologique.

A la lumière des faits énumérés ci-dessus, nous sommes conduits à admettre que se constitue dans le blastème une région dominante, tenant sous sa dépendance la différenciation histologique du régénérat, et ceci par les processus histo-physiologiques décrits.

Ce centre d'organisation (région dominante) se localise dans la partie distale du régénérat, sur la ligne de démarcation des tissus épithélial et conjonctif. Par conséquent, la différenciation marche dans une direction basipète et non dans une direction basifuge, comme on pourrait le supposer a priori. En effet, il a été démontré (T. H. MORGAN, CHILD) que la différenciation dans un régénérat était bien basipète, ce qui prouve indirectement la localisation distale du centre organisateur.

Ce centre agit en inhibant la prolifération conjonctive; il crée ainsi les conditions nécessaires à l'apparition de la différenciation. C'est un processus histogénétique. Aussi devrions-nous préférer l'appellation de *centre évocateur* à celle de *centre organisateur*, car cette dénomination rend mieux compte ici du processus exact de la différenciation. En effet, le tissu conjonctif du blastème est formé d'éléments divers, dont l'indifférenciation n'est qu'apparente et le résultat d'une activité métabolique intense. Chaque cellule présente à cet endroit est déjà déterminée, ainsi qu'en témoignent les transplantations de blastèmes jeunes. Dès l'entrée en action du centre, les potentialités de la cellule seront *évoquées*, mais elle ne donnera pas davantage que ce que les cellules de la même lignée donnent dans un développement normal. En cela, ce centre évocateur diffère essentiellement du centre organisateur de SPEMANN.

Il n'est pas spécifique et pourra être remplacé par tout processus capable de ralentir au même degré l'activité métabolique des tissus du blastème.

COMMUNICATION FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A BERNE LES 5 ET 6 AVRIL 1941

La cytologie de la parthénogénèse chez *Saga pedo* Pall.

par

R. MATTHEY

(Lausanne.)

Ce travail ayant été publié *in extenso* dans la Revue suisse de Zoologie (t. 48, n° 2, 1941), je résumerai en quelques lignes les résultats de mes investigations.

La parthénogénèse n'est pas un phénomène fréquent chez les Orthoptères sauteurs. Les quelques cas qui ont été analysés cytologiquement jusqu'à ce jour relèvent d'un mécanisme identique: il s'agit d'une parthénogénèse primitivement haploïde avec régulation ultérieure du nombre de chromosomes; la réduction chromatique s'effectue alors d'une façon tout à fait normale et se termine par l'expulsion de deux polocytes.

Chez *Saga pedo*, Insecte très rare dont j'ai pu recueillir un certain nombre d'exemplaires dans le Valais, nous avons affaire, non plus à une parthénogénèse accidentelle, mais à une parthénogénèse thélytoque constante. La réduction chromatique est aberrante: l'accouplement synaptique des chromosomes avorte, et l'ovocyte aborde la période de maturation avec le nombre diploïde de chromosomes. Il y a une seule division aboutissant à l'expulsion d'un globule polaire unique, et comme cette mitose a un caractère

équationnel tout le cycle s'effectue avec le nombre diploïde de chromosomes, nombre que j'ai pu fixer à 68.

La segmentation est extraordinairement précoce et débute trois à quatre jours avant la ponte de l'œuf qui est donc expulsé avec un blastoderme complet.

Mon travail renferme encore une étude détaillée sur l'évolution des cellules folliculaires et des considérations théoriques sur l'origine de la pathénogénèse de *Saga pedo*.

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 5. UND 6. APRIL 1941

Neue Probleme der Salmonidensystematik

von

P. STEINMANN

(Aarau.)

Was die Habichtskräuter, die Rosen und die Brombeeren in der Botanik, das bedeuten die Gattungen *Unio*, *Anodonta*, *Coregonus* und *Salmo* in der Zoologie. Ihre Systematik ist so verworren, dass es bisher nicht gelungen ist, jene Ordnung herzustellen, die den Systematiker befriedigt.

Die Systematiker des vergangenen Jahrhunderts, insbesondere der emsige Victor FATIO, suchten ihr Heil in einer minutiösen Beschreibung von einzelnen Spezies, Subspezies, Formen, Rassen und Unterrassen. Sie beschafften von jedem Typus einige bis mehrere Exemplare, konservierten sie in Spiritus und fingen dann an zu messen und zu zählen. Man mass Kopflänge, Augendurchmesser, Umfang, Schwanzlänge; man zählte Wirbel, Schuppen der Seitenlinie, Flossenstrahlen aller Flossen, die Kiemenreusenzähne und anderes, stellte Tabellen auf, rechnete Mittelwerte und Grenzwerte auf und fand ... dass alles in einander übergeht. Auch die Form der Schnauze, die Oberständigkeit oder Unterständigkeit des Maules, die Grenzlinien der Kiemendeckelplatten wurden zur Charakterisierung herangezogen; man fand in ein und demselben See, ja in ein und demselben Laichschwarm abweichende Verhältnisse. Immerhin entschloss sich FATIO schliesslich, zwei „Typen“ aufzustellen und jeden Typus in vier Arten aufzuteilen. Nehmen wir zunächst aus FATIOS Beschreibung einen Passus über den Kopf

der Coregonen heraus, der uns die Nöte der damaligen Zeit illustriert:

„Tête plus ou moins allongée, ou ramassée, ou plus ou moins conique, comprimée et acuminée, ou obtuse et épaisse avec un profil plane ou convexe et plus ou moins déclive. Bien que certaines proportions paraissent plutôt le propre de telle ou telle espèce, il est impossible de fixer les limites spécifiques...“

In den Jahren 1935 bis 1937 schien dann endlich eine Lösung gefunden zu sein, indem Erich WAGLER auf Grund umfassender Studien erklärte, dass es vier wohlumschriebene Arten von Coregonen in Europa gebe, den Blaufelchen, den Gangfisch, den Sandfelchen und den Kilch. Auch in der Schweiz kämen ausschliesslich diese vier Arten vor, und zwar in einzelnen Seen nur eine, in andern zwei oder drei, im Bodensee und im Thunersee alle vier Arten nebeneinander.

Die WAGLER'sche Arbeit stützte sich hauptsächlich auf den mittleren jährlichen Abwachs, also auf die „Wüchsigkeit“ und erklärte, dass man sogar an den Zuwachsstreifen der Schuppen, die die Wachstumsverhältnisse der einzelnen Typen widerspiegeln, die Arten weitgehend unterscheiden könne. Ausserdem wurden von WAGLER bestimmte Messungen und Zählungen durchgeführt, die für die einzelnen Arten angeblich charakteristische Mittelwerte ergaben.

Eben zu dem Zeitpunkt, da WAGLER die Ergebnisse seiner Forschungen mitteilte, erhielt ich von der Forstdirektion des Kantons Bern den Auftrag, die Felchen des Thunersees auf ihre Artzugehörigkeit zu prüfen und anzugeben, was man unter den gebräuchlichen Namen: Kropfer, Spitzlig, Brienzlig, Blaufelchen und Balchen eigentlich zu verstehen habe.

Ich nahm diese Aufgabe an und bestellte mir von den Fischern Sendungen der genannten Sorten. Die von WAGLER aufgestellten Kriterien liessen mich hoffen, dass die Arbeit nicht allzuschwer fallen werde, und so begannen wir zu messen und zu zählen und Schuppen zu untersuchen. Die Arbeit dehnte sich auf drei Jahre aus, da schliesslich weit über 1000 Fische untersucht wurden. Ergebnis: von einer Unterscheidung „guter Arten“ im Sinne WAGLERS muss völlig abgesehen werden. Die Vielseitigkeit der Variabilität ist für den Systematiker hoffnungslos. Aber: es zeigen

sich doch einige neue Gesichtspunkte, welche geeignet sind, uns über die Grundlagen dieses Falles einer kontinuierlichen Mannigfaltigkeit einigen Aufschluss zu vermitteln und uns dadurch für die Zukunft Wege zu weisen.

Diese Gesichtspunkte sind:

1. Die Felchen sind wie die Forellen und andere Salmoniden durch eine langdauernde, vielleicht bis zum Greisenalter fortschreitende Gestaltsumwandlung gekennzeichnet, die mit Metamorphose eine gewisse Ähnlichkeit hat und z. B. in einer Intensivierung der Flossenfärbung, in einer Verlängerung der mittleren Flossenstrahlen und einer relativen Verkleinerung der Kopflänge und der Augengrösse, aber in einer Vergrößerung des Umfangs besteht.

2. In dieses offenbar genotypisch bestimmte Geschehen wirkt nun ein zweiter Faktor ein: die Ausbildung von sekundären Geschlechtsmerkmalen, die ihrerseits die Hautstruktur, den Glanz, die Flossenfärbung und zum Teil auch die Körperproportionen bedingt.

3. In allen Seen zeigen einzelne Felchenschwärme besondere Lebensgewohnheiten, bevorzugen zu bestimmten Zeiten des Jahres bestimmte Weideplätze und verwerten vorwiegend oder ausschliesslich ein bestimmtes Nahrungstier. Oft verlegen sie ihre Laichzeit auf einen bestimmten Abschnitt des Jahres, wodurch sie als Sonderschwarm gewissermassen vom Gros der andern geschieden und zur Inzucht gebracht werden.

4. In den unter 3 genannten Sonderschwärmen treten oft in einem erstaunlich hohen Prozentsatz „Anomalien“ auf, die wegen ihres sprunghaften Charakters den Eindruck von Mutationen hervorrufen: interkalare Bauchflossen (Bodensee), Akromegalie (Thunersee), ungleiche Ausbildung der Schwanzflossenlappen (fast bei allen Zugerseebalchen), stark konvexe Stirn (Wallensee), Vermehrung oder Verminderung der Kiemenreusenzähne (Bodensee, Thunersee, Brienersee), Zwergwuchs.

5. Zu diesen morphologischen Absonderlichkeiten gesellen sich auch etwa physiologische. Dazu ist zu rechnen: die Verlegung der Laichzeit auf den Sommer oder Frühherbst, die verfrühte Reife schon im zweiten oder dritten Lebensjahr.

Fragen wir nun nach den Bedingungen der ungeheuern Variabilität des Felchengeschlechtes, so müssen wir gestehen, dass wir

heute noch wenig genaues wissen, dass vielmehr umfangreiche weitere Untersuchungen zur Klärung nötig sind.

Nehmen wir einmal an, ein einzelnes Felchenindividuum befinde sich mitten in der „Adoleszenzdifferenzierung“ drin. Von ihr dürfen wir annehmen, dass sie genetisch determiniert sei. In diesen Differenzierungsprozess wirken nun die Geschlechtshormone, und zwar treffen sie im zweiten Lebensjahr naturgemäss eine andere Grundlage als im dritten oder im vierten oder gar im fünften. Kommen dazu noch die modifikatorischen Wirkungen der Aussenwelt, Hunger, Nahrungsüberfluss, vielleicht die chemische Beschaffenheit einer bestimmten Nahrung, so können diese entweder direkt auf die „Adoleszenzdifferenzierung“ oder auf die Reifungsprozesse oder auf beide zugleich wirken. Eine weitere Komplikation bieten die unter 4 angedeuteten „Anomalien“ der Sonderschwärme, die vielleicht spontane Mutationen sind, vielleicht auch von der Aussenwelt beeinflusst werden.

Eine Analyse dieser Bedingungen kann unmöglich anders als experimentell erreicht werden.

In einem analogen Fall ist ein Experiment grösseren Stiles vorerst als gelungen zu betrachten oder hat doch die Fragen weitgehend geklärt.

Die Forellenadoleszenz ist nicht nur durch Proportionsänderungen, sondern insbesondere auch durch Färbungsänderungen gekennzeichnet. Wir unterscheiden ein Jährlingskleid, mit grossen, dunkelblaugrauen Flankenflecken, ein erstes Adoleszenzkleid, mit Silberglanz und roten, von hellen Höfen umgebenen Tupfen, ein drittes Adoleszenzkleid mit vorwiegend braunen und schwarzen, von Höfen umgebenen Tupfen und schliesslich das „adulte Kleid“ der reifen Grundforelle mit nicht gehöften, meist c- und x-förmigen schwarzen Tupfen auf sonst hellem Grunde. In jeder Laichperiode verschwindet der Silberglanz, die Haut verdickt sich schwartig und wird trüb, das Schuppenkleid verfestigt sich so, dass die Schuppen, die anfänglich locker sitzen, kaum mehr entfernt werden können.

Nun kann nur die sogenannte Seeforelle die ganze Adoleszenz in unreifem Zustande durchmachen, da sie erst mit fünf oder sechs Jahren geschlechtsreif wird. In den Bächen dagegen werden die Männchen im dritten, ausnahmsweise sogar schon im ersten

Lebensjahr reif, wobei sich das Geschlechtskleid gewissermassen über das erste Jugendkleid zieht. In grösseren Bächen und Flüssen kombiniert sich das zweite oder das dritte Adoleszenzkleid mit dem Geschlechtskleid, sodass sich aus diesen Kombinationsmöglichkeiten verschiedene Färbungen ergeben.

Die Aufstauung des Sihlsees der Etselwerke hat nun die Möglichkeit geboten, ein von Alters her von sog. Bachforellen bewohntes Tal zu überschwemmen und dadurch die Lebensverhältnisse der Forellen zu ändern. In den letzten drei Jahren seit der Aufstauung des Sees hat sich bereits eine deutliche Umwandlung der Färbung mancher Forellen eingestellt, welche bis zu typischen Seeforellenfärbungen geführt haben. Dazu gibt es eine grosse Zahl von Zwischenformen. Da es sich ausschliesslich um Individuen handelt, die in den Bächen des Tales ihre Jugend zugebracht haben und die von dort, nach der Aufstauung des Sees in das stehende Wasser abgewandert sind oder, sofern sie schon früher im Tale lebten, dort von der Überstauung des Tales überrascht wurden, ist nicht daran zu zweifeln, dass die so auffallenden Änderungen der Färbung durch die neuen Milieubedingungen oder durch die von ihnen bewirkten Reifeverzögerungen hervorgerufen wurden.

Es wird nunmehr Aufgabe der experimentellen Forschung sein, die Bedingungen im einzelnen zu erforschen, unter denen die verschiedenen Gestaltungs- und Färbungsmerkmale der Salmoniden zustande kommen. Wir werden dabei von den herkömmlichen Auffassungen abkommen müssen, dass das Erscheinungsbild, das sich uns bei einem Fischindividuum bietet, in der Hauptsache durch das Erbgut bestimmt sei. Dieses bedingt wohl die Reaktionsnorm in den grossen Zügen, bedingt den Verlauf der Adoleszenzwandlung. Aber in dieses Geschehen dürften das Milieu, die Ernährung, die Faktoren der Reifung der Gonaden und andere Innen- und Aussenbedingungen entscheidend eingreifen. Von hier aus gesehen dürfte insbesondere das Problem der Frühreife, des Zwergwuchses und der Kombination von Jugendkleid mit Geschlechtskleid interessante Aufschlüsse versprechen, Dinge, die sich vorerst nur als Fragen, nicht als Lösungen abzeichnen.



MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 5. UND 6. APRIL 1941

Das Territorium als Grundlage der sozialen Organisation bei einer Gruppe von Schwanzbandsalmern (*Hemigrammus caudovittatus* E. Ahl)

von

Monika MEYER-HOLZAPFEL

(Bern.)

Mit 2 Textabbildungen.

Die sozialen Beziehungen bei Fischen sind, verglichen mit denen bei Reptilien, Vögeln und Säugern, verhältnismässig wenig erforscht. Die bisherigen Untersuchungen galten zur Hauptsache der Paarbildung oder den Kämpfen zweier, meist männlicher Individuen¹ und nur ganz ausnahmsweise der sozialen Organisation einer grösseren Gruppe². Die vorliegende Mitteilung betrifft diesen zweiten Fragenkreis.

Im Berner Tierpark Dählhölzli beobachtete ich im Frühjahr 1941 während rund zwei Monaten eine Gruppe von elf Schwanzbandsalmern³. Ich wurde durch ein seltsames Verhalten auf die Tiere aufmerksam: Bald sah man ein blitzartiges Vorschnellen eines Fisches, worauf die ganze Gruppe durcheinander kam, bald schossen einige wieder in eine Ecke, und plötzlich herrschte kurze

¹ LEINER 1929, WUNDER 1930 und 1934, LISSMANN 1933, PELWIJK und TINBERGEN 1938, SEITZ 1940, HOLZAPFEL 1940.

² WUNDER 1930 und 1934, LISSMANN 1933, S. 86, BREDER 1936. Vergl. auch JARMERS Angaben (1928) über die soziale Rangordnung bei Fischen, die jedoch ganz allgemein gehalten sind.

³ Die der Familie der *Characinidae* zugehörenden, bis 7 cm langen Fische sind in Südamerika im La Plata-Stromgebiet beheimatet, wo sie in kleinen Scharen, also sozial lebend, in kleineren Gewässern vorkommen. Sie wurden 1922 erstmals in Europa eingeführt (ARNOLD und AHL 1936).

Zeit völlige Ruhe; dann fing alles von vorne an. Nach einiger Zeit gelang es, die Tiere auf Grund von geringen Grössen- und Färbungs-

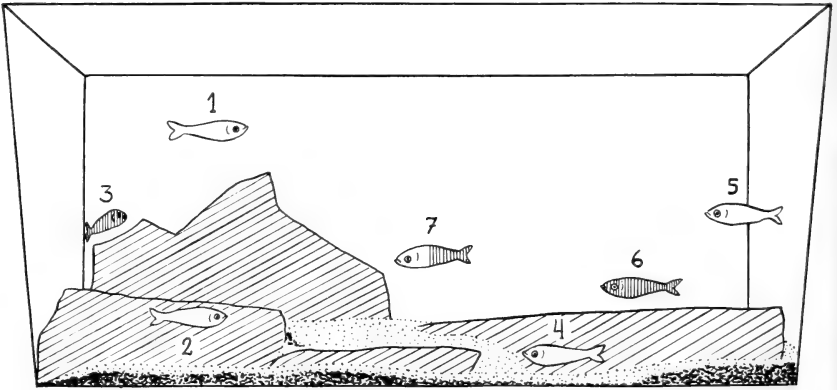


ABB. 1.

Schematische Profilansicht des Aquariums (Steine schraffiert, Sand punktiert, Pflanzen weggelassen). Gewöhnlicher Standort der sieben Territoriumsbesitzer. Heller Fisch: im Vordergrund; dunkler Fisch: im Hintergrund; halbheller Fisch: bald im Vorder-, bald im Hintergrund.

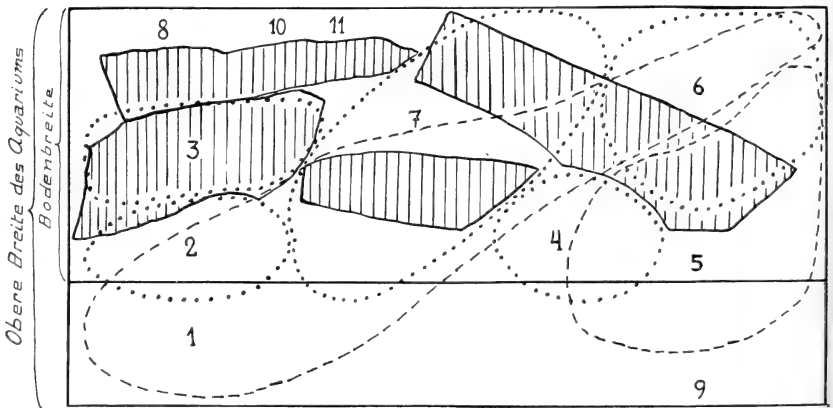


ABB. 2.

Aufsicht auf das Aquarium mit Grundriss der Steine (schraffiert). Ungefähre Ausdehnung der sieben Territorien (gestrichelt: in der unteren, gestrichelt: in der oberen Hälfte des Aquariums).

unterschieden, sowie kleinen Auswüchsen an Ober- oder Unterkiefer voneinander zu unterscheiden. Wie sich jetzt zeigte, besaßen sieben Individuen einen bestimmten Wohnbereich (Territorium), in

dessen Mitte oder an dessen Rand sie sich immer aufhielten, wenn keine Störung eintrat (Abb. 1 und 2¹). Innerhalb dieses Territoriums konnte jedes der sieben Tiere unbehindert umherschweben. Wurden aber die unsichtbaren Grenzen eines fremden Bereiches durchbrochen, schoss der Besitzer gegen den Eindringling los, und dieser flüchtete eilig in sein eigenes Revier zurück. Die häufigen Grenzübertretungen waren hauptsächlich die Folge der Revierlosigkeit von vier (später fünf) Individuen. Waren diese nicht gerade hinter einem Stein versteckt, oder hielten sich dicht unter der Wasseroberfläche in einem mehr oder weniger „neutralen“ Gebiet auf, so kamen sie von einem Territorium ins andere und wurden entsprechend hin- und hergejagt. Dabei kam auch öfters der Verfolger im Eifer des Verjagten über die Grenzen seines Bereiches hinaus. Das ergab das Durcheinander in der Gruppe. Die Rückkehr jedes Fisches an seinen Standort erfolgte aber meist äusserst rasch.

Wie Abbildung 2 zeigt, lagen die einzelnen Territorien nicht nur neben-, sondern auch übereinander. Der unterste Bereich scheint, nach der Zahl der Reviere zu urteilen, für die Territoriums-bildung bevorzugt zu werden. Die Grösse war verschieden, etwa 15—20 cm (und mehr) lang, 10—20 cm breit und ca. 5—10 cm hoch. (Das ganze Aquarium ist etwa 61 cm lang, unten 22, oben 32 cm breit; Wasserhöhe 25 cm.) Eine Veränderung der Territoriumsgrösse stellte ich bei drei Fischen fest. Nr. 1 verlängerte sein ursprünglich nur in der linken Aquarienhälfte befindliches Revier bis in die rechte hintere Ecke und gleichzeitig nach oben zu. Nr. 3, der sein Revier in der ersten Zeit recht heftig verteidigte, unterlag schliesslich Nr. 2, der ihn hinter den hohen Stein verdrängte und so sein Territorium auf etwa das Doppelte ausdehnte. Die Individuengrösse spielt keine ausschlaggebende Rolle bei der sozialen Organisation, jedenfalls nicht, wenn es sich nur um Unterschiede von etwa $\frac{1}{2}$ —1 cm handelt². Ob Geschlechtsunterschiede von Bedeutung sind, kann nicht sicher entschieden werden, scheint aber eher unwahrschein-

¹ Die Nummerierung dient nur der Kenntlichmachung der einzelnen Tiere und ist nicht Ausdruck des sozialen Ranges innerhalb der Gruppe.

² Sowohl unter den Territoriumsbesitzern wie unter den revierlosen Tieren gab es grössere und kleinere Exemplare. Ausserdem war bei den Kämpfen bald der grössere, bald der kleinere der Verfolger, jenachdem, wessen Gebietsgrenzen übertreten wurden.

lich¹. Bei der Fütterung (mit Haferflocken oder *Tubifex*) verlassen die Fische ihr Territorium und stürzen sich alle auf die Futterstelle, zu der die untergeordneten Tiere oft erst etwas später kommen. Kaum haben sie ein paar Brocken geschnappt, kehren sie in ihr Revier zurück. Unter einigen Kämpfen ist die Ordnung in unglaublich kurzer Zeit wieder hergestellt.

Die mitgeteilten Beobachtungen stimmen auffallend überein mit denjenigen von WUNDER (1930) am Stichling, und BREDER (1936) an Sonnenbarschen (*Centrarchidae*). Allerdings kommt es bei diesen nestbauenden Fischen nur während der Laichzeit und nur bei den Männchen zur Wahl eines Territoriums, in dem das Nest angelegt wird. Nach WUNDER ist die Zahl der in einem Aquarium angelegten Nester bzw. Territorien des Stichlings in erster Linie abhängig von der Aquariengrösse, in zweiter Linie auch von der Zahl der Deckung bietenden Stellen. Um den Einfluss der Aquariengrösse auf die Zahl der Territorien bei den Schwanzbandsalmeln festzustellen, wurden folgende Versuche gemacht:

1. Die beiden Individuen, die ihr Territorium am heftigsten verteidigten und am meisten aufs Verjagen eingestellt waren, Nr. 2 und 7, wurden für vier Tage aus dem Aquarium entfernt. Dies bewirkte zuerst eine erneute Auseinandersetzung der meisten Individuen. Nach vielen Kämpfen, die in einem heftigen Aufeinander-Losschiessen bestanden, behaupteten Nr. 1, 4, 5 und 6 ihr altes Territorium. Nr. 3, das das seine verloren hatte, eroberte jetzt das ganze Revier von Nr. 2; Nr. 1, 4 und 5 erweiterten ihre Reviere. Die revierlosen Fische 8 bis 11 blieben unterlegen. Endergebnis: Ein leeres Territorium wird erobert, die übrigen werden z. T. erweitert.

Nach Wiedereinsetzung von Nr. 2 und 7 entspannen sich äusserst heftige Kämpfe zwischen Nr. 2 und 3². Nach 20 Minuten hatte

¹ Nach ARNOLD und AHL (1936) weisen nur die ♂♂ eine gelblichrote Rücken- und Schwanzflosse und eine lebhaft ziegelrote basale Hälfte der Afterflosse auf. Die ♀♀ haben fast farblose Flossen und eine rundere Körperform. Wie ich feststellte, kann aber die Rotfärbung der Flossen beim gleichen Individuum zu- und abnehmen, je nach dem Grade der Kampfbereitschaft, so dass eine sichere Unterscheidung der Geschlechter nicht durchführbar war.

² Die charakteristische Droh- oder Verteidigungsstellung, die besonders bei der Neu- oder Wiederbesetzung eines Territoriums eingenommen wird, ist ein fast senkrechtliches Sich-Aufstellen des Fisches, wobei der Kopf nach abwärts gerichtet ist.

Nr. 2 sein früheres kleineres und nach drei Tagen sein ganzes Territorium wieder erobert unter erneuter vollständiger Verdrängung von Nr. 3. Nr. 7 wurde zuerst von allen Revierbesitzern sehr heftig umhergejagt, begann aber allmählich sich zu wehren und eroberte sein altes Revier im Verlaufe der nächsten drei Tage ebenfalls wieder vollständig.

2. Die ganze Gruppe wurde in ein viel grösseres Aquarium umgesetzt (60 cm Länge, 78 cm untere, 95 cm obere Breite, ca. 40 cm Wasserhöhe). Endergebnis: In dem fast doppelt so grossen Aquarium können vorher unterlegene Tiere vorübergehend (Nr. 3 und 9) und ständig (Nr. 10 und 11) Territorien besetzen. Es bilden sich im grösseren 8 Reviere gegenüber 7 (6) im kleineren Wasserbecken aus.

Aus den beiden Versuchen können wir schliessen, dass die Raumgrösse einen wichtigen Faktor bei der sozialen Organisation darstellt. Wie aber andererseits durch die Versuche deutlich wird, besteht ausserdem bei den Versuchstieren auch eine gewisse individuelle, stärker oder schwächer ausgeprägte Disposition zur Territoriumsverteidigung, also eine Anlage zur sozialen Über- oder Unterlegenheit. Die soziale Rangordnung ist aber nicht linear, etwa wie bei Hühnern, und es besteht auch nicht ein Despot gegenüber einer Anzahl gleichgestellter Tiere, wie bei manchen Eidechsen. Ähnlich wie bei der Eidechse *Anolis* (EVANS 1936) gibt es bei den Salmlern mehrere sozial dominante Tiere (Nr. 2 und 7), die aber trotz ihrer Stellung von sozial tieferstehenden Fischen gejagt werden können, wenn sie in fremde Reviere eindringen. Es gibt ausserdem mehrere Individuen in Mittelstellung, deren Rang unter Umständen auch wechseln kann (z. B. bei Nr. 3, 10 und 11) und schliesslich mehrere, von allen anderen verfolgte, sozial unterlegene Tiere (Nr. 8 und 9).

Ein wichtiges Ergebnis der Beobachtung an der Salmlergruppe scheint mir ferner zu sein, dass die soziale Organisierung auf Grund von Territorien hier bei Vertretern einer Fischart vorkommt, die keine Nester baut und bei Individuen, die sich nicht in der Laichperiode befinden. Übereinstimmend haben LISSMANN (1933, S. 86) auch beim Kampffisch (*Betta splendens*) und HOLZAPFEL (1940) bei der Elritze (*Phoxinus laevis*) das ganze Jahr über

Kämpfe beobachtet. Auch die von EVANS (1936) untersuchte Eidechse *Anolis carolinensis* zeigt mit Ausnahme der kalten Wintermonate das ganze Jahr über die Tendenz zur Territoriums-bildung.

Wie schon BREDER (1936, S. 9) vermutet hat, besteht ganz offenbar ein Zusammenhang zwischen Territoriums-bildung und sozialer Organisation. Die Besetzung und Verteidigung eines Territoriums als Ausgangspunkt sozialer Auseinandersetzung und Organisation ist wahrscheinlich etwas viel Ursprünglicheres als man bisher annahm.

SCHRIFTTUM

1936. ARNOLD, P. und E. AHL. *Fremdländische Süßwasserfische*. G. Wenzel & Sohn, Braunschweig.
1936. BREDER, C. M. JR. *The Reproductive Habits of the North American Sunfishes (Family Centrarchidae)*. Zoologica, Sc. Contr. New York Zool. Soc., vol. 21, pp. 1-48.
1936. EVANS, L. T. *A Study of a Social Hierarchy in the Lizard, Anolis carolinensis*. The Journ. of Genet. Psychol., vol. 48, pp. 88-111.
1940. HOLZAPFEL, M. *Die soziale Rangordnung bei Elritzen*. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. Locarno, pp. 180-181.
1928. JARMER, K. *Das Seelenleben der Fische*. R. Oldenbourg, München u. Berlin.
1929. LEINER, M. *Ökologische Studien an Gasterosteus aculeatus*. Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 14, pp. 360-399.
1932. LISSMANN, H. *Die Umwelt des Kampffisches (Betta splendens Regan)*. Z. vergl. Phys., Bd. 18, pp. 65-111.
1938. PELWIJK, J. J. und N. TINBERGEN. *Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von Gasterosteus aculeatus L.* Zeitschr. Tierpsych., Bd. 1, pp. 193-200.
1940. SEITZ, A. *Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. Die Paarbildung bei Astatotilapia strigigena Pfeffer*. Zeitschr. Tierpsych., Bd. 4, pp. 40-84.
1930. WUNDER, W. *Experimentelle Untersuchungen am dreistachligen Stichling (Gasterosteus aculeatus L.) während der Laichzeit*. Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 16, pp. 453-498.
1934. — *Gattenwahlversuche bei Stichlingen und Bitterlingen*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Greifswald, Zool. Anz., Suppl.-Bd. 7, pp. 152-158.
-

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 5. UND 6. APRIL 1941

Der Chromosomenzyklus einer diploid-parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*.

Die automiktischen Vorgänge zu Beginn der Furchung

von

J. SEILER und K. SCHÄFFER

(Zoolog. Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Zürich.)

Unsere Arbeit an der Psychide *Solenobia triquetrella* begann mit der zytologischen Analyse einer tetraploid-parthenogenetischen Form. Diese Untersuchung (SEILER 1923) erbrachte zwei für das Phänomen der Parthenogenese wichtige Feststellungen, die inzwischen auch bei andern Objekten gemacht werden konnten:

1. zeigte sich, dass im Ei der tetraploid-parthenogenetischen Rasse, ebenso wie im Ei der amphimiktischen Rasse von *Solenobia triquetrella* eine Chromosomen-Konjugation vollzogen wird, zwei Reifeteilungen ablaufen und die Chromosomenzahl reduziert wird.
2. wurde festgestellt, dass die normale Zahl der Chromosomen durch „eine Art von Selbstbefruchtung“, nämlich durch Verschmelzung zweier Furchungskerne hergestellt wird.

Die normale Zahl der Chromosomen der tetraploid-parthenogenetischen *S. triquetrella* beträgt, wenn von Komplikationen abgesehen wird, die hier nicht dargestellt zu werden brauchen, 124. In diesem Sortiment müssen 4 Garnituren zu 31 Chromosomen eingeschlossen sein, denn bei der Konjugation der Chromosomen

werden 31 Oktaden gebildet. Zu Beginn der 1. Reifeteilung zerfallen sie in 62 Tetraden. Nach Abschluss der Reifeteilungen besitzt der Eikern 62 Chromosomen. Die Normalzahl von 124 Chromosomen entsteht durch Kernverschmelzung in den ersten Furchungsteilungen; die Einzelheiten dieses Vorganges sind für diese Rasse noch nicht genügend abgeklärt. Auf dem Blastodermstadium ist die tetraploide Chromosomenzahl fast ausnahmslos wieder hergestellt. Nur selten fanden sich innerhalb ein und derselben reinen Linie vereinzelt Tiere, welche noch im Blastoderm die diploide Chromosomenzahl aufwiesen.

Diese Tatsachen legten den Schluss nahe, dass die tetraploid-parthenogenetische Form aus einer diploid-parthenogenetischen hervorgegangen sein könnte. Wir suchten nach dieser und fanden sie auf der Lägern bei Zürich (vgl. SEILER 1938, 1939).

Die diploid-parthenogenetische Lägernrasse hat als Normalzahl 62 Chromosomen. Wir sehen dabei wieder ab von Komplikationen, die in der definitiven Arbeit dargestellt werden sollen. Auch bei der Lägernrasse findet eine Chromosomenkonjugation statt, und es laufen zwei Reifeteilungen ab, von welchen die eine als Reduktions-, die andere als Äquationsteilung betrachtet werden muss. Über den Ablauf der Reifeteilungen ist bereits kurz berichtet worden (SEILER-SCHAEFFER 1938).

Die Furchung beginnt mit der haploiden Chromosomenzahl. Ausnahmslos sind auch die aus der 2. Furchungsteilung resultierenden 4 Furchungskerne noch haploid. Jetzt beginnen die automiktischen Vorgänge, die schwer analysierbar sind, weil nach der 2. Furchungsteilung die Synchronie der Teilungen verlassen wird.

Der Verschmelzungsvorgang verläuft so, dass in der Prophase einer Teilung zwei Kerne, die nicht Tochterkerne zu sein brauchen; in Nachbarschaft zu liegen kommen. Bevor die Kernmembranen fallen, bildet jeder Kern seine eigene Spindel aus. Die Achsen beider Spindeln können im Extrem senkrecht auf einander stehen. Erst in der Metaphase verschmelzen dann beide Spindeln, und die Chromosomen stellen sich in eine Äquatorialebene ein, welche nun die diploide Chromosomenzahl aufweist.

Der Vorgang der Aufregulierung der Chromosomenzahl zur Diploidie durch Kernverschmelzung erstreckt sich über einen langen Zeitraum und zeigt eine Fülle von Variationen. Hier sei nur das eine hervorgehoben, dass noch bis gegen das Blastoderm-

stadium haploide Kerne zur Beobachtung kommen. Erst im Blastoderm ist die Diploidie vollständig erreicht.

Merkwürdigerweise können vereinzelt auch 3 haploide Furchungskerne miteinander verschmelzen, sodass triploide Kerne entstehen. Nicht selten wurden auch tetraploide Kerne beobachtet, die durch Verschmelzung zweier diploider Kerne entstanden. Diese Tatsachen sind für die Frage nach der Entstehung der Tetraploidie wohl überaus wichtig. Über das Schicksal dieser polyploiden Kerne kann nur das eine mit Sicherheit gesagt werden, dass sie im Blastoderm-Stadium fehlen oder doch nur noch ganz selten zu beobachten sind.

Diesem Tatsachenbericht sollen nur wenige allgemeine Bemerkungen angefügt werden: Wir glauben heute den Weg klar zu sehen, auf dem bei unserem Objekt die Parthenogenese eingeführt wurde. Wir wundern uns über die Einfachheit der Lösung, welche die Natur gefunden hat, um von der zweigeschlechtlichen zur eingeschlechtlichen Vermehrung zu schreiten. Der alte Chromosomenreduktionsmechanismus wird beibehalten, und alles verläuft wie bei amphimiktischer Fortpflanzung, nur dass im Laufe der ersten Furchungsteilungen die Amphimixis durch die Automixis ersetzt wird.

Aus Gründen, die wir nicht kennen, erfolgt dann der Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese. Wir deuten die beobachteten Tatsachen wohl kaum falsch, wenn wir feststellen, dass bei unserer diploid-parthenogenetischen Lägerntasse der erste Schritt in der Richtung auf die Tetraploidie gemacht ist, indem während der ersten Entwicklungsstadien vereinzelt tetraploide Kerne entstehen. Und konsequenterweise müssten wir dieser Feststellung die weitere zufügen, dass bei unseren tetraploiden Linien die Tetraploidie noch nicht endgültig stabilisiert ist; denn noch auf dem Blastodermstadium können vereinzelt Embryonen diploid sein.

Diese Vorstellungen über die Entstehung der diploiden Parthenogenese und deren Übergang zur tetraploiden Parthenogenese können durch biologische Daten ergänzt werden, worüber zu gegebener Zeit berichtet werden soll.

ZITIERTE LITERATUR

1923. SEILER, J., *Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden*.
IV. *Die Parthogenese der Psychiden*. Z. ind. Abst. Vererb. Bd. 31, 1-99.
1938. — *Ergebnisse aus der Kreuzung einer diploid-parthenogenetischen Solenobia triquetrella mit Männchen einer bisexualen Rasse*. Revue Suisse Zool. Bd. 45, 405-413.
1939. — *Zur Fortpflanzungsbiologie einiger Solenobia-Arten*. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. Bd. 17, Heft 9, 1-24.
1938. SEILER, J. u. SCHAEFFER, K. *Der Chromosomenzyklus einer diploid-parthenogenetischen Solenobia triquetrella*. Arch. exper. Zellf. Bd. 22, 215-216.
-

COMMUNICATION FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A BERNE LES 5 ET 6 AVRIL 1941

La proportion sexuelle dans la descendance issue des œufs produits par l'organe de Bidder des Crapauds femelles

(NOTE PRÉLIMINAIRE)¹

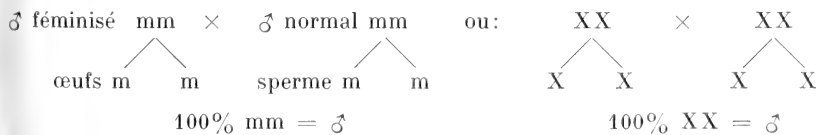
par

M^{lle} Kitty PONSE

(Genève).

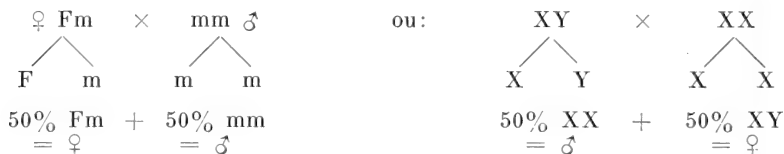
De 1926 à 1930, j'ai montré que la descendance issue d'un couple formé de deux Crapauds mâles, l'un normal, l'autre féminisé par castration testiculaire et développement ovarien de l'organe de Bidder, est exclusivement composée d'individus mâles. Un même Crapaud féminisé a donné, en plusieurs années, une postérité formée de 1080 individus, tous mâles. Ces faits sont en contradiction avec ceux publiés par HARMS sur le même sujet et tous les résultats obtenus depuis continuent à être en opposition avec ceux-ci.

La conclusion que l'on peut tirer de cette expérience est que le mâle du Crapaud est homozygote au point de vue des facteurs de sexualité et par conséquent homogamétique, comme le montre le schéma suivant:

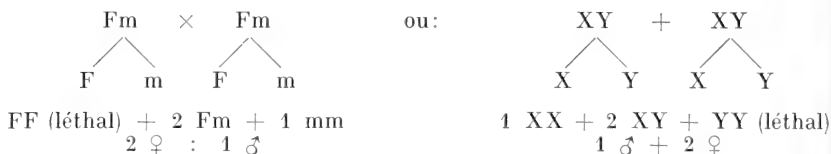


¹ Travail exécuté grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

Par voie de déduction, c'est la femelle qui serait hétérozygote et digamétique, soit dans un croisement normal:



Dans ce dernier cas, le croisement entre deux Crapauds femelles devrait donner une descendance composée de deux femelles pour un mâle, comme le montre le schéma suivant:



Malheureusement ce croisement semble irréalisable. On peut toutefois obtenir cette contre-épreuve par des croisements où l'on fait intervenir le sperme d'un sujet hermaphrodite. J'ai eu entre les mains un grand nombre de Crapauds possédant à la fois des organes de Bidder, des testicules et des zones ovariennes véritables plus ou moins étendues. J'ai pu constater que ces individus sont digamétiques en ce qui concerne leur sperme, contrairement à ce que WITSCHI a constaté chez la Grenouille.

Si ces individus sont du génotype mâle et frappés d'intersexualité pour une raison purement épigénétique, cela reviendrait à un croisement normal entre mâle et femelle et l'on obtiendrait 50% de ♂ : 50% de ♀.

Si, par contre, il s'agit de femelles ayant développé une zone testiculaire pour une raison inconnue, cela reviendrait à croiser entre elles deux femelles et l'on devrait obtenir 2 ♀ : 1 ♂.

Du même coup, l'hétérozygotie et la digamétie femelles seraient confirmées.

Je n'ai pu, jusqu'à présent, couper qu'une partie du matériel et il faudrait établir les conclusions sur de plus grands chiffres. Cependant j'ai obtenu sur un total de 71 descendants: 39 ♀ : 32 ♂.

Cette digamétie factorielle ou chromosomique de la femelle du Crapaud est en contradiction avec les faits observés par BECCARI,

WITSCHI et MAKINO. Ces auteurs ont cru pouvoir attribuer au Crapaud mâle la formule: $\sigma = X - O$ ou $X - Y$. Elle est cependant conforme aux données de ROJAS et aux résultats plus approfondis d'IRIKI; ces auteurs attribuent la formule $X - Y$ à la femelle: $\text{♀} = X - Y$. Elle cadre aussi avec les résultats de la parthénogenèse expérimentale pratiquée sur la Grenouille.

On peut encore se demander si les résultats obtenus avec des œufs biddériens mâles sont tout à fait valables? En effet, l'ovogénèse dans cet ovaire atypique est extrêmement anormale et bon nombre de ces éléments sont de faux ovocytes n'ayant pas passé par les processus normaux de la préméiose.

J'ai pu observer avec GUYÉNOT, en 1930, qu'il y avait une réduction chromatique normale avec expulsion de deux globules polaires, dans ces œufs de mâle. Toutefois, nous avons cru voir, dans quelques rares cas, des anomalies faisant penser à la rentrée du deuxième globule polaire dans l'ovule. Y aurait-il autogamie dans ces cas et reconstitution d'un noyau diploïde? Ces œufs diploïdes seraient-ils alors réellement fécondés, ou n'aurions-nous pas affaire à une imprégnation sans amphimixie, c'est-à-dire à une parthénogenèse diploïde?

Le fait qu'une amphimixie doit se produire entre deux noyaux de constitution mâle pourrait-il être un obstacle à une fécondation? Et le retard observé dans la segmentation de ces œufs n'est-il pas précisément un signe de la mise en jeu d'une simple activation?

Cette anomalie créant des œufs biddériens diploïdes serait-elle inhérente aux conditions de développement des œufs dans l'organe de Bidder? Dans ce cas, il en devrait être de même en ce qui concerne les œufs formés dans l'organe de Bidder femelle qui subissent une évolution tout aussi anormale. Si la femelle formait des œufs diploïdes, on devrait obtenir des têtards triploïdes, car ici, l'amphimixie entre deux noyaux de sexe différent devrait être normale.

L'examen de la maturation et de la fécondation des œufs biddériens femelles, que j'ai pu fixer cette année, pourra sans doute nous renseigner à ce sujet.

L'étude des chromosomes des têtards issus de ces pontes a déjà pu être effectuée en partie. Chez 43 individus, nés de la femelle 13, j'ai pu établir que le nombre des chromosomes est de $2N = 22$, c'est-à-dire normalement diploïde. Chez beaucoup d'autres têtards, ce nombre n'a pu encore être défini, mais il n'est certainement ni

haploïde, ni triploïde. De même, celui des descendants de deux Crapauds mâles est également normalement diploïde.

Il semble que nous pouvons en conclure que les ovules biddériens femelles sont haploïdes et subissent une fécondation normale. Le retard observé dans la segmentation provient sans doute de la forme tout à fait aberrante des ovules qui rend le clivage difficile.

S'il en est ainsi, ces œufs biddériens de Crapaud femelle doivent engendrer une descendance où les deux sexes se trouvent en proportion normale: c'est ce qui ressort de mes expériences:

		♂	♀
♀ 13		53	47
♀ 485		9	16
♀ 4		44	39
		<hr/>	<hr/>
Total		106 mâles	102 femelles

Les œufs biddériens, si intéressants au point de vue de la mécanique embryonnaire, paraissent par ailleurs de constitution génétique normale en ce qui concerne les facteurs du déterminisme sexuel, malgré les processus très aberrants que présente l'ovogénèse dans cette glande atypique.

(Travail de la Station de Zoologie expérimentale
de l'Université de Genève.)

COMMUNICATION FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A BERNE LES 5 ET 6 AVRIL 1941

Sur l'ectromélie bithoracique et diverses anomalies présentées par les descendants issus d'une ponte biddérienne d'un Crapaud femelle

(NOTE PRÉLIMINAIRE)¹

par

M^{lle} Kitty PONSE

(Genève).

Les œufs issus des organes de Bidder des Crapauds femelles sont souvent très mal formés, mais il engendrent habituellement une descendance d'aspect normal. Or, j'ai obtenu, en 1940, une ponte exceptionnelle qui a fourni des résultats tout à fait inattendus.

Il s'agit d'une femelle de la race italienne (n° 13), castrée en 1935. Accouplée le 6 mars 1940 avec un mâle de même provenance, elle pondit une série d'œufs paraissant non fécondés. Je tuai le mâle et opérai une fécondation artificielle en aquarium. Néanmoins, la segmentation s'effectua si tardivement que je réaccouplai la femelle, qui continuait à pondre, avec un mâle de la race de Lully. Cette ponte, considérée comme avortée, donna cependant de nombreux embryons et environ 300 têtards. 120 sujets ont pu être fixés, soit avant la métamorphose (18), soit après (102). Tous ont été débités en coupes sériées en vue de l'étude de nombreuses anomalies que l'autopsie avait révélées.

I. *Gigantisme*. — Dès la fin du premier mois, j'ai pu constater la présence de quelques sujets de taille normale, assez rares (22)

¹ Travail exécuté grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

et d'une grosse majorité de têtards géants, pouvant atteindre, à trois mois, une longueur totale de 6 cm. au lieu de 2,4, chiffre maximum obtenu dans les élevages témoins.

II. *Retard dans la métamorphose.* — Je constatai bientôt un très grand retard dans la métamorphose de ces géants: elle s'effectua un mois après celle des sujets des autres pontes de même âge et s'échelonna entre le 95^{me} et le 128^{me} jour. De plus, elle présentait une allure anormale.

III. *Hyperplasie endocrinienne.* — Gigantisme et métamorphose retardée faisaient penser à une hyperactivité du thymus de ces sujets. En fait, tout le système endocrinien semblait hyperplasié: hypophyse, thymus et thyroïdes paraissaient énormes. Toutefois, les mensurations ont montré que ces glandes sont hypertrophiées parallèlement au gigantisme des individus. A noter l'intense activité cinétique dans le thymus et les thyroïdes et la différenciation éosinophile précoce des cellules hypophysaires, parfois énormes.

L'aspect des thyroïdes paraît contradictoire: volume, activité cinétique, vascularisation, hauteur exagérée de l'épithélium appartiennent au type hyperactif, basedowien. Cependant, les grosses vésicules sinueuses contiennent une colloïde épaisse, visqueuse, d'aspect vieilli, colorable en rouge au Mallory, ce qui correspond à un colloïde d'accumulation. A noter toutefois la présence de petites vacuoles superficielles assez nombreuses et quelques granules colloïdes phagocytés par les cellules. On a l'impression d'une glande frappée d'hypertrophie, mais qui ne résorbe que très modérément sa sécrétion, ce qui explique le retard de la métamorphose. Faut-il voir dans cet aspect la conséquence d'une sécrétion exagérée, par l'hypophyse, de l'hormone de croissance, responsable en même temps du gigantisme général, au détriment de l'hormone thyroïdienne ?

IV. *Ectromélie et perforation branchiale.* — La métamorphose apparente débuta par le fort développement des pattes postérieures et la résorption de la queue, tandis que la tête et la bouche se transformaient lentement. Par contre, les pattes antérieures n'apparaissaient toujours pas, bien que deux grosses perforations se soient produites dans les opercules branchiaux à droite et à gauche. De volumineuses branchies faisaient saillie à travers ces trous, en lieu

et place des membres, absents. Il m'apparut dès lors que la quasi-totalité des têtards était frappée d'ectromélie bithoracique.

Trois têtards ne possédaient, en tout et pour tout, qu'une seule patte postérieure. Trois autres sujets développèrent une seule patte antérieure, droite ou gauche, déplacée du côté médioventral et rattachée à la fois aux deux ceintures scapulaires malformées. L'ectromélie était ici partielle. Huit sujets métamorphosés possédaient deux pattes antérieures, insérées trop ventralement, beaucoup trop bas, au niveau du foie, mal reliées au tronc et paralysées. Il faut y ajouter deux têtards fixés à l'âge de un et deux mois, possédant deux bourgeons de pattes en localisation anormale.

Si l'on compte les ectromèles unilatéraux parmi les sujets frappés de cette anomalie, on peut dire que 91,6%, soit 110 sujets, étaient ectromèles, et les dix autres avaient développé des pattes anormales. La totalité de la descendance était donc aberrante à ce point de vue.

Transportés en aquariums inclinés, contenant très peu d'eau et une quantité de plantes aquatiques, ces ectromèles se traînaient misérablement sur leur ventre et leur menton, si bien que des ulcérations se déclarèrent à la mâchoire inférieure. Les trous pour le passage des membres absents, d'abord béants, se cicatrisèrent lentement, en même temps que régressaient les branchies qui persistèrent beaucoup trop longtemps.

V. *Atrophie pulmonaire*. — Les sujets moururent à ce moment par suite de la disparition de leurs branchies et de l'état tout à fait atrophique des poumons qui ne présentaient pas de circulation pulmonaire macroscopiquement visible.

VI. *Anomalies du cœur*. — Le cœur, très apparent chez les sujets vivants, en position gulaire, dilaté, battait fortement. Il n'avait pas subi la migration antéro-postérieure habituelle à la métamorphose et corrélative du développement de la ceinture scapulaire. Celle-ci étant rudimentaire ou absente, aucune protection ne recouvrant le cœur, les muscles sterno-hyoïdiens, au lieu de s'insérer sur la ceinture, étaient fixés sur le péricarde et tiraient le cœur dans la direction craniale. A l'autopsie, un péricarde gonflé de liquide contenait le cœur qui présentait un énorme ventricule en situation antéro-latérale, n'ayant pas subi la flexion complète qui

le rend postérieur. Parfois même, ce ventricule avait basculé en avant, sa pointe étant dirigée vers le menton. Des deux oreillettes, la droite était énorme, la gauche très réduite. La circulation était restée apparemment du type branchial, mais des reconstructions devront en préciser le détail. A première vue, il semble que la circulation pulmonaire soit très atrophiée.

VII. *Anomalies viscérales.* — Nombreuses sont les anomalies viscérales. Le foie est gigantesque (cinq fois le volume normal), du type gras, presque dépourvu de pigment. Pancréas et rate sont volumineux. La vésicule biliaire est parfois énorme. La disposition du tube digestif est très variable, allant jusqu'au situs inversus. Un estomac peut manquer (un cas). Les glandes génitales sont volumineuses, fréquemment kystiques dans la région de la mésogonade; elles sont de forme tourmentée et coiffées d'énormes corps adipo-lymphoïdes. Dans beaucoup de cas, la glande droite (mâle ou femelle) était plongeante, c'est-à-dire que corps jaune, organe de Bidder et mésogonade traversaient le mésentère intestinal et retombaient ventralement par rapport à l'intestin.

En résumé, une série d'anomalies, plus ou moins variables accompagnaient l'ectromélie généralisée de ces sujets.

Ectromélie et ceintures. — L'examen des coupes de ces têtards a montré l'absence totale de bourgeons de pattes antérieures chez 16 individus. Il n'y avait pas trace de destruction secondaire de bourgeons primitivement formés. Par contre, chez tous les sujets, avant et après la métamorphose, il existait des portions de la ceinture scapulaire:

a) Le *suprascapulum* se différencie toujours avec son os de recouvrement, son cartilage calcifié et tous ses muscles; on peut suivre sa formation et sa différenciation, étape par étape.

b) Dans certains cas, il est prolongé ventralement par un cartilage unique qui représente l'ébauche, à différenciation retardée, du *scapulum* et du *procoracoïde*.

c) Des fragments très ventraux des *coracoïdes* et des *procoracoïdes* cartilagineux se retrouvent très fréquemment sur la ligne médio-ventrale, au devant du cœur; ils sont souvent très asymétriques, inégaux et mal orientés.

d) Enfin, caudalement et cranialement par rapport à ceux-ci, il y a parfois un ou deux cartilages ventraux qui sont probablement l'équivalent de l'épisternum et du xiphisternum.

e) Les muscles sterno-hyoïdiens existent toujours quoique parfois mal développés et fortement asymétriques. D'autres muscles, mal individualisés, se perdent dans cette région de nodules cartilagineux.

f) Chez le têtard, un nerf contourne le pronéphros du côté caudal dans la région suprascapulaire et semble se perdre vers la surface.

g) D'énormes amas pigmentaires sillonnent l'emplacement des portions absentes de la ceinture et du membre.

En résumé, on peut dire qu'en l'absence de tout membre, les portions distales de la ceinture scapulaire se sont toujours différenciées, surtout dorsalement; il y a parfois une ébauche cartilagineuse plus complète, mais très retardée dans sa différenciation. A noter la présence de perforations operculaires destinées au passage des membres qui n'ont jamais existé.

DISCUSSION DES FAITS.

Ces résultats présentent une analogie frappante avec ceux que BRAUS a obtenus expérimentalement en 1909 sur le Bombinator. Après excision de l'ébauche de la patte antérieure, cet auteur a vu se différencier les parties périphériques de la ceinture scapulaire (suprascapulum, épivoracoïde, cartilages sternaux), tandis que des amas pigmentaires remplaçaient les portions absentes des membres et de la ceinture et que l'opercule branchial, du côté opéré, se perforait normalement en l'absence de patte. D'autres auteurs ont confirmé ces faits chez les Urodèles et les Anoures.

L'étude du développement du membre a montré que ceinture et patte se différencient comme deux unités indépendantes, suivant chacun leur rythme et leur ordre de différenciations propres et que des régulations dynamiques ne surviennent que secondairement au niveau de l'articulation et des insertions musculaires.

Toutes les expériences de mécanique embryonnaire ont confirmé ce fait: tandis que l'ébauche de la ceinture est très précocement

déterminée (à la neurulation), celle de la patte reste un système harmonique équipotentiel capable de régulation (en ce qui concerne en particulier les axes) pendant plus longtemps.

Dans le cas qui nous occupe, tout se passe comme si un facteur inconnu a détruit l'ébauche présomptive de la patte et des parties centrales de la ceinture. Cette destruction (peut-être une lyse ?) a respecté les territoires périphériques. Il s'agit d'une action à un stade très précoce, lorsque l'ébauche n'est pas encore visible, car aucun bourgeon ne se forme.

Nature du facteur. — Sous quelle forme peut-on envisager ce facteur ? L'anomalie est trop localisée et survient dans des cas beaucoup trop nombreux, et de façon trop analogue, pour qu'elle puisse être le résultat d'un simple accident survenu, soit au cours de l'ontogénèse (segmentation atypique des œufs biddériens), soit au cours de l'ovogénèse de la femelle 13 (présence de pseudovocytes ayant pu passer par des amitoses).

C'est pourquoi il semble qu'il faille rechercher l'origine de cette anomalie dans un accident survenu dans la souche même de toute la lignée sexuelle de la femelle 13, lors des clivages qui donnent naissance aux initiales sexuelles que BOUNOURE et PERLI ont mises en évidence chez le Crapaud. Par contre, les blastomères qui donnent naissance à l'ébauche présomptive des membres de la femelle 13 elle-même n'auraient pas été touchés par cet accident.

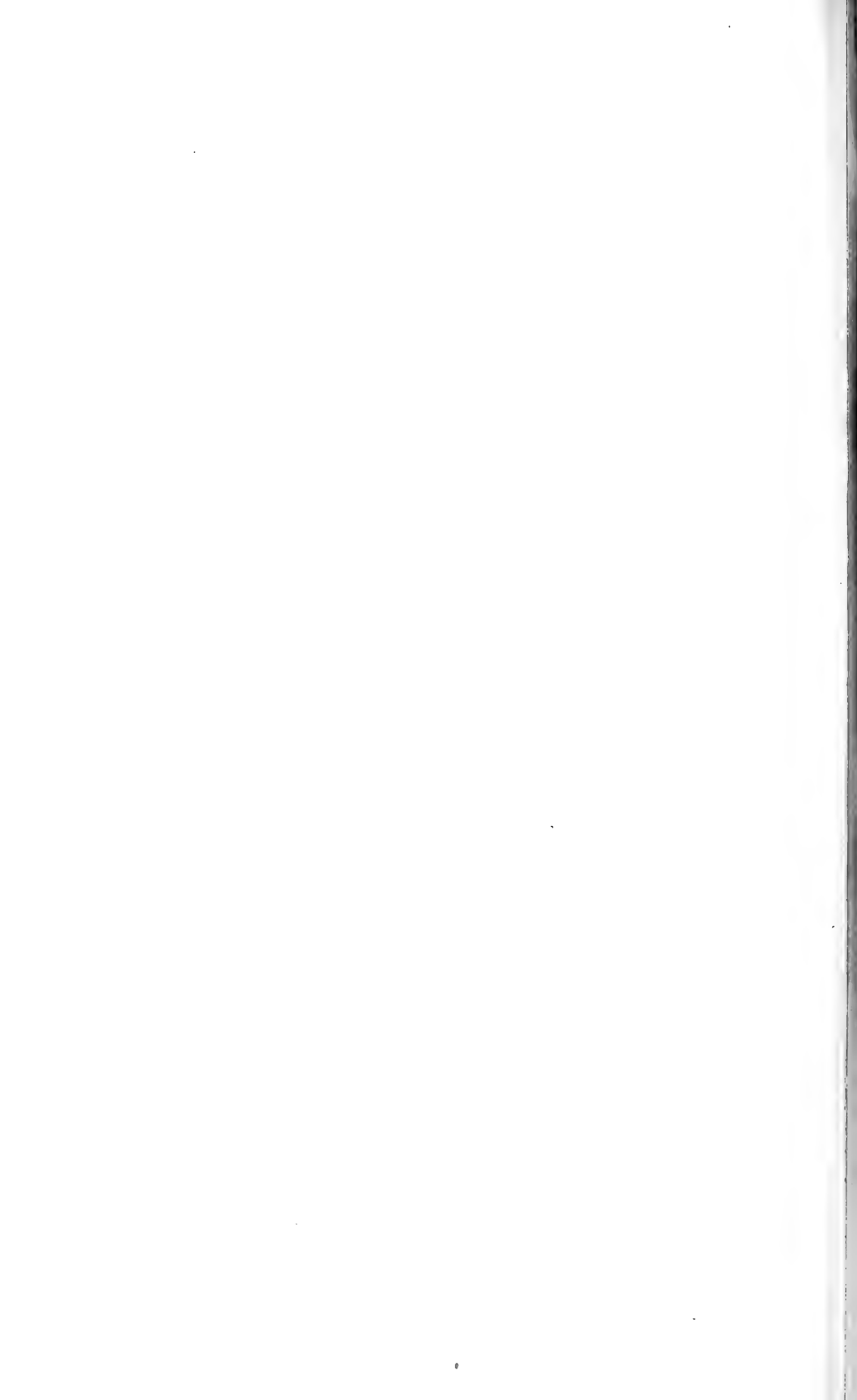
De quel ordre peut être cet accident ? Sa nature génétique me paraît vraisemblable. Si l'on compare cette ectromélie aux cas observés ailleurs et à la polydactylie humaine, on a l'impression d'avoir affaire à un cas de *mutation dominante* avec une certaine « Penetranz » et une certaine « Expressivität » caractéristiques. La « Penetranz » est forte: 91,6% et les quelques individus à deux pattes antérieures sont si anormaux qu'on pourrait les considérer aussi comme malformés. L'« Expressivität » est variable: cas unilatéraux, variabilité des reliquats de ceinture. Beaucoup de ces mutations dominantes sont des *déficiences*. La perte d'une série de gènes par élimination d'un fragment de chromosome expliquerait la multiplicité des anomalies qui accompagnent l'ectromélie.

L'examen des chromosomes de ces monstres a été pratiqué dans 43 cas et le nombre diploïde normal $2N = 22$, établi de façon

certaine. Cependant les fixations courantes utilisées, ainsi que la complexité de la formule chromosomiale des Crapauds, rendaient vaine la recherche d'une preuve morphologique de cette déficience.

Quant à la *preuve génétique* de cette hypothèse, elle est pratiquement irréalisable, eu égard aux difficultés d'élevage de ces Batraciens, même à l'état normal, et à la léthalité de cette mutation au moment de la métamorphose. Une nouvelle ponte de cette femelle devrait fournir de nouveaux ectromèles, à moins que le père ait apporté le facteur mutant. Cette année, j'ai obtenu une deuxième ponte de cette femelle et j'ai déjà pu constater l'absence de bourgeons de patte antérieure chez un têtard, fixé à l'âge d'un mois¹. Il semble donc bien que nous ayons affaire à une mutation génétique qui a atteint la lignée germinale de la femelle 13. Si la chose se vérifie, c'est le premier cas de mutation étudié chez les Batraciens. Ce cas est, de plus, intéressant dans ses rapports avec la mécanique embryonnaire.

¹ Depuis lors, j'ai pu vérifier l'ectromélie complète chez 11 sujets fixés à l'âge de deux mois. Voir C.R. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève.



MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 5. UND 6. APRIL 1941

Über den Coracoscapularwinkel und die Beziehungen der Rumpfform zum Lokomotionstypus bei den Vögeln

von

J. KAELIN

(Freiburg, Schweiz).

In seiner grossen Monographie über die Morphologie und Systematik der Vögel beschäftigt sich FÜRBRINGER (1888) auch mit dem Coracoscapularwinkel. Er berichtet, dass „ganz im allgemeinen der spitzere Winkel, unter dem sich bei Carinaten Coracoid und Scapula treffen, eine höhere Differenzierungsstufe ausdrückt“. Es finden sich hier, um mit dem Autor zu sprechen, „eine ansehnliche Summe von Merkmalen, die in inniger Correlation und innigem Causalnexus zu stehen scheinen“.

Auf Grund von embryologischen Untersuchungen am Hühnchenkeim kam dann NAUCK (1930) zur Auffassung, dass die Rumpfform für die Winkelgrösse massgebend sei. Um eine gewisse Vorstellung von der Rumpfform zu gewinnen, berechnete er einen „Rumpfformindex“ nach der Formel:

$$\frac{\text{grösster dorsoventraler Durchmesser des Thorax} \cdot 100}{\text{grösster transversaler Durchmesser des Thorax}}$$

Das von NAUCK untersuchte Material umfasst 70 Skelette des Berliner Naturhistorischen Museums. Darnach „fallen grosse Rumpfformindices mit grossen Coracoscapularwinkeln ebenso zusammen, wie kleine Indexzahlen mit relativ spitzen Winkeln“. Immerhin konnte schon NAUCK eine gewisse Überschneidung der mitgeteilten Werte feststellen. Das von mir untersuchte Material erstreckt sich über 176 Skelette, namentlich der Naturhistorischen

Museen von Basel und Genf sowie des Zoologischen Museum der Universität Zürich, ferner einige Exemplare, welche bereits vor Jahren an den Sammlungen von München (Zoologische Staatssammlung) und Paris (Laboratoire d'anatomie comparée) gemessen wurden. Den Direktoren der betreffenden Sammlungen, insbesondere den Herren Dr. H. G. STEHLIN (Basel), Dr. P. REVILLIOD (Genf), Prof. Dr. B. PEYER (Zürich), Prof. Dr. H. KRIEG (München) und Prof. R. ANTHONY (Paris) sei für die Überlassung des Materiales Dank ausgesprochen.

Entsprechend dem Vorgehen von NAUCK wurden zunächst drei Kategorien von Höhenbreitenindices („Rumpfindices“) aufgestellt, und ebenso drei Kategorien von Winkelgrössen. Der Anteil jeder Indexgruppe an den Kategorien der Winkelgrössen wurde in Prozenten ausgerechnet. Die von NAUCK behauptete Beziehung, derart, dass grosse Indices ebenso mit relativ grossen Winkeln zusammenfallen wie kleine Indices mit relativ spitzen Winkeln, konnte nicht bestätigt werden und ist nach dem schon Mitgeteilten auch gar nicht zu erwarten. Denn der Coracoscapularwinkel ist mit anderen Faktoren derart ins Ganze der Rumpfform eingefügt, dass bei sehr ähnlicher Gesamtform ganz unterschiedliche Winkelgrössen und Proportionen der Teile möglich sind.

Bei Segelfliegern zeigt sich an unserem Material in 71,5% der Fälle ein Coracoscapularwinkel von über 80°. Der Längenbreitenindex beträgt in mehr als zwei Dritteln der Fälle (67,9%) 80 oder weniger als 80. Der Coracosternalindex zeigt in 79,8% des Materiales einen Wert von 70 oder weniger als 70. Der Längenhöhenindex des Sternums beträgt in gut zwei Dritteln der Fälle (67,9%) 55 oder weniger als 55. Es ergibt sich also beim Segelflug eine Tendenz zur Ausbildung grosser Coracoscapularwinkel (über 80°) und eine meist auffallende Länge des Rumpfes. Damit geht parallel eine in der Regel bedeutende Länge des Brustbeins im Verhältnis zur Coracoidlänge und zur Höhe der Crista sterni.

Bei Hubfliegern besteht, im Gegensatz zu den Segelfliegern, eine Tendenz zu relativ kleinen Coracoscapularwinkeln (in 68,8%, d. h. in gut zwei Dritteln der Fälle, 80° oder weniger als 80°). Was den Längenhöhenindex betrifft, so zeigen sich annähernd ebenso oft Zahlen von 80 oder weniger wie solche, die über 80 liegen. In dieser Hinsicht lässt sich hier keine bestimmte

Tendenz erkennen. Dem entspricht wiederum in mehr als zwei Drittel der Fälle ein Coracosternalindex von über 70 und ein Längenhöhenindex des Sternums von über 55. Beim Hubflug ist also einem meist relativ kleineren Winkel bald ein relativ zum Sternum kürzeres bald ein relativ längeres Coracoid zugeordnet. Dabei erscheint der Rumpf bald kürzer, bald länger, die *Crista sterni* niedriger oder höher.

Bei *Flatterfliegern* zeigt sich, dass wenn man auch als Grenzwert 80° annimmt, der Coracoscapularwinkel immer noch in 59,1% der Fälle höher liegt. Bei den in unserer Untersuchung den *Flügelchwimmern* zugeordneten Alken ist das immer noch in 37,5% der Fall. Im Gegensatz zu NAUCK, der vermutet, dass bei den Flatterfliegern Winkel von über 75° nicht oder selten vorkommen, lässt sich also feststellen, dass bei den Flatterfliegern eher eine Tendenz zu grossen Winkeln vorliegt. Dabei kommen wiederum bald kürzere, bald längere Rumpfe vor, wobei aber das Coracoid im Verhältnis zum Sternum meist relativ sehr kurz und die *Crista sterni* relativ niedrig bleibt (Coracosternalindex in 91,7% der Fälle 70 oder weniger; Längenhöhenindex des Sternums in 85,7% der Fälle 55 oder weniger). Flatterflieger zeigen im allgemeinen eine Tendenz zu kurzem Coracoid und flachem Brustbein.

Bei den *typischen Flügelchwimmern*, den *Pinguinen*, ist der Coracoscapularwinkel sehr klein und beträgt, wie schon angedeutet, bei 11 von 12 Exemplaren sogar weniger als 70° . Der Längenhöhenindex des Rumpfes ist in 50% der Fälle niedriger als 65 und nur in 8,3% höher als 80. Die Tendenz zur Verlängerung des Rumpfes zeigt sich also hier viel ausgeprägter als bei den Segelfliegern. Die Feststellung von DABELOW (1925), dass die Anpassung ans Wasserleben zur Verlängerung des Rumpfes führe, kann also in diesem Rahmen bestätigt werden. Die Tatsache, dass ferner in der Mehrzahl der Fälle (83,3%) der Breitenhöhenindex weniger als 125 beträgt und in keinem Falle über 150 liegt, zeigt, dass mit der Verlängerung des Rumpfes auch eine relative Abnahme des dorsoventralen Durchmessers vom Thorax Hand in Hand geht. Diese Veränderung kommt auch in den erhaltenen Zahlen des Höhenbreitenindex bei den Alken zum Ausdruck, während dagegen der Höhenlängenindex hier noch häufig höhere Ziffern aufweist. Dagegen ist die Tendenz zur Verkleinerung des Coracoscapularwinkels bei den Alken noch kaum

bemerkbar. Ganz auffallend niedrig erscheint aber hier der Coracosternalindex, der bei sämtlichen untersuchten Exemplaren unter 55 liegt. Hierin zeigt sich die offenbar mit der Adaptation ans Wasserleben mehr oder weniger zusammenhängende sekundäre Verlängerung des Sternums, die bei den Alken ausserordentlich auffallend ist und bei weitem die relative Verlängerung des Brustbeines der Pinguine übertrifft. Wenn also bei den Pinguinen der Coracosternalindex meist grösser ist als bei den Alken (in 50% 55—70), so äussert sich hierin sowohl der geringere Grad der Verlängerung des Sternums als auch eine Tendenz zur Verlängerung des Coracoid. Diese Verhältnisse ergeben sich deutlich aus dem Vergleich der Sternumlänge und der Coracoidlänge mit der Rumpflänge und aus dem Vergleich der entsprechenden Indices.

Aufgabe weiterer Untersuchungen wird es sein, die Analyse der Rumpfform innerhalb einzelner Funktionsgruppen wie z. B. der Pinguine und der Alken weiter zu führen und dabei auch die Muskulatur zu berücksichtigen. Erst dann wird es möglich sein, die Rumpfform in ihrer Beziehung zum Lokomotionstypus einem tieferen Verständnis zuzuführen.

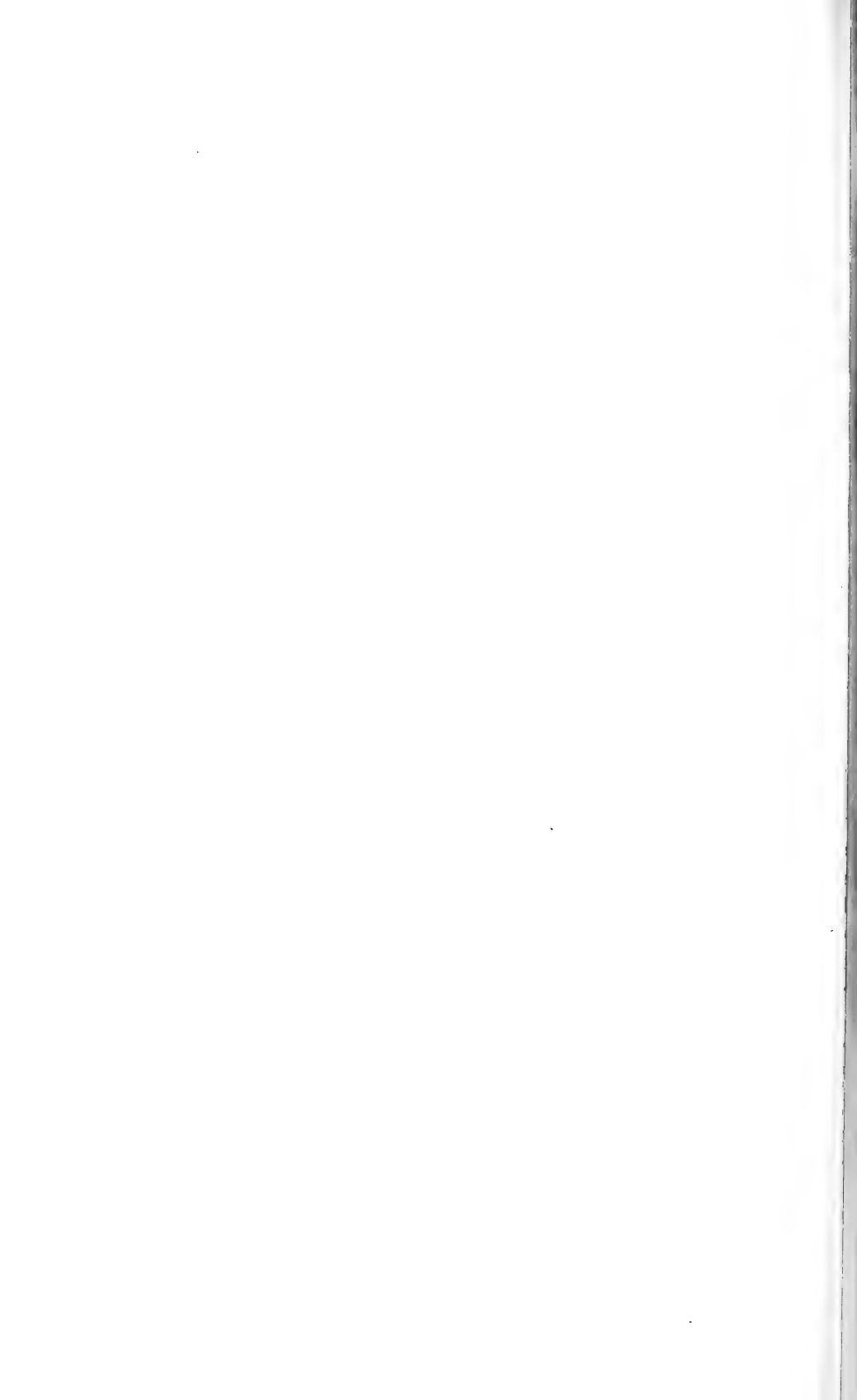
Aus den Beobachtungen von FÜRBRINGER (1888) und NAUCK (1930) an Embryonen von Carinaten geht hervor, dass der Coracoscapularwinkel hier eine umwegige Entwicklung durchmacht. Er erfährt an dem untersuchten Material zuerst eine Vergrösserung, wohl meist bis ins postembryonale Leben, um nachträglich wieder kleiner zu werden. Bei den Ratiten dagegen ist ein entsprechender Vorgang nicht nachgewiesen worden. Zwar wurde von BROOM (1908) auch für den Strauss eine Zunahme des Winkels auf frühembryonaler Stufe behauptet. Aber wie LOWE (1928) auf Grund der Abbildungen BROOMS hervorhebt und auch von NAUCK (1930) betont wird, handelt es sich hier um frühe Biegungsprozesse innerhalb der Scapula selbst, also lediglich um Formänderungen des Schulterblattes. Solche Biegungsvorgänge sind mehrfach bei Carinaten beschrieben worden und dürfen nicht mit der Änderung des Coracoscapularwinkels verwechselt werden. Deshalb und weil die Diskussion über die Phylogenie der Pinguine durch die Arbeiten von LOWE (1928, 1933, 1935) in ein neues Stadium getreten ist, erschien es um so wünschenswerter, auch die Ontogenese des Brustschulterapparates der Pinguine zu untersuchen. Es wurde deshalb ein Wachsplattenmodell des primären Schultergürtels vom Adelle-

pinguin (*Pygoscelis adeliae* Hombr. Jacq.) mit 23 mm Rumpflänge in 40facher Vergrößerung hergestellt (Methode BORN-PETER). Der Coracoscapularwinkel beträgt hier 106° . Bei einem ca. eine Woche alten Jungvogel ist der Winkel merklich grösser und beträgt nicht weniger als 118° . Erst später, im Laufe der postembryonalen Entwicklung, findet eine sehr starke Reduktion des Winkels statt, bis er schliesslich an einem adulten Individuum nur mehr ca. 75° ausmacht. Die Untersuchung zeigt also, dass in der Genese des Angulus coracoscapularis, d. h. in seiner „umwegigen“ Entwicklung, Verhältnisse vorliegen, welche für die Carinaten allem Anscheine nach typisch sind. Das ist eines jener Argumente, welche dafür sprechen, dass entgegen neueren Arbeiten, namentlich von LOWE, die Pinguine echte Carinaten sind.

Die ausführliche Arbeit wird im Band 49 dieser Zeitschrift unter dem Titel: „Über die Rumpfform und den Lokomotionstypus bei den Vögeln“ erscheinen.

WICHTIGSTE LITERATUR

1927. BÖKER, H. *Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie.* Journ. Ornithologie, Bd. 75.
1888. FÜRBRINGER, M. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam.
- 1930 a. NAUCK, E. Th. *Die ontogenetischen Änderungen des Coracoscapularwinkels beim Huhn.* Vorl. Mitteilung. Anat. Anz., Bd. 68.
- 1930 b. — *Beiträge zur Kenntnis des Skelettes der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere.* VII. *Der Coracoscapularwinkel am Vogel-schultergürtel.* Morph. Jahrb., Bd. 64.
-



MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 5. UND 6. APRIL 1941

Die Zucht von *Tubifex* für Laboratoriumszwecke

von

F. E. LEHMANN

(Aus dem Zoologischen Institut Bern).

Es dürfte wohl gerechtfertigt sein, einige Angaben über die Zucht von *Tubifex* zu machen. Der Wurm und seine Eier können im zoologischen Laboratorium vielfältig für Kurszwecke verwendet werden. Die erwachsenen, bezw. halberwachsenen Tiere eignen sich sehr gut für die mikroskopische Lebenduntersuchung und für physiologische Versuche; die Eier, die in durchsichtigen Kokons abgelegt werden, geben ein instruktives Beispiel der Spiralfurchung und der teloblastischen Keimstreifbildung.

PENNERS züchtete *Tubifex* für seine embryologischen Experimente in Aquarien mit Schlamm Boden, ein Verfahren, das sehr unbequem ist, da der Schlamm bei der geringsten Wasserbewegung starke und langdauernde Trübungen hervorruft. Im Jahre 1937 ergaben eigene Versuche, dass *Tubifex* ebenso gut in gewaschenem Flussand gedeiht. Damit wird die Trübung des Wassers beim Aufwirbeln des Bodens, das für das Aufsuchen der Würmer und Eier nötig ist, vermieden. Lebende Bäckerhefe erwies sich als ausreichende Nahrung für diese Sandkulturen.

Praktisch gestaltet sich die Zucht folgendermassen. Als Zuchtgefässe können beliebig grosse Glasschalen mit nicht zu hohem Rand verwendet werden. Längs den Wänden wird eine Sandschicht von ca. 1,5—2,5 cm Tiefe ausgebreitet. Dazu eignet sich gut geschlammter und gewässerter, nicht zu grober Flussand. Die Wasserhöhe beträgt ca. 3—5 cm. Schwache Durchlüftung ist vorteilhaft, aber nicht unbedingt erforderlich, wenn für regelmässige Erneuerung des Wassers gesorgt wird. Als optimale Zuchttempera-

tur für die Eiproduktion erwies sich der Bereich zwischen 22 und 26° C, der leicht mit schwachen elektrischen Heizkörpern ohne besondere Reguliereinrichtung erreicht werden kann. Die Bäckerhefe, die als Futter dient, wird in erbsengrossen Stückchen fest zusammengepresst und möglichst tief im Sand vergraben. Der Hefebedarf lässt sich leicht aus dem Verbrauch des eingelegten Futters abschätzen. Je nach der Besiedlung eines Aquariums erfolgt der Futterwechsel 1—3 Mal in der Woche. Dabei soll der Sand gründlich aufgewirbelt und das Wasser völlig erneuert werden unter Vermeidung zu grosser Temperaturschwankungen. Auf diese Weise werden die auf der Hefe gedeihenden Fäulnis-Mikroorganismen weitgehend aus der Zucht entfernt. Das Wasser soll nicht zu trübe sein und keinen fauligen Geruch haben.

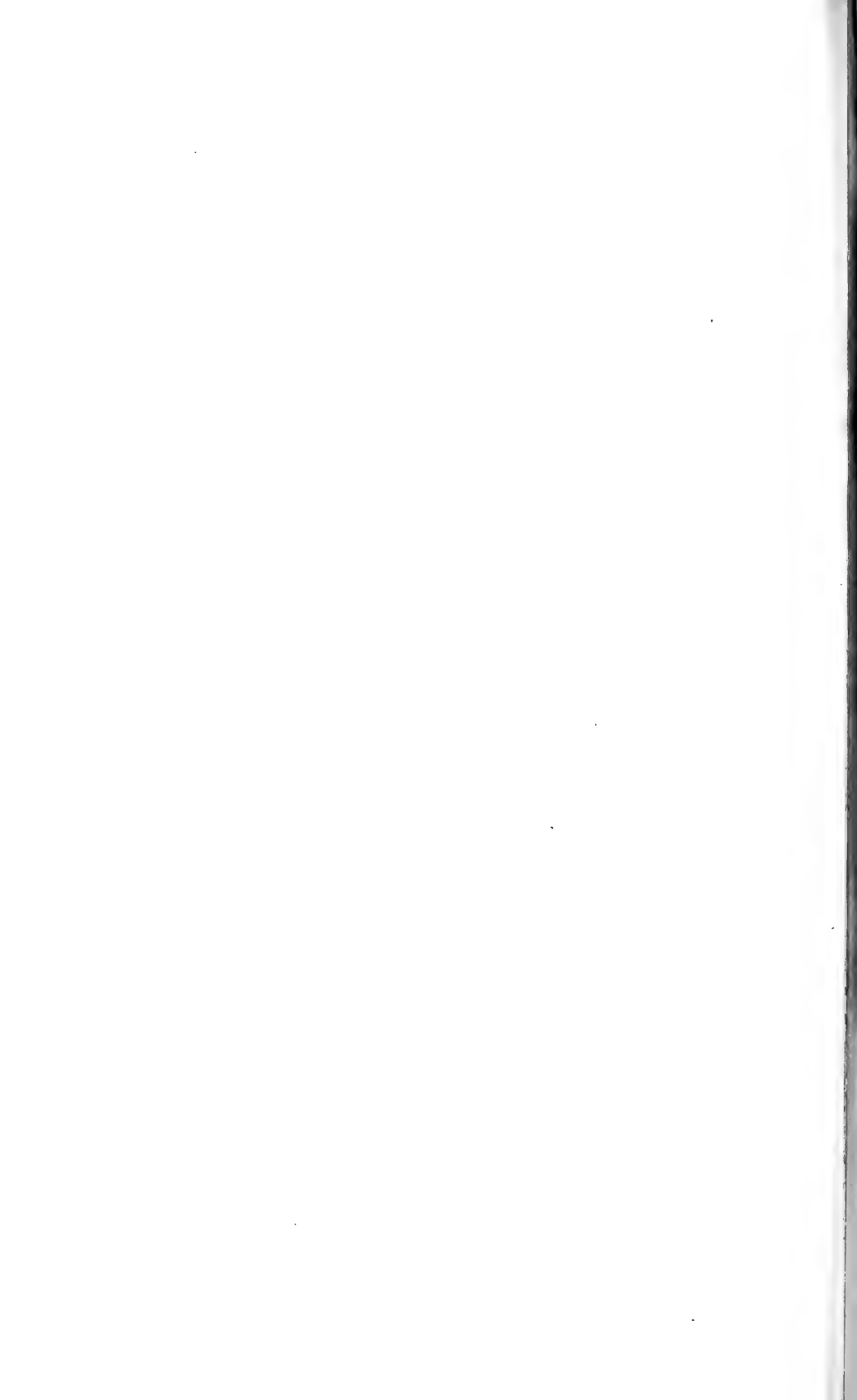
Aus solchen Zuchten können Würmer und Kokons sehr leicht entnommen werden. Mit einer nicht zu engen Pipette wird der Sand aufgewirbelt. Die spiralig sich aufrollenden Würmer und die Kokons sinken langsamer zu Boden als der Sand und können so leicht von der Sandoberfläche weggesammelt werden.

Das Gedeihen der Kulturen kann durch verschiedene Faktoren beeinträchtigt werden, vor allem durch zunehmende Übervölkerung und durch die Entwicklung einer grösseren Zahl von Parasiten und Kommensalen.

Die **Ü b e r v ö l k e r u n g** wird vor allem durch jüngere Tiere bedingt, die sich aus den nicht weggesammelten Kokons einer Kultur entwickeln. Sie hemmt die Entwicklung grosser geschlechtsreifer Tiere und die Ablage von Kokons mit zahlreichen Eiern. Soll Übervölkerung verhindert werden, so müssen die jüngeren Tiere regelmässig entfernt werden, und es darf nur eine nicht allzu grosse Zahl geschlechtsreifer Tiere in einem Aquarium verbleiben. **P a r a s i t e n u n d K o m m e n s a l e n** (z.B. Protozoen, Turbellarien, *Chaetogaster*) entwickeln sich mit der Zeit in schlecht gewarteten Aquarien und können die *Tubifex*-Besiedlung stark zurückdrängen. Ist dieser Fall eingetreten, so werden die *Tubifex* herausgesucht und in Schalen ohne Sand möglichst von allen anderen Tieren befreit. Sand und Aquarium sollen zur Abtötung der unerwünschten Fauna, mit Wasser von 60—70° C gründlich, durchgespült und eine Weile auf dieser Temperatur belassen werden. In so behandelten Aquarien gedeihen die Würmer wieder sehr gut.

Entscheidend für das Gelingen der *Tubifex*-Zucht ist eine regelmässige Wartung und Kontrolle der Kulturen. Mehrwöchiger Unterbruch der Pflege bedingt in der Regel einen starken Rückschlag und es bedarf nachher sorgfältiger Arbeit, bis die Kulturen wieder optimal gedeihen.

Die Ausarbeitung des Zuchtverfahrens wurde mir ermöglicht durch die Rockefellerstiftung und die Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der bernischen Hochschule.



MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN, DEN 5. UND 6. APRIL 1941

Über die Venenperistaltik der *Chiroptera*

von

H. MISLIN

(Aus dem Zoologischen Institut Basel und dem
Hallerianum Bern.)¹

Mit 1 Textabbildung.

Im Zusammenhang mit kreislaufphysiologischen Untersuchungen der Flughaut der Fledermäuse und Flughunde, wurde besonders eingehend das Verhalten der Extremitäten- und Flughautgefäße gegenüber Temperaturänderungen experimentell geprüft. Die spezielle anatomische Anordnung der Gefäße in der durchsichtigen Flughautduplikatur erlaubt eine direkte Beobachtung der Venen und Arterien und gestattet somit einen Einblick in ein Gefäßgebiet des vegetativen Systems, welches ohne beträchtlichen operativen Eingriff sonst jedenfalls bei keinem Säugetier direkt beobachtbar ist. Die Temperaturverhältnisse an der Flughautoberfläche, wie auch der minimale Stoffwechsel innerhalb dieser Hautstruktur erweisen die Flughaut als ein ausgesprochen poikilothermes Organ.

Das die Hautduplikatur zum Teil aufbauende muskulär-elastische System (S. SCHUMACHER), die besondere Nerven- und Gefäßversorgung (O. GROSSER), die relativ weitgetriebene Haarlosigkeit der dorsalen und volaren Epidermis sind, zusammen mit dem modifizierten Corium, Merkmale einer hochspezialisierten, sekundären Struktur. Die unsere Membran nun als lebendige Struktur konstituierenden Gefäßelemente zeigen eine Reihe von auffallenden funktionellen Eigentümlichkeiten. Mit Ausnahme der zu arterio-venösen Anastomosen gehörigen Venen, sind sämtliche Venen der freien Flughautflächen und der Extremitäten in ihrer ganzen

¹ Mit Unterstützung der „Roche“ Studienstiftung Basel.

Länge peristaltisch pulsativ. Die Arterien zeigen ebenfalls spontan und regelmässig auftretende Querschnittsschwankungen. Während die autonom und aktiv pulsierenden Venen von Th. Wh. JONES (1851), B. LUCHSINGER (1881) und vor allem dann von W. R. HESS (1918) in hämodynamischer Hinsicht näher untersucht worden sind, wurden die Spontankontraktionen der Arterien von keinem der Autoren beobachtet. Die Tonusschwankungen der Venen und Arterien im Sinne einer allgemein auftretenden Kontraktilität repräsentieren Verhältnisse, wie wir sie im Gefässsystem bei Cyklostomen und bei *Amia* finden, und sind somit typische Primärmerkmale.

Die Venen der Flughaut zeigen das allgemeine Verhalten aller kontraktilen Gefässe (Herzbildungen), dass sie bei zunehmender Temperatur mit einem Ansteigen der Schlagfrequenz reagieren. Die Registrierung der Volumenveränderungen der pulsierenden Venen erfolgte photoelektrisch. Die Fledermaus befand sich während der Untersuchung in einem Lederetui in Rückenlage. Durch seitlich eingeschnittene Schlitze konnten Finger, Unterarm und Oberarm mit der Flughaut herausgezogen werden. Nach sorgfältiger Ausbreitung der Membran auf einer Glasplatte, wurde dieselbe mit Gummibändern fixiert, ohne einen den Kreislauf beeinträchtigenden Druck auf die Haut auszuüben. Die völlig ruhig gestellte Flughaut wurde dann auf dem Objektisch des Mikroskopes montiert. Ein Hautbezirk mit pulsierendem Gefäss konnte auf einer Okularphotozelle (Selen-Sperrschichtelement) scharf abgebildet werden.

Die Absorption des durchfallenden weissen Lichtes durch das Blut im Gefäss ist relativ stark und die Lichtdurchlässigkeit der Flughaut erweist sich als günstig, so dass bei einer Kontraktion der Vene die Gesamtbelichtung der Photozelle vergrössert, bei der Dilatation des Gefässes hingegen die Gesamtbelichtung verkleinert wird. Es entsteht auf diese Weise ein schwachpulsierender Photostrom. Durch diese Vorrichtung werden die Gefässpulsationen in Strompulsationen umgewandelt. Die Methode wird an anderer Stelle ausführlich dargestellt; hier soll nur das zum Verständnis prinzipiell Wichtige erwähnt werden. Der photoelektrische Strom wird vom Photoelement abgenommen und auf schnellschwingende Spiegelgalvanometer geleitet. Die Schwankungen des Photostromes resp. die Galvanometerausschläge sind ein genaues Mass für die

Durchmesseränderungen der aktiv pulsierenden Venen. Vom Spiegel des letzten Galvanometers wird ein Lichtstrahl reflektiert und photographisch mit dem Kymographion registriert. Wir erhalten dadurch eine vollständig wirklichkeitsgetreue Wiedergabe des Rhythmus des Venenpulses.

Die Temperaturreize wurden lokal gesetzt mittels kleiner, planer, mit Wasser von verschiedener Temperatur kontinuierlich durchströmten Glaskammern, welche auf die gefässführenden Flughautbezirke aufgesetzt wurden. Das Wärm- resp. Kühlwasser strömte in einem geschlossenen Kreis. Die Temperatureinstellung erfolgte mit dem in der Technik gebräuchlichen Thermoregulator „Vertex“. Tiefere Temperaturen konnten leicht durch Eiskühlung der Vertexapparatur erzeugt werden.

Der Temperaturbereich der Venenherzen der Kleinfledermäuse beträgt 43° — 44° C., für die Flughunde 45° — 46° C. Bei den Makrochiropteren (es wurden Flughunde des Zoologischen Gartens Basel untersucht) hört der Venenpuls bei Temperaturerniedrigung bei 3° und 4° C. auf, bei den Mikrochiropteren erst bei 0° C. und bei -1° C. Hingegen erfolgt Pulsstillstand bei den letzteren bei 42° C., auch bei 43° und 44° C.; bei den Flughunden bei 45° , bei 46° und in einigen Fällen sogar bei 47° C.

Für beide Chiropteregruppen ermitteln wir im Hinblick auf den aktiven Venenpuls einen biokinetischen Temperaturbereich von 40° C.

Temperaturänderungen gegenüber, zeigen nun die Flughautvenen eine auffallend grosse Sensibilität. Die Auffassung früherer Autoren, dass die peristaltischen Venen einen bestimmten arttypischen Normalpuls haben, ist unrichtig. JONES gab für die Normalfrequenz 10 pro Minute an, LUCHSINGER 8 und HESS 16. Der Letztere gab die Zahl mit Vorbehalt.

Im Verlaufe der gegenwärtigen Untersuchungen ist es gelungen, den Venenpuls in der eingefalteten Flughaut bei verschiedenen Fledermausarten während der Tagesschlaf und besonders auch während der ausgesprochenen Winterschlafphase mikroskopisch zu untersuchen. Mit dem auf ein Stativ montierten Binokularmikroskop konnte bei der im Schlaf hängenden Fledermaus (bei Flughautenfaltung) auf gewisse, im durchfallenden Licht deutlich sichtbare Gefässe scharf eingestellt werden. Auch diese Methode wird eine ausführliche Darstellung erhalten. Bei den äusserst

komplizierten Winterschlafuntersuchungen, deren erstes Ergebnis jetzt vorliegt, leistete mir die Tierpflegerin der Zoologischen Anstalt Basel, Fräulein L. Vischer, wertvollste Hilfe.

Die Abbildung zeigt eine im Temperaturversuch ermittelte Kurve und eine an verschiedenen Winterschlafstätten von jeweils kon-

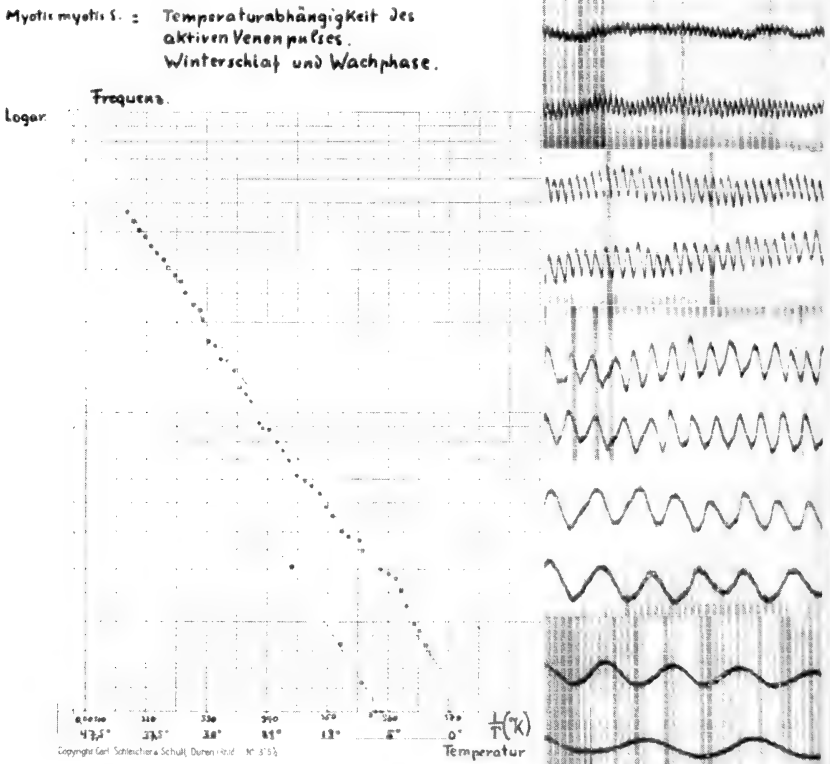


ABB. 1.

Rechts sind zehn Venenpulscurven der photoelektrischen Registrierung abgebildet. Die weissen Vertikalstreifen sind 2-Sekundenmarken. Die unterste Kurve zeigt die Frequenz bei 3° C, die oberste bei 40° C. Die beiden mittleren Kurven liegen bei 25° und bei 26° C.

stanten Temperaturen erhaltene Kurve bei *Myotis myotis* S. Das Ergebnis des Experimentes mit lokalen thermischen Reizen ist eine kontinuierliche Pulsfrequenzzunahme im Zusammenhang mit der Temperatursteigerung. Die „Normalfrequenzen“ erweisen sich

als Punkte von bestimmter Temperaturabhängigkeit. Zur Ermittlung des Temperaturkoeffizienten und der Gesetzmässigkeit, die zwischen Venenpuls und Temperatur besteht, wurde die Frequenz im logarithmischen Verhältnis zur absoluten Temperatur $1/T$ aufgetragen. Die linear verlaufende Kurve bringt zum Ausdruck, dass die Temperaturabhängigkeit der Venenpulsfrequenz der Arrheniusregel gehorcht.

Die Winterschlafkurve (links) lässt ebenfalls eine Gesetzmässigkeit erkennen. Auch in der Winterschlaflethargie nimmt mit zunehmender Umgebungstemperatur die Venenpulsfrequenz zu. Beide Kurven besitzen denselben Neigungswinkel. Sie sind also nur parallel gegeneinander verschoben. In beiden Fällen finden wir somit den gleichen Temperaturkoeffizienten. Daraus geht hervor, dass es sich beim Verhalten der Venenperistaltik (Pulsfrequenz) in der Winterschlaflethargie und in der Wachphase offenbar um denselben biochemischen Prozess handeln muss.

Neuerdings haben BARCROFT und IZQUIERDO, CROZIER und ferner CARTER (1933) am isolierten und intakten *Rana temporaria*-Herz gezeigt, dass das Verhalten des Pulses zur Temperatur beim Winterfroschherz ein anderes ist als beim Sommerfroschherz. Die Kurve für das Winterfroschherz stimmt mit unsern Venenpulskurven im Prinzip überein. Im Unterschied dazu ergab die Kurve für das Sommerfroschherz eine einfache, arithmetische Proportion zwischen Temperatur und Herzfrequenz. Die Deutung für dieses unterschiedliche Verhalten zwischen Winter- und Sommerfroschherz im isolierten Zustande, also ohne Beeinflussung durch die nervösen Regulationsmechanismen, konnte CARTER auf Thyroxinwirkung zurückführen. Im Sommer wird nämlich vom Blutstrom Thyroxinsubstanz zum Cardiafgewebe transportiert und dort absorbiert. Bei längerem Aufenthalt des isolierten Sommerfroschherzes in Ringerlösung wird das Thyroxin an die Flüssigkeit abgegeben. Infolgedessen zeigt dann auch das Sommerfroschherz dieselbe temperaturabhängige Frequenz wie das Winterfroschherz. Der Vergleich der Chiropterenvenen mit den Froschherzversuchen zeigt auf vergleichend-physiologischer Basis, dass die Gebilde der Flughautvenen nicht nur der nervösen Regulation, sondern auch einer humoralen Steuerung weitgehend entrückt sein dürften.

LITERATUR

1851. JONES, Th. Wh. Philosophical transactions of the Royal Society of London, Part 1.
1881. LUCHSINGER, B. Pflügers Archiv, Bd. 26.
1918. HESS, W. R. Pflügers Archiv für Physiologie, Bd. 173, 1919.
1934. BARCROFT, J. Cambridge comparative Physiology.
-

J. CARL UND K. ESCHER

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGEN IN SÜDINDIEN (Winter 1926-27)

Diplopoden aus Südindien und Ceylon

2. Teil: *Nematophora* und *Juliformia*

von

Dr. J. CARL

(Muséum, Genève).

Mit 227 Textfiguren und 1 Karte.

I. EINLEITUNG

Ein ständig wachsendes Arbeitsfeld als Museumsbeamter und andere Umstände haben das Studium der von mir in den Jahren 1926/27 in Südindien gemachten Sammlungen und die Veröffentlichung meiner Reisergebnisse in sehr bedauerlicher Weise verzögert. Um die allgemeinen Gesichtspunkte nicht aus dem Auge zu verlieren und die vorliegende Studie an ihre Vorläuferinnen anzuknüpfen, möchte ich kurz die Grundidee meiner südindischen Reise in Erinnerung rufen. Sie bezweckte eine Vertiefung und empirische Erweiterung unserer Kenntnis der südindischen Fauna mit Bezug auf ihre Abhängigkeit vom Alter und von der Gliederung des Landes. In einer ersten, allgemein geographisch orientierten Arbeit¹ wurde dieses Ziel noch näher bestimmt und in einem Kapitel über die Entstehung des südindischen Reliefs die geophysische Grundlage für die Beantwortung der biogeographischen Probleme gegeben. Mitteilungen über das Klima und die Vegetation sollten

¹ CARL, J., *Dans les massifs montagneux de l'Inde méridionale*. Mém. du Globe, org. de la Soc. de Géogr. de Genève, T. LXIX, 1930 (3 cartes et 32 pls).

dieselbe ebenfalls erleichtern. Ein Abschnitt rein zoogeographischen Inhalts endlich antwortete in grossen Zügen auf die oben gestellten programmatischen Fragen, soweit der damalige Stand der Bearbeitung unserer Materialien es gestattete.

Hier soll nun der Faden wieder aufgenommen werden. Diese Studie schliesst sich an meine Arbeit über die südindischen Polydesmiden¹ an und hat, wie letztere, zunächst den Zweck, die zahlreichen von uns entdeckten neuen Formen zu beschreiben und damit Bausteine für die Systematik und die spekulative Tiergeographie zu liefern. Für die höhere Systematik ist allerdings von der geographisch beschränkten Faunistik keine grosse Förderung zu erwarten; was diese an Sippen, etwa Genera oder Familien einführt oder vorschlägt, ist meistens revisionsbedürftig. Um so mehr darf von der Faunistik das richtige Erkennen und die sorgfältige Charakteristik der untersten Elemente des Systems: Arten², Unterarten, Rassen und Varietäten, nach morphologischen, ökologischen und chorologischen Gesichtspunkten erwartet werden. Welch gewaltigen Vorteil hat in dieser Hinsicht der Forscher, der selber sammelt, der das Wohngebiet der Arten mit Bezug auf allgemein oder für eine Gruppe besonders wichtige Lebensbedingungen kennen lernte und seine Erfahrungen auf die speziellen biogeographischen Probleme des Sammelgebietes anwendet! Dank diesen günstigen Umständen war es mir möglich, die Verteilung der südindischen Diplopoden aller Gruppen nach Biotopen synthetisch zu erfassen und die Charakteristik der Wohngebiete unter dem Titel „Ökologie“ der oben zitierten Polydesmiden-Arbeit (1932, S. 413—420, Fig. 1, 2) beizufügen. Andererseits ist die Bedeutung der in dieser Schrift behandelten Gruppen für paläogeographische Probleme und besonders für die Wirkung der geographischen Isolierung auf die Faundifferenzierung zum Teil schon in meiner geographischen Skizze (loc. cit. 1930, S. 141—144) gewürdigt worden. Weitere Beispiele auffälliger Lokalisierung oder sichtlichen Vikariierens der Formen nach Massiven lassen sich direkt aus den Verbreitungsdaten der Arten

¹ CARL, J., *Diplopoden aus Südindien und Ceylon*. I. Teil: *Polydesmoidea*. Revue Suisse de Zool., T. 39, 1932.

² Die von mir 1909 unter dem alten Gattungsnamen *Odontopyge* beschriebenen zahlreichen Arten konnten nachträglich mühelos in die bei der Aufteilung der Gattung durch ATTEMS geschaffenen neuen Sippen eingereiht werden.

herauslesen. Dagegen musste ich auf einen eigenartigen Evolutions- und Verbreitungsmodus ausführlicher eintreten (vgl. S. 692-711), der die Wirkung der Separation im Kleinen illustriert. Es wird dort versucht, die scheinbar regellose Formenbildung bei den zwergwüchsigen *Thyropygus* des Palnismassivs auf Entwicklung und Fixierung von Rassen in einst getrennten, nunmehr aber verwischten, in- und übereinander greifenden, kaum mehr anders als deduktiv erkennbaren Rassenarealen zurückzuführen. Wohl zum ersten Mal in der Diplopodenkunde wird hier das geographische Prinzip der „Rassenkreise“ in seiner neueren Fassung herangezogen, obwohl tatsächliche Beispiele dafür in der europäischen Diplopodenverbreitung offenbar mehrfach zu finden wären. Dahin dürfte z. B. der Rassenkomplex des *Leptoiulus simplex* Verh.¹ gehören. Doch scheint sich der Begriff der Rasse bei VERHOEFF nicht strikt mit demjenigen der geographischen Rasse bei RENTSCH zu decken.

Seit meiner Studie über die Polydesmiden Südindiens hat C. ATTEMS² in einer verdienstvollen, grösseren Arbeit Diplopoden aus beiden Indien, Ceylon und China, darunter auch einige Arten aus unserem südindischen Forschungsgebiet behandelt, ohne irgendwelche unerwartete, neue Züge in's Faunenbild zu bringen. Das gleiche gilt von mehreren kleineren Beiträgen aus der Feder K. W. VERHOEFFS³ betreffend vorderindische und ceylonische Diplopoden, sowie von meiner kleinen Studie über die Polydesmiden der dritten Everest-Expedition⁴, in denen die geographisch-genetischen und ökologischen Gesichtspunkte gegenüber den systematischen ganz zurücktreten.

Dank dem Entgegenkommen des British Museums kann ich im folgenden zu meinen eigenen Sammlungen einige interessante Funde früherer Reisender hinzufügen, die umso wertvoller sind, als sie teils aus der Ebene, teils aus den von mir nicht besuchten Shevaroy-Hills, bei Salem (Provinz Madras), stammen.

¹ VERHOEFF, K. W., Bronns Kl. u. Ordn. des Tierr., Bd. V, Abt. II: *Diplopoda*, 2. Teil, p. 1820, 1931.

² ATTEMS, C., *Diplopoda of India*. Mem. of the Indian Museum, Vol. XI, No. 4, 1936.

³ VERHOEFF, K. W., Zool. Anz., Bd. 113, S. 47-62, 1936. — Id., Bd. 120, S. 81-84. — Id., Bd. 120, S. 306-319, 1937.

Id., Records of the Indian Museum, Vol. XXXVIII, Pt. II, p. 103-123; Pt. IV, p. 503-512.

⁴ CARL, J., Revue Suisse de Zool., T. 42, S. 325-340, 1935.

Das unmittelbare allgemeine Interesse einer faunistischen Studie hängt nicht allein von ihren eigenen Fundamenten und Ergebnissen, sondern ebenso sehr vom Stand der Faunenkenntnis derjenigen Gebiete ab, die für den Vergleich in Frage kommen. In unserem Fall waren es die bis vor kurzem sehr grossen Lücken und Unsicherheiten im Bild der hinterindischen Diplo-podenfauna, die der spekulativen Verwertung meiner vorderindischen Sammelergebnisse sehr hinderlich entgegenstanden. Insbesondere für die Frage der Wiederkehr vorderindischer Elemente in klimatisch annähernd entsprechenden Gebieten Hinterindiens fehlte bis vor kurzem jegliche ernste Grundlage. Den Anfang einer solchen brachte erst kürzlich ATTEMS' neuere Arbeit über Myriopoden aus französisch Indochina¹. Aus ihr erhellt z. B., dass die bisher als südvorderindische Endemiten geltenden Gattungen *Steganostigmus* Carl (*Polydesmoidea*) und *Aulacobolus* Poc. (*Spiroboloidea*) disjunkt in Hinterindien wieder auftreten. Weitere Beispiele für die SARASIN'sche Verbreitungslücke und eine allgemein stärkere Betonung der südvorder- und hinterindischen Faunenverwandtschaft sind freilich erst von einer intensiveren Durchforschung der höheren Gebirgswälder Hinterindiens zu erwarten.

Dem III. Teil dieser Studien vorgreifend, möchte ich an einem Beispiel zeigen, wie Forschung auf dem Terrain, vertiefte Ausarbeitung des Materials und richtige faunistische Fragestellung mitarbeiten, um Ordnung in die rohe Tatsachenfülle hineinzubringen. Es handelt sich um die Colobognathen-Gattung *Siphonorhinus* Poc., die aus Java und Sumatra bekannt war und deren Genotypus ich später so wieder beschrieb², dass die Gattung als durchaus kenntlich gelten konnte. Sie blieb aber dennoch verkannt und vergessen, so dass ATTEMS (loc. cit. 1938, S. 299) eine hiehergehörige Art aus Südannam (1000—2400 m ü. M.) als Vertreter einer neuen Gattung, *Teratognathus* Att., beschrieb. Dank den vorzüglichen Beschreibungen und Abbildungen in ATTEMS' Studie konnte ich sofort die Art aus Südannam als unzweifelhaft zu *Siphonorhinus* gehörig erkennen und dieser Gattung zudem wenigstens noch zwei Arten meiner Ausbeute in den Massiven

¹ Mem. du Muséum nat. d'Hist. nat. (n. s.), T. VI, 1938.

² CARL, J., *Sur quelques Colobognathes du Muséum de Genève*. Revue Suisse de Zool., Vol. 20, 1912.

Südindiens zuweisen, die in einer nächsten Schrift beschrieben werden sollen. Ferner gehören zu *Siphonorhinus* fast sicher auch zwei von ATTEMS, 1936, nach ♀ als *Siphonophora* beschriebene Arten: *S. coniceps* Att. (Osthimalaya 5000', Darjeeling District) und *S. cingulata* Att. (Darjeeling District, 5000', und Südannam: Dalat, 5000', gleicher Fundort wie für *T. robustus* Att., den Genotypus der oben genannten, als Synonym erkannten und daher überflüssig gewordenen Gattung *Teratognathus*!). Infolge dieser Bereinigung, Zusammenziehung und Neuentdeckungen erstreckt sich nun das bekannte Areal von *Siphonorhinus* über Südindien, den Südfuss des östlichen Himalaya, Hinterindien, Java und Sumatra. Die Gattung gewinnt mit einem Schlag ein viel höheres zoogeographisches Interesse. Sie ist mit Rücksicht auf die indische Verbreitungslücke jener Gruppe älterer Reptilien-Gattungen gleichzustellen, deren maximales Areal sich in Fritz SARASINS klassischer Studie¹ auf Tafel 3, Karte V dargestellt findet.

Ausser für zoogeographische Probleme erwies sich meine Ausbeute durch ihre Reichhaltigkeit — die meisten Arten sind durch ♂ vertreten — auch für die Besprechung prinzipiell wichtiger Fragen der Diplopodenkunde als äusserst geeignet und reizvoll. Da die entsprechenden Ergebnisse im systematischen Teil zerstreut sind und leicht übersehen würden, so sei hier kurz auf einige derselben hingewiesen. Wer sich für die vergleichende Morphologie interessiert, möge die allgemeinen Ausführungen über die Gattungen *Diopsiulus* (S. 580-586), *Aulacobolus* (S. 612-615), *Glyphiulus* (S. 633), sowie über die Familie der Harpagophoriden (S. 642-645) beachten. Auf verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung wird anlässlich des Vergleichs zweier indischer Zwergarten von *Ktenostreptus* (S. 648/49) hingewiesen, während über ontogenetische Eigentümlichkeiten bei *Glyphiulus*, die an Colobognathen erinnern, auf Seite 636 unter dem Titel „Biologisches“ berichtet wird. Die auffallend atypische Ausbildung des 2. Beinpaars beim ♂ von *Diopsiulus insolitus* n. sp. (S. 599-602) veranlasst mich, die äusserst interessanten Probleme der Pseudomorphose und des Metamorphose-Einschlags bei der Entwicklung dieser originellen Gruppe

¹ SARASIN, FR. *Über die Geschichte der Tierwelt von Ceylon*. Zool. Jahrb., Suppl. 12, Heft 1, 1910.

wieder aufzurollen. Bestimmten, bis heute übersehenen Tegumentanhängen der vorderen Beine des ♂ mancher *Diopsiulus*-Arten, den *Dendrochaeten* (S. 584 und Fig. 13, g) dürfte nach ihrem Bau und ihrem Sitz die Rolle eines Reizorgans durch Duft während der Begattung zukommen. Bei einem *Aulacobolus* (S. 622) wurde das Ausspritzen des Wehrsafte beobachtet und die Wirkung desselben auf das menschliche Auge vom Sammler selbst empfunden. Endlich konnte im Anschluss an VERHOEFF'sche Beobachtungen und Ideen der Mechanik der Gonopoden und den entsprechenden morphologischen Anpassungen zum ersten Mal auch bei den Harpagophoriden (S. 644, 673, 681/82) vermehrte Aufmerksamkeit geschenkt werden.

II. SYSTEMATISCHER TEIL

Ordnung **NEMATOPHORA**Unterordnung **CHORDEUMOIDEA** s. lat. (= *Ascospermophora*)

Chordeumoiden sind in den Tropen eine grosse Seltenheit. Die einzige bis heute aus Vorderindien aufgeführte Vertreterin dieser Unterordnung, *Hendersonula collina* Poc.¹, stammte eben aus unserem Sammelgebiet in den oberen Palnis. Sorgfältiges Suchen in den dichten Bergwäldern (Sholas) dieses Gebirgsmassivs führten mich zur Entdeckung beider Geschlechter einer sehr kleinen, seltenen Chordeumoide, die offenbar eine gewisse äussere Ähnlichkeit mit der Pocock'schen Art besitzt. Wie weit dieselbe geht, ist bei den ganz ungenügenden, nur auf das ♀ gegründeten Art- und Gattungsbeschreibungen Pococks unmöglich festzustellen. Einer willkürlichen Anwendung seiner Namen auf meinen Fund ziehe ich vor, denselben neuen, vorläufig naturgemäss enggefassten Sippen zuzuweisen. Eine sichere Einordnung derselben in's System ist heute noch nicht möglich.

Familie **Pygmaeosomidae** nov.

Mit den Merkmalen der Gattung.

Genus **PYGMÆOSOMA** n. gen.

30 Rumpfsegmente. Metazoniten mit schrägen Seitenbuckeln, die drei starke, auf je einem Höcker sitzende Macrochaeten tragen.

Antennen mässig schlank, ohne Sexualauszeichnungen. Ocellen in grösserer Anzahl vorhanden. Backen wenig aufgeblasen, beim ♂ wenig stärker als beim ♀. Gnathochilarium (Fig. 1) ohne Promentum; das Mentum distal gerade abgeschnitten. Postmentum

¹ Pocock, R. I., Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. XII, p. 520-522, fig. 2-2b, 1903.

und Gula dünnhäutig; nur ein linsenförmiger Nodulus ist chitiniert.

Laufbeine 2—7 des ♂ ohne Hüftfortsätze; nur jene des 2. Paares (Fig. 7) unbedeutend umgebildet¹. Tarsalpapillen fehlen. Neben-gonopoden fehlen. Nur das 8. Laufbeinpaar des ♂ mit Hüftsäcken (Fig. 8).

Gonopoden ohne Pseudoflagella. Vordere mit grossem, schildförmigem Syncoxit, reduzierten Coxitfortsätzen und plattenförmigen, basal aussen mit dem Stützapparat verwachsenen Telo-poditen (Cheiriten). Hintere Gonopoden dreigliedrig; ihr Sternit median durch eine tiefe Bucht geteilt. Tracheentaschen beider Gonopodenpaare gestreckt, stab- oder säbelförmig; jene der vorderen einfach, jene der hinteren mit kurzem Innenarm.

Pygmaeosoma palnense n. sp.

(Fig. 1—12.)

Upper Palnis: Kleine Shola bei Pambarai, unter faulem Holz, ausgefärbte ♀♀, 1900 m, 29.III. — Kukkal-Shola, id., 1.IV. — Bombay-Shola bei Kodaikanal, 2200 m, 21.III, ♂. — Mariyan-Shola, 2300 m, 11.—14.IV, ♀♀. — Shola bei Vandaravu F. R., 2300 m, 6.—10.IV, ♂♂ ad., ♀♀ juv.

Länge: ♂ 5,5 mm, ♀ 7,5 mm. Breite etwa 1/10 der Länge.

Farbe weiss oder mit grauer Netzzeichnung. Bei den dunkelsten Stücken trägt der freie Prozonitteil einen unregelmässigen, grauen Gürtel; ein rhombischer Fleck auf dem Metazonitrücken, einer auf den Seitenbuckeln, die mittleren Antennenglieder und die distalen Beinglieder ebenfalls grau marmoriert. Kopf, Analsegment und die mediane Rückenlinie stets weiss.

Ocellen schwarz; ca. 15 in drei Schrägreihen von 2—3, 5—6 und 5—6. Antennen mässig lang und endwärts nur schwach keulig, das 3. Glied bedeutend länger als das 5. (Fig. 2).

Die 3 + 3 Macrochaeten des Halsschildes ziemlich weit vom Vorderrand, in flacher Bogenlinie; die zwei inneren von einander deutlich weiter entfernt als von der mittleren jeder Seite. Vom

¹ Über den Bau des 1. Beinpaars des ♂ konnte ich mir zunächst nicht klar werden. Nachträglich entdeckte ich im gleichen Präparat wie die Mundwerkzeuge das in Fig. 6 dargestellte, winzige, nackte und weisse, undeutlich gegliederte Beinpärchen, an welchem die polygonal-zellige Skulptur des Sternums auffällt. Es mag dies das atrophierte 1. Beinpaar des ♂ sein.

2. Segment an bildet sich immer deutlicher ein schräg aufsteigender, aussen rundlich begrenzter Sockel (Seitenbuckel) aus, der auf je einem Höcker die 3 starken Macrochaeten trägt; diese sind in sehr offenem Winkel zu einander gestellt; die mittlere ist etwas kürzer als die beiden anderen und ihr Höcker mehr demjenigen der äusseren genähert, als hätten beide einen gemeinsamen Sockel (Fig. 3, 4, 5). Von oben gesehen erscheint der Sockel aussen flachbogig, mit schwachem Hintereck, hinten konkav; von der Seite erscheint das Hintereck als spitzes Zähnen hinter der Basis der äussern Borste (Fig. 3). Gegen das Körperende hin werden die Höcker schwächer; die Macrochaeten richten sich auf eine Linie, aber die beiden inneren jeder Seite bleiben doch weiter auseinander als von der mittleren ihrer Gruppe. Rücken mässig gewölbt, etwas stärker beim ♂ als beim ♀. Metazonite seitlich bis kurz unterhalb der Seitenbuckel mässig dicht längsgestreift. Die zellige Skulptur der Tergite ist besonders stark auf den Seiten der freien Prozoniteile. Die dorsale Mittellinie bildet einen feinen Kiel.

Am 2. Beinpaar des ♂ (Fig. 7) haben die drei distalen Beinglieder eine leichte Torsion erfahren; Postfemur und Tibia sind stärker komprimiert als an den folgenden Beinen, flachzylindrisch, der Tarsus dagegen schwächer und am Grunde leicht gebogen. Am 8. Laufbeinpaar des ♂, bei normaler Form aller Beinglieder, kleine ausstülpbare Coxalsäcke (Fig. 8, Cs).

Die vorderen Gonopoden (Fig. 9, 10) zeigen vorne den grossen, schildförmigen Syncoxit (SC), an dem sich ein trapezförmiger Grundteil und ein breiterer, dreilappiger Apikalteil unterscheiden lassen; an der Grenze beider ist der Schild leicht muldenförmig

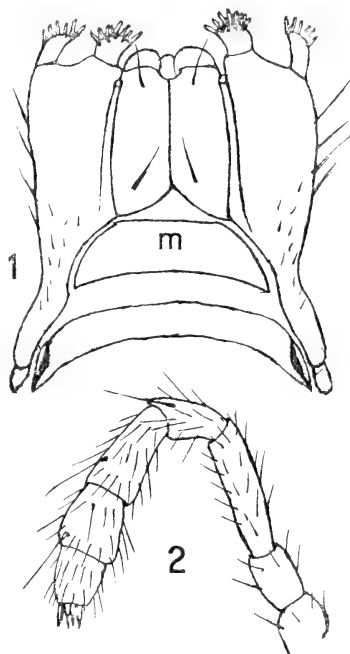


FIG. 1 und 2.

Pygmaeosoma palnense n. sp. ♂.

Fig. 1: Gnathochilarium.

Fig. 2: Antenne.

eingesenkt, davor fein querrissig, dahinter jederseits auf leicht aufgetriebenem Felde mit feinen Ringeln geziert. Auf der aboralen Seite trägt der gestutzte apikale Mittellappen einen kurzen Mittelkiel, der sich zu einem Blättchen erhebt, dann in zwei basalwärts divergierende und eine seichte Nische zwischen sich fassende

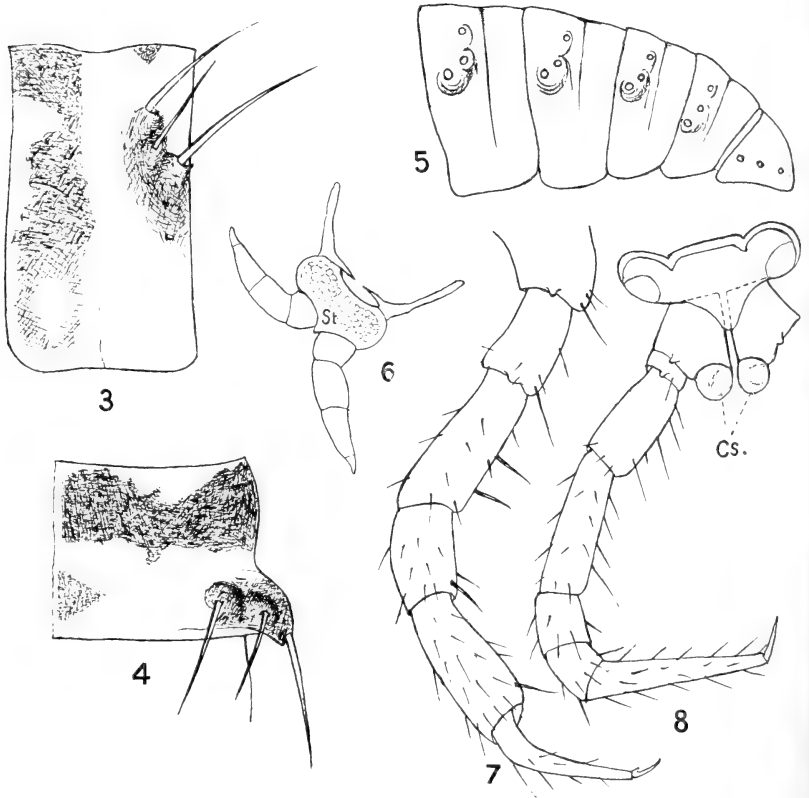


FIG. 3—8.

Pygmaeosoma palnense n. sp. ♂.

Fig. 3: Achtes Segment, von der Seite. — Fig. 4: Dasselbe, rechte Hälfte, dorsal. — Fig. 5: Die fünf vordersten Segmente, die Lage der Höcker und Borsten zeigend. — Fig. 6: ? Erstes Laufbeinpaar des ♂. — Fig. 7: Zweites Laufbein des ♂. — Fig. 8: Achtes Laufbein des ♂.

Leisten teilt. In die Nische ragen, vom mittleren Teil der Schildbasis aufsteigend, zwei parallele, häutige Lappen (c) herauf; diese lassen auf ihrer oralen, dem Schild zugekehrten Fläche je eine Tasche erkennen, die ihnen bei durchfallendem Licht ein pantoffel-

artiges Aussehen verleiht; ich betrachte sie als umgewandelte Coxalsäcke. An ihrer Basis endet eine Chitinspange (sp), die in flachem Bogen von der Basalecke des Organs herzieht, wo sie mit

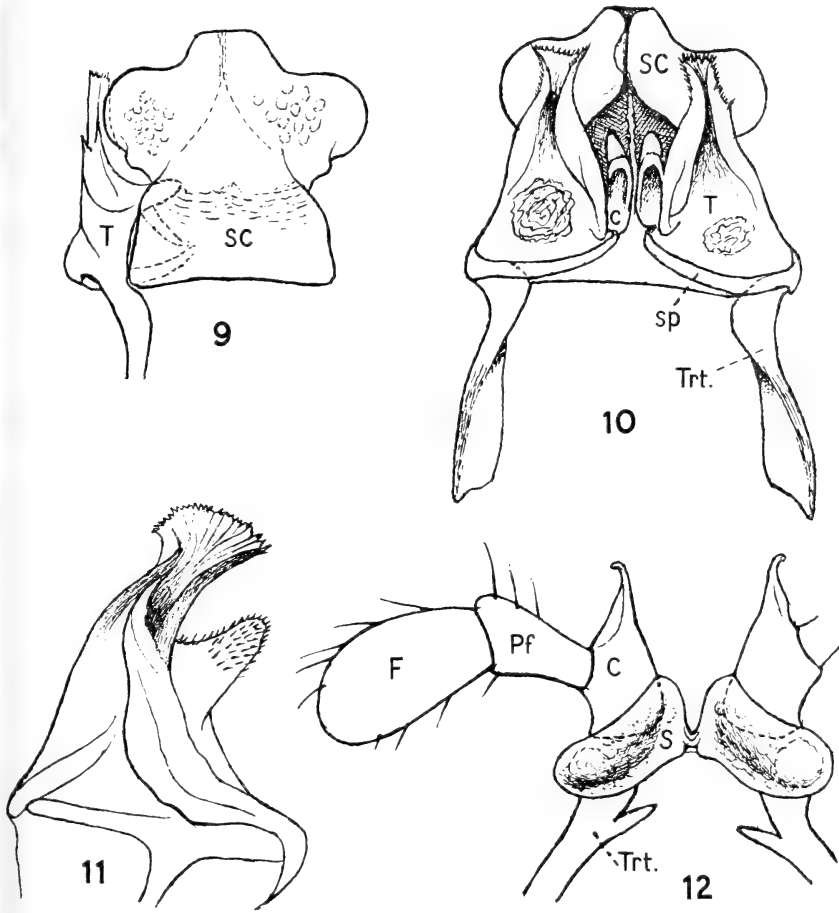


FIG. 9—12.

Pygmaeosoma palnense n. sp. ♂.

Fig. 9: Vorderer Gonopode mit Syncoxit (SC). — Fig. 10: Vorderes Gonopodenpaar, von hinten. — Fig. 11: Telopodit eines vorderen Gonopoden, mediale Ansicht. — Fig. 12: Hinterer Gonopode, von vorne.

der Tracheentasche und dem Telopodit starr verwachsen ist. Die Telopodite (T) sind von breiter Basis auf verschmälerte Platten, deren lateraler und medialer Rand nach hinten umgeschlagen

sind, so dass eine Art umgekehrter, basalwärts weit offener Doppeltrichter entsteht, dessen distale Mündung mit feinen Spitzen besetzt ist; im Grundteil findet man oft eine erstarre Masse (? Spermaklumpen). Am losgelösten Telopodit (Fig. 11) findet man noch einen starken, medialwärts gerichteten, mit Spitzchen besetzten Kegel. Die Telopodite scheinen eine gewisse Beweglichkeit um einen an der Basis ihres verstärkten Innenrandes gelegenen Drehpunkt zu haben, dem gegenüber auch die Coxitspange (*sp*) an der Basis der Coxitsäcke endet. Tracheentaschen breit, säbelförmig, ohne Innenarm.

An den einfachen, klar gegliederten hinteren Gonopoden (Fig. 12) ist bemerkenswert, dass das Sternit durch eine tiefe Einschnürung in zwei muschelförmige, nur schmal zusammenhängende Hälften (S) getrennt ist, auf deren Hinterfläche die Hüften eingelenkt sind. Hüftfortsatz schlank, mit hakiger Spitze. Präfemur (Pf) endwärts leicht keulig verdickt; Femur (F) eiförmig, mässig dick. Tracheentaschen (Trt) stabförmig, mit kurzem, spitzem Innenast.

Pygmaeosoma spec.

Nilgiris: Montaner Regenwald unterhalb Coonoor, 1600 m, XII, im Moder des Waldbodens, Pulli und nicht ganz reife ♀♀.

Diese Tiere mögen einer mit *palnense* nächstverwandten Art angehören. In den äusseren Formen stimmen sie zwar mit jener überein; doch haben sie fast pigmentlose Ocellen und zwar in etwas geringerer Zahl, meist 10, höchstens 12.

Unterordnung **STEMMIULOIDEA**

Familie **Stemmiulidae.**

Die bis dahin aus Kolumbien, Mexiko, den Antillen, West- und Ostafrika, Neuguinea und Ceylon bekannten Stemmiuliden wurden von mir zum ersten Mal auch in Südindien nachgewiesen, wo sie ein wichtiges Element der montanen Diplopodenfauna bilden.

Genus **DIOPSIULUS** Silvestri.

Auf die ausgesprochen harmonische Verteilung der südindischen Arten dieser Gattung nach Gebirgsstöcken und Höhenstufen habe

ich schon in einer früheren Schrift¹ aufmerksam gemacht. Ebenso haben einige auf diese Ausbeute gestützte Feststellungen von entwicklungsgeschichtlichem und morphologischem Interesse schon andern Ortes Behandlung erfahren². Für das Jungmännchen ist noch nachzutragen, dass bei ihm die Pisananlage (Fig. 15) die Form eines zwischen den Hüften (C) und dem Innenarm der Tracheentaschen (S) des 2. Beinpaars liegenden, flachen Kissens (K) hat; die seine Mitte einnehmende, deutlich eingesenkte, rundliche Beule ist durch häutige Furchen in drei Felder geteilt, wodurch sie auffallend an das Schema einer Diplopodenvulve erinnert. Der unpaare Charakter des Stemmiuliden-Penis erscheint somit schon in dieser frühen Anlage, und auch seine spätere Zusammensetzung aus Grundplatte, Scheide und Röhre sind bereits angedeutet.

Die Stemmiuliden sind nach einem sehr typischen, stark ausgeprägten Grundplan gebaut. In gewissen Richtungen ist dieser so weit fixiert, dass die Gattungs- und Artsystematik nur Stützpunkte von ganz relativem oder sekundärem Wert vorfindet. Das gilt von der ausserordentlich einförmigen Skulptur des Chitinskelettes und der Färbung, wie auch von der um einen sehr häufigen Mittelwert schwankenden Segmentzahl. Infolgedessen konzentriert sich hier das taxonomische Interesse, noch mehr als in andern Diplopodengruppen, auf die Morphologie der Generationsorgane beider Geschlechter. Diese bieten aber bei einheitlichem Grundplan eine ausserordentlich vielseitige spezifische Ausgestaltung ihrer einzelnen Teile dar. Beim ♂ gilt dies von den Gonopoden selbst, vom metamorphosierten 2. Beinpaar und in etwas geringerem Grade auch von der Gestalt und Behaarung des 1. und 3. Beines. So baut sich das Artbild aus einem ganzen Komplex leicht fassbarer und scheinbar sehr beständiger Merkmale auf. Im Prinzip und dank der Ausbildung der Receptacula sind auch die ♀ spezifisch schärfer abgegrenzt als wir es gewohnt sind, aber eben auch vorzüglich als Geschlecht gekennzeichnet. Um so schwieriger wird es, bei der Seltenheit geschlechtsreifer und besonders kopulierender Exemplare, die Zusammengehörigkeit der Geschlechter mit einiger Sicherheit zu erkennen oder junge ♀ einzuordnen.

¹ J. CARL, *Dans les massifs montagneux de l'Inde méridionale*. « Le Globe », Mémoires, T. LXIX, pp. 141, 142, 144; Genève 1930.

² *Diplopoden-Studien*. IV. *Neues über Stemmiuloidea*. Zoolog. Anz., Bd. 117, Heft 9/10, pp. 241-249; 1937.

Selbst da, wo im gleichen Biotop und auf geringem Raum nur ein männlicher und ein weiblicher Arttypus entdeckt wurden, bleibt ihre spezifische Zusammengehörigkeit hypothetisch, indem weitere Arten unter den immer sehr viel zahlreicher vorhandenen Jugendstadien vertreten sein können. Mehr lässt sich bei unserer gänzlichen Unkenntnis des jahreszeitlichen Auftretens, der Reifeperioden und der Lebensdauer dieser tropischen Diplopoden nicht aussagen. Die von mir nachgewiesene überzählige Häutung begatteter ♀ lässt damit parallelgehende Periodomorphosen, eventuell Schaltstadien beim ♂ vermuten, wodurch neue Unsicherheit entstände.

Ökologisch sind die Stemmiuliden in Indien für kein bestimmtes Biotop charakteristisch. Als Bodentiere der montanen Stufe finden sie in den für diese Stufe charakteristischen Schattenkulturen (Kaffee, *Cardamum*) wohl die besten Lebensbedingungen. Doch meiden sie auch nicht Standorte, die temporär wenigstens grosser Trockenheit ausgesetzt sind und dem laubwerfenden Sommerwald angehören (Attakatti, in den Anaimalais). Nicht selten sieht man sie nach Regen auf Wegen oder Mauern erscheinen, wo man sie nicht erwarten würde. In der Regenzeit sind sie wahrscheinlich gleichmässiger verbreitet; doch habe ich sie nie im eigentlichen Regenwald und nur einmal im hohen Bergwald (Shola) angetroffen.

Bei der soeben betonten grossen Übereinstimmung aller Stemmiuliden in den äussern Körperformen, der Grösse, Skulptur, Farbe, usw. empfiehlt sich eine um so eingehendere Behandlung und reichere Illustrierung der diagnostisch so wichtigen Generationsorgane, besonders jener des Männchens. Von den sekundären Geschlechtsmerkmalen der Männchen ist die Gestalt und Behaarung des 2. Beinpaares das auffallendste (Fig. 21, 22). Wir zählen an diesem metamorphosierten Hakenbein 4 Glieder, da kein Grund vorliegt, nach SILVESTRI'S Vorgang im Endglied das Verschmelzungsprodukt dreier Glieder zu erblicken und ebensogut Schwund des 5. und 6. Gliedes angenommen werden kann. Dagegen sind das 1. und 2. Glied starr miteinander verwachsen und ihre Grenzen nur durch eine mehr oder weniger deutliche Naht angezeigt; sie bilden für die beiden folgenden Glieder einen Sockel und mögen diesen bequemen und nicht misszuverstehenden Namen führen. Die beiden Sockel können ihrerseits in der Mediane auf kürzere oder längere Strecke verwachsen; doch hat jeder Sockel

seinen freien medialen Apikalrand, der, wie übrigens auch der laterale Endrand, mehr oder weniger spitz ausgezogen sein kann und häufig einen Pinsel der seltsamen Kräuselhaare (Fig. 13, *h*) trägt. Das 3. Glied ist als Gelenkglied mechanisch sehr wichtig, aber wenig differenziert, fast oder ganz nackt; das 4. Glied dagegen liefert wiederum relative Artmerkmale. Das 1. und 3. Beinpaar des ♂ bieten wenig Abwechslung in der Form und Gliederung, dafür spezifische Unterschiede in der Behaarung. Die letztere verdient grössere Beachtung und genauere Darstellung als sie bisher in zu gedrängten Beschreibungen und zu kleinen Abbildungen gefunden hat. Figur 13 stellt einen ersten Systematisierungsversuch der bei den Stemmiuliden so mannigfach ausge-

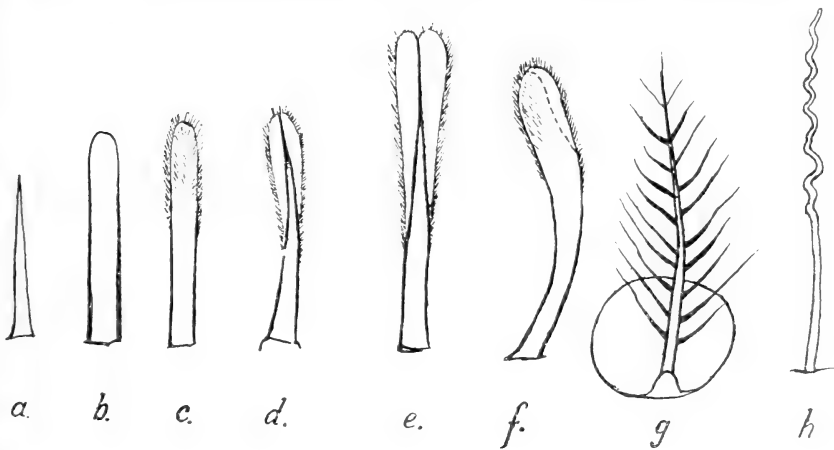


FIG. 13.

Gattung *Diopsiulus* Silv.*a—h*: Die wichtigsten Borstentypen der Beine.

bildeten Tegumentanhänge dar, die meistens in steiferer Form, als Borsten, seltener als Haare in Erscheinung treten. Neben dem häufigsten und verbreitetsten Typus der Spitzborsten (*a*) trägt das 3. Bein beim ♂, seltener auch beim ♀, auf der Unterseite des Tarsus einen geschlossenen Kamm flacher, am Ende gerundeter Stabborsten (*b*), dazu auf der Seitenfläche manchmal vereinzelt dieselbe Borstenform, aber mit bewimperter Endhälfte, bewimperte Stabborste (*c*). Sind die Borsten endwärts flach, mit bewimpertem Flügelsaum und Achsenfaden, so ergeben sich die Typen *d*, am Ende gerundet, und *e*, am Ende

gestutzt oder eingekerbt. Wir nennen sie *Wimpersaumborsten*. Sie treten hauptsächlich an den Beinen des 1. und 3. Paares des ♂ (Fig. 36, 37) in einem längeren oder kürzeren Format, seltener und in reduzierter Form auch am Gnathochilarium des ♂ (Fig. 41) auf. Damit verwandt ist der Typus der *Löffelborsten* (*f*) ohne Achsenfaden, am Ende verbreitert und bewimpert, häufig im distalen Teil des Tarsus des 3. Beinpaars ♂ und zum Teil dessen Klaue überragend. Die Borstentypen *a* bis *f* sind manchmal durch Übergänge verbunden. Hingegen stehen die beiden folgenden Typen isoliert da und scheinen selbst unter den Stemmiuliden nur einem Teil der *Diopsiulus*-Arten eigen: Die *Fiederborsten* oder *Dendrochaeten* (*g*), mit ihrer an ein Spalierbäumchen erinnernden Fiederung, stehen dicht auf der Oralfläche mehrerer Glieder des 1., 2. und 3. Beinpaars der ♂ gewisser Arten (Fig. 36, 37, 42). In manchen Fällen sind sie von eigentümlichen, regelmässig kreisförmigen oder querelliptischen „Fenstern“ im Tegument begleitet: von der basalen Peripherie jedes Fensters entspringt eine Fiederborste (Fig. 13 *g*, 45). Dem Aussehen nach erinnern diese Tegumentfiguren an das eigentümliche „Hüftfenster“,¹ das ich bei allen Stemmiuloiden *beider* Geschlechter auf der Hinterfläche der Hüfte *aller* Beinpaare, mit Ausnahme der zwei ersten nachwies und als Überreste verschwundener Coxalsäcke deutete². Doch handelt es sich in beiden Fällen offenbar um biologisch ganz verschieden zu bewertende Erscheinungen. Das „Hüftfenster“ steht nie mit einer Borste in Beziehung, während ich nie auf dem Telopodit „Fenster“ sah, die nicht mit einer Fiederborste verbunden waren. Umgekehrt aber gibt es Fiederborsten vom normalen Typus, die auf einem ganzen von ihnen besetzten Bein oder Beinglied keine Fensterbildung an ihrer Basis aufweisen (Fig. 17, 36). Bemerkenswert ist auch, dass zwischen der Ausbildung der Fiederborsten und der „Fenster“ kein konstantes Grössenverhältnis besteht. Dieser unbeständige, fakultative Charakter der Vergesellschaftung von „Fenster“ und Borste legt die Frage nahe, ob die „Fenster“ nicht temporäre Erscheinungen sind und mit periodisch tätigen Drüsenzellen in der Hypodermis ge-

¹ Die von VERHOEFF dafür angewandte Bezeichnung „Hüftporus“ sollte vermieden werden.

² J. CARL, *Diptopodenstudien*, III. Zool. Anz., Bd. XLIII, No. 10, p. 442, Fig. 5; 1914.

wisser Beinpaare der ♂ in Beziehung stehen. Was als Fenster durch die Chitinhaut erscheint, dürfte eine einzellige Drüse in verschiedenen Füllungsstadien oder der Sammelraum des lichtbrechenden Sekretes mehrerer solcher Drüsenzellen sein. Nach der Entleerung des wahrscheinlich sehr flüchtigen Sekretes durch die Basis der Fiederborste und seinem Abfließen längs der Fiedern würde die leere Drüsenzelle unsichtbar und die Fiederborste „fensterlos“. Was die biologische Bedeutung der Absonderung anbelangt, so dürfte es sich am ehesten um ein Duftorgan des ♂ handeln. Damit stünde auch die starke Verzweigung der zugehörigen Borsten in Einklang. Auch die Lokalisierung des Apparates auf die Vorderfläche der drei vordersten Beinpaare des ♂, die bei der Begattung dem antennalen Riechorgan der ♀ am nächsten zu stehen kommen, sowie der Umstand, dass (nach FABRE) während der Begattung die Fühler und die dem Geschlechtsapparat benachbarten Beine in ständiger Bewegung sind, sprechen für die obige Deutung. Damit nimmt aber auch der Ausdruck „Fenster“ einen mehr physiologischen als morphologischen Sinn an; er verliert an systematisch-diagnostischem Wert, was er an biologischem Interesse gewinnt.

Am schärfsten sind die Arten auch hier durch ihre Gonopoden unterschieden. Diese entsprechen bekanntlich nur dem vorderen Beinpaar des 7. Segmentes und unterscheiden sich von Art zu Art meistens zugleich in ihren beiden Hauptbestandteilen, den medialen oder Coxiten (Fig. 20, C) und den lateralen oder Telopoditen (T) und vorzüglich in deren apikalen Teilen. Die Coxite bilden kein eigentliches Syncoxit, höchstens eine kurze mediane Verwachsungsnah; ihre Spitze ist selten einfach, meist zweilappig. Am Telopodit ist der Endrand bald gerade, bald schräg gestutzt, bald schwächer, bald stärker eingeschnitten. Wenn er dreilappig ist, spreche ich von einem inneren, mittleren und äusseren Lappen (Fig. 20, *i*, *m* und *e*); der mittlere kann mit dem äusseren verschmelzen und letzterer durch eine Naht von der vorderen Telopoditfläche abgegrenzt sein. In diesem Falle (Fig. 39, 46, 50) habe ich ihn als Tarsus angesprochen; VERHOEFF spricht von einem „Resttelopodit“.

Das 8. männliche Beinpaar ist das dreigliedrige Rudiment eines Laufbeinpaars; es ist mehr oder weniger unsymmetrisch, von Art zu Art wenig verschieden und übrigens, als Rudiment, systematisch sehr unzuverlässig. Ich nenne es „Stummelbeinchen“.

Die Weibchen der *Diopsiulus*-Arten besitzen, wie die *Stemmiulus*-

Weibchen, in den Receptacula gleichzeitig Begattungszeichen und wertvolle Artmerkmale. Über die Entstehung dieser Bildungen habe ich schon anderwärts berichtet (Zoolog. Anz., Bd. 117, 1937), und für die Terminologie sei auf Figur 23 verwiesen.

Diopsiulus (Plusiochaeturus) mulierosus Carl.

(Fig. 14—23.)

CARL, J., *Diplopodenstudien* IV. Zool. Anz., Bd. 117, Heft 9/10, S. 241-249, 1937.

An a i m a l a i s: Kokumalai, bei Attakatti (1000 m), im lichten Busch, unter Steinen, exponiert und trocken, III. 1927.

Über die Larvenstadien des ♂, die Entwicklung der Vulven und die Receptacula der ♀ habe ich in obiger Schrift ausführlich berichtet.

Farbe schiefergrau, der Hinterrand der Metazonite mehr oder weniger breit weisslich; auf der Rückenmitte eine schmale, mehr oder weniger perlschnurförmige, hellgelbe Längsbinde; die zwei seitlichen Fleckenreihen sehr undeutlich oder fehlend; die drei basalen Beinglieder weisslich, die vier distalen grau getönt oder gefleckt.

Länge: ♂ 23, ♀ 26 mm. Dicke: ♂ 1,8, ♀ 2 mm.

Segmentzahl: ♂ 48, ♀ 49.

♂. Am 2. Beinpaar (Fig. 21, 22) sind die Sockel nur in der Mitte auf kurze Strecke durch Naht verbunden; ihr Endrand ist aussen zugerundet, innen weit dreieckig-geschwungen vorgezogen, mit stumpfer Spitze, die einen Pinsel von Kräuselhaaren trägt; das 3. Glied trapezisch, das 4. breit, nur etwa zweimal so lang als breit, fast halbmondförmig, teilweise mit kurzen, steifen, rückwärts gerichteten Bürstchen besetzt.

Das 1. und 3. Beinpaar sind in der Form normal und in der Behaarung charakteristisch.

Am 1. Paar (Fig. 17) tragen Femur, Postfemur, Tibia und die Basis des Tarsus auf der Vorderfläche zahlreiche Dendrochaeten (Fig. 13 g) und am Unterrand der vier mittleren Glieder einzelne (am Femur) oder lose Gruppen schlanker, gerader Borsten vom Typus *d*; sonst sind die beiden Basalglieder und die Basis des Femurs nackt. Die Hinterfläche des 1. Beinpaars ist viel spärlicher

beborstet und entbehrt der Dendrochaeten. Der Tarsus trägt unterseits, neben einem Kamm aus Borsten des Typus *b*, zahlreiche, mehr oder weniger reihig angeordnete Spitzborsten.

Am 3. Beinpaar (Fig. 18) sind die Borstentypen ähnlich verteilt, die Dendrochaeten hauptsächlich auf der Vorderfläche der mittleren Glieder, nur vereinzelt unter Borsten von kleinem Format des

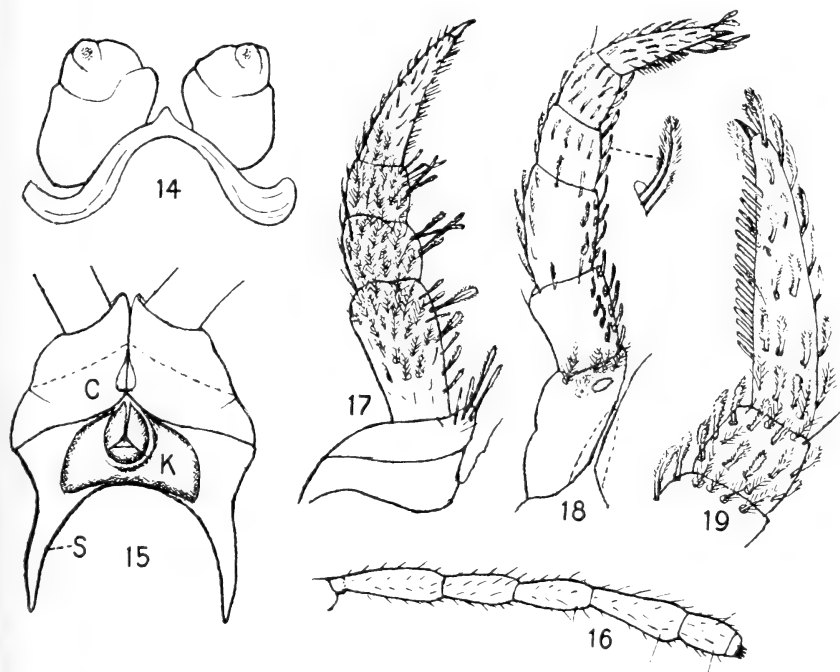


FIG. 14—19.

Diopsiulus (P.) mulierosus n. sp.

Fig. 14: Rudimentäres 8. Beinpaar des ♂. — Fig. 15: Penisanlage eines Jungmännchens. — Fig. 16: Antenne. — Fig. 17: Bein des 1. Paares, ♂, orale Ansicht. — Fig. 18: Bein des 3. Paares, ♂, aborale Ansicht. — Fig. 19: Dessen Tibia und Tarsus, orale Ansicht.

Typus *d* auf den distalen Gliedern (Fig. 19). Neben letzteren trägt der Tarsus gegen das Ende mehrere Löffelborsten und unterseits einen langen, nicht dichten Kamm; die Hinterfläche der drei basalen Glieder ist zum grossen Teil nackt.

Gonopoden (Fig. 20) mit median getrennten, geraden Coxiten (C), die mit einer spatelförmigen Platte endigen und davor, am Innenrand, dicht nebeneinander, ein stumpfes Ästchen (Ende der

Führungstüte für das Flagellum) und ein Zähnchen tragen. Die Telopodite (T) innen soweit vorragend wie die Coxite, der Endrand etwas abgeschrägt, die Lappen *m* und *e* etwas kürzer und breiter

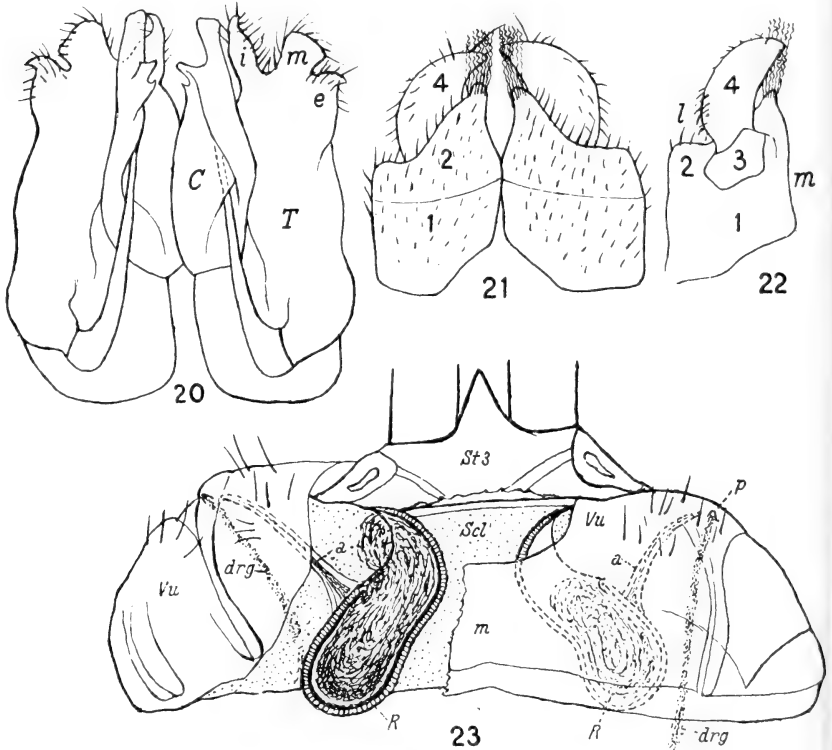


FIG. 20—23.

Diopsiulus (P.) mulierosus n. sp.

Fig. 20: Gonopoden, aboral. C, Coxit; T, Telopodit; *i*, *m* und *e*, innerer, mittlerer und äusserer Randlappen des Telopodits. — Fig. 21: Zweites Beinpaar des ♂, oral. — Fig. 22: Ein Bein desselben Beinpaars, aboral. 1, 2, 3 und 4, dessen Glieder (1 + 2, der Sockel); *l*, lateraler; *m*, medialer Rand. — Fig. 23: Basis des 3. Beinpaars eines begatteten ♀. St3, Sternit des 3. Beinpaars; Vu, Vulven; R, mit Sperma gefüllte Receptacula; *m*, Verbindungsmembran der Vulven (Cyphosternit), zum Teil abgetragen, um das eine Receptaculum auf seinem Träger, dem Sklerit Scl (fein punktiert), zu zeigen. *a*, Spermarinne; *drg*, Drüsengang; *p*, dessen Mündung auf der Papille *p*.

als *i*; *m* längs des Endrandes mit flachen Chitinplättchen gepflastert. Auf der Vorderfläche ist das ganze apikale Drittel von T, an der Basis der Lappen *i* und *m*, von einem Felde glatter, apikal-

wärts gerichteter, liegender Borsten besetzt, während die Lappen selbst und ihre Ränder längere, struppige Borsten tragen.

Das atrophierte 8. Beinpaar (Stummelbeinchen) (Fig. 14) ruht auf einem stark gekrümmten, bügelförmigen Sternit, der zwischen den Füßchen mit einem runden Höckerchen vorragt, an beiden Enden stark aufgebogen ist und der Stützen entbehrt. Die Beinchen selber, die beim Jungmännchen noch symmetrisch waren, erleiden durch ihre Verlegung in die Tiefe eine typische Degradation; sie werden unsymmetrisch, mit schief aufeinander gestellten, unvollständig abgegrenzten Gliedern, deren drittes wie ein Käppchen mit einem Pigmentfleckchen der Fläche des 2. Gliedes exzentrisch aufsitzt.

♀. Eine genauere Beschreibung der Receptacula (Fig. 23) habe ich im Zoologischen Anzeiger, Bd. 117, gegeben. In systematischer Beziehung ist folgendes zu beachten: Die bohnenförmigen, grossen Receptacula sind vorne gegeneinander geneigt; sie bestehen aus je einer einzigen, dickwandigen Kammer, die sich nach aussen öffnet. Der als Spermarinne aufgefasste Strang *a* scheint für diese Art charakteristisch; ich habe ihn bei keiner andern von mir untersuchten Art nachweisen können.

Diopsiulus (Plusiochaeturus)

vagans n. sp.

(Fig. 24—35.)

Nilgiris: Alter Weg unterhalb Coonoor, ca. 1500 m und im Erdmuhl des Urwaldes, unter dicker Laubdecke, XII.1926 und I.1927. ♂♂, ♀♀.

Der Gesamteindruck der Farbe variiert stark je nach dem Ausfärbungsgrad. Grundfarbe grau bis olivengrün, der Hinterrand der

Metazonite ist breit goldschimmernd aufgehellt, so dass die

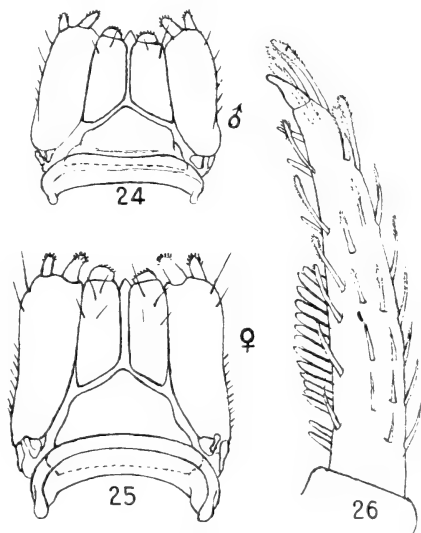


FIG. 24—26.

Diopsiulus (P.) vagans n. sp.

Fig. 24: Gnathochilarium des ♂. — Fig. 25: Gnathochilarium des ♀ (schwach ausgeprägter Dimorphismus). — Fig. 26: Tarsus eines 3. Beines des ♂, aboral.

Farbe des vordern Prozoniteils durchsichtig und zwar als trübweisser, in der Rückenmitte und in halber Seitenhöhe schmal unterbrochener, hinten fleckig begrenzter Gürtel. Dorsale gelbliche Mittelbinde schmal, diffus fleckig. Die marmorierten Flecken der beiden Längsreihen unterhalb des Porus bilden segmentweise miteinander eine vorn breit offene Winkelfigur. Kopfschild und Backen sowie der grösste Teil der Beine schmutzig-weiss. Fühler ganz dunkel.

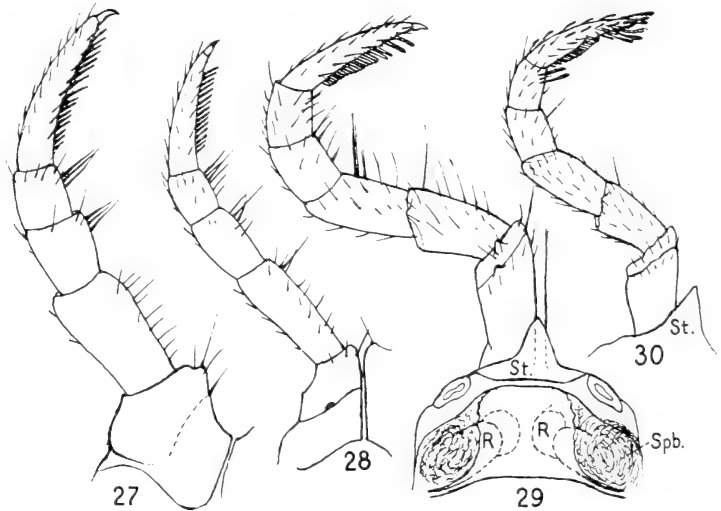


FIG. 27—30.

Diopsiulus (P.) vagans n. sp.

Fig. 27 u. 28: Bein des 1. und des 2. Paares, ♀, oral. — Fig. 29: Bein des 3. Paares, ♀, oral. St, sein Sternit und davor die Begattungszeichen: Receptacula R mit Spermabällen Spb gefüllt. — Fig. 30: Bein des 3. Paares, ♂, oral.

Länge: ♂ 22—25 mm; ♀ bis 34 mm. Dicke: ♂ 2,2 mm, ♀ bis 3,5 mm.

Segmentzahl: ♂ 51, seltener 52; ♀ 52—54.

Gnathochilarium¹ (Fig. 24 und 25) bei ♂ und ♀ sehr wenig verschieden.

Zweites Beinpaar des ♂ (Fig. 33) demjenigen von *D. mulierosus* sehr ähnlich; doch ist der apikale Rand des Sockels aussen deut-

¹ Über den Grad des Geschlechtsdimorphismus bei *D. mulierosus* konnte ich nichts aussagen, weil das entsprechende Präparat des ♂ abhanden gekommen ist.

licher rundlich vorgezogen, und von dort aufsteigend (Fig. 34) bis zum Ursprung des Pinsels in Abständen mit langen, weichen Borsten besetzt; das 4. Glied viel schlanker als bei *mulierosus*, mehr als fünf mal so lang als in der Mitte breit. Am 1. und 3. Beinpaar ist die Beborstung bei ♂ und ♀ im wesentlichen dieselbe (ohne den für die ♂ von *mulierosus* und *plumipes* so charakteristischen

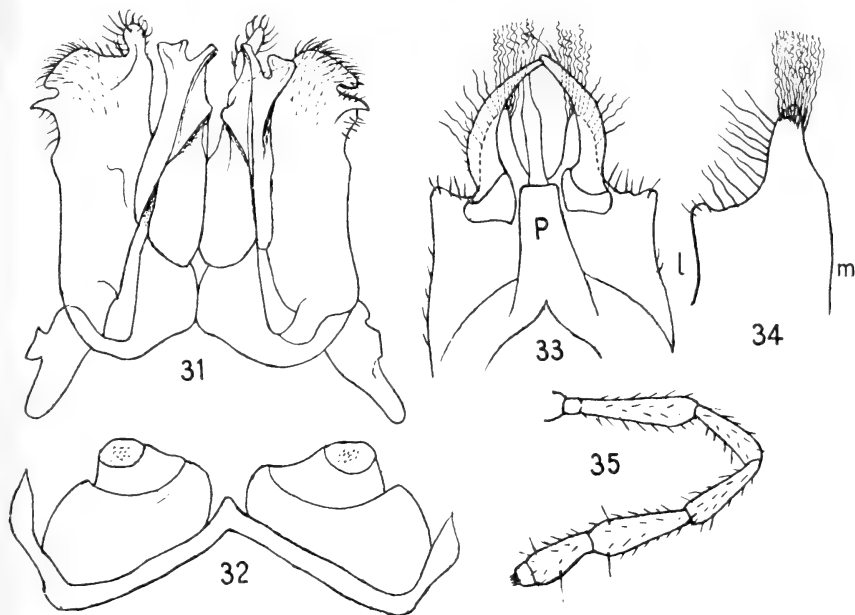


FIG. 31—35.

Diopsiulus (P.) vagans n. sp.

Fig. 31: Gonopoden, aboral. — Fig. 32: achttes, rudimentäres Beinpaar des ♂. — Fig. 33: zweites Beinpaar des ♂, aboral, und Penis (P). — Fig. 34: Sockel des 2. Beines, oral; l, lateraler, m, medialer Rand. — Fig. 35: Antenne.

Reichtum an metamorphosierten Borsten); am Tarsus des 3. Beinpaars ist der Kamm etwas dichter beim ♂ (Fig. 26 und 30) als beim ♀ (Fig. 29) und dazu apikal leicht nach der Vorderfläche aufgebogen; auf der Fläche stehen noch Borsten der Typen *c*, *d*, und gegen das Ende auch Löffelborsten, *f*.

Wie das 2. Beinpaar ♂, so weisen auch die Gonopoden (Fig. 31) auf nächste Verwandtschaft mit *D. mulierosus* hin; doch ist hier am Coxit der kleine Ast am Ende der Führungsrinne dem apikalen Spatel ganz nahegerückt und bildet mit ihm eine ungleich-

zinkige Gabel. Am Telopodit ist der Mittellappen breiter und dichter beborstet; das dichte bartähnliche Borstenfeld an seiner Basis ist jedoch auch hier nur auf der Vorderfläche stark entwickelt.

Die Stummelbeinchen des 7. Segments ♂ (Fig. 32) sind unförmlich; das Grundglied ist stark in die Breite gezogen und ruht auf dem geraden Schenkel einer gewinkelten, stützenlosen Sternit-spange; die zwei kleinen Endglieder sind schief aufeinander gestellt, das dritte mit Pigmentpünktchen versehen.

♀. Die Receptacula (Fig. 29, R) sind zweikammerig; die innere Kammer ist flach und rundlich, die äussere etwas aufgeblasen, mit stark abgeschrägter, nach aussen gerichteter Öffnung.

Diopsiulus (Plusiochaeturus) plumipes n. sp.

(Fig. 36—41.)

Untere Palnis: Tandikudi, (s. Karte, Station 10) ca. 1500 m, nach Regen unter den obersten Steinen einer Mauer, IV. 1927, 2 ♂♂. (Daselbst, in *Cardamumpflanzungen*, viele ♀♀ immat. und juv., die z. T. vielleicht zu dieser Art gehören.)

♂. Farbe dunkelblaugrau, mit regelmässiger, gelber medianer Rückenbinde, einem Doppelfleck auf jedem Segment und einem in die hellen Seiten heruntersteigenden, dunklen Streifen auf den Prozoniten. Beine weisslich; Fühler dunkel.

Segmentzahl: 46 oder 44. Länge: 11 mm; Dicke: ♂ 1 mm.

Fühler im Bereich des 5., 6. und 7. Gliedes entschieden verdickt (Fig. 38).

Das Gnathochilarium des ♂ (Fig. 41) lässt auf einen starken sexuellen Dimorphismus dieses Organs schliessen, indem die Stipites aussen und innen konvex, die Lamellae linguales mit von der Mittelnäht ausgehenden Bogenstreifen versehen sind und das breite, flache Mentum nach hinten drängen. Lamellen und Stipites tragen im distalen Teil einzelne Borsten vom kleinsten Format des Wimpersaum-Typus.

Am 2. Beinpaar des ♂ (Fig. 40) sind die beiden Sockel der ganzen Länge nach verwachsen, hinter der Quernaht wulstig verdickt, eine Art Schüsselform mit jederseits zweibuchtigem apikalem Vorder-rand bildend. Das 3. Glied ist keilartig und sehr beweglich im Sockel eingelenkt, distal dagegen ganz starr mit dem 4. Glied

verwachsen, die Grenze nur durch eine Einschnürung angezeigt. Das 4. Glied ist sehr plump und dick, aussen konvex, innen fast gerade, somit etwa sattlermesserförmig. Das Beinpaar zeichnet sich durch Reichtum und starke Differenzierung seiner Borsten aus. Die Vorderfläche des Sockels und des grössten Teils vom 4. Gliede trägt zahlreiche typische Fiederborsten; dazu kommen

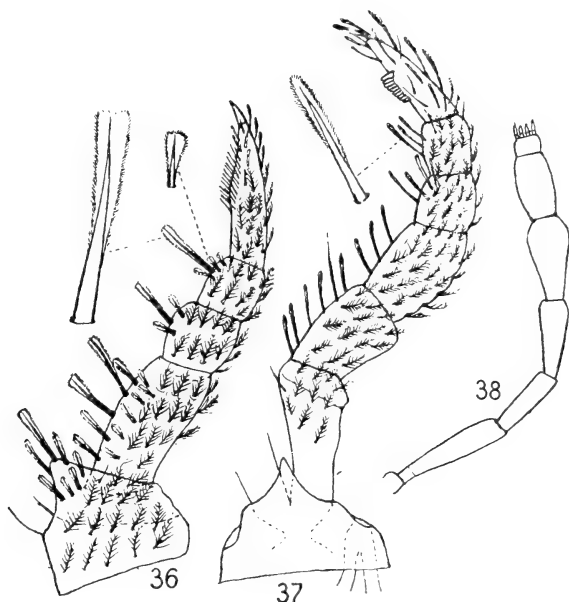


FIG. 36—38.

Diopsiulus (P.) plumipes n. sp.

Fig. 36 u. 37: Beine des 1. und des 3. Paares ♂, daneben stärker vergrösserte Borsten der Unterseite. — Fig. 38: Antenne, ohne Behaarung.

im apikalen Teil des 4. Gliedes rückwärts gerichtete Spitzborsten, am Grunde desselben, innen, 3—4 längere, geschwungene Borsten, mit kurzen Fiedern. Aus diesem lässt sich ein weiterer, seltener Borstentypus ableiten, dessen Schaft peitschenartig verlängert, die Fiederung dagegen zu einer Wimperung reduziert ist. Sie entspringen auf der Hinterfläche nahe dem Innenrand und an der Spitze des Gliedes (Fig. 40bis, mc). Ich nenne sie *Mastigochaeten* oder *Peitschenborsten*. Dagegen fehlen die eigentlichen Fiederborsten auf der Hinterfläche fast ganz.

Am 1. und 3. Beinpaar des ♂ (Fig. 36 und 37) ist die Vorderfläche dicht mit Fiederborsten besetzt, die jedoch im Gegensatz zu jenen von *D. (P.) crassipes* nicht an der Peripherie eines runden Fensters im Chitin entspringen; letztere Bildungen fehlen hier ganz. Auf

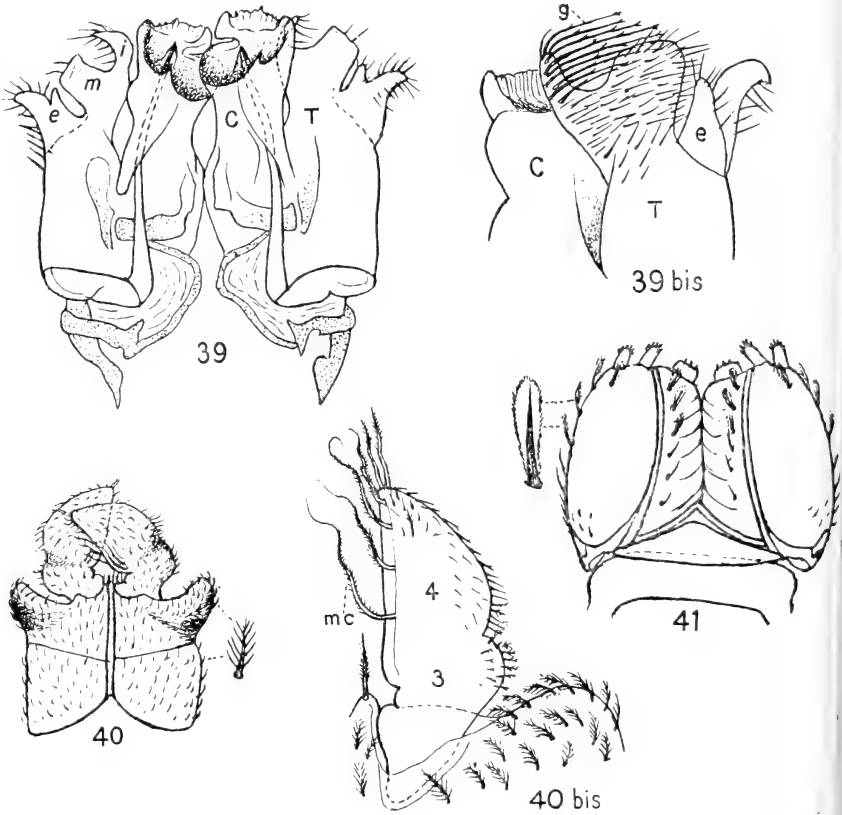


FIG. 39—41.

Diopsiulus (P.) plumipes n. sp.

Fig. 39: Gonopoden, aboral (mazeriert). — Fig. 39 bis: Endteil eines Gonopoden, oral; *g*, Grannenborsten. — Fig. 40: Zweites Beinpaar ♂, oral; daneben eine gefiederte Borste des Sockels. — Fig. 40 bis: id. Sockelrand, 3. u. 4. Glied; *mc* Mastigochaeten. — Fig. 41: Gnathochilarium des ♂, daneben eine charakteristische Wimpersaumborste.

der Unterseite des 1. Tarsus stehen die Borsten mehrreihig und bilden hier mehr eine kurze Bürste als einen Kamm; dagegen ist ein kurzer, geschlossener Kamm, der vorne etwas gegen die Vorderfläche aufbiegt, für den mittleren Teil des 3. Tarsus typisch. Wim-

persaumborsten kleineren, mittleren und grössten Formates besitzen die Unterseite der vier ersten Glieder des 1. Beines, bewimperte Stabborsten jene des 2.—6. Gliedes des 3. Beines, dessen Tarsus dazu noch Löffelborsten nebst Übergangstypen trägt.

Gonopoden (Fig. 39) in beiden Hauptteilen vorzüglich gekennzeichnet. Die Coxite sind getrennte, vor der Mitte und vor dem Ende schwach erweiterte Zylinder. Ihr Endteil erinnert an eine Kelchform, die in der Ansicht von hinten sehr schief gestutzt ist, proximal zwei durch ein spitzes Zähnchen getrennte Buchten, distal eine Art gezähnelte Krone bildet, die am Innenrand durch eine schmale, tiefe Einschnürung abgegrenzt ist. Eine kegelförmige Papille im Innern des Kelches bezeichnet das Ende der Führungsbahn für das Flagellum. Am schief abgeschnittenen Telopodit sind durch zwei tiefe Buchten drei starke Lappen von sehr charakteristischer Form abgetrennt; ein innerer, leicht hakig nach aussen gekrümmter (*i*), ein nahezu viereckiger mittlerer (*m*) und ein selber wieder geteilter äusserer Lappen (*e*); letzterer ist an der Basis durch scharfe Naht gegen die vordere Telopoditfläche abgegrenzt. Von hinten gesehen ist der Telopodit mit Ausnahme der Lappenränder nackt; die Vorderfläche dagegen (Fig. 39 *bis*) trägt an der Basis des inneren und mittleren Lappens ein mit auswärts gerichteten Spitzborsten besetztes Borstenfeld und dazu eine Anzahl langer, starrer, nadelähnlicher Borsten (*g*), die vom inneren Lappen ausgehend gerade nach aussen über den mittleren Lappen hinwegstreichen. Diese eigentümlichen Grannenborsten tragen hie und da Seitenspitzen und enden auch mit zwei oder mehreren sehr feinen Spitzchen.

Diopsiulus (Plusiochaeturus) crassipes n. sp.

(Fig. 42—46 *bis*.)

Nilgiris: Elkhill, 2300 m, Wald, in krümmeliger Erde, I. 1927; nesterweise, meist juv. und ♀♀ immat., 2 ♂♂ ad., 1 ♀ ad.

♂. Farbe: in stärkster Ausbildung sehr dunkelgrau, mit je einer hellen Längsbinde über die Rückenmitte und die Mitte der Seiten; letztere oft ganz oder teilweise in Flecken aufgelöst; zwischen den Binden stehen Fleckengruppen von wechselnder Form und Grösse; auf den Seiten und bis zum Bauch herunter sind die schrägen Furchen von feinen, hellen, Linien begleitet. Bei sehr hellen Exemplaren ist nur der Rücken gezeichnet. Beine hell. Fühler dunkel, mit heller Spitze.

Länge: 12 mm; Dicke: 1 mm.

Segmentzahl: 40.

Das Gnathochilarium schwach geschlechtsdimorph: Stipites mit geschwungener Aussenkontur; Lamellae linguales nicht sonderlich verlängert, ohne Querstreifen; das Mentum auch nicht nach hinten gedrängt; die Aboralfläche ohne modifizierte Borsten, in ihrer

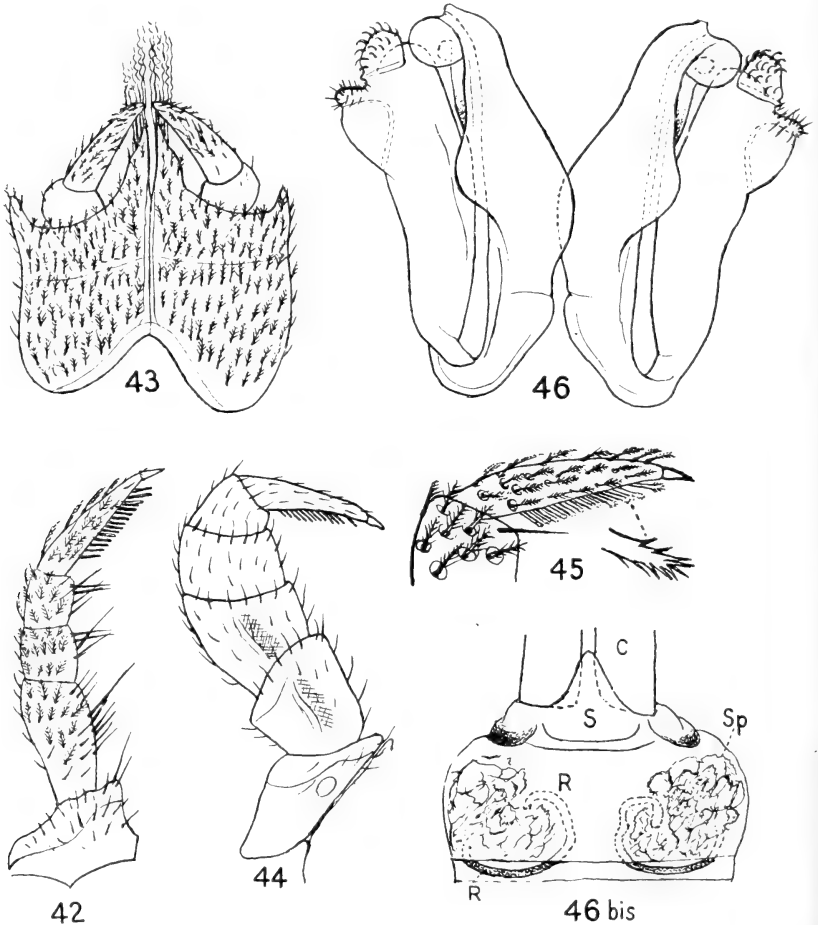


FIG. 42—46 bis.

Diopsiulus crassipes n. sp.

Fig. 42: Bein des 1. Paares ♂, oral. — Fig. 43: Zweites Beinpaar ♂, oral. — Fig. 44: Bein des 3. Paares ♂, aboral. — Fig. 45: Ende der Tibia und Tarsus desselben, daneben die gezähnelte Spitze der Kammborsten. — Fig. 46: Gonopoden, aboral. — Fig. 46 bis. Basis des 3. Beinpaars des ♀, mit den Receptacula (R) und Spermaballen (Sp), oral.

basalen Hälfte netzig grau pigmentiert. Fühler endwärts weniger deutlich verdickt als bei *D. plumipes* (Fig. 38).

Erstes Beinpaar von normaler Form und Grösse (Fig. 42); die Vorderfläche von der Mitte des 3. Gliedes bis kurz vor der Tarsuspitze dicht mit Fiederborsten (ohne basale Chitinfenster!) besetzt. Die Basalglieder tragen vorn nur gewöhnliche Borsten; die Unterseite der mittleren Glieder mit längeren, doch kaum modifizierten Borsten; Tarsus mit lockerem Kamm.

Drittes Beinpaar des ♂ (Fig. 44) auffallend flach und breit, mit stumpf firstartig komprimierter Hinterfläche des Präfemurs und Femurs. Während die Hinterfläche nur einfache Borsten in unregelmässigen Querreihen trägt, ist die Vorderfläche aller Glieder dicht mit Fiederborsten vom Typus der Figur 13, g (aus der Peripherie eines runden Chitinfensters entspringend) dicht besetzt. Tarsus mit langem, lückenlosem Kamm (Fig. 45), dessen Borsten nicht wie gewohnt glatt gerundet enden, sondern subapikale Zähnen oder Spitzchen tragen; sonst fehlen die gerade am 3. Tarsus so häufigen modifizierten Borsten (bewimperte Stabborsten, Löffelborsten und dgl.) ganz.

Die Beine des 4., 5. und 6. Paares sind in abnehmendem Grade, wenn auch noch deutlich verbreitert, die Fiederborsten ihrer Vorderfläche weniger reich verzweigt, an ihrer Basis mit kleinerem „Fenster“ oder ohne solches; Tarsus ohne Kamm.

Zweites Beinpaar ♂ (Fig. 43) mit langer Mediannaht; jede Sockelhälfte am Ende schüsselförmig ausgebuchtet, mit kurz vorragendem lateralem und spitz ausgezogenem medialem Rand, dem ein Pinsel von Kräuselhaaren aufsitzt; die Vorderfläche des Sockels gleichmässig und dicht fiederborstig. Das 3. Glied gestreckt zylindrisch, vom 4. Glied durch eine starre Naht getrennt. Viertes Glied kegelig, mit krüppelhaften, fiederarmen Borsten, die im letzten Drittel des Gliedes widerhakig rückwärts gerichtet sind.

Gonopoden (Fig. 46) mit durchaus getrennten Coxiten, die sich, nach einer bauchigen Erweiterung in der Mitte, bandartig bis etwas über die Telopodite hinaus fortsetzen und mit einem apikalen Höckerchen und einer scheibenartigen, gerundeten Erweiterung nach aussen enden; zwischen Höcker und Scheibe erreicht die sehr deutlich ausgebildete Leitungsbahn für das Flagellum den apikalen Rand. Ebenso arttypisch ist das Telopoditende beschaffen. Sein innerer Lappen ist breit zugerundet und trägt einen lamellären

Aufsatz von Mützenform, mit hakigen Borsten. Der mittlere und äussere Lappen sind verschmolzen, der mittlere beborstet, der äussere allein vorne durch Naht abgegrenzt. Auf der Vorderfläche ist der innere Lappen von einem ziemlich weit heruntersteigenden Borstenfeld bedeckt.

♀. 42 Segmente. Receptacula (Fig. 46bis) sehr einfach, ohne Kammer- oder Kapselbildung, nur durch einen schleifenförmigen, stumpfen Wulst begrenzt, der die flache Spermamasse median und an der Basis aufhält. Der basale Teil der Schleife (auf der Figur punktiert) ragt über die proximale Grenze des Drüsenepithels herunter, während das übrige Receptaculum und die Spermamassen nur durchscheinen. Die Entleerung findet wahrscheinlich durch Dehiszenz nach aussen statt.

Diopsiulus (Plusiochaeturus) insolitus n. sp.

(Fig. 47—51.)

O b e r e P a l n i s : Kleine Shola bei Pumarai (s. Karte, Station 2), 1900 m, 1 ♂.

Länge: 12 mm. Dicke: 1 mm. Segmentzahl: 41.

Farbe dunkel stahlgrau, mit ziemlich scharfer Fleckung: Längs der Rückenmitte eine Reihe zusammenhängender dunkler Rautenflecke, durchzogen von einer sehr feinen, hellen Medianlinie, die sich in jedem Segment zu einem Sternchen verdichtet; seitlich davon eine dorsolaterale breite Binde aus plumpen, nach hinten offenen, trübgelblichen Klammerflecken; darunter eine breitere, dunkle, mittlere Seitenbinde, die bauchwärts staffelförmig begrenzt ist, indem ein schmalerer Prozonitteil etwas weiter heruntersteigt als der breitere Metazonitteil. Der unterste Teil der Seiten ist wie der Bauch und die Beine trübweiss.

Über das Gnathochilarium kann ich infolge Beschädigung des einzigen Exemplars nichts aussagen.

Die Fühler gleichen in der Endhälfte denen von *D. plumipes* (Fig. 38); dagegen sind das 3. und 4. Glied schon keulig verdickt wie das 5. und erscheinen deshalb plumper und kürzer.

Das 1. Beinpaar des ♂ von der gewöhnlichen Form, auf beiden Flächen nur mit Spitzborsten besetzt; die längsten Borsten der Unterseite enden flach und gerundet, ähnlich den Kammborsten; Tarsus mit starkem, jenem des 3. Beinpaares ähnlichem Kamm.

Am 3. Beinpaar (Fig. 48) sind die Glieder, besonders Hüfte und Präfermur, deutlich verbreitert und hinten schwach firstartig. Die Flächen nur mit Spitzborsten besetzt, die auf der vordern stärker sind und dichter stehen als hinten; Tarsalkamm lang und ziemlich dicht geschlossen, seine letzte Borste aus der Reihe gerückt und bedeutend länger als die übrigen.

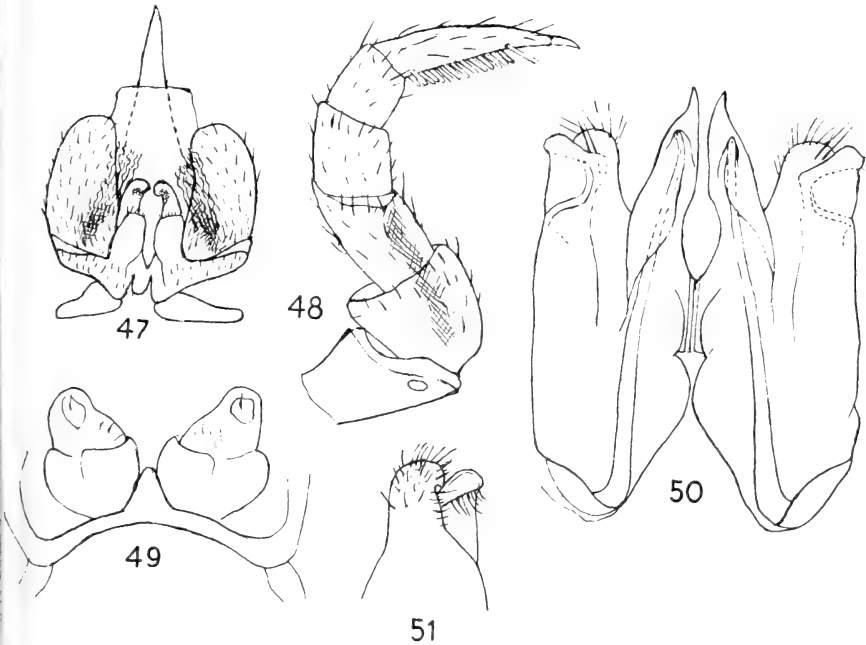


FIG. 47—50.

Diopsiulus (P) insolitus n. sp. ♂.

Fig. 47: Zweites Beinpaar ♂, oral. — Fig. 48: Bein des 3. Paares, aboral. — Fig. 49: Achtes, rudimentäres Beinpaar (Stummelbeinchen). — Fig. 50: Gonopoden, aboral. — Fig. 51: Ende des Gonopodentelopodits, oral.

Das 2. Beinpaar des ♂ (Fig. 47) ist ganz anders gebaut als bei irgend einer andern Art der Gattung: An Stelle des gewöhnlichen Sockels steht hier eine halbringförmige basale Spange (Syncoxit), von deren Mitte zwei mediane Fortsätze aufstreben, an denen man einen schildförmigen und einen hakig nach vorn gekrümmten, apikalen Teil unterscheiden kann. Die Syncoxitspange ruht auf zwei kurzen, fast wagrechten Stützen. Ausser den Fortsätzen und durch diese

weit auseinander gehalten trägt das Syncoxit jederseits ein plumpes, apical gerundetes, an einen Daumenballen erinnerndes Glied, das man als Telopodit ansprechen kann, und an dessen Basis sich von aussen her noch ein unvollständiges Komplementärglied keilförmig einschiebt. Die Vorderfläche der Coxitspange und der Telopodite tragen kurze, steife Börstchen. Über dem basalen, inneren Eck jedes Telopodits (an ganz ungewohnter Stelle!) ist je ein Büschel jener eigentümlichen Kräuselhaare eingepflanzt, wie sie sich bei andern Arten (vgl. Fig. 43) nur auf den vorspringenden Medianecken des Sockels (Präfermur) vorfinden. Das ganze zweite Beinpaar wird vom Penis weit überragt, und an diesem fällt die ungewöhnlich weite Penisscheide auf.

Die Gonopoden (Fig. 50) sind sehr einfach gestaltet, machen aber doch einen durchaus fertig ausgebildeten Eindruck. Die Coxite neigen zur Syncoxitbildung, indem sie mit ihrer Vorderwand in der Mitte auf einer kurzen Strecke eine Art Falzverbindung eingehen; dann gehen sie unter Bildung einer schmalen Lyrafigur auseinander, um in regelmässiger Verjüngung mit je einer hornförmigen Spitze zu enden; eine subapikale, kegelförmige Vorrangung auf der Hinterfläche bezeichnet das Ende der Leitungsbahn für das Flagellum. Telopodit (Fig. 51) demjenigen von *D. crassipes* ähnlich, doch ohne den mützenförmigen Aufsatz; innerer Lappen gerundet, mittlerer und äusserer verschmolzen, das Borstenfeld der Vorderfläche nur den distalen Teil des inneren Lappens besetzend und schwach ausgebildet.

Die Stummelbeinchen des 7. Segments (Fig. 49) haben zwar ein vollständiges, bügelartiges Sternit, das jederseits weit aufgebogen ist, auf zwei Stützen ruht und in der Mitte zwischen den zwei Beinstummeln eckig vorspringt; aber die Beinchen selber zeigen weitgehende Degeneration: das basale Glied ist unvollständig geschlossen, das zweite bildet den gerundeten Gipfel, und das dritte sitzt ihm nur wie ein angeklebtes, winziges Blättchen seitlich auf.

Bemerkungen zur Morphologie des 2. Beinpaars ♂. — Wie oben schon ausgeführt, ist der Bau des 2. Beinpaars beim ♂ das auffallendste Merkmal dieser Art. Er weicht vom typischen Bau dieser Extremität (vgl. die Figuren 21 und 40) so tiefgreifend ab, dass ein Übergang zwischen beiden Bauplänen gar nicht denkbar ist und man bei rein vergleichend-morphologischer Betrachtungsweise an die Notwendigkeit der

Aufstellung einer eigenen Gattung oder gar Familie denken könnte. Einer solchen Notwendigkeit widerspricht aber die gattungstypische Ausbildung aller übrigen Organe, besonders auch der Gonopoden, deren Eigenart nicht über spezifische Grenzen hinausgeht. Andererseits ist die atypische Gestalt dieses Beinpaares in ihrer Art wieder zu symmetrisch und zu bestimmt positiv ausgeprägt, als dass man an eine einfache Missbildung denken könnte. Ebenso wenig erscheint sie etwa als Vorstufe oder als Weiterbildung der typischen Gestalt, vielmehr als ein Gebilde und als ein Problem für sich, dessen Lösung wohl in Eigentümlichkeiten der letzten Entwicklungsphasen dieser auch in ontogenetischer Hinsicht originellen Diplopodengruppe zu suchen ist. Im Aufsatz Diplopodenstudien IV¹ erinnerte ich daran, dass bei gewissen *Stemmiulus*-Arten aus Columbien am reifen ♂ zweierlei Ausbildungen des 3. Beinpaares festgestellt und von VERHOEFF durch die Annahme von Periodomorphosen erklärt wurden. Das Vorkommen von solchen machte ich gleichzeitig durch den Nachweis überzähliger Häutungen bei ♀ indischer *Diopsiulus*-Arten sehr wahrscheinlich. Durch solche Häutungen mit stark lokalisiertem Metamorphose-Einschlag lässt sich nun eben der atypische Bau einzelner Extremitäten erklären. Das ist schliesslich auch das wesentliche und gemeinsame aller Periodomorphosen. Wenn in der oben citierten Schrift mit Hinblick auf die vorliegende Art von einem „Schaltstadium“ die Rede war, so darf man ja nicht an die besondere Form der Periodomorphose bei den Juliden denken. Dort handelt es sich um eine Rückkehr des Reifemännchens durch eine Häutung auf einen larvalen, sexuell inaktiven und morphologisch in einzelnen Teilen (1. Beinpaar, Gonopoden) niedrigeren Zustand. Nichts berechtigt uns, beim atypischen ♂ von *D. insolitus* morphologische Unreife oder ein physiologisches Ruhestadium anzunehmen. Es darf bei ihm nur von einem Schaltmännchen im Sinn einer zeitlich eingeschalteten Form, ohne weitere Qualifizierung, die Rede sein. Ob und in welchem (jedenfalls viel geringerem) Grade auch die Gonopoden vom Metamorphose-Einschlag betroffen werden, lässt sich mangels an spezifischem Vergleichsmaterial nicht feststellen; auf keinen Fall sind sie wie bei Juliden-Schaltmännchen nur „Anlagen“, sondern funktionsfähige Organe.

¹ Zoolog. Anzeiger, Bd. 117, S. 246, 1937.

Wenn wir hier nur von Periodomorphose in einem ganz allgemeinen Sinn sprechen, so dürfen wir daran erinnern, dass VERHOEFF einen starken Einfluss klimatischer Faktoren auf die Entwicklung der Diplopoden nachgewiesen hat und speziell die Häufigkeit der Periodomorphose von *Tachypodoiulus albipes* in Süddeutschland von der Höhenlage des Standortes abhängig fand. Nun sind aber die Stemmiuliden in Südindien ausgesprochene Gebirgstiere, und der Fundort von *D. insolitus* in den rauhen Oberen Palnis, bei 1900 m, ist der zweithöchste von uns für eine *Diopsiulus*-Art verzeichnete.

Diopsiulus (Plusiochaeturus) greeni n. sp.¹

(Fig. 52—56.)

Ceylon: Pundaloya, 1000 m, 1 ♂, 1 ♀. British Museum (GREEN leg.).

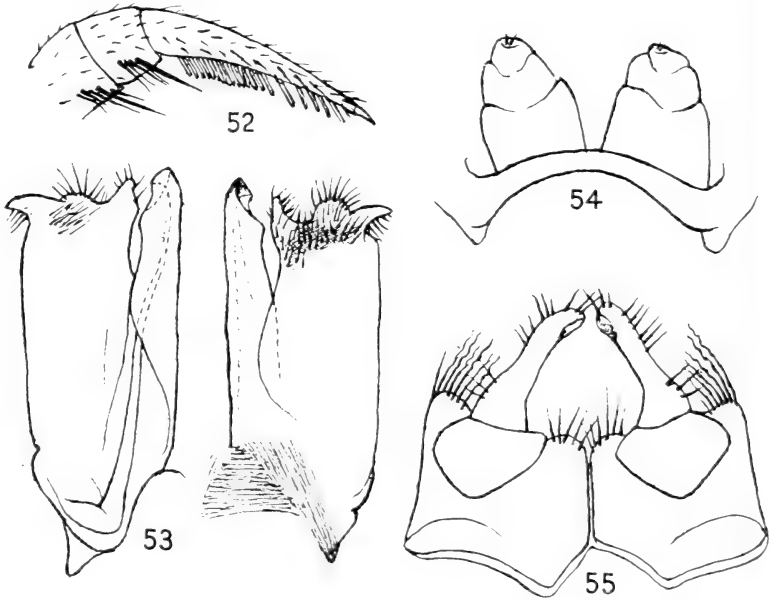


FIG. 52—55.

Diopsiulus (P) greeni n. sp. ♂.

Fig. 52: Endglieder eines 1. Beines. — Fig. 53: Gonopoden, links aboral; rechts oral. — Fig. 54: Achtes, rudimentäres Beinpaar (Stummelbeinchen). — Fig. 55: Zweites Beinpaar, aboral.

¹ Die Kürze und Unvollständigkeit der Beschreibung rühren daher, dass ich die Typen voreilig zurücksenden musste. Aber die angeführten Merkmale genügen vollständig zum Erkennen der Art.

Segmentzahl: ♂ 42.

Gnathochilarium bei ♂ und ♀ gleich gebildet.

Erstes Beinpaar ♂ (Fig. 52) mit sehr langem, in seiner basalen Hälfte dicht geschlossenem, in der apikalen ganz lockerem Tarsalkamm.

Zweites Beinpaar ♂ (Fig. 55) ausgezeichnet durch kurze, breite Sockel mit stark gerundeten Ecken, rautenförmig, tief in den Sockel eingesenktem 3. Glied und langgestrecktem, etwas hantelförmigem 4. Gliede. Die zwei Gelenke sind offenbar sehr wenig beweglich, wenn nicht starr. Beborstung sparsam, lokalisiert und wenig differenziert. Kräuselhaare finden sich nur in einer Reihe auf dem äusseren Endrand des Sockels.

Gonopoden (Fig. 53) sehr einfach. Coxite vollständig getrennt, linear, mit geradem Innen- und gegen das Ende leicht geschwungenem Aussenrand. Telopodit breit, fast parallellseitig, wagrecht abgestutzt, mit dreilappigem Endrand, der an jenen von *D. mulierosus* und *D. vagans* erinnert; Borsten finden sich am Rand der Lappen, auf einem Fleck hinter der Basis des mittleren Lappens und auf einer schmalen Zone der Vorderfläche über die Basis der Lappen weg.

Die Stummelbeinchen des 7. Segments (Fig. 54) mit schwach gebogenem, in der Mitte nicht vorspringendem Sternit; ihre drei Glieder zu einem regelmässigen Kegel aufgetürmt, das 3. stark eingesenkt, mit zwei apikalen Börstchen.

♀. 2,1 mm dick. Receptacula (Fig. 56) aus drei Kammern gebildet, zwei ziemlich gleich grossen, basalen und einer grösseren, medianwärts weit offenen, distalen Kammer, die letztere mit kapselartig verdickter Aussenwand.

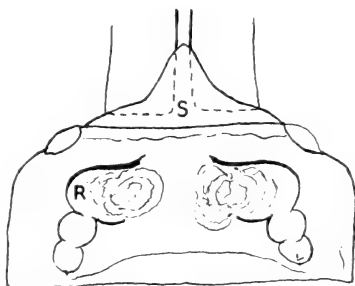


FIG. 56.

Diopsiulus (P) greeni n. sp. ♀.

Basis des 3. Beinpaars. S, Sternit desselben, darunter die Receptacula R mit Spermaballen (Begattungszeichen).

Ordnung **JULIFORMIA**Familie **Julidae.***Cylindroiulus britannicus* (Verh.)

C. pollicaris. CARL, J., Revue Suisse de Zool., T. 39, S. 420. 1932.

C. britannicus. SCHUBART, O., *Tierwelt Deutschlands*, 28. Teil. *Myriapoda*. I. *Diplopoda*, pp. 228, 229. 1934.

Nilgiris, obere Stufe: Ootacamund, 2200 m, 10.I, synanthrop. — Elkhill, 2400 m, Wald unter Holz und Moos, in krümmlicher Erde; sehr grosse Kolonien ♂♂, ♀♀, juv.

Palnis: Shola bei Kodaikanal, 2200 m, 15.IV, ♂♂, ♀♀.

Die Art ihres Vorkommens in nächster Nähe der grossen europäischen Höhenansiedlungen entspricht ihrer weiten erraticen Verbreitung (vgl. SCHUBART, loc. cit.) und kennzeichnet diese Art als ein rein adventives Element in der südindischen Fauna.

Familie **Trigoniulidae.***Trigoniulus lumbricinus* Gerst.

Ebene: Südlich von Pollachi.

Nilgiris: Coonoor, ca. 1600 m. — Masinigudi, im Moyar-Becken, ca. 1000 m.

Anaimalais: Attakatti, ca. 1000 m.

Weit verschleppter, tropischer Ubiquist.

Genus **LANKABOLUS** n. gen.

♂. Antennen mit 4 Sinneszapfen. 2 + 2 Labralporen. Backen ohne zahnartigen Fortsatz.

Seitenlappen des Halsschildes nicht so weit wie die folgenden Segmente heruntersteigend, mit zugestumpftem Eck.

Scobina fehlen. Quernaht ringsum deutlich. Saftlöcher auf den Metazoniten.

Beine des ♂ mit Tarsalpolster. Hüften einiger der vorderen Beinpaare schwach vorspringend.

Vordere Gonopoden mit schmal bandförmigem, gestutztem

Sternit, breitplattigem Coxit und Haken am inneren Apikaleck des grossen Telopodits. Hintere Gonopoden mit zum Coxit winklig gestelltem Telopodit; Coxit breit, mit zwei Blasen und einem Chitinzapfen; Telopodit mit stark abgesetztem, unbehaartem Innenarm; die Samenrinne bildet im Coxit und im Telopodit je eine scharfe Knickung und mündet zwischen zwei Falten, kurz vor dem Ende des flachen Innenarms.

Analsegment die Analklappen mit kurzem Schwänzchen überragend.

Der Bau der hinteren Gonopoden weist dieser Gattung ihren Platz in der Nähe von *Trigoniulus* s. str. Att. an. Doch ist bei *Lankabolus* der Innenarm unbehaart. Die Lage des Porus auf den Metazoniten teilt sie nur mit *Cingalobolus* Carl; denn die von ATTEMS (1926) hierher gestellte centralamerikanische Gattung *Arolus* Chamb. gehört sicher zu den Spiroboliden. *Cingalobolus* hat aber Scobina, nicht winklig zueinander gestellte Coxite und Telopodite der hinteren Gonopoden, undeutlich abgesetzten Innenarm des Telopodits, ungeknickte Samenrinne und nur eine Blase im Coxit.

Lankabolus coelebs n. sp.

(Fig. 57, 58.)

Ceylon: Pundaloya, ca. 1300 m ü. M.; GREEN leg. (Brit. Museum of Nat. Hist.).

♂. Farbe (verblasst) gelbrot, mit dunkleren Seiten; Kopf, Antennen, Beine und Analsegment gelb.

Statur klein. Länge: 30 mm; Breite eines Metazoniten: 2,5 mm. Segmentzahl: 40.

Kopf glatt und glänzend, unbehaart, mit deutlicher Furche am Clypeus und Scheitel. Scheitel sehr seicht gerunzelt.

Antennen, auf die Seiten zurückgelegt, bis zum Hinterrand des 4. Segmentes reichend.

Halsschild fein lederartig runzelig; Seitenlappen dreieckig, mit stumpfem Eck, leicht konkavem Vorder- und leicht convexem Hinterrand.

Prozonite vorne glatt, gegen die Quernaht hin dorsal ziemlich dicht mit hinten offenen Bogenkritzeln und halbmondförmigen Grübchen, auf den Seiten mit feiner Kritzelskulptur. Metazonite dorsal dicht lederartig runzelig, seitlich längsgefurcht. Quernaht

ringsum deutlich und ziemlich tief, doch nicht scharf eingestochen. Saftlöcher vor der Mitte der Metazonite; vor jedem eine flache, glatte Beule. Die letzten Metazonite und das Analsegment feiner lederartig skulptiert.

Analklappen fast glatt, gewölbt, mit deutlicher Submarginalrinne und niedrigem Rand. Analschuppe stumpf-dreieckig.

Beine schlank und dünn, sehr spärlich behaart; mit Ausnahme der 7—8 letzten Paare sind sie mit einer Tarsallamelle von $\frac{2}{3}$ der

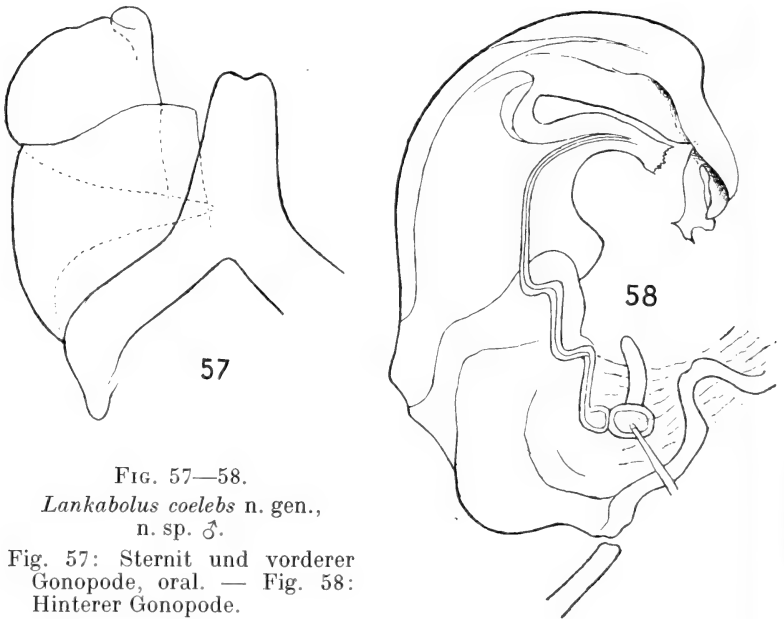


FIG. 57—58.
Lankabulus coelebs n. gen.,
 n. sp. ♂.
 Fig. 57: Sternit und vorderer
 Gonopode, oral. — Fig. 58:
 Hinterer Gonopode.

Gliedlänge versehen. Hüften des 3.—5. Beinpaares unterseits leicht rundlich vorspringend.

Vordere Gonopoden (Fig. 57) mit zungenförmigem, gestutztem Sternit, der die Coxite überragt. Letztere sind breite, fast quadratische Platten, mit geradem Innenrand, rechtwinkligem apikalem Inneneck und leicht geschwungenem Distalrand; am aussen stark gewölbten Telopodit ist das apikale Inneneck als keulenförmiger Zipfel abgegrenzt. Hintere Gonopoden (Fig. 58) durch Membranen und einen verkehrt U-förmigen Sklerit verbunden. Der lamelläre Telopodit ist stark gekrümmt und von der Mitte an geteilt in einen

flachen, einfachen Innenast und einen weit längeren, am Ende in zwei flache Äste geteilten Apicalabschnitt.

Pocock (Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 1892) hat vom gleichen Fundort, Punduloya, und vom gleichen Sammler (GREEN) stammend unter dem Gattungsnamen *Spirobolus* drei Arten nach Weibchen beschrieben. Von diesen dürfte die eine wenigstens, *Sp. greeni*, nach den äusseren Form- und Skulpturmerkmalen der vorliegenden Art nahestehen; mehr lässt sich natürlich nicht aussagen.

Familie **Spirobolidae.**

Genus **KOMPLOBOLUS** n. gen.

Antennen kurz, mit 4 Sinneszapfen. 2 + 2 Supralabralporen. Backen ohne zahnartigen Fortsatz.

Seitenlappen des Halsschildes kurz, breit und stark zugerundet, viel weniger weit herunterragend als das 2. Segment, das sich unter ihnen nach vorn auszieht.

Scobina fehlen. Quernaht unscharf, doch ringsum deutlich infolge des breiteren Durchmessers der Metazonite.

Saftlöcher auf den Prozoniten.

Beine des ♂ ohne Tarsalpolster und ohne Hüftapophysen.

Sternit der vorderen Gonopoden mit mässig grossem, trapezförmigem Medialfortsatz. Coxite und Telopodite gross, plattenartig; an letzteren ein breiter Lappen abgesetzt. Hintere Gonopoden nicht miteinander verbunden, ungegliedert, bandförmig, mit tiefem Einschnitt am Innenrand. Samenrinne sehr deutlich, ohne Schleifen, von einer U-förmigen Grube im Basalteil ausgehend und nahe dem Ende des Organs ausmündend.

Analsegment mit zwei starken Buckeln und dazwischen in ein langes, dickes Schwänzchen ausgezogen.

Die Gattung gehört zweifellos in die Familie der *Spirobolidae*. Während sie die Lage des Porus auf den Prozoniten mit den Gattungen *Spirobolus* Brdt. s. str. und *Oxobolus* Chamb. teilt, nähern sich die Gonopoden viel mehr denen von *Spirobolellus* (Poc.) Carl, von welchen sie sich jedoch durch die sehr deutliche Samenrinne und Samengrube unterscheiden. Wie bei diesen (vgl. J. CARL, in *Nova Caledonia*, Zool., Vol. IV, Lief. III, S. 408-409, 1926) be-

trachte ich den breiteren Grundteil bis zum tiefen Einschnitt des Innenrandes als Coxit und den schmälern Endteil als Telopodit. — Die eigentümliche Plastik des Analsegments stellt vielleicht auch ein Gattungsmerkmal dar. Hingegen erinnern die kleine Statur, die Färbung und die Skulptur der Prozonite wiederum stark an kleine *Spirobolellus*.

Komphobolus mimicus n. sp.

(Fig. 59—64.)

Palnis: Tigershola, zwischen Shembaganur und Maryland (s. Karte, Station 8), unter der Rinde von Baumstrünken, 1650 m, 18.IV, 1 ♂ juv., 1 ♂ ad., 2 ♀♀.

Braungelb, über die Rückenmitte eine Längsreihe zusammenhängender schwarzer Flecke, die auf den Prozoniten breiter, auf den Metazoniten schmaler sind; eine verwaschene, dunkle Längsbinde über die Porenlinie und ein dunkles Band parallel zum Vorderrande des Halsschildes; bei den ♀ auch ein trapezförmiger, dunkler Stirnfleck. Auf den Seiten sind die Prozonite dunkelbraun, die Metazonite gelblich. Antennen und Beine gelb.

Statur klein. Länge: ca. 20 mm. Breite: ♂ 2 mm, ♀ 2,5 mm.

Kopf nackt, dicht grob punktiert, am grössten auf dem Scheitel. Antennen sehr kurz, zurückgelegt nur bis zur Mitte des Halsschildes reichend. Ocellenhaufen gerundet bis fünfeckig, Ocellen sehr deutlich, etwa 23 in sechs Querreihen. Scheitelfurche deutlich.

Halsschild (Fig. 59) grob eingestochen punktiert. Sein Vorderrand gegenüber den Ocellenhaufen sehr deutlich eingebuchtet. Seitenlappen kurz und breit, mit flachgerundetem Vorder- und stark convexem Hinterrand, so dass ein Seiteneck kaum angedeutet ist. Von der Einbuchtung hinter den Ocellenhaufen geht eine seichte, unregelmässige Längsfurche über den Halsschild.

Die Metazonite sind deutlich höher als die Prozonite und somit gegen diese scharf begrenzt; die Quernaht ist von einer schwachen Einschnürung der Prozonite begleitet. Skulptur der Segmente durchwegs grob: Der Rücken der Prozonite trägt grosse Gruben von Kreis-, Halbkreis-, Haken- oder Stabform, die in der Einschnürung vor der Quernaht grösser und gestreckter sind und auch dichter stehen. Der Rücken der Metazonite ist zerstreut grob

punktiert und daneben unregelmässig längsgerunzelt oder gekritzelt. Auf den Seiten, ziemlich weit unter der Porenlinie, sind die Metazonite scharf, doch nicht dicht längsgefurcht; die Prozonite tragen stark nach oben offene Bogenfurchen, die schon unterhalb des Porus in die pockennarbige Grubenskulptur des Rückens übergehen. Das Saftloch ist zwar sehr deutlich, doch kleiner als die Gruben und liegt in einiger Entfernung vor der Quernaht;

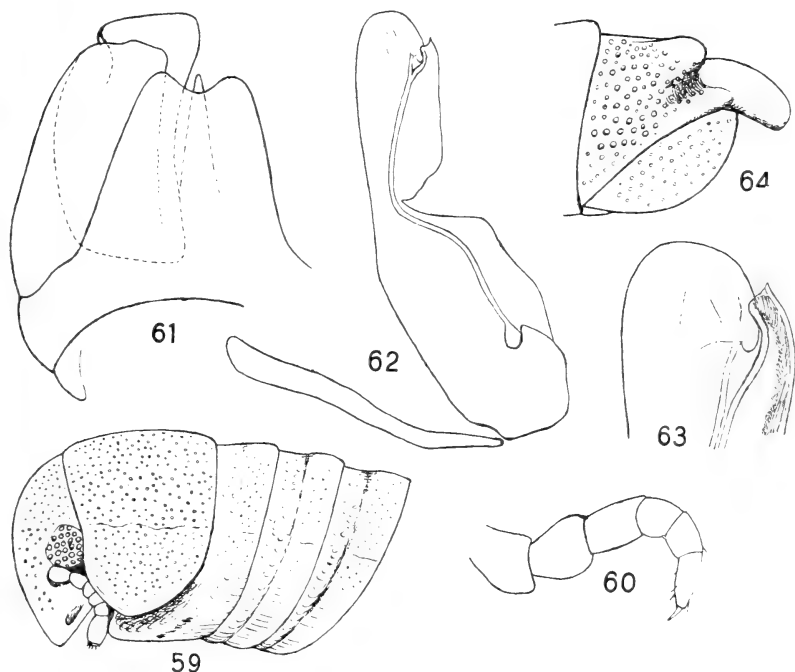


FIG. 59—64.

Komphobolus mimicus n. gen., n. sp.

Fig. 59: Kopf und die vier ersten Segmente. — Fig. 60: Sechstes Bein des ♂. — Fig. 61: Vorderer Gonopode mit Sternit, oral. — Fig. 62: Hinterer Gonopode. — Fig. 63: Ende des hinteren Gonopoden. — Fig. 64: Hinterende des Körpers.

hinter ihm geht eine scharfe Furche über den Metazonit; diese Furche findet sich in der entsprechenden Höhe auch auf den Segmenten 2—5.

Der Ringteil des Analsegments (Fig. 64) ist dichter und viel gröber punktiert als die Metazonite, zwischen den Punkten glatt und glänzend. Auf dem Rücken trägt er zwei gestreckte, glatte,

divergierende Buckel und dazwischen eine schwache Einsenkung; auch ist sein freier Rand im oberen Teil der Seiten wulstig verdickt und dabei von der Basis des Schwänzchens abgesetzt. Das Schwänzchen selber ist lang und dick, glatt, zylindrisch, leicht nach unten gebogen und unterseits an der Basis leicht ausgehöhlt. Die glatten Auftreibungen geben dem ganzen Analring ein abenteuerliches, maskenartiges Aussehen. Analklappen flach gewölbt, ohne submarginale Rinne und ohne wulstige Verdickung des freien Randes. Ihre Punktierung ist etwas sparsamer und weniger grob als jene des Ringteiles, besonders beim ♂. Überhaupt ist die ganze Skulptur der Segmente beim ♀ gröber und stärker ausgeprägt als beim ♂. Analschuppe sehr flachbogig, glatt.

Beine (Fig. 60) kurz und dick, mit je einem subapikalen Börstchen auf der Unterseite des 2., 3. und 4. und auf der Oberseite des 5. und 6., sowie einigen Börstchen auf der Unterseite des 6. Gliedes. Das ♂ hat weder Sohlenpolster noch Hüftapophysen.

Gonopoden: Der Sternit des vorderen Paares hat einen trapezoidalen Mittelfortsatz mit gestutztem und eingebuchtetem Endrand, über dessen Mitte der Kiel der Hinterfläche vorragt (Fig. 61). Die Coxite überragen den Sternit um ein geringes und sind fast gerade gestutzt. Der Telopodit endet mit einem breiten, gerade gestutzten, innen und aussen zugerundeten Lappen. Hintere Gonopoden (Fig. 62, 63) von der Form eines fast geraden, innen in der Mitte tief eingeschnittenen Bandes, das am Ende stark gerundet ist und innen einen ganz kurzen, schlauchförmigen Innenast abgibt, an dessen Grunde die Ränder der Samenrinne auseinandergehen.

Familie **Pachybolidae.**

Genus **EUCENTROBOLUS** Poc.

Syn.: *Acanthiulus*. BRÖLEMANN, H. W., Ann. Soc. ent. France, Vol. LXXII (1903), pp. 470-477, 1904. (Nec GERVAIS 1844, POCOCCO 1893, CARL 1912!)

Eucentrobolus maindroni (Bouvier).

Acanthiulus maindroni. BOUVIER, E. L., Bull. Mus. Hist. nat. Paris. T. 9, N° 6, pp. 263-266, fig. A-D, 30 juin 1903. — *Id.* BRÖLEMANN, loc. cit., 1904.

Eucentrobolus maindroni. BRÖLEMANN H. W., Rec. Austral. Museum, Vol. X, N° 6, p. 108, 1913. — *Id.*, Soc. ent. de France, Vol. LXXXIII, pp. 15, 16, 1914.

Syn.: *Eucentrobolus tamulus*. POCOCK, R. I., Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. XII, N° LXXI, pp. 528-530, Fig. III, 1-1d. November 1903.

Ein genauer Vergleich der im gleichen Jahre erschienenen Beschreibungen und Figuren des *E. maindroni* (Bouvier) und des *E. tamulus* Poc. hatte mich überzeugt, dass es sich bei diesen beiden Namen um die gleiche Art handelt. Ich vermisste jedoch in BOUVIERS Beschreibung jegliche Angabe über eine von POCOCK erwähnte Schwielle an der Unterseite des 3. Gliedes am 3. und 4. Beinpaar des ♂, die auch bei meinen Exemplaren stark entwickelt auftritt. Nach gütiger Mitteilung von Prof. Ch. GRAVIER, der den Typus von *E. maindroni* daraufhin untersuchte, besitzt auch dieser die betreffenden Schwielen. Somit ist *E. tamulus* Poc. endgültig als Synonym zu *E. maindroni* (Bouvier) zu betrachten; letzterem Namen kommt die Priorität zu.

A n a i m a l a i s : Waterfall-Estate, Kaffeepflanzung ob Attakatti, ca. 1200 m, 12.II, unter morschem Stamm, 2 ♂ ad. — Valparai, ca. 1200 m, 5.III, junge Rodung am Wegrand, trockene Bruchstücke eines ♂.

BOUVIERS Stück stammte aus den „Bergen Malabars, wahrscheinlich von den Ananimalais, jedenfalls von den Westghats“. POCOCK giebt als Fundorte an: Tinnevely (Typus) und Trivandrum, im Travancore.

Wie ich früher schon betonte, ist dies in meinem Sammelgebiet die einzige Art, die sich dem Riesenwuchs tropischer Spiroboloiden nähert, eine Waldform, die, wie der Fund bei Valparai andeutet, mit der Ausdehnung der The- und Kaffeekultur zu verschwinden droht. Die obigen Fundortangaben lassen vermuten, dass sie nach Norden hin die klimatische Grenzlinie der Palghat-Senke nicht oder nur längs der Malabarküste überschreitet, wie sie auch den rauheren, schon ausserhalb der tropisch-aequatorialen Subregion liegenden Palnis zu fehlen scheint.

Meine beiden ♂ besitzen jedes 47 Segmente wie BOUVIERS Exemplar auch, während POCOCK für seinen Typus ♂ aus dem Tiefland Travancores 51 Segmente angiebt. Letzterer misst 160 mm in der Länge und 11 mm in der Breite der mittleren Segmente. BOUVIER verzeichnet nur 123 mm Länge und 9,25 mm grösster

Breite; meine Exemplare sind 160—170 mm lang und 10 mm in der Körpermitte breit. Eine Abhängigkeit der Grösse und Segmentzahl von der Höhenlage des Standortes scheint demnach nicht zu bestehen.

Genus AULACOBOLUS Poc.

Seit ATTEMS, 1936, eine neue Art beschrieb, zählte die Gattung 7 Arten, die alle aus dem Süden Vorderindiens stammten, sodass sie als dort endemisch gelten konnte. Als solche erscheint sie auch in ATTEMS' tabellarischer Übersicht der indischen Arten (*Diplopoda of India*, p. 151, 1936). Dagegen figuriert sie in seiner Tabelle der Verbreitung der Gattungen (p. 143) sowohl in der ersten Kolonne (India = Vorderindien) als in der dritten Kolonne (Hinterindien), von welcher letzterem damals noch keine Art gemeldet war. Erst zwei Jahre später (Mem. Mus. nat., n. sér., t. VI, p. 262, 1938) beschrieb ATTEMS die erste hinterindische Art, *A. rubropunctatus*, aus Cambodja, rechnet aber wieder nur mit 6 (statt 7) bis dahin bekannten Arten und lässt 4 davon aus Indien (= Vorderindien) und zwei aus Cochinchina (!) stammen. Letztere Angabe, und offenbar auch jene von 1936 (S. 143), beruhen auf einer Verwechslung mit Cochin-Staate, an der Malabarküste, im südlichen Vorderindien, von wo SILVESTRI, 1916, zwei Arten beschrieb. Es sei also endgültig festgestellt, dass die Gattung *Aulacobolus* bis dahin in Süd-Vorderindien mit sieben und in Süd-Hinterindien mit einer Art vertreten war, wozu jetzt aus ersterem Gebiet noch drei neue Arten hinzukommen. Was die Gattung durch die Entdeckung einer neuen Art in Cambodja, 1938, an zoogeographischer Bedeutung als vermeintlicher Endemit von Süd-Vorderindien einbüsste, gewann sie an Interesse dank der Eigenart ihrer Disjunktion. Diese weist nunmehr die interessante Verbreitungslücke auf, die FR. SARASIN (*Über die Geschichte der Tierwelt von Ceylon*, 1910) durch die grossen Trapperuptionen über Mittel-Indien erklärt. In seiner Dokumentierung würde sich *Aulacobolus* den sechs Reptiliengattungen der Gruppe II c anreihen (loc. cit., S. 79). Als alte Gattung aus der Waldfauna, die den Schwerpunkt ihrer Entwicklung mit zehn lebenden Arten in Süd-Vorderindien hat, dürfte sie jedoch auch in Ceylon erwartet werden. Die Zahl solcher Zeugen einer ehemals kontinuierlichen, weiten indischen Tierverbreitung wird wohl zunehmen, wenn erst

die hinterindische Diplopodenfauna besser bekannt und systematisch revidiert sein wird. So ist beispielsweise die alte Stemmiulidengattung *Diopsiulus* (Westafrika, Ceylon, Süd-Vorderindien, Neu-Guinea) mit grosser Wahrscheinlichkeit in höheren Lagen Hinterindiens vorauszusagen, ist sie doch auch in Südindien erst durch meine Reise und dann gleich in mehreren Arten bekannt geworden (s. oben, S. 580-603). Auch *Glomeridesmidae* sind in Hinterindien zu erwarten.

In morphologisch-systematischer Beziehung ist *Aulacobolus* bemerkenswert durch die gleichzeitig scharfe Ausprägung des Gattungstypus und die starke Verwicklung der Artmerkmale, was auf ein hohes Alter der Gattung und weitgediehene spezifische Differenzierung hinweist und gleichzeitig die Schwierigkeit erklärt, unter den 11 bekannten Arten natürliche Gruppen zu unterscheiden. Selbst eine Gruppierung nach einzelnen auffallenden Merkmalen ist infolge der Übergänge recht schwierig, dürfte aber doch der richtige Weg sein, um allmählich zur Einsicht in die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten zu gelangen. Sie mag daher versucht werden, insoweit die Genauigkeit der Beschreibungen das Einordnen der Arten erlaubt.

I. Schwänzchen und Analklappen.

1. Schwänzchen fast gerade, cylindrisch, die Analklappen wenig bis mässig überragend, stumpf endend (Fig. 65): *A. gravelyi* Silv., *newtoni* Silv., *variolosus* Silv., *ejaculans* n. sp., *perfidus* n. sp., *rubropunctatus* Att.

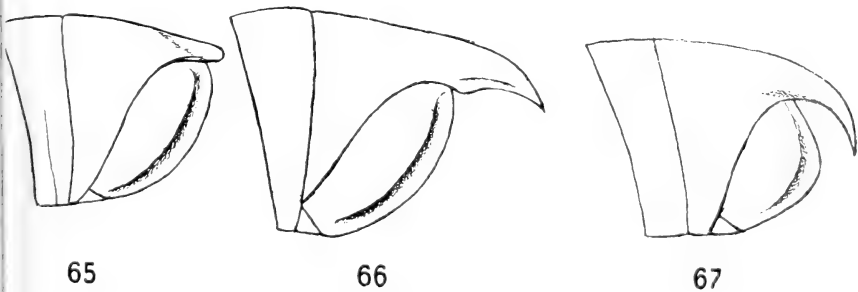


FIG. 65—67.

Genus *Aulacobolus*. Hinterende des Körpers.

Fig. 65: *A. variolosus* Silv. — Fig. 66: *A. excellens* Silv., nach SILVESTRI. — Fig. 67: *A. dysoni* n. sp. ♂.

2. Schwänzchen lang und spitz, die Analklappen weit überragend:
- fast gerade oder schwach nach unten gebogen, mehr oder weniger komprimiert (Fig. 66): *A. urocerus* Poc., *thurstoni* Poc., *excellens* Silv.;
 - stark hakenförmig nach unten gebogen, drehrund, spitz. Analklappen des ♂ nicht gleichmässig gebogen, im Profil in der Mitte stärker gerundet vorspringend (Fig. 67): *A. levissimus* Att., *dysoni* n. sp.

II. Skulptur.

- Bedeckter Teil des Prozonits (*Prozona* SILVESTRI):
 - dorsal dicht längsgestreift: *A. newtoni*, *gravelyi*, *perfidus*;
 - dorsal fast glatt (sublaevigata) oder schwach (quer-) gestreift (leviter striata): *excellens*, *variolosus*, *ejaculans*, *dysoni*, *levissimus*, *rubropunctatus*.
- Quernaht:
 - dorsal fast verwischt oder durch Skulpturgrenze ersetzt: *excellens*, *gravelyi*, *levissimus*, *perfidus*, *dysoni*;
 - dorsal auch scharf bezw. mit einer Niveau-Stufe (grösserer Durchmesser des Metazonits) zusammenfallend: *newtoni*, *variolosus*, *ejaculans*, *thurstoni*, *urocerus*.

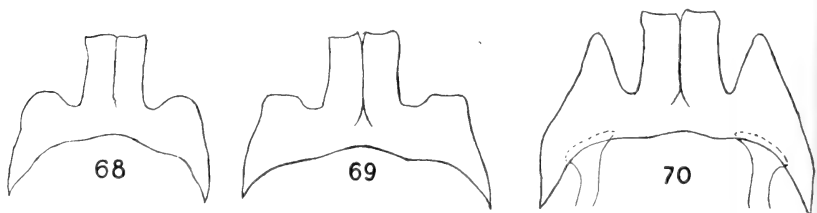


FIG. 68—70.

Genus *Aulacobolus*.

Sternocoxit des 2. Beinpaars, ♂.

Fig. 68: *A. dysoni* n. sp. — Fig. 69: *A. ejaculans* n. sp. —

Fig. 70: *A. variolosus* Silv.

III. Zweites Beinpaar des ♂.

- Sternocoxite mit hohen, spitzwinkligen Seitenschultern (Fig. 70): *A. variolosus*.

2. — mit niedrigen, gestutzten Seitenschultern (Fig. 69): *A. ejaculans*.
3. — mit niedrigen, gerundeten Seitenschultern (Fig. 68): die übrigen Arten (? *thurstoni*, ? *urocerus*).

IV. Vordere Gonopoden.

1. Coxitfortsatz lanzenspitzenförmig (Fig. 83). Telopodit sehr schlank, an der Basis durch Einfaltung von aussen zweiblättrig: *A. perfidus*.
2. — parallelseitig oder gleichmässig verjüngt (Telopodit kürzer, nicht zweiblättrig):
 - a) — schmal, bandförmig, am Ende quergestutzt, kürzer als die Coxite: *A. rubropunctatus*.
 - b) — breit zungenförmig, länger als die Coxite, am Ende gerundet und leicht eingebuchtet: *A. newtoni*.
 - c) — schmal zungenförmig, am Ende gerundet oder gestutzt-gerundet: *A. dysoni* (Fig. 71), *levissimus*.
 - d) — dreieckig, mit stumpfer oder scharfer Spitze: *A. thurstoni*, *gravelyi*, *excellens*, *variolosus*, *ejaculans*.

V. Hintere Gonopoden.

1. Innenarm ein kleiner, mit dem breiten Telopoditende verwachsener Knopf (Fig. 72): *A. dysoni*.
2. Innenarm gut entwickelt, selbständig, vom Telopoditende deutlich getrennt.
 - a) — zwei- oder mehrlappig, mit dem helmförmigen Telopoditende zusammenneigend: *A. gravelyi* (Fig. 74), *ejaculans* (Fig. 78).
 - b) — von der Basis eines langen, säbelförmigen Telopodits ausgehend: *A. excellens*.
 - c) — von einem einfachen, hakenförmigen Telopodit überragt: *A. perfidus* (Fig. 85), *newtoni*, *levissimus* (Fig. 82).
 - d) — von einem kahnförmigen Telopodit überragt: *A. variolosus*, *rubropunctatus*.

Aulacobolus dysoni n. sp.

(Fig. 67, 68, 71—73.)

Nilgiris: Coonoor, am alten Nilgiriweg, in Laubmoder, ca. 1600 m. — Hill-grove Estate, ca. 1500 m, unter morschen Strünken, I. 1927.

Düster erdgrau, die Metazonite leicht glänzend, etwas dunkler als die ganz matten Prozonite. Vorderrand des Halsschildes, Kopf und Fühler, manchmal auch das Schwänzchen und die Analklappenränder rot. Beine rein gelb.

Kleiner als die in der Skulptur ähnlichen *A. variolosus* und *A. ejaculans*. Länge etwa 60 mm; grösste Dicke: ♂ 6,5 mm, ♀ 7 mm. Segmentzahl: 45.

Kopfskulptur schwach; der Clypeus seitlich zerstreut punktiert, in der Mitte mit beiderseits gegen die feine Mittelfurche aufsteigenden Kritzeln. Stirn und Scheitel in von vorn nach hinten zunehmendem Grade netzig runzelig. Scheitelfurche scharf; keine Interocularfurche. Labralbucht seicht, mit drei Labralzähnen; 2 + 2 Supralabralporen, die paramedianen bedeutend grösser als die äusseren. Augenflecke innen zugerundet, nicht ganz so weit wie die Fühlergruben nach innen reichend.

Halsschild mit dichter Punktierung, die stellenweise in dichte Runzelung übergeht, dagegen in der Nähe des fast glatten Vorderrandes viel spärlicher wird. Vorderrand auf Augenhöhe kurz aber deutlich eingebuchtet. Seitenlappen unten regelmässig zugerundet. Der schräg absteigende, wulstige Kiel des 2. Segments, auf dem sie liegen, ist in der Mitte leicht eingebuchtet oder geschwungen, aber glatt und ganzrandig.

Prozonite dorsal dicht netzrunzelig und zwar vorn sehr fein, im letzten Drittel dagegen grobmaschiger oder mehr grubig; in der Rückenmitte ist manchmal und bei gewissem Licht in der feinen Runzelung eine Art Wirbelbildung durch feinste bogige Längsstriehelung angedeutet, die man aber nicht mit der regelmässigen Längsstreifung der vordersten Prozonitzone (Praezona) gewisser anderer Arten (z. B. *gravellyi* Silv., *newtoni* Silv., *perfidus*) verwechsle. Unterhalb der Poren sind die Prozonite wie gewöhnlich dicht schräg gestreift; die Streifung gegen die Querfurche hin schärfer, aber nach vorn hinauf in ein schwächeres, immer dichteres Netzwerk übergehend. Metazonite von etwas grösserem Durch-

messer als die Prozonite, aber dorsal doch weniger stark wulstig erhaben als bei *variolosus*; auf dem Rücken sind sie weniger als abrupte Stufe als durch eine feine Leiste und den Gegensatz der Skulpturen von den Prozoniten abgegrenzt; die Querfurche ist nur seitlich wirklich tief eingeschnitten.

Die Skulptur der Metazonite setzt sich aus Punktierung und Runzelung zusammen und zwar so, dass im vordern Körperteil mehr die groben Punkte und Punktreihen, im hintern immer mehr die Runzeln auffallen und die Skulptur überhaupt nach hinten zu

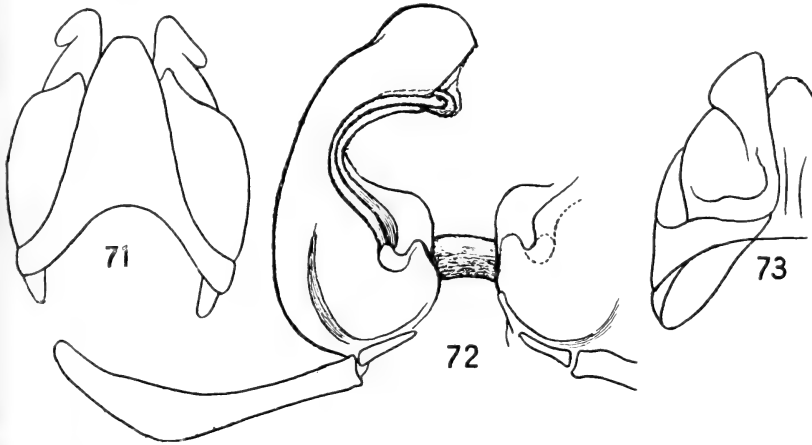


FIG. 71—73.

Aulacobolus dysoni n. sp.

Fig. 71: Vordere Gonopoden, oral. — Fig. 72: Hintere Gonopoden. —
Fig. 73: Vordere Gonopoden, aboral.

dichter, feiner und verworrener wird. Die Längsstreifung der Seiten beginnt weit unterhalb Porushöhe. Poren ziemlich gross, um etwa den Durchmesser ihres Rings von der Quernaht entfernt, hinter ihnen eine Furche auf den Metazoniten.

Analsegment hinter der fast glatten Basis zunächst dicht punktiert, weiterhin etwas gröber netzrunzelig. Das Schwänzchen nur an der Basis punktiert, dann glatt, ein fast drehrunder, spitz auslaufender und regelmässig nach unten gebogener Haken (Fig. 67), dessen Spitze etwa bis zum Niveau des oberen Klappendrittels herunterragt. Analklappen auf der Fläche gröber, ringsum feiner und dichter punktiert, der Randwulst glatt; ihm geht eine ganz seichte, namentlich oben sehr schwach ausgeprägte Sub-

marginalrinne voraus. Profil der Analklappen nach Geschlechtern verschieden: beim ♀ fast regelmässig gebogen, beim ♂ dagegen unten und oben fast gerade, etwas oberhalb der Mitte kurz gebogen und im ganzen mehr stumpf dreieckig oder parabolisch als kreisbogenförmig. Der gleiche Dimorphismus besteht auch bei *A. levisimus* Att. Für die Sternocoxite des 2. Beinpaares ♂ vgl. Fig. 68.

Die vorderen Gonopoden (Fig. 71 und 73) haben ein zungenförmiges, stark vorgezogenes Sternit mit leicht geschwungenen Seiten und gestutzt-gerundeter Spitze; auf der Hinterfläche trägt es einen stumpfen Kiel. Coxite kürzer als das Sternit, ihr apicales Inneneck schwach vorgezogen. Telopodite das Sternit deutlich überragend. Hintere Gonopoden (Fig. 72) von sehr einfachen Umrissen: Ein Innenarm ist nicht abgesetzt; die Samenrinne endet als Häkchen in einem runden Knopf der ganz im Endteil aufgeht, mit dessen geradem Innenrand er durch einen membranösen Saum verbunden ist. Der Endteil selber entbehrt jeder Gliederung, Lappen- oder Zahnbildungen und ist apical regelmässig zugerundet, mit geradem Innenrand.

Aulacobolus graveleyi Silv.

SILVESTRI, F., Rec. Indian Mus., Vol. XII, Pt. I, No 5, pp. 43-45, Fig. III 1-9, 1916.

Die Typen stammten vom Cochin-Staate (Kavalai, 1300—3000 m) und nicht aus den Palnis, wie ATTEMS, 1936, aus Versehen angiebt. Da mir Material von Trivandrum vorliegt und ich die Art selber bei Attakatti, am Nordrand der Anaimalais sammelte (aber nicht in den Palnis), so ist es wahrscheinlich, dass sich ihr Wohngebiet auf das ganze waldige Bergland von der Südspitze der Halbinsel bis zur Palghat-Ebene im Norden und zum Vattavadai-Tal im Nordosten erstreckt.

Dass sich in diesem weiten Areal geographische Rassen ausgebildet haben, ist wahrscheinlich. Ohne Einsicht der Typen und mit dem vorliegenden Material lassen sich nur gewisse Unterschiede unbestimmten Charakters zwischen den südlichen, mittleren und nördlichen Fundorten feststellen, für welche ich die neutrale Bezeichnung Varietät gebrauche:

Var. *fergusoni* n. var.

(Fig. 74.)

Trivandrum, im südlichen Travancore (H. FERGUSON, leg.),
British Museum, 1 ♂, 2 ♀♀.

Verglichen mit SILVESTRIS Beschreibung der Exemplare aus
Cochin, halte ich folgende Merkmale für die südliche Form fest:
Die Seitenlappen des Halsschildes sind gleichmässiger zugerundet,
ohne Andeutung eines Vorderecks. Der freie Prozonittel (Meso-
zona SILVESTRI) ist dorsal vor allem durch feine Furchen netzartig

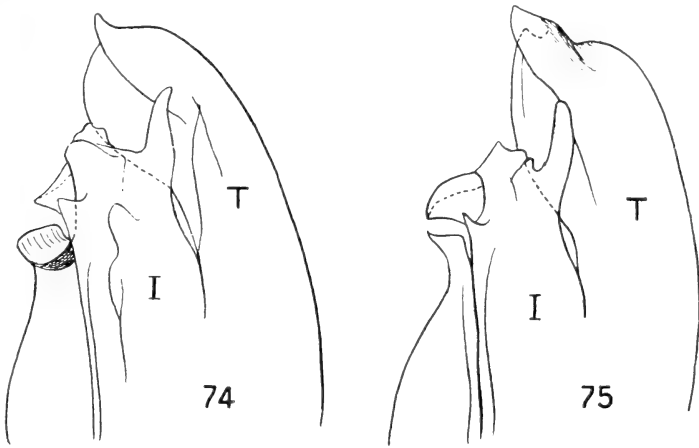


FIG. 74, 75.

Aulacobolus graveyi Silv. ♂.Fig. 74: Var. *fergusoni* n. var. Endteil des hinteren Gonopoden.Fig. 75: Var. *septentrionalis* n. var. Endteil des hinteren Gonopoden.

skulptiert und nur ganz hinten unregelmässig punktiert. Das
Sternit der vordern Gonopoden endet mit etwas stumpferer Spitze
(? individuell). An den hinteren Gonopoden (Fig. 74) weist der
Innenarm I eine etwas stärkere Lappen- und Faltenbildung auf
als in der entsprechenden Figur von SILVESTRI (loc. cit., Fig. III 9).

Var. *septentrionalis* n. var.

(Fig. 75.)

An animalais: Attakatti und Umgebung, 1000—1200 m,
♂♂, ♀♀ (CARL leg.).

Bei gleicher Segmentzahl (51 oder 52) ist die Statur der Anaima-

lais-Form in beiden Geschlechtern bedeutend kleiner: ♀ 85—90 × 9 mm; ♂ 65—75 × 7—7,5 mm (gegen 120 × 11 mm beim ♀ des Typus von Cochin). Hierin kommt offenbar der Einfluss der Höhen-, vielleicht auch der Randlage des nördlichen Standortes zum Ausdruck.

Der Halsschild ist seitlich gleichmässig zugerundet. Die Skulptur der Mesozona nähert sich den Angaben von SILVESTRI, indem sich die feine dorsale Querrieselung auf eine schmale vorderste Zone beschränkt, während der Rest punktiert ist. An den vorderen Gonopoden ist der in einer für die Art charakteristischen Weise seitlich abgehende, stumpfe Fortsatz des Telopodits stärker entwickelt. An den hinteren Gonopoden endet der Telopodit in Form eines Kahnes (Fig. 75) mit zwei ungleichen, spitzen Kielflügelchen an Stelle der Rundung und des lanzettlichen Anhangs jenes der beiden südlicheren Formen.

Aulacobolus ejaculans n. sp.

(Fig. 69, 76—79.)

Anaimalais: Shola am Berg ob Resthouse Attakatti, ca. 1200 m, unter Borke, ♂♂, ♀♀, 26.II. — Valparai, Hügel ob Naduar-Estate, ca. 1300 m, frische Waldlichtung unter Holz, 1 ♀, 9.III.

Länge: 80—90 mm. Dicke: ♂ 7 mm, ♀ 7,5—8,5 mm.

Segmentzahl: ♂ und ♀ 46.

Farbe der Prozonite ein mattes, düsteres erdgrau; Metazonite dunkler, mit fettglänzender Runzelung; Fühler und Beine heller oder dunkler braunrot.

Die Art stimmt in den äusseren Formen, in der Skulptur und in der scharfen, stufenartigen Abgrenzung der Metazonite gegen die Prozonite so gut mit *A. variolosus* überein, dass sich SILVESTRI und ATTEMS' Beschreibung des letzteren fast wörtlich auf sie übertragen lassen. Auch in meinem Material liessen sich die beiden Arten nach den ♀ allein nicht auseinanderhalten. Sie bewohnen übrigens nicht das gleiche Massiv, und die Sexualcharaktere des ♂ geben scharfe Unterscheidungsmerkmale ab.

Die vorderen Gonopoden (Fig. 76, 77) haben einen noch schlanker vorgezogenen, am Ende ganz schmal zugerundeten Steinfortsatz; die hinteren (Fig. 78) erinnern weniger an jene von *variolosus* und dafür mehr an jene von *gravelyi* Silv.; sie sind bre

und gedrungen, ihr Endteil ist verkürzt, helmartig zugerundet und bis zur Begegnung mit dem ebenfalls kurzen und breiten Innenarm (I) zurückgebogen. An letzterem wird der gestutzte, breite und krausige Endrand nur von einem Lappen (Z) überragt.

Am Sternocoxit des 2. Beinpaars des ♂ (Fig. 69) sind die „Schultern“ weder hoch und fast spitz vorgezogen wie bei *variolosus*, noch breit gerundet wie bei den übrigen Arten, sondern mässig hoch, gut abgehoben und dabei breit gestutzt, mit gerundeten Ecken, eine Art Mitteltypus darstellend.

Subsp. *vallensis* n. subsp.

(Fig. 80.)

Travancore: Grosser Wald im oberen Vattavadai-Tal, ca. 1850 m (s. Karte, Station 5), ♂ ad., ♀ ad.

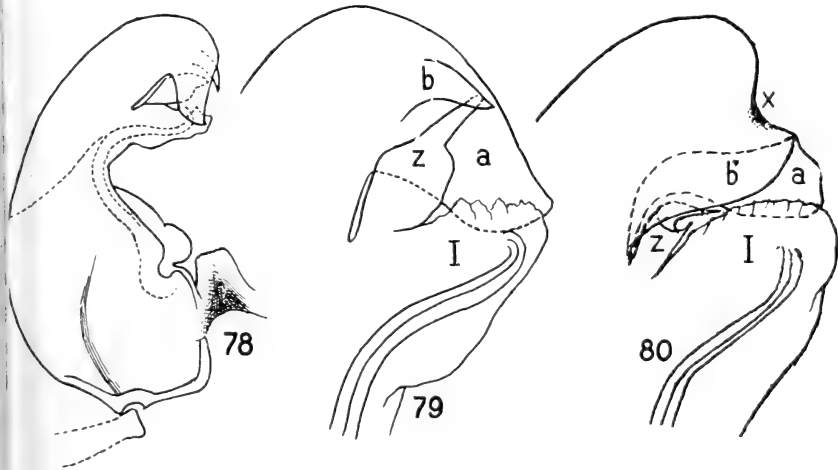
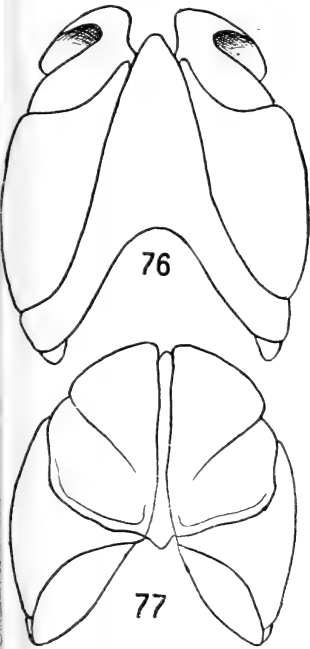


FIG. 76—80.

Aulacobolus ejaculans n. sp. ♂.

Fig. 76: Vordere Gonopoden, oral. — Fig. 77: Vordere Gonopoden, aboral. —
Fig. 78: Hinterer Gonopode, aboral. — Fig. 79: Endteil desselben, oral. —
Fig. 80: Subsp. *vallensis* n. subsp. Endteil des Telopodits, oral.

Segmentzahl: ♂ und ♀ 46.

Grösste Dicke: ♂ 7 mm, ♀ 7,5 mm.

Das ♂ dieses isolierten Fundortes ist durch den helmförmigen Endteil des hinteren Gonopoden (Fig. 80) gekennzeichnet. Während dessen Lappen *a* und *b* bei der Hauptform sehr ungleich sind, haben hier beide die Form breiter Flügel, die den Endrand des Innenarms I zwischen sich fassen. Oberhalb der Stelle, wo sie sich vereinigen, bei \times , ist der Helmrand tief eingedrückt, wodurch der Endteil im Profil an einen Mopskopf erinnert. Am Innenarm ist der Zapfen *Z* kürzer als bei der Hauptform, an seiner Basis halb eingerollt und dann in zwei ungleiche Spitzchen ausgezogen.

Möglicherweise haben wir es bei diesen beiden Formen mit Gliedern eines ausgedehnteren geographischen Rassenkreises zu thun.

Biologisches: Der Name *ejaculans* bezieht sich auf eine biologische Eigentümlichkeit, die diese Art offenbar mit ihren Gattungsgenossen teilt und auf die ich schon in meiner biogeographischen Skizze der südindischen Massive (Le Globe, 1930, S. 65—66) hingewiesen habe. Die Art vermag bei starker Reizung (z. B. gewaltsame Streckung der Spirale) ihren Wehrsaft aus vielen Poren gleichzeitig und batterieartig auf mehr als 30 cm Entfernung dem Angreifer entgegenzuspritzen und bei diesem eine heftige Hornhautentzündung zu verursachen, wenn der Saft ihm in's Auge gelangt. Die Bedeutung und die Stärke der Entladung mag dem Umstand entsprechen, dass beim erzwungenen Abrollen der Spirale durch Zug von ihren beiden Enden aus ein besonders starker und ungewohnter Reiz auf die ganze Körperlänge ausgeübt wurde, so dass neben der Reflexwirkung offenbar auch der mechanische Blut- und Gewebedruck auf die Wehrdrüsen als Ursache ihrer simultanen Entleerung in Frage kommt (man vergleiche hierüber VERHOEFF, *Diplopoda*, in: Bronns Kl. u. Ordn. des Tierr., Bd. V, 2. Abt., S. 1024—1028).

Aulacobolus variolosus Silv.

(Fig. 65, 70.)

- A. variolosus*. SILVESTRI, F., Rec. Indian Mus., Vol. XI, pp. 46-48. Fig. V, 1916. — ATTEMS, C., Mem. Indian Mus., Vol. XI, p. 309. Fig. 91 *a, b, c*, 1936.

Palnis: Osthang, zwischen Neutralsattelle und Kodaikanal, 1800—2100 m (SILVESTRI, ATTEMS). — Ebendort: Maryland und Tigershola, ca. 1600 m (s. Karte, Station 8 und 9), ♂♂ ♀♀. — Nordhang, Kukkalschola, ca. 1900 m (s. Karte, Station 3), 1 ♀ (J. CARL, leg., IV. 1927).

Bemerkenswert ist bei dieser Art die Lokalisierung auf einem kleinen Teil des Palmismassifs mit Ausschluss der höchsten Lagen. Segmentzahl sehr konstant; von allen Sammlern sind 46 Segmente gezählt worden.

Länge: gegen 80 mm. Grösste Dicke: ♂ 7 mm, ♀ 8 mm.

Aulacobolus levissimus Att.

(Fig. 81, 82.)

ATTEMS, C., Mem. Indian Museum, Vol. XI, p. 310, Fig. 92 a-f, 1936. Syn.: *Titsonobolus uncopigus*, ♀. CHAMBERLIN, R. V., California Public. Zool., Vol. XIX, pp. 396-397, pl. XXVIII, Fig. 29, 30. 1930. — ATTEMS, C., loc. cit., p. 314. 1936.

Nilgiris: ♂, ♀ (ATTEMS). — Id., Coonoor, C. A. KOFOID leg. (CHAMBERLIN), ♀♀. — Coonoor, ca. 1500—1600 m, alter Nilgiriweg und Hillgrove-Estate, unter faulen Strünken, ♂♂, ♀♀, XII. 1926 und I. 1927 (CARL leg.).

ATTEMS hat CHAMBERLINS *T. uncopigus* zu den undeutbaren Arten gestellt. Dass ihm die Ähnlichkeit des von CHAMBERLIN recht genau beschriebenen Weibchens mit seinem *A. levissimus* nicht auffiel, mag überraschen. Mein am eigentlichen Fundort des *A. uncopigus* (Ch.) gesammeltes Material lässt keinen Zweifel darüber bestehen, dass das ♀ von *A. levissimus* schon von CHAMBERLIN beschrieben worden war. Der Gattungsname *Titsonobolus* ist natürlich hinfällig, und wenn ich für die Art ATTEMS' Name gebrauche, so geschieht es, weil unter ihm erst das ♂ beschrieben wurde, das mir den Zusammenhang erklärte. Bei Coonoor leben zwei *Aulacobolus*-Arten mit hakig nach unten gebogenem Schwänzchen: *A. levissimus* Att. und *A. dysoni* n. sp., die nach den Gonopoden ganz sicher, aber auch schon nach Färbung und Skulptur leicht auseinander zu halten sind.

Beim lebenden *A. levissimus* geht der dorsale Teil der Prozoniten hinten in rot über, das Analsegment ist rosa- bis kirschrot, die Beine sind schmutzigweiss bis graugelb. Schon ATTEMS' Angaben

über die Dicke liessen einen ungewöhnlich grossen Unterschied in der Statur der beiden Geschlechter erkennen, was meine Messungen nun auch in Bezug auf die Länge ergeben. Maximale Länge: ♂ 55 mm, ♀ 75 mm. Dicke: ♂ 5,7, ♀ 7,5 mm.

Segmentzahl: 46 (1 ♂ und 1 ♀) oder 47 (7 ♂ und 3 ♀).

Im Vergleich mit ATTEMS' Beschreibung und Abbildung lässt mein Material folgende Unterschiede erkennen, die teils auf indi-

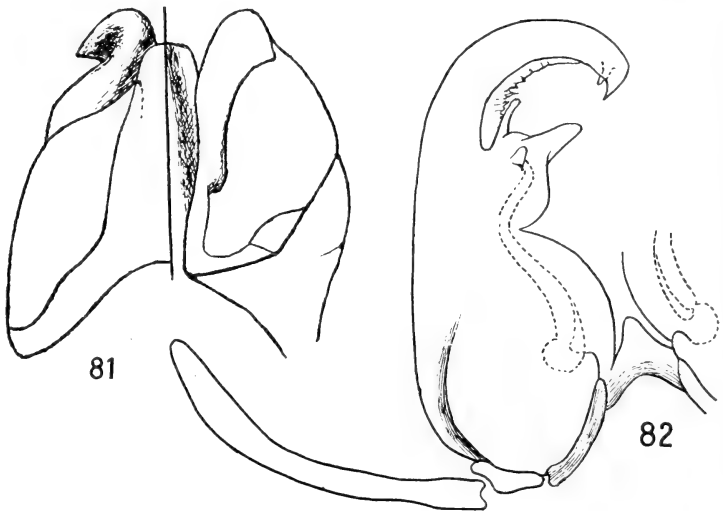


FIG. 81, 82.

Aulacobolus levissimus Att. ♂.

Fig. 81: Vordere Gonopoden, links oral; rechts aboral.

Fig. 82: Hinterer Gonopode.

viduelle oder geographische Variation, teils auf verschiedene Präparations- und Zeichnungstechnik beruhen können, ohne dass daraus für die Originalbeschreibung der in solchem Falle so beliebte VERHOEFF'sche Vorwurf der Ungenauigkeit erwachse:

In beiden Geschlechtern ist das Schwänzchen von der Basis bis zur Spitze gleichmässiger verjüngt und schärfer zugespitzt als in ATTEMS' Figur 92 a, etwa wie in meiner Figur 67 für *A. dysoni* n. sp. oder in CHAMBERLINS Figur 30. Letztere giebt auch die fast regelmässige Kreisbogenkurve im Profil der Analklappen des ♀ richtig wieder, während ATTEMS seinerseits das mehr parabolische Profil der männlichen Klappen richtig zeichnet und beschreibt, dabei aber den allerdings unerwarteten geschlechtsdimorphen Charakter

dieses Merkmals ganz übersehen zu haben scheint. Ich kann ihn ebensowohl bei *A. levissimus* als bei dem ebenfalls mit einem hakig heruntergebogenen Schwänzchen versehenen *A. dysoni* n. sp. feststellen.

ATTEMS' Angabe, dass die beiden Sternite des 2. Beinpaars des ♂ in der Medianlinie getrennt bleiben und seine entsprechende Abbildung 92 *b* beziehen sich offenbar auf einen Ausnahmefall; in der Regel sind sie verwachsen, und nur bei durchfallendem Licht ist noch eine mediane Naht zu erkennen.

An den vorderen Gonopoden (Fig. 81) ist der Sternitfortsatz apical eher gestutzt als gerundet, hinten median stumpf gekielt, und die Coxite sind weniger deutlich geschultert. An den hinteren Gonopoden (Fig. 82) ist der Coxiteil breiter, der Endteil regelmässiger gebogen und innen, bis kurz vor der Spitze, mit einer krausen Membran gesäumt (in ATTEMS' Figur durch Zähnelung angedeutet).

Aulacobolus newtoni Silv.

Anaimalais: Attakatti, 1000—1100 m, Wald und Kaffeepflanzung, II. 1927, ♂♂, ♀♀. — Valparai, unter morschem Holz, sehr verbreitet, III. 1927.

Palnis: Maryland und Tigershola, 1600—1800 m, IV. 1927. — Tandikudi, 1500 m (s. Karte, Station 10), 23.IV. und Kukkalshola, 2000 m, 1.IV.1927, ♂♂, ♀♀.

Länge: ♂ 80—90 mm, ♀ 65—90 mm. Dicke: ♂ 7,5—8,5 mm, ♀ 8—9,5 mm. Es bestätigt sich somit an meinem reichen Material, dass die beiden Geschlechter fast die gleiche Statur besitzen.

Segmentzahl: 48—51, am häufigsten 50. Manchmal haben alle erwachsenen Exemplare der gleichen Kolonie dieselbe Segmentzahl.

In der Skulptur ist die Längsstreifung des dorsalen vorderen Prozonitteils sehr konstant. Jene des freien Prozonitteils (Mesozona) dagegen lässt drei Typen erkennen: Im einen Fall handelt es sich um gebrochene und anastomosierende Bogenstreifen, mit Andeutung eines halben „Wirbels“ in der Rückenmitte (Attakatti und Kukkalshola). Häufiger ist der Streifencharakter in einer groben lederartigen Runzelung aufgegangen, und diese kann schliesslich durch eine runzlige Punktierung ersetzt sein; es scheinen hier Standortsvarietäten (keine geographischen Rassen) vorzuliegen. Immer wird die Skulptur erst gegen die Quernaht hin gröber.

Desgleichen sind die Metazonite bald glatt, bald, besonders im vordern und hintern Körperteil, zerstreut punktiert und mehr oder weniger dicht längsgekritzelt, auf keinen Fall „tief gefurcht“ wie ATTEMS (1938, p. 262) sagt. *A. newtoni* gehört also zu den Arten mit schwach und fein skulptierten Metazoniten.

Es liegt kein Grund vor, die Art speziell mit *A. thurstoni* (Poc.) zu vergleichen, wie es SILVESTRI tut.

Aulacobolus perfidus n. sp.

(Fig. 83—85.)

Anima lais: Valparai, 1100 m, unter faulem Holz, III. 1927, 3 ♂.

♂ Prozonite vorne grauweiss, nach hinten in erdgrau übergehend. Metazonite kastanienbraun, mässig glänzend. Beine hell gelbrot, die zwei Basalglieder etwas dunkler. Kopf und Fühler rotbraun.

Länge: ca. 80 mm. Grösste Dicke: 6,5 mm.

Segmentzahl: 51.

Kopf mit breiter, seichter Labralbucht, die bei zwei Exemplaren drei sehr kleine Labralzähne trägt, beim dritten aber ganz glatt ist. Clypeus mit ganz feiner, nur ganz vorn etwas tieferer Medianfurche und mit gegen diese aufsteigenden Kritzeln; seitlich ziemlich grob lederartig runzelig. 2 + 2 Supralabralporen, die äusseren sehr klein. Stirn glänzend und fast glatt, der Scheitel matter, fein lederartig. Scheitelfurche fein; keine Interocularfurche. Augenflecken etwas weiter auseinanderliegend als die Antennengruben.

Halschild dorsal fast glatt, seitlich unten fein lederartig; Seitenlappen regelmässig symmetrisch zugerundet. Der Seitenkiel des 2. Segments gerade, grobrunzelig, aber von den Streifen nicht eingeschnitten.

Der bedeckte Vorderteil des Prozonit (Prozona) dorsal mit dichter, regelmässiger Längsstreifung wie bei *gravelyi* und *newtoni*; der freie Teil (Mesozona) vorn ganz fein lederartig, dann immer deutlicher dicht punktiert, die Punkte seicht und ungleich gross, die grösseren grubchenartig; unterhalb des Porus setzt sofort die schräge Furchung an, vorn sehr fein, netzartig, aber auch gegen die Querfurche hin nicht stark ausgeprägt. Metazonite glatt und glänzend oder, wenn undeutlich skulptiert, mit sehr zerstreuten

feinen Punkten und sehr oberflächlicher Längskritzlung; die gewöhnliche Längsstreifung ist auch fein und beginnt ziemlich weit unterhalb des Porus. Quernaht dorsal sehr schwach, auf den letzten 8 bis 10 Segmenten kaum sichtbar. Analsegmente sehr fein lederartig bis glatt. Sternite dicht und scharf quergestreift. Analschuppe stumpf. Klappen mit undeutlicher submarginaler Rinne und einem unten niedrigen, nach oben immer höheren Randwulst,

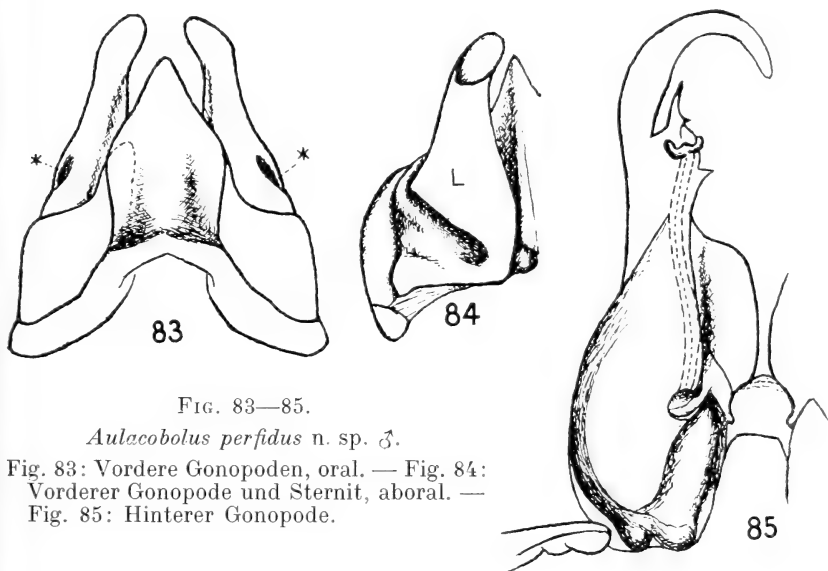


FIG. 83—85.

Aulacobolus perfidus n. sp. ♂.

Fig. 83: Vordere Gonopoden, oral. — Fig. 84: Vorderer Gonopode und Sternit, aboral. — Fig. 85: Hinterer Gonopode.

der aber nicht scharf abgesetzt ist. Schwänzchen gerade und stumpf, die Analklappen um etwa ein Millimeter überragend.

Beine des ♂ ohne Tarsalpolster; wenn der Tarsus der vordersten Paare unterseits schwielig verdickt ist, so endet die Schwiele nicht in einem Zähnen. Dafür fällt bei gewissen ♂ auf den meisten Beinpaaren auf der Unterseite der basalen und mittleren Glieder ein glatter oder warzig rauher Callus auf, und dann erscheinen die Beine plumper und mehr perlschnurartig gegliedert als gewöhnlich in der Gattung.

Sternocoxit des 2. Beinpaars des ♂ mit mässig hohen, gerundeten Schultern.

Die Gonopoden beider Paare für die Art sehr typisch ausgebildet. Die vorderen (Fig. 83 und 84) sind ausgezeichnet durch

stark entwickelten, lanzenspitzen-ähnlichen, hinten stumpf gekielten Sternitfortsatz und durch die schlanke Form der langen und geschwungenen Telopodite, die das Sternit weit überragen. In seiner basalen Hälfte ist das Telopodit durch eine vom Aussenrand eindringende Falte (Fig. 83, *) in zwei ungleiche Blätter gespalten, deren inneres, hinteres (Fig. 84, L) rechtwinklig begrenzt ist und wie ein Fensterladen über das vordere äussere hergeklappt erscheint. Coxite mit breiten, flachen Schultern, median nur schwach vorgezogen, kaum über die Mitte des Sternitfortsatzes hinausreichend (in Fig. 83, punktiert). Der apikale Haken des Telopodits (2. Glied, nach VERHOEFF) ist nur von hinten sichtbar, flach, elliptisch, mit leicht geschwärtzter Spitze.

An den hinteren Gonopoden (Fig. 85) ist das Coxit stark aufgerichtet, birnförmig, mit kurzer, schräger Grenze gegen das Telopodit; letzteres schlank, mit einem sehr regelmässigen Haken endend. Innenarm kurz, schwach abgesetzt, distal in eine dornartige Spitze ausgezogen, am Innenrand mit zwei Zähnen und dazwischen, auf der Fläche, mit einem häutigen Doppelnäpfchen am Ende der Samenrinne. Sternit breit herzförmig.

A. perfidus gehört hinsichtlich Skulptur zu den glattesten Arten. Den vorderen Gonopoden nach steht sie ziemlich isoliert da; die hinteren Gonopoden fallen durch die Streckung des Basalteils auf, der sich geradlinig in das zahn- und lappenlose, hakige Telopodit fortsetzt; in letzterem Punkte besteht Ähnlichkeit mit *A. excellens* und *A. newtoni* Silv.

Ordnung **CAMBALOIDEA**

Genus **GLYPHIULUS** Gerv.¹

Glyphiulus nubilus n. sp.

(Fig. 86—95.)

Anaimalais: Attakati, xerophil, IV. 1927, 1 ♀.

♀ ad. Breite der Metazonite: 0,9—1,1 mm.

Segmentzahl: 70, die zwei letzten beinlos.

Färbung trüb weissgelb; Antennen und Beine weisslich. Jederseits der hellen Rückenmitte läuft eine verwischte dunkle Binde,

¹ Vgl. Nachtrag, S. 741, und ATTEMS' Ausführungen in Mém. Mus. d'hist. nat. (n. s.) T. VI, p. 263-265, 1938.

die oben von der vierten, unten von der zweiten Kielreihe begrenzt wird und die einzelne helle Punkte und Höcker einschliesst; am Halsschild, im Bereich seiner vorderen Kiele, jederseits ein dunkler Fleck, die ihn durchsetzenden 3 oder 4 Kiele jedoch hell. Ein queres Band über den Scheitel und der Augenfleck schwarz.

Kopf glatt; 3 Labralzähne. Im Augenfleck 12 Ocellen von etwas verschiedener Grösse und ziemlich unregelmässiger Anordnung. Fühler (Fig. 88) mit dickem 5. Gliede, daher deutlich keulig, nach

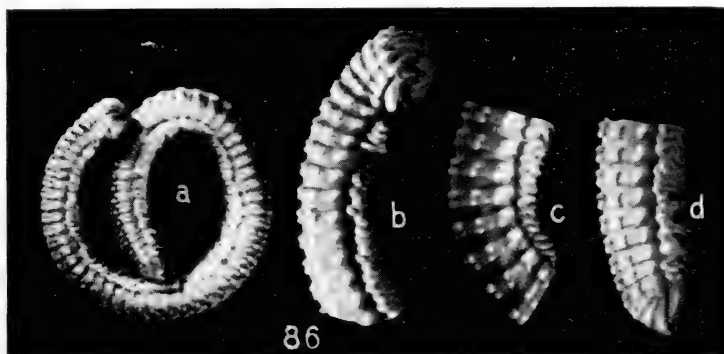


FIG. 86.

Glyphiulus nubilus n. sp. ♀.

a, das ganze Tier, $\times 3$; *b*, *c*, *d*, Fragmente des vorderen, mittleren und hinteren Körperteils, $\times 9$.

hinten in Schutzstellung zurückgelegt (Fig. 86 *b*) bis zum 4. Segment reichend. Am Gnathochilarium (Fig. 89) ist das Promentum beborstet, am Ende zwischen den Innenecken der Zungenplatten eingesenkt; Mentum unborstet. Innentaster mit 4, Mittel- und Aussentaster mit 8 Sinneszäpfchen.

Halsschild (Fig. 87) querelliptisch; die Fläche trägt im vorderen Teil 10 längere, ungeteilte Kiele, im hinteren, kürzeren Teil 9 Kiele, von denen 7 durch eine Einschnürung in je zwei Höcker geteilt sind, während die zwei äussersten (1 und 9) sich mit ihrem Vorderende dem Hinterende der entsprechenden Kiele des Vorderteils anlegen und mit ihnen einen leicht geknickten, wulstigen Seitenrand vortäuschen. Für die wahrscheinlich artcharakteristische Lage und Richtung der Kiele beider Reihen, den Grad ihrer Alternanz usw. sei auf die etwas schematisch gehaltene Figur hinge-

wiesen. Der eigentliche Seitenrand des Kieles ist ein fast senkrecht heruntergedrücktes, glattes Bändchen, an das sich die Basis der zurückgelegten Fühler seitlich anlegt, während der äusserste Halsschildkiel ($\frac{1}{1}$, $\frac{10}{9}$) und die in gleicher Höhe ihm folgenden, stark ausgebildeten untersten Kiele der Segmente 2, 3 und 4 (Fig. 86 a; Fig. 91, II 1 und III 1) eine Art Schutzdach für die Fühler bilden, wie es für keinen andern Glyphiulinen bisher erwähnt ist.

Metazonite mit 9 Paaren hintereinander stehender und daher

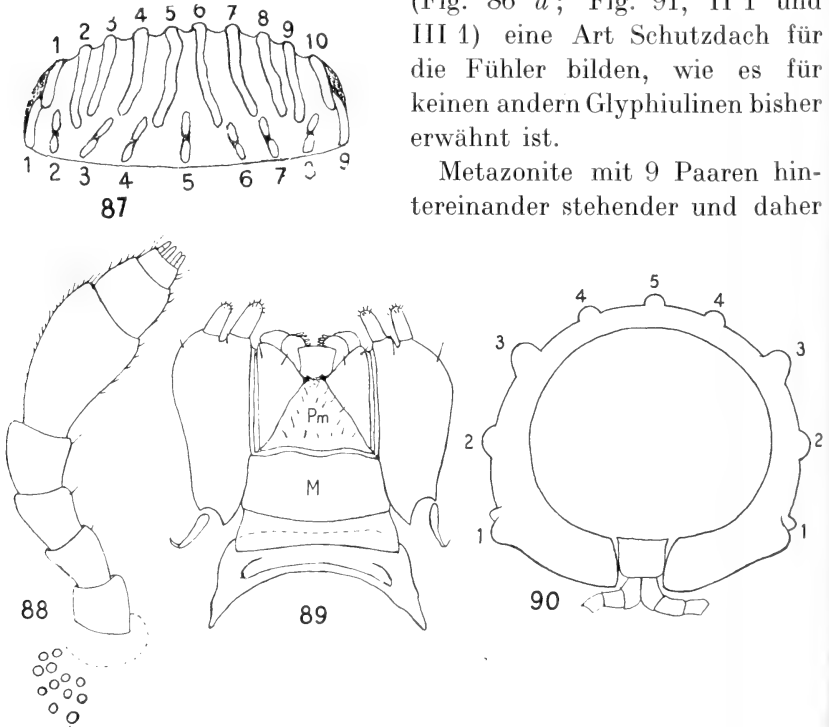


FIG. 87—90.

Glyphiulus nubilus n. sp. ♀.

Fig. 87: Halsschild von oben: 1—10, vordere; 1—9 hintere Kiele, etwas schematisch. — Fig. 88: Antenne und Ocellen. — Fig. 89: Gnathochilarium. M, Mentum; Pm, Promentum. — Fig. 90: Segment aus der Körpermitte, von vorn, mit den Kieien 1—5—1, schematisch.

ebenso viele quergeteilte Kiele darstellender Höcker (Fig. 90 und 91). Von diesen kielartigen Höckerpaaren sind die drei dorsalen, 4, 5, 4 am schwächsten entwickelt, von zwei leicht komprimierten, fast gleichen Lappchen gebildet; jene der Reihe 2 sind etwas grösser; bedeutend stärker ist die 3. Reihe, mit dem vom 5. Segment an vergrösserten, knopfförmigen, porusführenden vorderen

Tuberkel. Die unterste Reihe ist ebenfalls stark ausgebildet, und dabei sind ihre beiden Höcker ungleich, der vordere rundlich, der hintere mehr kegelförmig und schräg nach oben gerichtet, so dass in dieser Reihe eine Art Staffelung der Kiele zustande kommt; auf Segment 5—10 bilden der rundliche vordere und der schräg aufsteigende hintere Höcker der Reihe 1 einen deutlichen Winkel miteinander; auf dem etwas komprimierten Segment 4 ist der hintere beinahe unterdrückt, der vordere verlängert; auf Segment 2

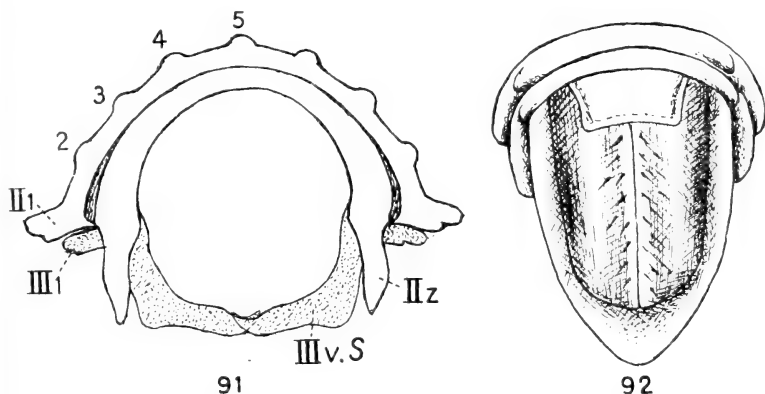


FIG. 91, 92.

Glyphiulus nubilus n. sp. ♀.

Fig. 91: II, 2. Segment, von vorne, mit seinen Kielen 1—5 und seinem ventralen Zapfen (Z). — III 1 und III v.S., unterste Höcker und ventrale Spangen des 3. Segments. — Fig. 92: Körperende, ventral.

und 3 endlich (Fig. 86 *b* und 91) bilden die Höcker einen fast wagrecht abstehenden, schwach zweilappigen Seitenflügel, der die distalen Glieder der Antenne überdacht und an die Verhältnisse bei gewissen Polydesmiden erinnert.

Die Prozonite sind nur ganz vorn glatt, im übrigen von einer sehr deutlichen, polygonalen Zellenstruktur und dazu im freien Teil mit flachen, geraden oder gegabelten Längsrippen. Die Metazonite sind gegen die Prozonite scharf abgesetzt, von deutlich grösserem Durchmesser, zwischen den Kielen mit ziemlich grober, stellenweise in Runzeln übergehender Körnelung.

Die letzten Körpersegmente deutlich komprimiert; Analsegment dorsal mit schwachen Spuren zweier Längsbeulen; sein Endrand das obere Ende der Analklappen als schmal zugerundetes

Schwänzchen (Fig. 92) deutlich überragend. Analschuppe trapezförmig; Endrand und Seitenränder leicht concav (die Schuppe also keineswegs wurstförmig, wie von ATTEMS für *Gl. (P.) ceylanicus* abgebildet).

Die Morphologie des ventralen Teils der vordersten Segmente des ♀ (Fig. 91) bestätigt ATTEMS' Angaben für *Gl. ceylanicus*. Die Rückenspanne des 2. Segmentes steigt jederseits mit einem starken

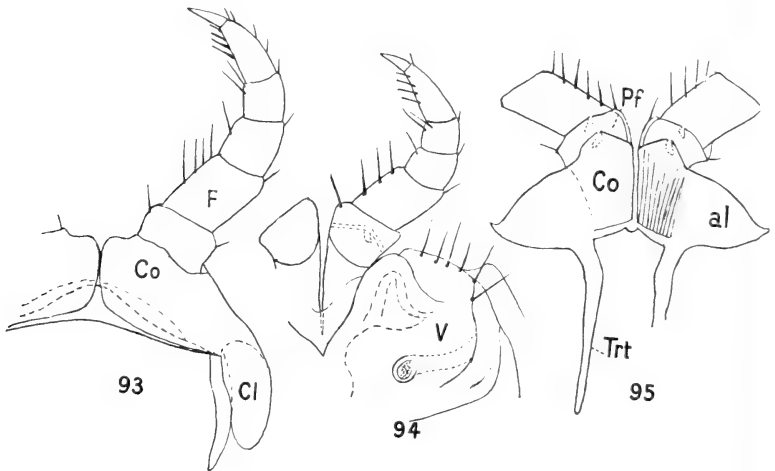


FIG. 93—95.

Glyphiulus nubilus n. sp. ♀.

Fig. 93: Erstes Bein. Co, Coxit; Cl, Coxitlappen. — Fig. 94: Zweites Bein, von hinten und Vulve V. — Fig. 95: Basis des zweiten Beinpaars von vorn. Co, Coxa; al, flügelartige Erweiterung der Coxa; Trt, Stütze; Pf, Praefemur.

Zapfen (II z) senkrecht bis zum Niveau des Bauches herunter; jene des 3. Segmentes (III v. S.) hat längere lamelläre Ventralspannen, die sich an ihren Enden in der Bauchmitte begegnen, jedoch nicht verwachsen.

Das erste Beinpaar von *Gl. nubilus* (Fig. 93) erinnert an jenes von *Gl. (Formosoglyphius) tuberculatus* Verh. (loc. cit. Fig. 8), hat aber kürzere Femora und basalwärts parallel zu den Tracheentaschen in einen Lappen (Cl) vorgezogene Hüften. Am 2. Beinpaar (Fig. 95) fällt vorne eine starke Überschiebung der Hüfte über das Praefemur auf, wie in VERHOEFFS Abbildung 9, die nach der Figurenerklärung dem *Gl. (F.) tuberculatus* Verh., nach Citat und

Beschreibung im Text aber dem *Podogl. jonesii* Verh. angehören würde; für *Gl. nubilus* dürfte die flügelartige Erweiterung (Fig. 95, al) der Hüften charakteristisch sein. Im übrigen hat der Vergleich nur einen Sinn, wenn die Geschlechtsreife der ♀, wie im Fall von *Gl. nubilus*, durch den Ausbildungsgrad der Vulven (Fig. 94) sichergestellt ist. Auch der systematische Wert anderer Merkmale, wie z. B. der Segmentzahl, ist an diese Bedingung geknüpft. Unsicherheit in Bezug auf die Reife, der Umstand dass gewisse Glyphiulinen nur oder vorwiegend nach ♂♂, andere nur nach möglicherweise unausgewachsenen ♀♀ beschrieben wurden, und die Überschätzung des systematischen Wertes gewisser Merkmale, die zur Einführung unnützer Gattungsnamen führte¹, machen die Einordnung der ♀ im System ausserordentlich schwierig.

Am besten fasst man zu diesem Zwecke die Gattung *Glyphiulus* so weit auf, dass sie VERHOEFFS Unterfamilie *Glyphiulinae* und dazu noch die Gattung *Cambalomorpha* Poc. umfasst. Eine Gruppierung der hierhergehörigen Arten nach der Kiel- und Höckerbildung auf dem Halsschild ergibt wegen der grossen Unzuverlässigkeit und Veränderlichkeit dieses Merkmals — die bis zur Assymetrie gehen kann — kein Resultat; sie liefert höchstens Artmerkmale. Dagegen ist in der infolge ihrer Wiederholung und Klarheit leicht zu erfassenden Höckerbildung auf den Metazoniten ein erstes Gruppierungsprinzip gegeben. Es gestattet zwei Gruppen zu unterscheiden:

- | | | |
|--------------------------------|--------|------------------------|
| 1) Arten mit der Höckerformel: | vorn | 3 + 1 + 4 + 1 + 3 = 12 |
| | hinten | 3 + 1 + 3 + 1 + 3 = 11 |
| 2) Arten mit der Höckerformel: | vorn | 2 + 1 + 3 + 1 + 2 = 9 |
| | hinten | 2 + 1 + 3 + 1 + 2 = 9 |

Zur ersten Gruppe gehören: *Gl. granulatus* Gerv. und *Gl. (Formosoglyphius) tuberculatus* Verh. Warum sie VERHOEFF nicht untereinander verglichen hat, ist mir unverständlich.

Zur zweiten Gruppe gehören: *Gl. (Podogl.) ceylanicus* Att., *Gl. (Podogl.) jonesii* Verh., *Gl. nubilus* n. sp. und drei von Pocock als *Cambalomorpha* beschriebene hinterindisch-chinesische Arten (*C. formosa* Poc., *faeae* Poc. und *doriae* Poc.), deren Gnathochilarium und ♂-Charaktere zwar unbekannt sind, die aber nach der nicht

¹ Vgl. J. CARL, *Diplopodenstudien* V, Zool. Anz., Bd. 133, 1941.

geschlechtsabhängigen Metazonitenhöckerformel mit obiger *Glyphiulus*-Gruppe übereinstimmen (s. CARL, loc. cit., 1941, S. 287/88).

VERHOEFF hat diese Beziehungen verkannt, weil er der Skulptur des Halsschildes übertriebene Bedeutung beimass und jene der Metazonite zu gering einschätzte. Pocock's entgegengesetztes Prinzip war entschieden das richtige.

Innerhalb der 2. Gruppe zieht *Gl. nubilus* seine Artmerkmale aus der Zahl der Ocellen, der Zahl und Verteilung der Kiele auf dem Halsschild (Fig. 87), der zum Schutz der Antennen flügelartigen Ausbildung der Kielreihe 1 auf dem 2. und 3. Segment (Fig. 86 b, 91) und wahrscheinlich auch aus der Form der basalen Glieder des 1. und 2. ♀ Beinpaares (Fig. 93, 94). Durch die hohe Segmentzahl nähert sie sich *C. formosa* und *C. doriae* Poc. Schwarze Längsbindenzeichnung kommt bei Arten beider Gruppen vor (*Gl. granulatus*, *ceylanicus*, *C. formosa*).

Wie ich sie oben umschrieben habe, wäre die 2. Gruppe von *Glyphiulus* s. lat. auch in zoogeographischer Hinsicht von Interesse. Bei ihrem Vorkommen auf Ceylon, Südindien und Hinterindien bis Hongkong illustriert sie die bekannte SARASIN'sche Verbreitungslücke¹, während die erste Gruppe mit einer viel grösseren Disjunktion — *Gl. granulatus* von Mauritius, Bourbon, Seychellen, Neukaledonien und *Gl. (Formosoglyphius) tuberculatus* Verh. von Formosa — auf westlichen Ursprung und vorcenomanes Alter der Gattung *Glyphiulus* im weitesten Sinne hinweist.

Glyphiulus (Podoglyphiulus) elegans Silv.

Subspec. *wroughtoni* n. subsp.

(Fig. 96—99.)

♂. Segmentzahl 55, die zwei vorletzten beinlos.

Färbung: hell gelbbraun.

Breite: 1 mm.

Die Form stimmt in fast allen morphologischen Merkmalen sehr gut mit *Gl. (P.) elegans* Silv. (Rec. Indian Museum, vol. XXV, p. 189, Fig. VII, 1923) überein. Besonders gilt dies auch für das erste und das seltsam geformte 3. Beinpaar und ebenso für die

¹ F. SARASIN, *Über die Geschichte der Tierwelt von Ceylon*. Zool. Jahrb. f. Syst., Suppl. 12, 1910.

vorderen Gonopoden (Fig. 96). Hingegen weicht das hintere Gonopodenpaar wenigstens in zwei Punkten ganz bestimmt von SILVESTRI'S Abbildung (loc. cit., Fig. VII 14) ab. Es sind nämlich an meinem Präparat (Fig. 97) die beiden Aussenarme der Coxite (Ce) zu einer bogenförmigen Syncoxitspange verwachsen; in dieser ist die Mediane noch durch einen Chitinknoten angedeutet, in welchem beide Armpaare zusammenhängen. Der Innenarm (Ci)

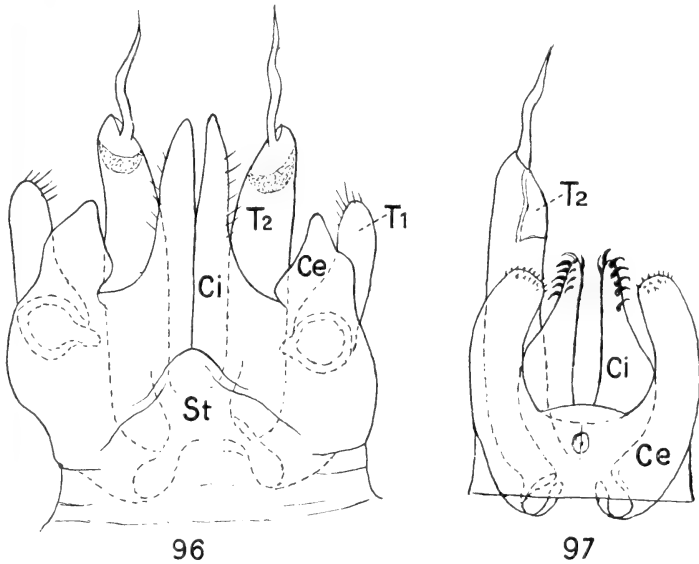


FIG. 96, 97.

Glyphiulus (Podoglyphiulus) elegans Silv. ♂,
subsp. *wroughtoni* n. subsp.

Fig. 96: Gonopoden, von vorn. St, Sternit; Ci und Ce, innerer und äusserer Coxitfortsatz; T1, Telopodit des vorderen Paares; 2, Telopodit des hinteren Paares. — Fig. 97: Hintere Gonopoden.

ist am Ende anscheinend stärker mit Hakenborsten besetzt als bei der Hauptform. Wesentlich verschieden ist das Telopodit: bei SILVESTRI'S Form in zwei ungleich lange, geknickte Gabeläste geteilt, bei der neuen Form dagegen (Fig. 96, 97, T₂) ungegabelt, der gerade aufstrebende Stamm kegelförmig zugestumpft, mit tentakelartigem Aufsatz, im ganzen demjenigen von *Gl. (P.) ceylanicus* Att. ähnlicher als jenem von *Gl. (P.) elegans* Silv.; gegen das Ende trägt der Stamm vorn eine halbmondförmige, leicht

konkave Fläche (? Haftfläche), hinten einen lappenförmigen Aufschlag.

F u n d o r t : 1 ♂, Kanda, bei Bombay. Major WROUGHTON leg., 1893 (British Museum).

Die Hauptform von *elegans* Silv. stammt aus dem etwas südlicher gelegenen Satara-Distrikt; die Ausbildung geographischer Lokalformen ist beim topographischen Charakter der West-Ghats durchaus zu erwarten.

B i o l o g i s c h e s . Die in den Figuren 96 und 97 dargestellten Gonopoden machen durchaus den Eindruck fertiger und funktions-

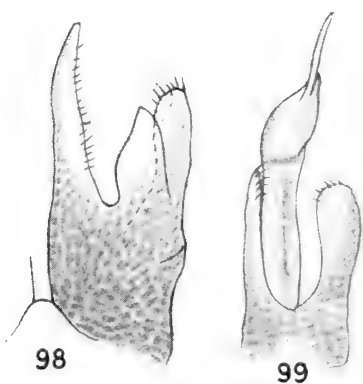


FIG. 98—99.

Glyphiulus (*Pod.*) *elegans*, subsp.
wroughtoni n. subsp.

Vorderer und hinterer Gonopode,
von vorn, im parenchymatösen
Stadium.

fähiger Organe. Um so grösser war meine Überraschung, als vor ihnen und gleich ihnen nach vorn gerichtet und sich dachziegelartig deckend, die Elemente eines zweiten Gonopodenpaares zum Vorschein kamen, die nicht mit den entsprechenden normalen zusammenhängen und eher als selbständige Bildungen aus eigener Anlage denn als Häutungsprodukte aus den hinteren erscheinen. Auf jeden Fall sind sie nicht ein weiteres Entwicklungsstadium der letzteren, sondern ihre identischen Nachfolger; obwohl noch im parenchymatösen Stadium befindlich, lassen sie bereits alle

spezifischen und subspezifischen Merkmale der fertigen Gonopoden erkennen (vgl. die Fig. 98 und 99 mit Fig. 96 und 97). Wir haben es hier also mit der Aufeinanderfolge zweier Stadien mit übereinstimmenden Gonopoden zu thun, wie sie bisher nur bei Colobognathen bekannt war (vgl. VERHOEFF, in: *Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierr.*, V. Bd., 2. Abt., *Diplopoda*, 1. Teil, S. 255 u. 275, 1926). Es handelt sich hier wahrscheinlich um eine mehreren Cambaloiden-Gattungen gemeinsame entwicklungsgeschichtliche Eigentümlichkeit. Wenigstens habe ich sie auch bei *Cambalopsis butteli* Carl (vgl. S. 641

nachweisen können. Die Substitution der Gonopoden scheint nicht mit einer allgemeinen Häutung einherzugehen. Von einer solchen ist am Kopf und Rumpf nichts zu bemerken; wohl aber ist am 1., 2. und 3. Beinpaar die Vorbereitung zur Häutung weit vorgeschritten; die durchscheinenden neuen Extremitätenpaare und die Penise lassen keine Formveränderung erkennen.

Glyphiulus (Podoglyphiulus) ceylanicus Att.

ATTEMS hat sich über die Form des 3. Beinpaares des ♂ nicht ausgesprochen. An einem ♂ aus Anuradhapura konnte ich feststellen, dass auch hier wie bei *Gl. elegans* Silv. und *Gl. jonesii* Verh. das 3. Beinpaar durch seine Kleinheit und die im Verhältnis zum Telopodit sehr langen Hüften ausgezeichnet ist. Die Telopoditglieder sind etwas dicker als bei jenen Arten und das Praefemur etwas weniger verbogen.

GENUS CAMBALOPSIS Poc.

Cambalopsis simulans n. sp.

(Fig. 100—103.)

Nilgiris: Umgebung von Coonoor, 1500—1700 m, XII.1926, in Pflanzungen unter Laub und Moder; Mudumalai und Gudalur, ca. 1000 m, an Bachufern unter Laub und Steinen. In sehr individuenreichen Kolonien, mit Vorliebe in der Nähe fliessenden Wassers.

Die Art steht nach Grösse, Segmentzahl, Ocellenzahl, Zahl und Anordnung der Kiele auf den Metazoniten, Form der Beine 2 und 3 des ♂ und besonders auch nach der Gestalt der vorderen Gonopoden dem *C. annectens* (Silv.) sehr nahe. Kleine Abweichungen in diesen Punkten mögen entweder der individuellen Variation entsprechen oder dem kleinen Format und etwas schematischen Charakter der Abbildungen SILVESTRIS zuzuschreiben sein. Die ♂ können schon mit 50 Segmenten geschlechtsreif sein; die ♀ werden bedeutend grösser, bis 2 mm dick, und die Segmentzahl kann bis 63 steigen. Die Zahl der Zähne in der Oberlippenbucht ist bald 3, bald 5. Am 1. Beinpaar des ♂ (Fig. 100) sind die Telopoditreste verhältnismässig grösser, nicht rundlich, sondern trapezförmig und

nur auf ihrem schrägen Endrand beborstet; an der Basis des Sternitfortsatzes trägt der Syncoxitrant vorn zwei Borstengruppen.

Die vorderen Gonopoden sind mit denen von SILVESTRI in seiner Figur 5 für *C. annectens* dargestellten völlig identisch. Der äussere Coxitfortsatz (Ce) und das Telopodit (T) sind einander förmlich

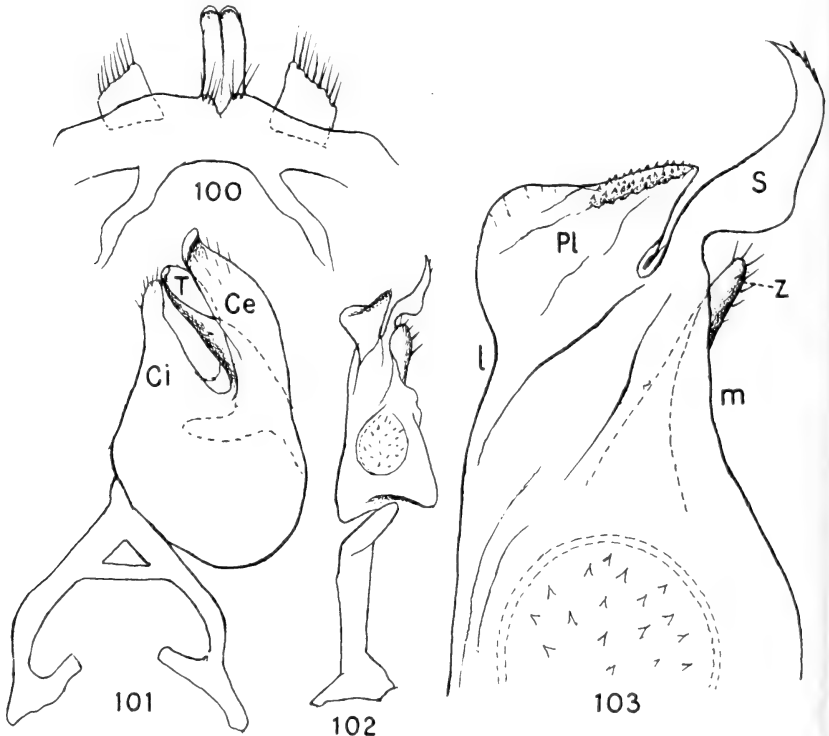


FIG. 100—103.

Cambalopsis simulans n. sp. ♂.

Fig. 100: Erstes Beinpaar mit Sternit. — Fig. 101: Vorderer Gonopode, mit Stützen. Ci und Ce, innerer und äusser Coxitfortsatz; T, Telopodit. — Fig. 102: Hinterer Gonopode, mit Stütze. — Fig. 103: Endteil des hinteren Gonopoden. *l*, *m*, lateraler und medialer Rand; *z*, Zapfen; *Pl*, Platte; *S*, sichelförmiger Lappen.

angepasst; nach Behandlung mit Kalilauge erinnern sie miteinander an einen unsymmetrischen Entenschnabel (Fig. 101).

Die hinteren Gonopoden von *C. annectens* sind von SILVESTRI nicht beschrieben und so klein abgebildet, dass nur allgemein Nichtübereinstimmung mit denjenigen von *C. simulans* im api-

kalen Teil festgestellt werden kann. Sie (Fig. 102) stellen flache Zylinder dar, in deren basalem Teil eine grosse Blase durchscheint und die sich am Ende in drei Fortsätze teilen, einen medianen, beborsteten Zapfen (Fig. 103, Z), einen hochaufragenden, sichelförmigen Zipfel (S) und eine breite, aussen gerundete, innen spitz vorgezogene und am Endrand fein gezähnelte Platte (Pl). Im Bereiche der durchscheinenden Blase trägt die aborale Fläche ein Feld spitzer Chitinwärzchen. Mutatis mutandis finden sich die genannten Gebilde auch bei *C. tjampeana* Att., *C. nordquisti* Att., *C. rivicola* Att., *C. fissispina* Att. und *mediator* (Att.).

Wenn erst die übrigen Arten daraufhin untersucht sein werden, dürften sich die hinteren Gonopoden von *Cambalopsis* als eben so gattungstypisch erweisen, als es die vorderen sind¹. Die durchscheinende Blase und der geschwungene, diagonale Verlauf der zu den apikalen Teilen hinführenden Chitinfalten, sowie die starke schräge Muskulatur des taschenförmigen Teils, lassen vermuten, dass es sich hier um einen weiten Spaltraum handelt, der durch Drehung im subapikalen Teil zwischen *l* und *m* der Figur 103 verengert oder erweitert, geleert oder gefüllt werden kann. Eine Ansammlung des Prostatadrüsensekrets in der Blase ist wahrscheinlich und ein Einsaugen des auf die apikale Platte gelangten Spermas nicht ausgeschlossen.

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal von *annectens* Silv. und *simulans* n. sp. liegt in der Skulptur des Halsschildes. Bei ersterem ist er dorsal ganz glatt, seitlich mit einem vollständigen, zwei verkürzten und zwei ganz kurzen Ansätzen von Kielen. Bei *simulans* dagegen ist er auch dorsal in der hinteren Hälfte längsgekielt. Von den 13 Kielen reichen aber nur die zwei äusseren jeder Seite vom Hinter- zum Vorderrand, die übrigen sind vorne verkürzt.

Wenn bei so nahe verwandten Arten die eine einen dorsal glatten, die andere einen gekielten Halsschild hat, so darf natürlich dieses Merkmal niemals zur Unterscheidung zweier Gattungen herangezogen werden, wie es VERHOEFF noch unlängst tat (Zool. Anz., Bd. 113, S. 51, 1936).

¹ Wenn ich den *Glyphiulus mediator* Att. (1938, S. 270) zu *Cambalopsis* stelle, so geschieht es hauptsächlich mit Rücksicht auf die hinteren Gonopoden.

Cambalopsis butteli Carl.

(Fig. 104—106.)

Das Studium des *C. simulans* n. sp. veranlasste mich, meine Beschreibung und Zeichnungen der sumatranischen Art *C. butteli* (Zool. Jahrb. Syst., Bd. 44, S. 578, 1922) anhand meiner Originalpräparate zu überprüfen. Bezüglich der Beine des ♂ ist nachzutragen, dass am 3. Paar das Hüftglied über das bei *Cambalopsis* gewohnte Maass verlängert ist, wozu eine Verkürzung und Ver-

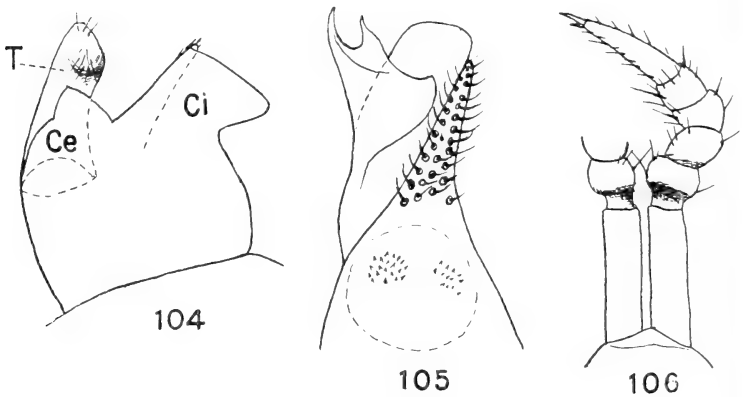


FIG. 104—106.

Cambalopsis butteli Carl ♂.

Fig. 104: Vorderer Gonopode. — Fig. 105: Hinterer Gonopode.
 Fig. 106: Drittes Beinpaar, links nur die Basis.

biegung der nächstfolgenden Glieder hinzutritt (Fig. 106), so dass eine ausserordentliche Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Beinpaar der *Podoglyphiulus* zustande kommt. Die vorderen Gonopoden (Fig. 104) sind nicht „eingliedrig“, wie ich sie beschrieb, sondern wie bei den Gattungsgenossen mit einem deutlichen Telopodit (T) versehen, dessen Ansatz von einem ebenfalls übersehenen, weil stark verkürzten äusseren Coxitfortsatz (Ce) verdeckt wird. Für die Art charakteristisch bleibt die breite Plattenform des inneren Coxitfortsatzes (Ci), die Kürze des äusseren und die Hakenform des Telopoditendes. Die hinteren Gonopoden enden, wie gewohnt, in drei Stücke von spezifischer Form, zeigen aber auch, wie bei anderen Arten, im mittleren Teil einen durchscheinenden,

kreisförmigen Hohlraum und auf der Fläche zwei Gruppen spitzer Chitinwärzchen.

Am Originalexemplar waren die Gonopoden — und nur sie — eben in fortgeschrittener Häutung begriffen, und ich konnte die Identität der Neubildungen mit den sich loslösenden Exuvien feststellen (vgl. die entsprechenden Beobachtungen bei *Gl. (P.) elegans* Silv., oben, S. 636).

Genus TRACHYIULUS Peters.

Trachyiulus humberti Carl.

Revue Suisse de Zool., Vol. 19, pp. 399-401, Fig. 3—5; 1911.

VERHOEFF (Zool. Anz., Bd. 113, Heft 3/4, 1936) hat einen *Tr. ceylanicus* Humb. subsp. *costatus* Verh. auf ein ♀ gegründet, das sich von der Hauptform hauptsächlich durch geringe Rippenzahl unterscheiden soll. Da er diesbezügliche Angaben für *Tr. humberti* vermisst, sei folgendes nachgeholt: Bei *Tr. humberti* ist die Rippenformel, wenn man nur die ganz gut ausgebildeten Rippen zählt: $5 - 1 - 5 - 1 - 5 = 17$. Unter der äussersten deutlichen Rippe erkennt man aber Spuren zweier sehr flacher Rippen; wenn man diese mitzählt, wären es im ganzen 21 Rippen wie bei *Tr. ceylanicus*, gegen nur 15 bei *Tr. ceylanicus costatus*. Der Halsschild trägt bei *Tr. humberti* 13 Rippen, wie in HUMBERTS Text auch für *Tr. ceylanicus* richtig angegeben ist. Die 12-Zahl der Halsschildrippen ist vielleicht bei *Tr. ceylanicus costatus* eine individuelle Variation, indem einerseits die mediane Rippe überhaupt, auch auf den Rumpfringen, die schwächste ist und andererseits die unpaare Zahl in der hinteren Höckerreihe ein Gattungs- oder gar Familiencharakter zu sein scheint.

Subsp. *willeyi* n. subsp.

(Fig. 107—109.)

Ceylon: 1 ♂, Karawehgawem. P. A. WILLEY leg. (British Museum.)

♂ 56 Segmente. 4 Ocellen jederseits.

Weicht von der Hauptform in Einzelheiten der Gonopoden ab. Am vordern Paar (Fig. 108) ist der innere Coxitfortsatz breiter.

Am hinteren Paar (Fig. 109) ist das äussere Blatt länger und schmaler; das innere bildet statt eines zweispitzigen Hakens ein stumpfes, behaartes, von einer geraden Spitze überragtes Läppchen. Bei der Hauptform ist das einzige Telopoditglied des 1. Beinpaars ♂ nur am Ende behaart, bei *willeyi* (Fig. 107) gleichmässig auf der ganzen Fläche.

Die von SILVESTRI, 1923, als *Trachyiulus ceylonicus* ssp. *minor* beschriebene Form kommt für den Vergleich deswegen nicht in Frage, weil bei ihr die vorderen Gonopoden ein Telopodit tragen,

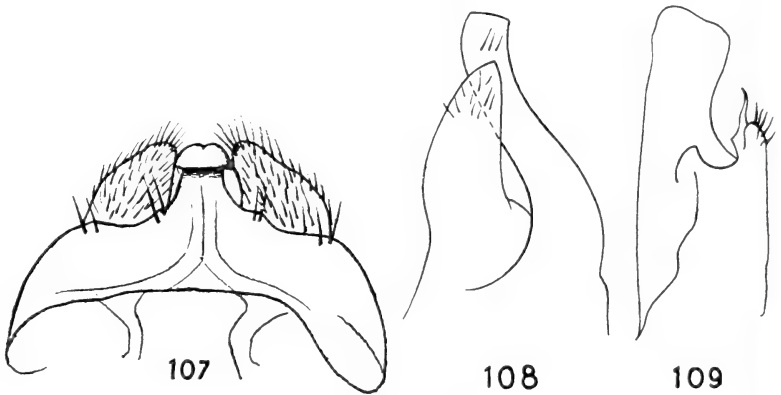


FIG. 107—109.

Trachyiulus humberti Carl, subsp. *willeyi* n. subsp. ♂.

Fig. 107: Erstes Beinpaar. — Fig. 108: Vorderer Gonopode.

Fig. 109: Hinterer Gonopode.

die Form somit wie eine Anzahl anderer in der gleichen Schrift als *Trachyiulus* beschriebene Arten in die Gattung *Cambalopsis* gehört.

Ordnung SPIROSTREPTOIDEA

Familie Harpagophoridae.

Aus dem Reichtum meiner Ausbeute einerseits und dem noch ziemlich chaotischen Stand der Systematik der orientalischen Harpagophoriden andererseits ergeben sich für die Einordnung meines Materials dieselben Schwierigkeiten wie seinerzeit für die Strongylosomiden (CARL, 1932, S. 421). Wie schon in der Einleitung (S. 570) auseinandergesetzt, soll sich die Faunistik tiefer

Eingriffe in die Entwicklung des Systems enthalten und sich dem Ausbau der unteren Sippen zuwenden, in denen die Zoogeographie letzten Endes noch ihre sichersten Stützen findet. Getreu dieser prinzipiellen Einstellung zur Taxonomie soll auch hier der Versuch unterbleiben, scheinbar überladene Gattungen auf beschränkter geographischer Grundlage abzuspalten, und dafür um so mehr Gewicht auf die Darstellung der einzelnen Arten und das Erfassen ihrer Beziehungen gelegt werden. Durch Umgrenzung von Gruppen verwandter Arten oder von Rassenkreisen ist heute der induktiven Taxonomie entschieden besser gedient, wenn auch meist mühsamer, als durch ungezügelter Aufstellung monotypischer Gattungen. Letztere mögen als ein Notbehelf für ganz isoliert dastehende Arten bei Vorhandensein grösseren Vergleichsmaterials reserviert bleiben.

Innerhalb der grossen Gattung *Thyropygus* beginnen sich Gruppen nahverwandter Arten mit mehr oder weniger kontinuierlichem Areal gleichsam in der amorphen Masse herauszukristallisieren. So bilden nach ATTEMS (1938, S. 278) fünf mit grossem Tibialdorn ausgestattete Arten aus Indochina die natürliche *cuisinieri*-Gruppe. Aus den südindischen Massiven beschreibe ich weiter unten eine *T. tricolor*-Gruppe. Für eine ähnliche Gruppe verwandter Arten ist in etwas voreiliger Weise und auf Grund eines trügerischen Merkmals (heruntergekrümmtes Schwänzchen) die Gattung *Harpurostreptus* abgetrennt worden. Ich werde diesen Namen für eine kleine Gruppe beibehalten, die durch sehr typisches Gonopodentelopodit gekennzeichnet ist und sich gerade dadurch mit den anderen Gruppen auf gleichwertigen Fuss stellt. Zu diesen gesellt sich der Rassenkreis von *T. minusculus* Att., den man ohne Kenntnis der Topographie seines auf die Palnis beschränkten Areals auch als Artengruppe oder gar Untergattung hätte auffassen können. Damit habe ich einige Beispiele für die Grundlagen geben wollen, die auch faunistische Studien in kleinerem Maasstabe einer nach sicheren Prinzipien noch suchenden Systematik schon bieten können. Einer solchen täte freilich auch eine rationelle, einheitliche Terminologie der Gonopoden not, von der wir noch sehr weit entfernt sind und die ihrerseits vom Fortschritt vergleichend-morphologischer Forschung verbunden mit phylogenetischer Denkweise zu erwarten ist.

In neuerer Zeit hat VERHOEFF (Zool. Jahrb. f. Syst., Bd. 71,

Heft 1 u. 2, 1938) der Morphologie der Gonopoden bei den Spirostreptoiden von einem mechanisch-funktionellen Gesichtspunkt ausgehend neue Impulse gegeben. Nach einer einleuchtenden Darstellung der Mechanik der Gonopoden bei südamerikanischen Spirostreptiden weist er auf Einrichtungen hin, die dank ihrer Form und Lage das Spiel der Telopodite durch Führung oder Widerstand regulieren und damit sehr intime funktionelle und morphologische Beziehungskomplexe zwischen Telopodite und Coxite herstellen. Noch weiter gehend kann man das Vorhandensein oder Fehlen resp. den Ausbildungsgrad dieser korrelativen Anpassungen beider Gonopodenteile als hemmende oder günstige bezw. Richtung bestimmende Faktoren in der stammesgeschichtlichen Entwicklung dieser Organe betrachten und prinzipielle taxonomische Schlüsse daraus ziehen. Bei geringer korrelativer Anpassung wahrt jeder Teil seine eigene Entwicklungsmöglichkeit und ist für jeden auch sprungweise Entwicklung möglich. Weitgediehene mechanische Anpassungen schränken diese Freiheit ein und deuten auf bestimmt gerichtete, langsame Entwicklung des ganzen Organs hin.

Die Vorrichtungen für die mechanische Zusammenarbeit beider Gonopodenteile treten nun bei manchen Harpagophoriden in viel grösserer Mannigfaltigkeit und Deutlichkeit auf als irgendwo, und die oben geforderte, in's einzelne gehende Behandlung der niederen systematischen Kategorien für faunistische Fragen ist gleichzeitig auch der beste Weg, der Mannigfaltigkeit dieser Einrichtungen nachzugehen. In dieser Hinsicht haben sich die Arten der *Thyropygus tricolor*-Gruppe und *T. helicogonus* (S. 670-681) als besonders dankbare Objekte erwiesen. Ich habe daher bei ihnen die Beziehungen zwischen der Morphologie der Gonopodencoxite und der Mechanik der Telopodite ausführlicher dargestellt, als es die systematische Diagnostik allein erfordert hätte. Diese correlativen Anpassungen geben wertvolle Artmerkmale ab; dagegen ist es ganz verfehlt, sie als Gattungsmerkmale anzusprechen, wie es VERHÖEFF bei seiner allzu engen Fassung des Gattungsbegriffes tut (loc. cit., S. 27—30). Sie stellen Endpunkte einer weitgediehenen Spezialisierung und keine Knotenpunkte in der Entwicklung dar, was man von Gattungsmerkmalen annehmen sollte. Zweifellos sehr nahe stehende Arten, wie es jene der *tricolor*-Gruppe sind, haben nur einzelne dieser funktionellen Anpassungen gemeinsam;

der Komplex kehrt bei ihnen nicht in seiner Gesamtheit und in identischer Ausbildung, sondern nur in einzelnen Elementen und in spezifisch abgeänderter Form wieder. Wie wünschenswert allgemeine Richtlinien für die Gattungssystematik auch wären, sie müssen, wie auch die Grundlagen einer einheitlichen Terminologie, in wichtigeren, phylogenetisch älteren Zügen des Körper- und Gonopodenbaues gesucht werden.

Genus *LEPTOSTREPTUS* Att.

Leptostreptus caudatus n. sp.

(Fig. 110—114.)

Pundaloya, Ceylon; GREEN leg., British Museum, 1 ♂.

Farbe durch lange Konservierung verblichen, unkenntlich.

Länge ca. 40 mm; Breite 2,5 mm.

Kopf glatt und kahl. Labraleinschnitt seicht; 3 Labralzähne; 2 + 2 Supralabralporen. Scheitelfurche kaum erkennbar. Innenecken der Augen deutlich weiter entfernt als die Innenränder der Fühlergruben. Fühler entschieden komprimiert; die Sinnesstäbe des 5. und 6. Gliedes in den Gruben verborgen. Mentum des ♂ mit breiter, basalwärts scharf begrenzter Grube. Stipites gnathochilarii mit rundlicher subapikaler Schwiele. Mandibelbasis (♂) in ein Zäckchen ausgezogen.

Halschild (Fig. 113) mit schmalen, vorn breit, hinten kurz zugerundeten Seitenlappen, ohne Furchen auf der Fläche; Randwulst breit, flach und ungefurcht.

Ringfurchen des bedeckten Prozonitteils gerade zum Sternit herunterlaufend; unbedeckter Prozoniteil glatt. Sutura ringsum gleich scharf, glatt. Metazonite auf glattem Grunde seitlich und dorsal ziemlich dicht längsgestreift; unterhalb des Porus sind die Streifen etwas schärfer und gleichmässiger lang; die dorsalen Streifen erreichen nicht den Hinterrand der Metazonite; gegen das Körperhinterende wird die Streifung bedeutend schwächer. Saftlöcher klein, sehr deutlich vor der Mitte der Metazonitlänge gelegen.

Analsegment ungekielt, die Analklappen mit einem von oben gesehen gut abgesetzten, geraden, zylindrischen, stumpfen Schwänzchen überragend. Analklappen glatt, mit mässig hohem, aussen von keiner Rinne begleitetem Randwulst. Analschuppe frei, drei-

eckig. Sternite mit 5 starken, breiten, geraden bis leicht bogigen Querfurchen; gegen das Körperende hin sind die Sternitfurchen oft verkürzt, geknickt oder anderswie unregelmässig. Stigmen gruben dreieckig.

Praefemur und Tibia vom 3. Beinpaar an beim ♂ mit Sohlenpolster, der hinter der Körpermitte sich von der Gliedbasis ausgehend verkürzt und den Beinen des letzten Körperviertels ganz

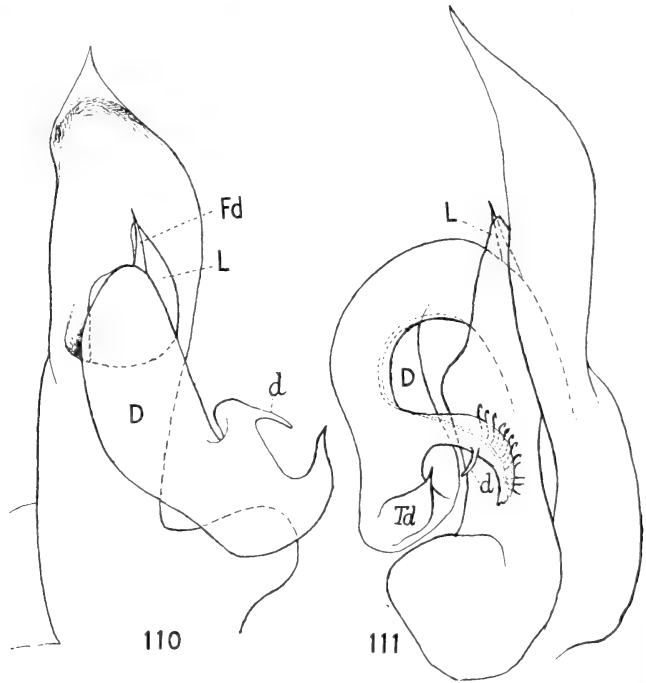


FIG. 110, 111.

Leptostreptus caudatus n. sp. ♂.

Fig. 110: Gonopode, aborale Ansicht. — Fig. 111: Id., laterale Ansicht.

fehlt. Am 1. Beinpaar des ♂ ist das Coxosternit aussen nicht hoch geschultert, das Praefemur auf der Vorderfläche, aussen, in einen ziemlich starken, schuppig skulptierten Lappen vorgezogen (Fig. 114).

Gonopoden (Fig. 110-112) denjenigen von *L. fuscus* Att. recht ähnlich. Am Coxit geht die hintere Lamelle, wie dort, in ein kurzes Horn (L) aus; hingegen endet das Vorderblatt in eine scharfe Spitze. Der Femoraldorn (Fd) ist auch hier wenig länger als die Spitze

des Coxithinterblattes. Am Tibiotarsus ist der breite, bandförmige Teil (D) weniger tief gespalten als bei *L. fuscus*, in einen spitzen Lappen (Td) und den mit den charakteristischen Hakenborsten und einigen subapikalen Spitzborsten bewehrten Kammbrett ausgehend. Letzteres ist kürzer als bei *fuscus*, endwärts nicht verbreitert, aber an der Basis mit einem schlanken, dem Dorn Td entgegenlaufenden Dörnchen (*d*) bewehrt.

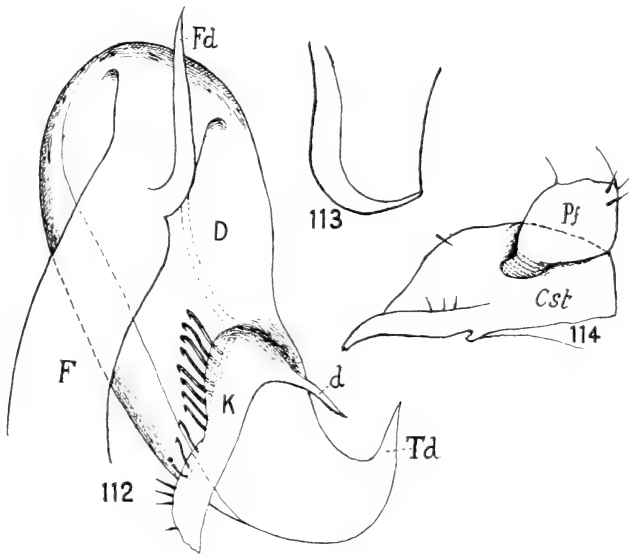


FIG. 112—114.

Leptostreptus caudatus n. sp. ♂.

Fig. 112: Telopodit, von der Mitte des Femurs an. — Fig. 113: Halschild, linksseitig. — Fig. 114: Erstes Bein des ♂, Praefemur und Hälfte des Coxosternits, oral.

Vorliegende Art hat mit den beiden bisher bekannten *Leptostreptus* eigentlich nur den Beginn des Porus auf dem 5. Segment gemeinsam, unterscheidet sich aber von beiden durch den Besitz eines Schwänzchens und die dorsale Streifung der Metazonite. Während die nahe Verwandtschaft der beiden ceylonischen Arten *L. fuscus* und *L. caudatus* durch den Gonopodenbau genügend erwiesen scheint, ist bei der dritten Art, *L. leviventer* Att., vom kontinentalen Indien (Bombay Presidency), der Bau der Gonopoden im Coxit und Telopodit recht abweichend. *L. leviventer* wird

offenbar nähere Verwandte und besser begründete Gattungsgemeinschaft unter noch unbekanntem indischen Harpagophoriden finden.

Leptostreptus fuscus Att.

Ceylon: Peradenyia, beim Rasthaus, 29. XI. 28. 2 ♂, 70 Segmente, Breite 3 mm; 1 ♀, 73 Segmente, Breite 3½ mm.

In der Form der Gonopoden ist die Übereinstimmung mit ATTEMS' Abbildung vollständig bis auf ein etwas schärferes mediales Eck und regelmässiger Rundung des apikalen Coxitrandes. Die Fühler sind weniger deutlich komprimiert als bei *L. caudatus* n. sp., ihre mittleren Glieder über die Mitte braun, an Basis und Ende gelb.

Genus KTENOSTREPTUS Att.

Bis 1936 konnte man die Gattung *Ktenostreptus* auf Ceylon beschränkt glauben. In jenem Jahre wurde von ATTEMS aus Nordindien eine grössere Art, *K. specularis* Att., beschrieben, die auch auf Ceylon vorkommen soll (? ♀!) und die sich zwangsgelassen den insulären Arten anreihen lässt. Dagegen hat die gleichzeitig von ATTEMS aus den Nilgiris beschriebene Zwergart *K. debilis* Att. etwas eigenartigere Gonopoden, was dem Vergleich mit einer zweiten, von mir in den Palnis entdeckten Zwergart, dem nachstehend beschriebenen *K. acceptus* n. sp., ein besonderes Interesse verleiht. Die beiden Arten stimmen miteinander in vielen wichtigen Punkten überein, so im Bezug auf Gestalt, Skulptur, Lage des sehr kleinen Porus, glatte Sternite, gestreiften Hinterrandsaum der Metazonite, Fehlen der Sohlenpolster beim ♂, Form der Analklappen und des Schwänzchens. Die Unterschiede in den äusseren Formen würden sich auf den Lappen der Backen beim ♂ und den dorsalen Kiel am Analing von *acceptus* beschränken, die ATTEMS bei *debilis* nicht erwähnt. Dehnt man den Vergleich auf die Gonopoden aus, so stellt man zunächst eine grosse Ähnlichkeit in der charakteristischen Form der Coxite fest, während andererseits die Telopodite in ihrem freien Teil sogar prinzipiell verschieden gebaut erscheinen. Bei *debilis* schleifenförmig, nicht gedreht, mit seitlichen Zacken, in einem gestreckten Hohlblatt endend, das nur Randzähnelung und keinen Borstenkamm aufweist, — bei *acceptus* ein nach dem Schraubenprinzip gebautes Telopodit mit

scharfer Rinnenbeuge, ohne Zacken, aber apikal mit einer Reihe von tentakelähnlichen Borsten an Stelle eines Kammes. Wir stellen also hier eine nicht nur von den äusseren Formen, sondern auch vom eigenen Coxit sehr unabhängige Entwicklung des Gonopodentelopodits fest, und in diesem Gegensatz liegen die meisten Schwierigkeiten der Diplopoden- und besonders der Harpagophoriden-Systematik begründet. Die äusserst unabhängige Differenzierung des Telopodits lässt den Gedanken an sprungweise Entwicklung der Gonopoden aufkommen, besonders auch in Fällen, wo der Telopoditbau einen regressiven Charakter hat, wie z. B. bei der neuen Gattung *Picrogonopus* (vgl. S. 655). Wie bei *Ktenostreptus*, so fehlen auch dort innigere mechanische Beziehungen zwischen Coxit und Telopodit, die die Entwicklung der beiden Teile notwendig verketteten, was offenbar bei gewissen Gruppen verwandter *Thyropygus*-Arten (z. B. der *tricolor*-Gruppe) in hohem Grade der Fall ist und als funktionelle Anpassungskomplexe in Erscheinung tritt.

Ktenostreptus acceptus n. sp.

(Fig. 115—120.)

Untere Palnis: Tandikudi (s. Karte, Station 10), 1500 m, in Cardamum-Pflanzung, unter Holz, 23. IV, 2 ♂♂, ♀♀, juvs. — Maryland, 1600 m, 1 ♂. Moyar-Becken: Masinigudi, 2 ♀♀. Busch.

Dunkelgrau bis braun, ohne oder mit schwacher heller Rückenbinde. Ringelung wenig ausgeprägt; Metazonite vom 6. an seidenglänzend, im hinteren Drittel mehr oder weniger deutlich rot. Kopf, Fühler und Analsegment heller oder dunkler braun. Scheitel, Collum und die vorderen Segmente bisweilen diffus gelb und braun marmoriert, breit dunkel umrandet. Beine trüb gelb.

Segmentzahl: 65—67. Dicke: 3—3,5 mm.

Kopf sehr glatt und glänzend, ohne Scheitel- und Interocularfurche. Labralbucht mit 3 Zähnen. 2 + 2 Supralabralporen. Augenflecke soweit auseinander wie die Antennengruben. Antennen schlanker als bei den Zwergarten von *Thyropygus*, bei ♂ und ♀ zurückgelegt bis zum Hinterrand des 4. Segmentes reichend. Backen breit, aussen etwas aufgetrieben und quer gekritzelt mit

Ausnahme des glatten glänzenden Unterrandwulstes, der beim ♂ am Ende in einen breitgerundeten Lappen (Fig. 115), beim ♀ in ein stumpfes Eckchen vorragt.

Halsschildseitenlappen (Fig. 115) breit, mit fast geradem Vorder- und rechtwinklig stumpfem Hintereck; auf der Fläche zwei ganze Furchen; Randwulst schmal und flach, auf der Seite durch eine feine Furche geteilt.

Prozonite mit den gewöhnlichen feinen, punktierten Ringfurchen, wovon die beiden letzten bedeutend schärfer und im übrigen

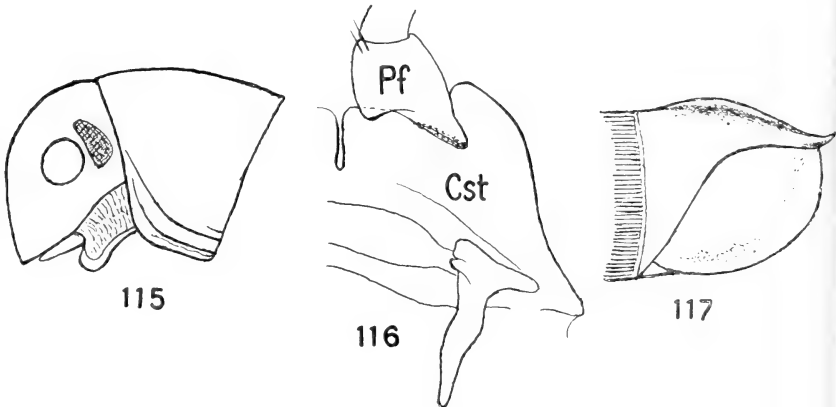


FIG. 115—117.

Ktenostreptus acceptus n. sp. ♂.

Fig. 115: Kopf und Halsschild, von der Seite. — Fig. 116: Erstes Bein, Praefemur und Hälfte des Coxosternits, oral. — Fig. 117: Analsegment, von der Seite.

glatten Teil des unbedeckten Prozonits deutlich sichtbar sind. Quernaht ringsum sehr scharf und vom 5. Segment an mit der Skulpturgrenze zusammenfallend. Auf Segment 2, 3 und 4 sind die Metazonite nur seitlich unten gestreift; vom 5. an greift die Streifung auf den Rücken über, wo sie zunächst etwas weitläufig, dann immer dichter, regelmässiger und dabei feiner wird. Hinter der Streifung tragen die Metazonite einen schmalen, seicht gestreiften und glattrandigen (nicht wie bei den Odontopygiden gefransten oder gezähnten) Randsaum. Porus vom 6. Segment an unmittelbar hinter der Quernaht, auf dem abgeflachten Vorderende eines Streifenzwischenraums, winzig klein, von keinem Ringwall umgeben. Vor ihm ist die Quernaht auch auf Segment 6 und 7 (vgl. *K. debilis*)

nicht vorgebaucht, eher sehr undeutlich gegen ihn hin gewinkelt. Analsegment (Fig. 117) glatt bis fein lederartig, dorsal an der Basis gerundet, dann aber in einen stumpfen Mittelkiel erhoben, der bis zum aufgestülpten, spitzen Schwänzchen reicht. Analklappen glatt, bis zum freien Rand so gleichmässig flach gewölbt, dass eine Submarginalrinne kaum angedeutet und der Rand gar nicht

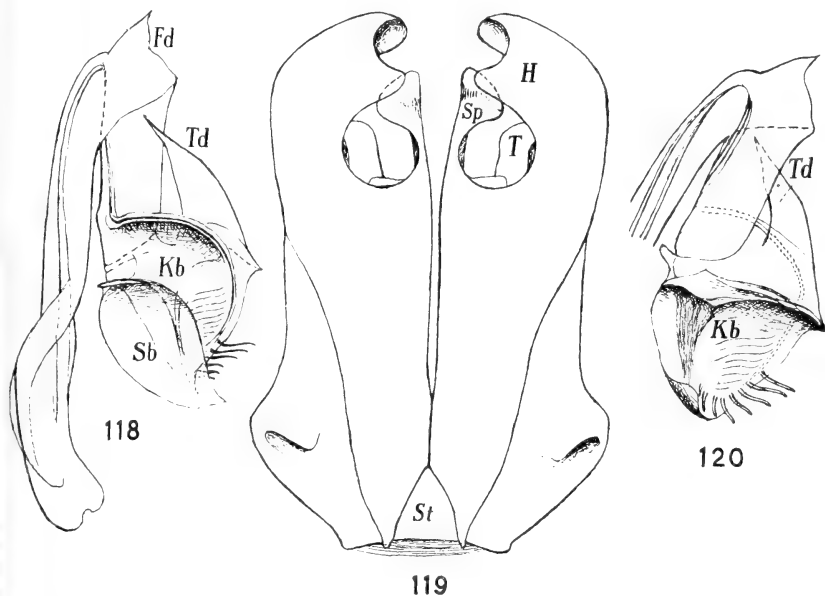


FIG. 118—120.

Ktenostreptus acceptus n. sp. ♂.

Fig. 118: Telopodit, oral. — Fig. 119: Coxite, oral. — Fig. 120: Telopodit, aboral.

wulstig verdickt ist. Sie werden vom Schwänzchen nur ganz wenig überragt. Analschuppe vom Ringteil abgetrennt, stumpfwinklig. Sternite glatt. Stigmengruben sehr kurz. Beine des ♂ ohne Sohlenpolster. Am 1. Beinpaar ♂ (Fig. 116) ist das Praefemur am basalen Ausseneck in einen schrägerichteten, schmalen Lappen vorgezogen; sein Aussenrand ist leicht geschwungen, nicht buckelig wie bei *K. debilis*. Coxosternit (Cst) schmal geschultert.

Gonopoden mit dreieckigem Sternit und median zusammenschliessenden, fast parallelseitigen Coxiten (Fig. 119), die jenen von *K. debilis* sehr ähnlich sind, wie diese mit einem kürzeren

medianen Spatel und einem höheren, haubenartig einwärts gebogenen, aber hier apikal rund ausgeschnittenen Blatt enden. Durch den fensterartigen Ausschnitt zwischen Spatel und Haube ist ein Teil des freien Telopodits (T) von vorn sichtbar. Das Telopodit (Fig. 118, 120) trägt am Knie einen breiten, spitzdreieckigen Femoraldorn (Fd) — statt eines runden und eines spitzen Höckers bei *K. debilis* — und steigt dann in sehr schroffer Knickung von 180° senkrecht herunter. Nach einem kurzen, bandförmigen Teil erleidet es eine plötzliche Torsion, die in einer rechtwinkligen Biegung der Samenrinne und weiterhin auf der Oralseite (Fig. 118) in zwei geschwungenen, parallelen Schraubenlinien zum Ausdruck kommt. Dem scharfen Grat der proximalen Schraubenlinie folgt die Samenrinne, um weiterhin dem Rand eines grossen Hohlblattes, des Kammbblattes (Kb), parallel und der Basis des Borstenkammes entlang auszulaufen. Die zweite Schraubenlinie stellt den Rand eines andern breit lanzettlichen Blattes dar, den ich als Schutzblatt anspreche und mit Sb bezeichne. Die aborale Fläche dieses Endteils (Fig. 120) zeigt einfachere Verhältnisse. Die Schraubenlinien und das Schutzblatt sind unsichtbar; das Kammbblatt erscheint als eine stumpfdreieckige Kelle, mit teilweise quergestreiftem Boden und einer gebogenen, submarginalen Reihe weicher, tentakelartiger Anhängsel an Stelle von Borsten. Von der gewölbten Fläche des proximalen Hohlblattes geht ein grosser, flacher, sehr spitz auslaufender Tibialdorn rückwärts in der Richtung des Knies ab (Td).

Genus PICROGONOPUS n. gen.

Gonopodencoxite mit sehr ungleich entwickelten Blättern; die äusseren viel kürzer als die medialen, aber basal als starke Sockel seitlich vorragend; die medialen an der Basis verwachsen, apikal innen ausgebuchtet und zangenartig zusammenneigend, einfach, weder Zacken noch Lappen tragend. Telopodit beim Austritt aus dem hinten offenen Gonocoel in drei fast rechtwinklig zu einander gestellte, starre Äste geteilt: 1) einen Femoraldorn (Fd), der in der Achse des Schaftes und parallel zum Medialblatt gerichtet ist; 2) einen ebenso starren, geraden und etwas schräg aufsteigenden, ungeteilten Ast, der die Samenrinne führt und das freie Telopodit darstellt; und 3) einen von der Basis des letzteren proximalwärts abgehenden, dann geschwungenen und spitz auslaufenden Basal-

ast. Von einem Knie im gewohnten Sinne kann wegen der Starrheit, Kürze und Richtung des freien Telopodits nicht die Rede sein; umso charakteristischer ist die an einen Dreizack erinnernde Anordnung der drei genannten Äste und der entschieden schon stark atrophierte Charakter des kaum noch elastischen Telopodits. Die mechanischen Beziehungen zwischen Coxit und Telopodit sind aus dem gleichen Grunde offenbar auf ein Minimum reduziert. Der Genotypus besitzt ausserdem noch scharfe Artmerkmale in der Skulptur usw., die aber in verschiedenen Kombinationen auch bei andern Harpagophoriden, am ehesten noch bei den Zwergformen von *Ktenostreptus* und *Thyropygus* vorkommen. Um eine zu enge Fassung des Gattungsbegriffs zu vermeiden, sei daher für alles übrige auf die Artbeschreibung verwiesen und zugleich bedauert, dass das verunglückte Gonopodenpräparat des einzigen winzigen ♂ das Studium der Coxite von hinten, des Gonocoels und eines wahrscheinlich vorhandenen Sternits nicht erlaubte.

Picrogonopus gracillimus n. sp.

(Fig. 121—126.)

Nilgiris: Kleiner Djungel bei Coonoor, 1600 m, 1 ♂, 2 ♀♀.

Färbung ohne scharfe Kontraste und scheinbar sehr veränderlich. Rücken mit verwaschener bleicher Mittelbinde; seitlich davon je eine breite graue Längsbinde, die auf jedem Metazonit durch eine helle hintere Zone unterbrochen ist; unterhalb der Porenlinie sind die Seiten stark aufgehellt. Analsegment braun und gelb gefleckt oder die Seiten des Ringteils dunkel, die Klappen und die Rückenmitte samt Schwänzchen trüb-gelb. Vorderkopf, Scheitel, Antennen und Halschild hell; Stirn mit dunkler Querbinde. Beine trüb-gelb bis braun.

Segmentzahl des ♂: 55. Dicke: ♂ 2 mm, ♀ 2,5 mm.

Wohl die kleinste bisher bekannte Harpagophoride.

Kopf glatt. Scheitelfurche kaum sichtbar. Drei Labralzähne; 3 + 3 Supralabralporen. Augenhaufen mit stumpfem Inneneck, deutlich weiter entfernt als die Antennengruben. Fühler kurz, zurückgelegt nicht bis zum Hinterrand des Halschildes reichend, endwärts komprimiert und beim ♂ ziemlich stark keulig. Backen des ♂ (Fig. 121) aussen schräg gestreift, ihr Unterrand endwärts zu einem glatten, runden Lappen verbreitert, der nicht hakig nach innen eingebogen ist.

Halsschild (Fig. 121) seitlich von quadratischem Schnitt; das Vordereck schmal gerundet, nicht vorgezogen; Randwulst durch eine feine Furche sehr ungleich geteilt. Vom Hinterrand geht nach vorn eine Streifung ab, die, immer kürzer werdend, fast bis zur Rückenmitte hinaufsteigt.

Prozonite ohne Ringfurchen; ihr freier Teil sehr deutlich und ringsum gleichmässig längsgestreift. Metazonite vom 2. bis letzten mit der für *Ktenostreptus* und manche *Thyropygus*-Arten (vgl. *T. minusculus discretus* Carl, S. 710, Fig. 223) charakteristischen Längsskulptur. Diese ist sehr regelmässig, deutlich gröber als jene

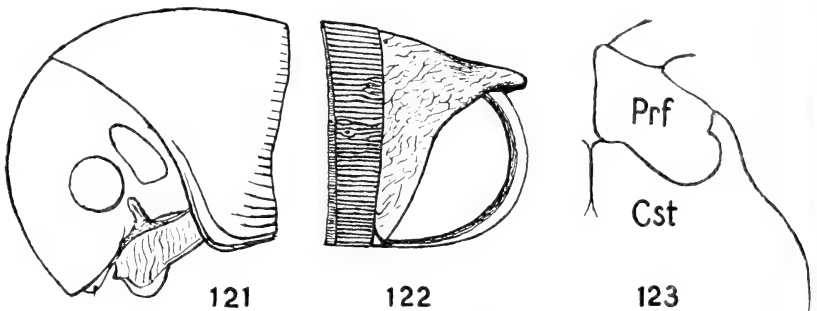


FIG. 121—123.

Picrogonopus gracillimus n. sp. ♂.

Fig. 121: Kopf und Halsschild, von der Seite. — Fig. 122: Präanal- und Analsegment, von der Seite. — Fig. 123: Erstes Bein, Praefemur und Teil einer Coxosternithälfte, oral.

des freien Prozonits und geht von der ringsum scharfen Quernaht in meist geraden, selten gegabelten oder gewundenen Kielen bis zum saumlosen Hinterrand des Metazonits (Gegensatz zu den sehr ähnlich skulptierten, aber saumtragenden *Ktenostreptus debilis* Att. und *acceptus* Carl). Porus um $\frac{1}{4}$ der Metazonitenlänge von der sehr scharfen, glatten Quernaht entfernt, sehr klein und ohne Ringwall. Vor ihm ist die Quernaht nur ganz seicht ausgebogen.

Analsegment im Ringteil mit ganz feinen, erhabenen, schrägen Leistchen, die ihm mit ihren Anastomosen eine schwache netzmaschige Skulptur verleihen (Fig. 122); es ist ungekielt und setzt sich über die Klappen hinaus in ein kurzes, stumpfes Schwänzchen fort. Analklappen glatt, mit schmaler Submarginalrinne und mässig dickem, niedrigem Randwulst. Analschuppe nicht mit dem Ring-

teil verschmolzen, sehr stumpfwinklig. Sternite nicht quergestreift; Stigmengruben sehr kurz. Beine des ♂ ohne Sohlenpolster. Am 1. Beinpaar des ♂ (Fig. 123) ist das Praefemur an sich nur wenig in's Coxosternit eingesenkt; doch bildet sein Basalrand eine breite, halbkreisförmige Ausbauchung; das Coxosternit hat einen geschwungenen, aber neben dem Praefemur nicht geschulterten Aussenrand.

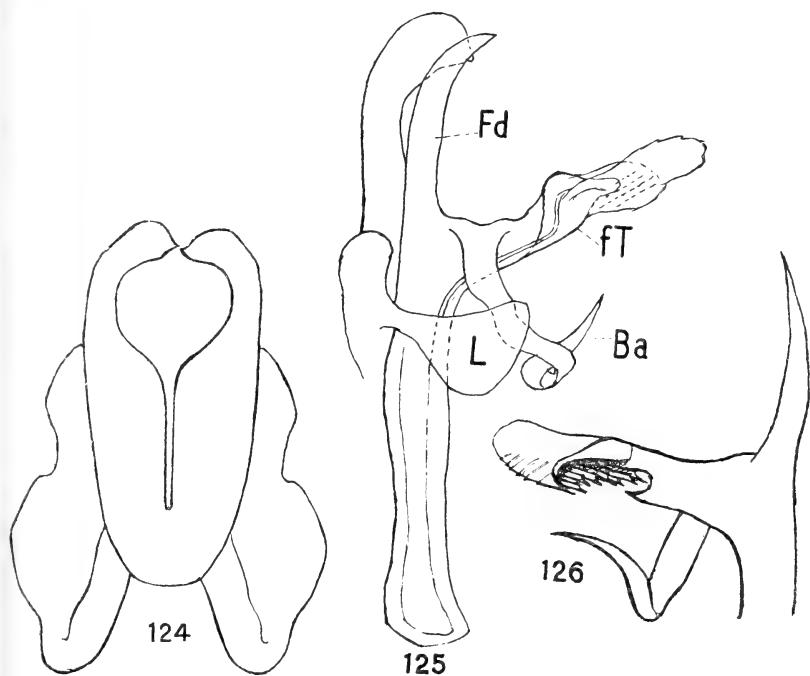


FIG. 124—126.

Picrogonopus gracillimus n. sp. ♂.

Fig. 124: Coxite der Gonopoden, oral. — Fig. 125: Apikale Teile des Coxits und Telopodit, seitlich. — Fig. 126: Die drei Telopoditäste, von der andern Seite.

Gonopoden in der Oralansicht (Fig. 124) durch die Stärke der Lateralblätter und die zu einer zuckerzangenförmigen Figur verwachsenen Medialblätter der Coxite gekennzeichnet. Auf der Aboralseite (Fig. 125) endet das Lateralblatt mit einer schmalen Rundung, vor welcher ein breiter, spatelförmiger Lappen (L) über das Gonocoel vorragt. Der Femoraldorn ist säbelförmig, mit dem Endteil des Medialblattes gleichgerichtet, doch ohne mechanische

Beziehungen mit den Coxitblättern. Das freie Telopodit (fT) lässt sich am besten mit einer Messerklinge vergleichen; sein Apikalteil ist durch eine sehr dünne, gerundet endende Lamelle gebildet; im mittleren Teil verraten auf der einen Fläche die Beuge der Samennrinne und gleichsinnig damit verlaufende Chitinfältchen eine ziemlich starke Achsendrehung (Fig. 125), während die gegenüberliegende Fläche (Fig. 126) in einer Art Nische ein Bündel starker Grannen vom „Stift“-Typus mit *p r o x i m a l w ä r t s* gerichteter Spitze (? Gattungsmerkmal) führt.

Genus HARPUROSTREPTUS Att.

ATTEMS hat als Genotypus für diese Gattung den *Spirostreptus hamifer* Humb. bezeichnet, trotzdem diese Art von HUMBERT nur nach einem ♀ beschrieben worden ist. Ferner hat er als *hamifer* Humb. beide Geschlechter einer Art beschrieben, die gar nicht mit HUMBERTS *hamifer* identisch ist. Der Typus des letzteren, der im Genfer Museum aufbewahrt ist, weicht von ATTEMS' Beschreibung in mehreren wichtigen Punkten ab: Besonders sind bei ihm die Randwülste der Analklappen einfach, nicht durch Längsrille in zwei Kiele geteilt. Am 2. Beinpaar ist das Coxosternit nicht annähernd halbkreisförmig, sondern dachförmig und bildet mit dem Aussenrand des Praefemurs einen sehr offenen Winkel; seine Basis trägt keine Fortsätze. Die Metazonite, besonders die mittleren, sind dicht und fein punktiert (bei 10-facher Vergrößerung schon deutlich). Das Schwänzchen ist an der Basis dicker, rascher zugespitzt und dabei kürzer als in ATTEMS' Figur 77 a, usw.

Da die wichtigsten Gattungsmerkmale vom ♂ geliefert werden und dieses von HUMBERTS Art unbekannt ist, so muss diese als Genotypus jener Art weichen, die ATTEMS irrtümlich als *hamifer* beschrieben und auch seiner Gattungsdiagnose zugrunde gelegt hat. Für diese Art führe ich brauchgemäß den Namen *H. attemsi* nom. nov. (= *H. hamifer* Attems 1936, nec *S. hamifer* Humbert 1865 !) ein.

Dem Genotypus *H. attemsi* stehen nun zwei neue Arten am nächsten, nämlich *H. matarae* n. sp., von Ceylon, und *H. montivagus* n. sp., von den Palnis, die ein besonderes Interesse erheischen. Nach den Gonopoden allein wäre man versucht, sie als geographische Rassen einer und derselben Art zu betrachten; so

gering scheinen in diesen Organen die Unterschiede im Vergleich zu den Übereinstimmungen und zu ihrem gewohnten Differenzierungsgrad. Dagegen überrascht die Anzahl grösserer oder kleinerer Abweichungen in der Morphologie mehrerer anderer Organe und Körperteile. Die Fühler der beiden Arten vertreten z. B. zwei gegensätzliche Typen, den „kurzen“ und den „schlanken“ innerhalb der Gattung. Sie mögen daher auch als Beispiel einer Methode dienen, um die spezifischen Merkmale dieser Organe anschaulicher darzustellen, als man es bisher tat. Massgebend für die beiden

Fühlertypen sind weniger die absoluten Längenmasse der Fühler, die ja mit der Körpergrösse wechseln, als vielmehr das Verhältnis der Länge der einzelnen Glieder zu ihrer grössten Breite. Es kann mit Hilfe von Kamera-Zeichnungen festgestellt werden, welche die zu vergleichenden Fühler in gleicher Vergrößerung darstellen, wie es die Fig. 127, 128, 137 u. 138 für beide Geschlechter der zwei in Frage stehenden Arten tun. Da die Verhältniszahlen der entsprechenden Glieder von Geschlecht zu Geschlecht wechseln, müssen die männlichen und die weiblichen Fühler zweier Arten unabhängig

voneinander verglichen werden. Es wird sich zeigen, dass in diesem Punkte die spezifischen Verhältnisse beim ♂ stärker ausgeprägt sind als beim ♀. So ist z. B. für das 2. Fühlerglied von *H. matarae* und *H. montivagus* das Verhältnis beim ♂ $16/8$ gegen $29/10$, beim ♀ dagegen $15/7$ gegen $21/10$. In etwas geringerer Masse unterscheiden sich die beiden Arten auch in andern, z. T. nicht messbaren Merkmalen, was an den Charakter von Mutanten erinnert. Auf jeden Fall zeigen sie, dass die Differenzierung verschiedener Organe jener der Gonopoden vorauslaufen kann und sich unabhängig von dieser vollzieht. Je nachdem man sich nun für die Artauffassung auf die Gonopoden allein oder auf die Summe aller Merkmale stützt, wird man in *H. attemsi*, *H. matarae* und *H. montivagus* einen Rassen-

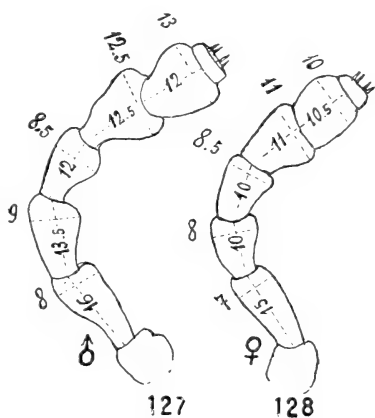


FIG. 127, 128.

Harpurostreptus matarae n. sp.

Fig. 127: Antenne des ♂.

Fig. 128: Antenne des ♀.

kreis oder drei unabhängige Arten erblicken. In letzterem Falle ist jede von ihnen nicht einer der übrigen Arten der Gattung (*robustus* Att., *exaratus* (Att.) Carl) im Sinne ATTEMS' gleichwertig; denn diese nehmen auch den Gonopoden nach jede für sich eine selbständigere Stellung ein, so dass ich es vorziehe, sie unter dem Gattungsnamen *Thyropygus* aufzuführen. *Harpurostreptus* hat ohnehin vorläufig mehr den Sinn einer Artengruppe als einer Gattung.

Harpurostreptus matarae n. sp.

(Fig. 127—134.)

S ü d - C e y l o n : Cocosnuss-Pflanzung bei Matara, 4 ♂♂, ♀♀, V. 1927.

Schwach geringelt, dunkel schiefergrau bis kastanienbraun. Metazonite mit rotgoldenem Hinterrandsaum. Vom 6. an trägt jeder Metazonit hinter der Sutura einen verwischten, dorsomedianen, trübgelben Fleck; jener des Analsegments setzt sich als Streifen bis auf das ebenfalls gelbe Schwänzchen fort. Beine ebenfalls gelb.

Länge ca. 35—40 mm. Breite 2,9—3,1 mm.

Segmentzahl 54—57.

Kopf glatt und glänzend. Drei Labralzähne; 3 + 3 Supralabralporen. Augen deutlich etwas weiter von einander entfernt als die Fühlergruben. Fühler (Fig. 127, 128) kurz und plump, deutlich komprimiert, beim ♂ die Glieder 4—6 auf eingeschnürter Basis endwärts stark verdickt; das 2. Glied nur etwa zweimal länger als gegen das Ende dick, die beiden folgenden beim ♂ ungefähr $1\frac{1}{2}$, beim ♀ höchstens $1\frac{1}{4}$ mal länger als dick. Backenunterrand beim ♂ am Ende mit kurzem einwärts gerichtetem Häkchen; Stipites gnathochilarii beim ♂ mit subapikaler beuliger Auftreibung.

Halsschildseitenlappen fast rechteckig, das Vordereck beim ♂ etwas vorgezogen (Fig. 129) und schmaler gerundet, beim ♀ (Fig. 130) breit zugerundet; Randwulst beim ♂ um's Vordereck verbreitert, beim ♀ schmaler und regelmässiger; auf der Fläche einige veränderliche, vom Hinterrand ausgehende, kurze Furchen.

Prozonite im bedeckten Teil mit vielen scharfen, bis zum Sternum herunterreichenden und ventralwärts immer schärfer werdenden Ringfurchen; im freien Teil eine dorsal scharfe aber kaum unter Porushöhe herunterreichende Furche. Metazonite dorsal skulpturlos; die gewöhnliche laterale Streifung reicht auch

im vorderen Körperteil nicht bis zum Porus hinauf und ist im hinteren Körperteil, besonders beim ♀, fein und schwach eingestochen. Sutura ringsum gleichmässig stark, dorsal in gleichen Abständen mit Rippchen versehen. Porus deutlich vor der Mitte der Metazonite.

Analsegment wie bei *H. attemsi* in ein langes, gleichmässig nach unten gekrümmtes und gradweise zugespitztes Schwänzchen aus-

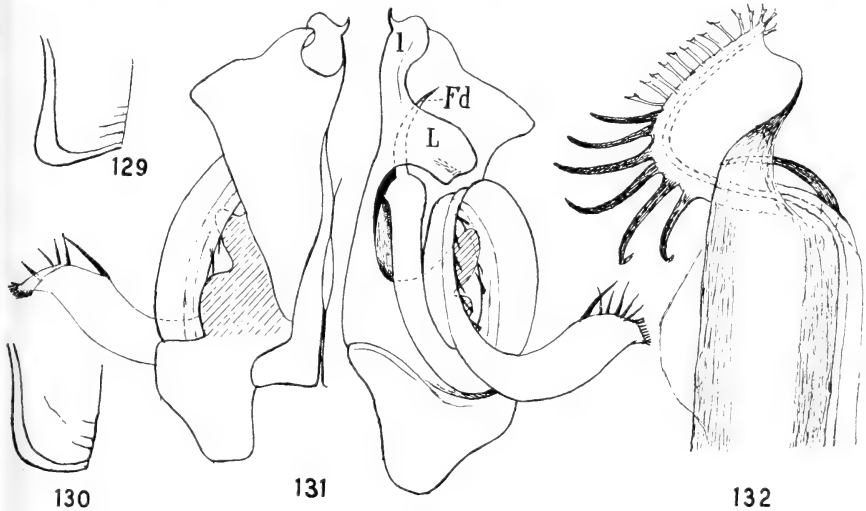


FIG. 129—132.

Harpurostreptus matarae n. sp.

Fig. 129: Halsschild des ♂, linksseitig. — Fig. 130: Id. des ♀. — Fig. 131: Gonopoden: links oral, rechts aboral. — Fig. 132: Das schraubig gedrehte Ende des Telopodits.

gezogen; das Schwänzchen gelegentlich missgebildet, verkürzt oder stummelförmig und komprimiert. Analklappen gewölbt; ihr Rand in der Mitte stärker vorspringend als oben und unten, das Profil daher nicht ein regelmässiger Bogen, sondern mehr oder weniger deutlich hyperbolisch [ähnlich wie bei gewissen Spiroboliden mit abwärts gebogenem Schwänzchen, z. B. *Aulacobulus levissimus* Attems (1936, S. 310, Fig. 92 a)]. Randwulst von der gewölbten Fläche durch eine ziemlich breite, seichte, quengerunzelte, schwarze Rinne getrennt; von hinten betrachtet, ist jeder Randwulst durch deutliche Längsfurche in einen scharfen inneren, und einen stumpferen, etwas höheren, äusseren Kiel geteilt. Diese Teilung ist bei vorliegender Art deutlicher als bei *T. exaratus* (Att.) Carl und bei

virgatus Att., aber offenbar weniger ausgeprägt als bei *H. attemsi* nom. nov. (= *H. hamifer* Att. nec Humb.!), wo nach ATTEMS (1936, S. 287) die Furche den Wulst in zwei „annähernd gleich schmale, scharfe Kiele“ teilt. Analschuppe sehr stumpfwinklig, frei. Ventralspange des Analsegments scharf gestreift. Sternite mit 5 oder 6 Querstreifen, die vorderen feiner und gelegentlich unregelmässig, die drei hinteren, und besonders der letzte, schärfer und breiter. Stigmengruben klein, dreieckig.

Beine des ♂ vom 3. Paar an mit Sohlenpolster an Postfemur und Tibia, beide Polster körperendwärts schwächer werdend und den letzten 15 bzw. 12 Beinpaaren fehlend. Am 1. Beinpaar des ♂ (Fig. 133) ist das Praefemur in einen schmal gerundeten Lappen nach aussen vorgezogen; sein schräger Distalrand ist fast geradlinig. Am 2. Beinpaar des ♀ (Fig. 134) sind die Coxosternite in der Medianlinie getrennt und jeder mit einem basalwärts, parallel zur Tracheentasche gerichteten Fortsatz versehen. Das Vorderblatt der Gonopodencoxite (Fig. 131, links) ist eine dreieckige Platte mit abgestumpft rechteckigem Ausseneck. Das laterale Blatt (Fig. 131, rechts) bildet mit einem kleineren, runden Lappen (*l*) und dessen Häkchen die innere apikale Coxitecke, während ein grösserer Lappen (*L*) über das Gonocoel und den Femoraldorn auf die Hinterfläche übergreift. Telopodit demjenigen von *H. attemsi* sehr ähnlich, mit aufgerichtetem, spitzem, säbelförmigem Femoraldorn und bandförmigem, unverzweigtem, spiralig gewundenem und auf der Innenfläche der Spirale mit einer Reihe brauner, spitzer Dornen versehenem Tibiotarsus. Vor dem Ende beschreibt das Band eine halbe Schraubenwindung (Fig. 132); dieser geht ein starker, schwarzer Dorn voraus und folgen in kurzem Abstände etwa sechs etwas schwächere, schwarze, spitze Dornen und weiterhin in regelmässiger, randständiger Reihe die gewöhnlichen, steifen, undeutlich zweispitzigen Kammlattdornen; die Samenrinne läuft diesem bedornen Endrand entlang.

Harpurostreptus montivagus n. sp.

(Fig. 135—139.)

Untere Palnis: Passübergang westlich von Tandikudi (s. Karte, Station 10), 1550 m, trockener Busch, unter Steinen, V. 1927, 1 ♂, 3 ♀♀.

Nächstverwandt mit *H. matarae* n. sp., etwas grösser, ca. 40—45 mm lang und $3\frac{1}{2}$ —4 mm dick. Segmentzahl: 55—59.

Die Hauptunterschiede gegenüber *H. matarae* sind folgende: Fühler bedeutend schlanker, besonders beim ♂, wo die Glieder 4—6 an der Basis weniger eingeschnürt und am Ende weniger verdickt

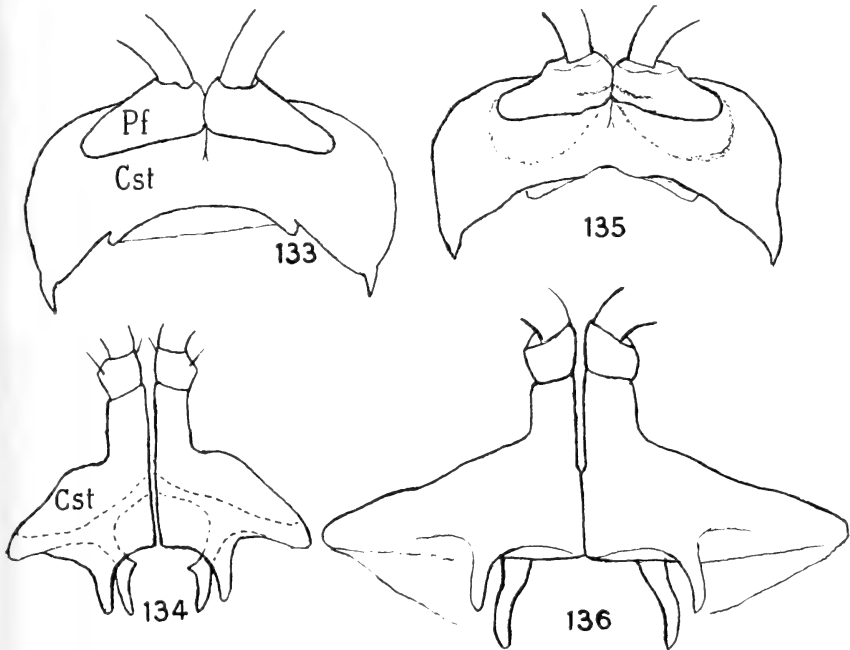


FIG. 133, 134.

Harpurostreptus matarae n. sp.

Fig. 133: 1. Beinpaar ♂, Basis von vorn. — Fig. 134: 2. Beinpaar ♀, Basis.

FIG. 135, 136.

Harpurostreptus montivagus n. sp.

Fig. 135: 1. Beinpaar ♂, Basis von vorn. — Fig. 136: 2. Beinpaar ♀, Basis.

sind und das 2. Glied fast drei Mal so lang als dick ist (Fig. 137). Beim ♀ (Fig. 138) sind die Glieder 3, 4 und 5 bedeutend schlanker als bei *matarae*.

Am Halsschild sind die Seitenlappen deutlicher gestutzt, mit etwas schärferem Vordereck und beim ♀ noch gleichmässiger schmalen Randwulst.

Die Ringfurche im freien Teil der Prozonite reicht wie die übrigen bis zum Sternit herunter. Die Sutura ist feiner, ihre Rippen auf dem Rücken kaum sichtbar, zu winzigen Knötchen

reduziert. Der Porus noch deutlicher vor der Metazonitenmitte gelegen. Das Schwänzchen ist etwas kürzer und weniger stark herabgebogen als bei *matarae* und *attemsi*, gelegentlich missgebildet. Randwulst der Analklappen gleichmässiger hoch als bei *matarae*, das Profil der Klappen daher regelmässig gebogen, nicht hyperbolisch.

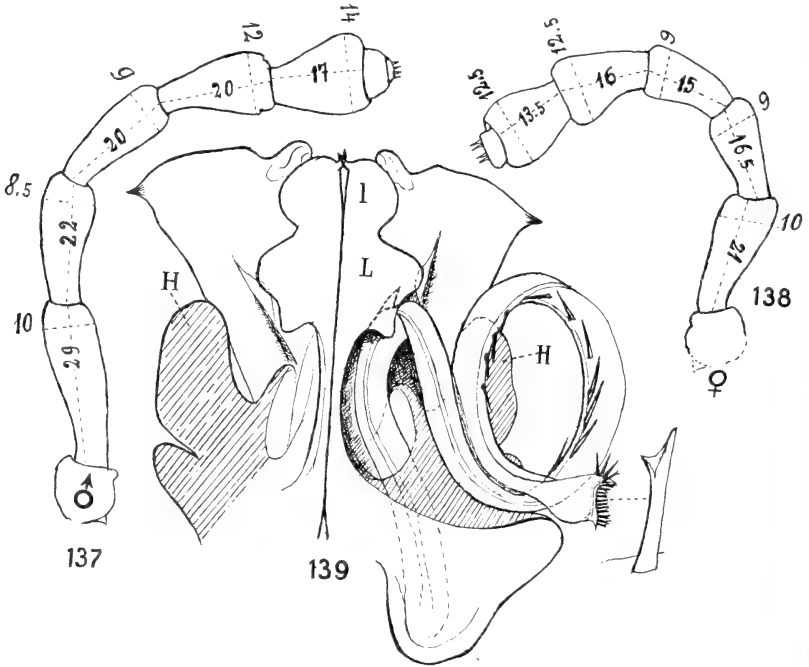


FIG. 137—139.

Harpurostreptus montivagus n. sp.

Fig. 137: Antenne des ♂. — Fig. 138: Antenne des ♀. — Fig. 139: Gonopoden, aboral; links sind die Basis des Coxits und das Telopodit entfernt.

Die Beine des ♂ sind bei gleichen Längenverhältnissen der Glieder mehr als doppelt (20 : 9) so lang als bei *matarae* und bedeutend robuster; die Sohlenpolster sind noch auf dem drittletzten, bezw. vorletzten Beinpaar ausgebildet; am 1. Beinpaar (vgl. Fig. 135 mit Fig. 133) ist das Praefemur aussen breiter gerundet, und sein distaler Rand ist deutlich geschwungen. Am 2. Beinpaar des ♀ sind die Coxosternite stärker verwachsen und bilden eine viel breitere Platte als bei *matarae* (vgl. Fig. 136 mit Fig. 134).

Die Gonopoden der beiden Arten, im ganzen äusserst ähnlich

gebaut, unterscheiden sich hauptsächlich durch den Grad der Ausbildung mehrerer Teile (vgl. die Fig. 139 mit Fig. 131). Der distale Lappen (H) des Coxithinterblattes (in beiden Figuren schraffiert) ist bei *montivagus* viel stärker; die Aussenecke der Coxitplatte ist in einen kurzen, schwarzen Dorn ausgezogen; die beiden Lappen L und l sind weniger entfernt, weniger ungleich, L besonders viel kürzer und breiter als bei *matarae*. Der Femoraldorn am Telopoditknie (in Fig. 139 punktiert) ist zu einem kleinen Kegel reduziert. Die Zahl der Dornen auf der Innenseite der Bandspirale ist grösser, das Ende des Bandes weniger gedreht und bestimmter quergestutzt.

Genus THYROPYGUS Poc.

Thyropygus subvalidus n. spec.

(Fig. 140—148.)

Shevarooy-Hills: Yerkaud, 3 ♂. J. R. HENDERSON leg., 1894, British Museum.

In frischem Zustande ist die Färbung wahrscheinlich ziemlich stark geringelt; Metazonite grünlich mit schmalem, braunem Hinterrand und davor ein schmaler, dunkler Gürtel. Beine, ein breiter Analklappenrand, Schwänzchen, ein breiter Rand des Halsschildes und dessen Seitenlappen, vordere Hälfte des Clypeus und ein Band zwischen den Augen gelb bis orange. Fühler einfarbig, schwärzlich.

♂. Länge (schätzungsweise) 100—110 mm. Breite 6—6½ mm. Grösste bisher bekannte Art mit herabgekrümmtem Schwänzchen.

Kopf sehr glatt und glänzend. Drei Labralzähne. Labralporen 3 + 3, die äussersten sehr klein. Fühler zurückgelegt bis zum Hinterrand des 4. Segmentes reichend, die mittleren Glieder auffallend schlank und fast drehrund. Augen so weit auseinander wie die Antennengruben. Backen mit medialwärts eingebogener Apophyse. Stipites gnathochilarii im apikalen Teil schwielig aufgetrieben. Mentum mit basal scharf begrenzter, grosser Grube.

Halsschild (Fig. 140) mit leicht geschwungenem Hinterrand und stark konkavem Vorderrand der Seitenlappen; deren Vordereck in einen stark gerundeten Lappen vorspringend, das Hintereck ziemlich scharf. Randwulst nur um's Vordereck flach verbreitet und daselbst mit einer kurzen, feinen Furche.

Prozonite mit vielen feinen Ringfurchen; die hinterste bedeutend stärker als die übrigen, aber das Sternum nicht erreichend und etwas oberhalb Porushöhe einen kleinen, scharfen Winkel nach vorn bildend. Sutura scharf und glatt, vor dem Porus gerade. Meta-

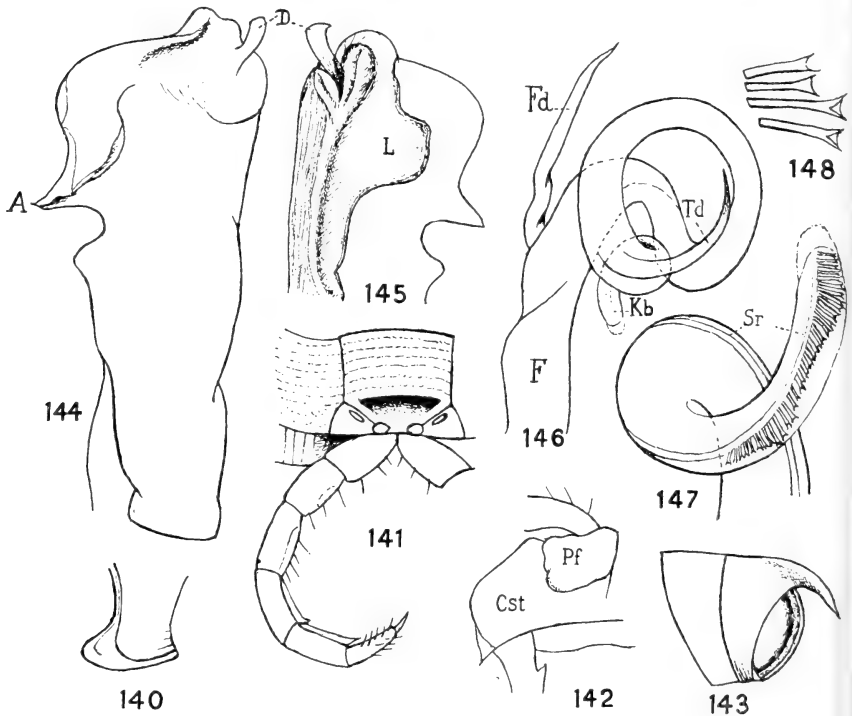


FIG. 140—148.

Thyropygus subvalidus n. sp. ♂.

Fig. 140: Halschild des ♂, linksseitig. — Fig. 141: Sternit und ein Bein der Körpermitte des ♂. — Fig. 142: 1. Bein des ♂; Praefemur und Hälfte des Coxosternits. — Fig. 143: Die zwei letzten Segmente. — Fig. 144: Gonopod-coxite, oral. — Fig. 145: Id., apikaler Teil, aboral. — Fig. 146: Telopodit, von der Mitte des Femurs an. — Fig. 147: Letzte Windung des Telopodits mit dem Borstenkamm, stärker vergrößert. — Fig. 148: Stifte des Borstenkammes, stärker vergrößert.

zonite glatt und glänzend; Porus deutlich vor der Mitte. Seitliche Längsstreifung scharf, nicht ganz bis zum Porus hinaufreichend.

Analklappen (Fig. 143) glatt; ihr freier Rand mässig vorspringend, glatt, von der Klappenwölbung durch eine ziemlich breite, gut begrenzte, fein skulptierte Rinne getrennt; auf der

Medianseite ist der Randwulst nur mit ganz seichter Rinne versehen, so dass kein Doppelkiel entsteht. Schwänzchen etwas weniger stark herabgebogen als bei den kleineren Arten, am Ende ziemlich plötzlich zugespitzt. Analschuppe frei; Ventralspange des Analsegments mit einigen scharfen Querstreifen. Sternite (Fig. 141) mit 5-6 sehr feinen Querstreifen und dahinter mit einer starken, queren Grube, die vorn scharf begrenzt ist und steil abfällt, seitlich die Sternitränder nicht erreicht. Stigmengruben dreieckig.

Beine des ♂, vom dritten an, mit Sohlenpolster an Postfemur und Tibia (Fig. 141), Andeutung eines solchen am Femur und schwachem elliptischem Eindruck auf der Unterseite des Praefemurs; diese Auszeichnungen auf den letzten Beinpaaren etwas schwächer. Am 1. Beinpaar des ♂ (Fig. 142) ist der Praefemur fast rechteckig, hinten aussen stark gerundet, ähnlich wie bei *Th. exaratus*, nicht lappig vorgezogen.

Gonopoden-Coxite (Fig. 144, 145) lateral mit starker Zacke (A) und davor einer tiefen, rundlichen Bucht; das Ende aussen breit gerundet, innen mit zwei rundlichen Buckeln, die sich auf der Aboralseite wie Lippen ausnehmen, zwischen denen ein spatelförmiges Lappchen (D) vorragt. Das Lateralblatt springt dem Gonocoel gegenüber mit einem breiten Lappen vor (L). Der schlanke, spitze Femoraldorn (Fig. 146, Fd) ist fast gerade distal gerichtet, an der Basis leicht schraubig gedreht. Weiterhin bildet der bandförmige Telopodit eine weitere und eine engere Spiralswindung; letztere endet als stumpfer Lappen (Kb), der bis kurz vor dem Ende die Samenrinne und ihr entlang eine äusserst dichte, geschlossene Reihe gleichartiger Borsten von der in Figur 148 vergrössert dargestellten, für die Gattung charakteristischen Form trägt. Die Zahl dieser Borsten ist, mit 35, wohl die grösste bisher bei einem orientalischen Harpagophoriden festgestellte. Vor der kleinen Spiralswindung geht von der Fläche des Bandes ein grosser, spitzer, im Sinne der ersten Spirale gerichteter Dorn (Td) ab, wie ihn auch *T. exaratus* (Att.) Carl und *T. robustior* (Att.) besitzen. Diese drei Arten scheinen unter sich wiederum eine natürliche Gruppe zu bilden, ohne dass sich jedoch etwa ihre Abtrennung als Gattung rechtfertigen würde.

Thyropygus exaratus (Att.) emmend. Carl.

(Fig. 149—152.)

Syn.: *Harpurostreptus exaratus*, ♀. ATTEMS, Mem. Ind. Museum, Vol. XI, p. 80, Fig. 290, 1936.

Provinz Madras. ♂, ♀. British Museum.

Wir glauben, in dieser Art den durch ATTEMS nur nach ♀ von der Coromandel-Küste beschriebenen *H. exaratus* zu erkennen und

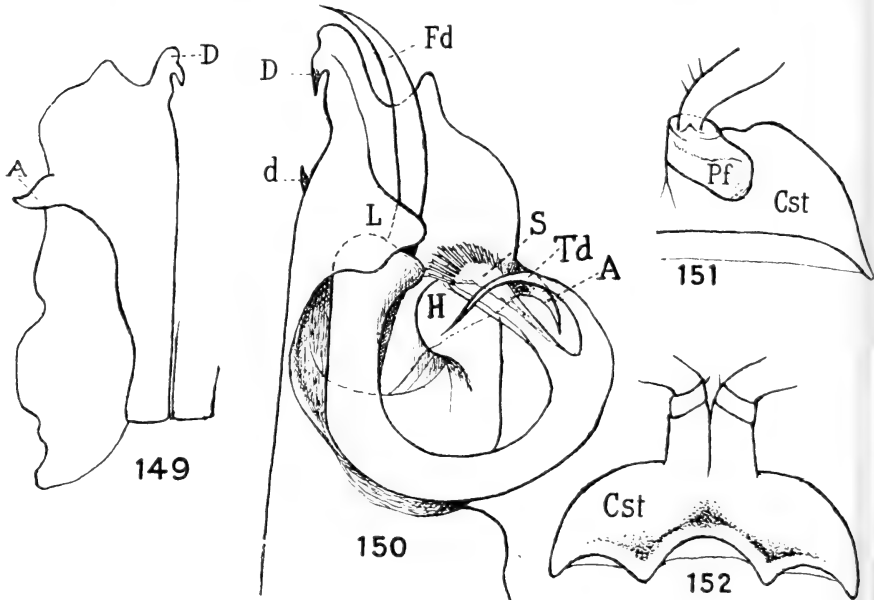


FIG. 149—152.

Thyropygus exaratus (Att.) Carl.

Fig. 149: Gonopodocoxit, oral. — Fig. 150: Gonopode, aboral. — Fig. 151: 1. Bein ♂; Praefemur und Hälfte des Coxosternits. — Fig. 152: 2. Beinpaar ♀, Basis.

das bisher unbekannte ♂ dazu beschreiben zu dürfen, obgleich einer derartigen Identifizierung stets ein gewisser Zweifel anhaftet.

♀. Weibchen von 64—66 Segmenten stimmen wirklich in Färbung, Skulptur, Bau der Analklappen, Streifung der Sternite — mit stärkeren zwei letzten Streifen —, gefurchem Randwulst der Seitenlappen des Halsschildes usw. mit ATTEMS' Beschreibung gut überein. Die etwas niedrigere Segmentzahl (64—66 statt 68) fällt

kaum ins Gewicht. Hingegen ist die Basis des 2. Beinpaares ♀ von hinten gesehen (Fig. 152) derjenigen von *H. virgatus* Att. (ATTEMS, Mem. Ind. Mus., Vol. XI, Fig. 79) viel ähnlicher als jener von *H. exaratus* (ATTEMS, Fig. 80). Doch sind diese beiden letzteren Abbildungen untereinander schwer vergleichbar; jene von *H. exaratus* ist übrigens kaum verständlich, und auch aus dem Text geht kein klarer spezifischer Unterschied in diesem Punkte hervor; die mediane Verwachsung der beiden Coxosternite ist bei unsern Tieren vollständig.

Das Mentum ist in beiden Geschlechtern breit grubig eingesenkt und die Einsenkung hinten durch eine scharfe Kante begrenzt.

♂. In den meisten Punkten passt ATTEMS' Beschreibung auch auf das ♂. Von diesen hat eines 60, ein anderes 64 Segmente. Die Stipites gnathochilarii sind im apikalen Teil deutlich blasig aufgetrieben. Die Backen tragen apikal eine hakig einwärts gebogene, stumpfe Apophyse. Am Halsschild ist das gerundete Vordereck der Seitenlappen etwas deutlicher vorgezogen als beim ♀. Postfemur und Tibia mit langem, schmalen Sohlenpolster, der erst etwa vom 50. Segment an gradweise verschwindet. Am 1. Beinpaar (Fig. 151) ist der Praefemur fast rechteckig, an der Basis aussen ohne Lappen.

Gonopoden (Fig. 149 u. 150) denjenigen von *H. robustior* Att. (ATTEMS, loc. cit., Fig. 78, c, f, g, h) sehr ähnlich; doch ist am Coxit der das Häkchen D tragende Lappen viel kleiner, der Lappen L breiter, trapezförmig, der Lappen H stärker gerundet; der Dorn A ist bedeutend länger als er auf unsern Figuren infolge seiner starken Krümmung erscheint, doch immerhin kürzer als bei *H. robustior*. Das mediale schwarze Dörnchen *d* fehlt bei *robustior*. Am Telopodit ein grosser, säbelförmiger, gerade aufstrebender Femoraldorn (Fd). Der Tibiotarsus teilt sich auch hier in einen spitzen Dorn und ein Band (S), das die Samenrinne führt und vor seinem Apikalrand eine gebogene Reihe steifer, kurzer, schwach zweispitziger Stifte trägt.

Thyropygus (?) *negotiosus* n. sp.

(Fig. 153—158.)

Mysore. British Museum. 1 ♂.

♂. Farbe (stark verblichen) geringelt: Prozonite hellgrau; Metazonite dorsal hell kastanienbraun, diese Farbe in einem

Streifen bis zum Bauche heruntersteigend. Kopf hell gelbbraun; Scheitel kastanienbraun; die drei ersten Fühlerglieder hellgelb, die folgenden grünlich. Analsegment hellgelb; Klappen gebräunt. Beine hellgelb.

Segmentzahl: 64. Länge ca. 110 mm. Breite 8,5 mm.

Kopf glatt und glänzend; 3 Labralzähne, 2 + 2 ganz kleine Supralabralporen. Scheitelfurche sehr fein. Mediane Augenecken um ein ganz geringes weiter auseinander als die Innenränder der

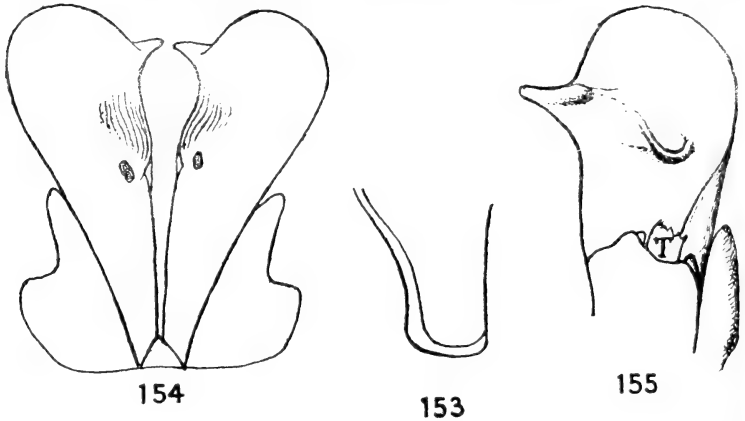


FIG. 153—155.

Thyropygus negotiosus n. sp. ♂.

Fig. 153: Halsschild, linksseitig. — Fig. 154: Gonopodencoxite, oral. — Fig. 155: Gonopodencoxit, aboral; das Telopodit (T) ist vor dem Knie amputiert.

Antennengruben. Basalglied der Mandibel mit starker, schräg einwärts geneigter Apophyse; diese ist dreikantig, mit stumpfer Aussenkante und stumpfer Spitze. Apikalteil der Stipites gnathochilarii zu einer flachen, glatten Beule aufgetrieben. Mentum gleichmässig flach eingedrückt, die Depression basalwärts nicht leistenförmig begrenzt.

Halsschild mit auffallend schmalen, fast rechteckigen Seitenlappen, mit konkavem Vorderrand, stumpfem Vorder- und Hintereck; Randwulst schmal, nur um's Vordereck etwas verdickt; keine Streifen oder Furchen auf der Fläche (Fig. 153).

Prozonite mit vielen recht regelmässigen, punktierten Ringfurchen; der unbedeckte Teil glatt, skulpturlos. Metazonite glatt und glänzend; die seitliche Streifung weit unter Porushöhe aus-

gehend; Porus klein, nur um $1\frac{1}{2}$ —2 mal sein Durchmesser hinter der kurz nach vorn ausgebogenen Sutura gelegen. Sutura glatt, ringsum scharf.

Analsegment und Klappen glatt. Schwänzchen kurz, mit aufgebogener Spitze. Randwulst der Analklappen nicht scharf abgesetzt, mässig dick und hoch, dicht zusammenschliessend. Anal-

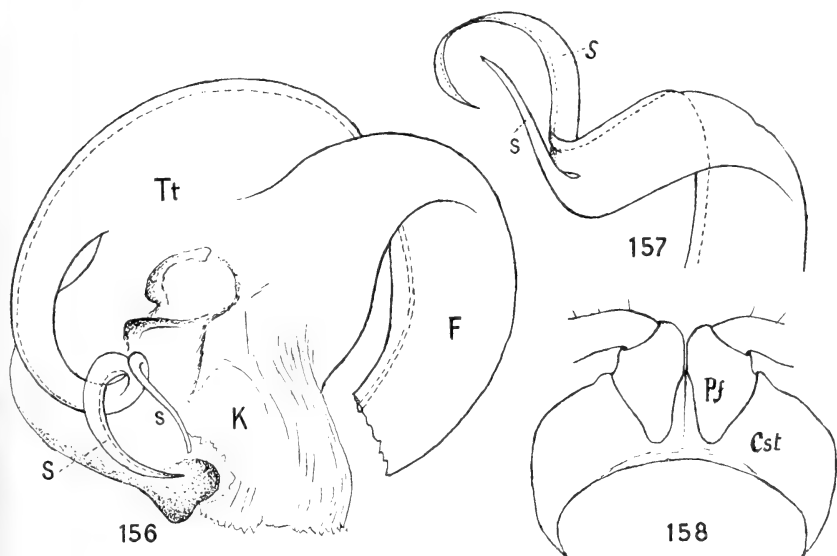


FIG. 156—158.

Thyropygus negotiosus n. sp.

Fig. 156: Telopodit eines Gonopoden, von der Mitte des Femurs an. — Fig. 157: Ende des Telopodits. — Fig. 158: Erstes Beinpaar ♂, Basis von vorn.

schuppe frei, breit und stumpfdreieckig. Stigmengruben klein, dreieckig. Sternite ungestreift. Beine des ♂ vom 3. an mit Sohlenpolster an Postfemur und Tibia; gegen das Körperende hin werden die Sohlen schwächer. Am 1. Beinpaar ragt das Praefemur (Fig. 158, Pf.) mit langem, aber nicht scharf abgesetztem Lappen gerade basalwärts über das Coxosternum bis nahe an dessen Basalrand herunter.

Gonopoden mit ungelappten, am Ende gerundeten und medianwärts in einen kurzen Fortsatz ausgezogenen, daher vogelkopfähnlichen Coxiten, die oral, hinter der Mitte und näher dem Medialrand je ein kleines, elliptisches, schwarzes Mal und eine Anzahl

geschwungene Furchen tragen (Fig. 154). Auf der hohlen aboralen Fläche (Fig. 155) ist der Fortsatz an seiner Basis zu einem glatten Knöpfchen verdickt, und weiter einwärts erhebt sich ein dunkler Chitinbügel. Telopodit ohne Femoraldorn. Tibiotarsus (Fig. 156, Tt) kurz und breit zweiteilig. Der eine Ast ist ein grosses Hohlblatt (K), das teils lamellär und durchsichtig, mit gezähneltem Rande, teils ganzrandig, opak und verdickt ist (punktiert) und in der Höhlung mehrere braune Chitinleisten und Bügel, aber nirgends eine Spur randständiger Hakenborsten oder Stifte trägt. Der zweite Ast ist ein gleichmässig verschmälertes Band, das sich hinter der Mitte in eine flache Sichel mit der Samenrinne (S) und eine etwas kürzere Geißel (s) spaltet. In situ ist der gegabelte Samenrinnenast ganz von der breiten Lamelle des andern Astes umwickelt.

Die Beschaffenheit des Gonopodentelopodits lässt die Gattungszugehörigkeit dieser Art unsicher erscheinen. Die Abwesenheit eines Kammes von Hakenborsten oder Stiften hat sie mit *Stenurostreptus* Carl, das Fehlen des Femoraldornes mit *Phyllogonostreptus* Carl gemeinsam. Der Verlauf der Samenrinne auf besonderem Ast erinnert an *Thyroglutus* Att., wo aber beide Äste lamellär scheinen. Ich reihe die Art vorläufig bei *Thyropygus* ein, wo ATTEMS auch *Phyllogonostreptus labiatus* (Newp.) unterbringt, mit dessen Gonopoden jene unserer Art nicht wenig Ähnlichkeit zeigen. Trotz ATTEMS' verdienstvollen Bemühungen sind die Gattungen der orientalischen Harpagophoriden noch sehr wenig sicher abgegrenzt; aus der Menge der beschriebenen Arten heben sich kaum einige Gruppen sichtlich nahe verwandter Arten ab, denen die Mehrzahl der andern mehr oder weniger willkürlich angegliedert worden sind.

Thyropygus tricolor n. sp.

(Fig. 159—165.)

Nilgiris: Coonoor, 1500 und 1600 m, kleiner Urwald und Kaffeepflanzung Hillgrove, XII. 1926. 3 ♂♂ ad.

Segmentzahl: 59, 62 und 64. Dicke: 2,8 mm.

Färbung geringelt. Der Rücken und der obere Teil der Seiten tragen drei scharf begrenzte Farbengürtel: Prozonit und Vorderrand des Metazonits grau; über die Mitte des Metazonits ein matt russ-schwarzer, in der Rückenmitte durch einen orangefarbenen Fleck

unterbrochener Gürtel, und endlich ein ziemlich breiter roter Hinterrand. Kurz unterhalb des Porus streicht der mattschwarze Gürtel spitz keilförmig aus, sodass der graue Gürtel nunmehr verbreitert ist und allmählich in den schmalen, roten Hinterrand der unteren Seiten übergeht. Auf den vordersten Segmenten ist die Dreifärbung weniger deutlich, das grau meist durch schwarz ersetzt. Das Analsegment trägt einen difusen roten Dorsalfleck, der sich auf's Schwänzchen fortsetzen kann; Analklappen mit rotem Randwulst. Beine rot, die drei Endglieder meist gebräunt, die Tibia mit drei mehr oder weniger deutlichen schwarzen Längsstreifen. Scheitel und Halsschild schwarz; Vorderkopf hellbraun. Fühler schwarz, mit roten Gliedenden; das erste Glied hellbraun.

Kopf sehr glatt und glänzend, kahl. Scheitelfurche kaum sichtbar oder fehlend; keine Interokularfurche. Labralbucht seicht, mit 3 kleinen Labralzähnen; 3 + 3 Supralabralporen. Antennen kräftig, seitlich komprimiert. Gnathochilarium mit grosser, basal scharf begrenzter Mentumgrube und einer deutlichen beuligen Auftreibung im Endviertel der Stipites. Backen aussen breit, aber flach, am Ende mit einem einwärts gekrümmten, spitzen Häkchen. Innenecke der Augenhaufen etwas weiter entfernt als die Fühlergruben.

Halsschildseiten fast regelmässig viereckig, das Vordereck kaum merklich vorgezogen, zugerundet (Fig. 159); Randwulst schmal, vorn und um das Eck ganz flach, wie abgeschliffen; ausser der Randfurche trägt die Lappenfläche nur kurze Bruchstücke von Furchen.

Prozonite mit ganz schwachen, bis zu den Sterniten gerade durchgehenden Ringfurchen, deren zwei letzten nur auf den vordersten Segmenten ringsum scharf sind, sonst im dorsalen freien Prozonitteil erloschen. Metazonite glatt, die seitliche Längsstreifung reicht bis nahe an den Porus hinauf und kehrt in der vordern Körperhälfte oberhalb desselben mit einigen verkürzten Streifen wieder; dorsal bleiben nur deren Ansätze als Rippchen in regelmässigen Abständen in der ringsum scharfen Quernaht übrig. Letztere ist vor dem weit von ihr entfernten Porus gar nicht vorgebaucht.

Analsegment glatt, mit einem stumpfen, drehrunden und fast geraden Schwänzchen ziemlich weit über die Analklappen hinaus verlängert (Fig. 160). Klappen mit mässig hohem, gut abgesetztem

Randwulst, dem eine schmale aber ziemlich scharf begrenzte Rinne vorausgeht. Analschuppe stumpfwinklig, nicht mit dem Ring verwachsen.

Sternite mit 4—5 Querstreifen, von denen die vorderen sehr fein und auch etwa gebrochen sind, die vorletzte sehr deutlich, die letzte besonders scharf und rissartig. Beine des ♂ vom 4. bis zum

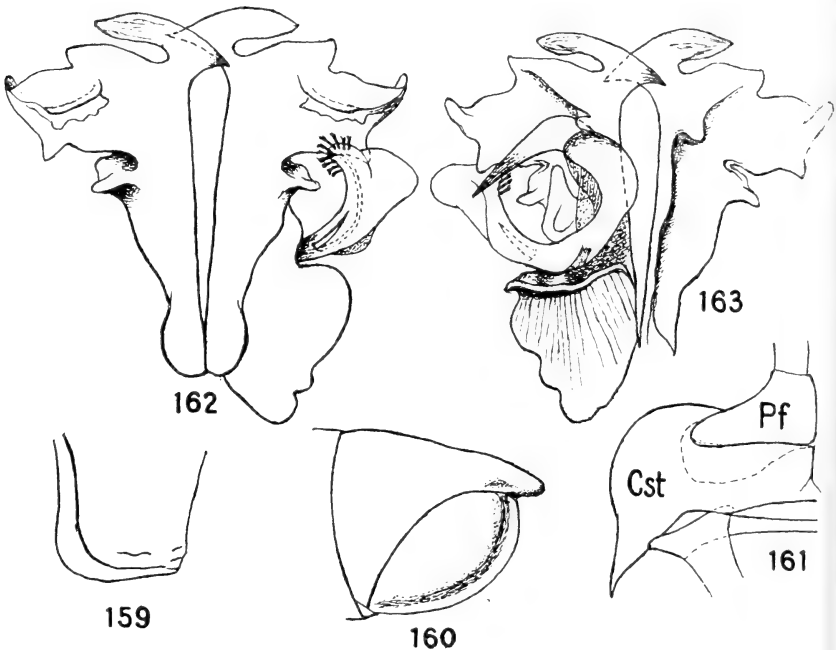


FIG. 159—163.

Thyropygus tricolor n. sp. ♂.

Fig. 159: Halsschild, linksseitig. — Fig. 160: Abdominalsegment. — Fig. 161: 1. Bein ♂, Praefemur und Hälfte des Coxosternits. — Fig. 162: Gonopoden, oral, links unvollständig. — Fig. 163: Gonopoden, aboral, rechts unvollständig.

letzten an Postfemur und Tibia mit am Ende spitz ausgezogenen Sohlenpolstern; Praefemur und Femur unterseits der Länge nach zwischen zwei stumpfen Leisten (den Sohlen homologe Bildungen) ausgehöhlt. Dichter beborstet sind nur der Tarsus und die Oberseite der Tibia. Praefemur des 1. Beinpaares des ♂ (Fig. 161) quergestreckt, nach aussen gradweise verschmälert, dann schmal zugedrückt, ohne Lappenbildung.

Die Gonopoden (Fig. 162—165) erinnern durch den dreilappigen Endrand der Coxite — aber nur in diesem Punkte — an jene des Rassenkreises von *T. minusculus* Att. Auf der Vorderfläche des äusseren Lappens (*c*) erhebt sich auf einem queren Bügel eine schmale, an ein Vordach erinnernde Lamelle (in Fig. 164 durchscheinend, punktiert), die nach ihrer Lage dazu bestimmt scheint, das Ende des von hinten herüberreichenden Telopodits in seinem Vorstoss aufzuhalten, beziehungsweise zu leiten. Eine andere Sperrvorrichtung findet sich auf der Hinterfläche des Coxitlappens *b*, wo sie als Leiste vom Knopf *x* gegen die Spitze

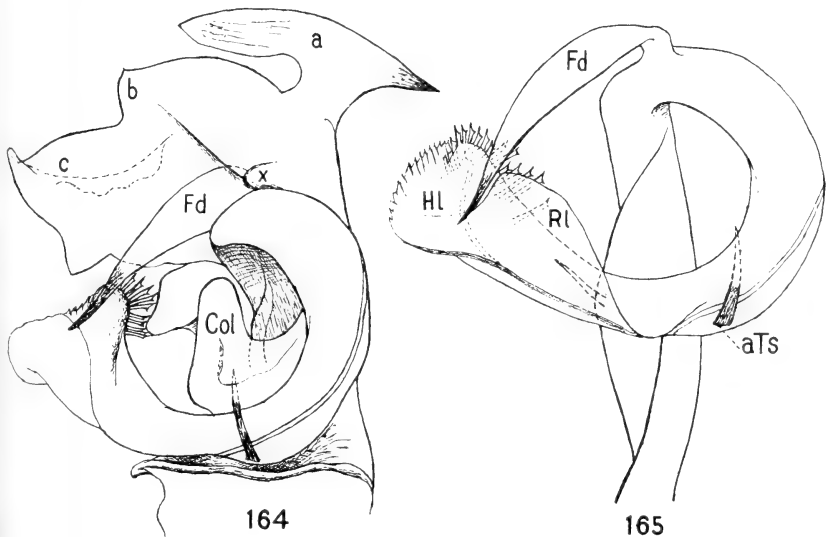


FIG. 164, 165.

Thyropygus tricolor n. sp. ♂.

Fig. 164: Gonopode, aboral. — Fig. 165: Telopodit.

des Lappens verläuft; sie soll offenbar der Aufrichtung des Femoraldorns bei Zug auf die Basis des Telopodits eine Grenze setzen, wodurch sich möglicherweise der Zug als Drehbewegung des distalen Telopoditabschnitts auswirkt. Femoralknie mit einem grossen, klingenförmig flachen, spitz endenden Femoraldorn (Fd), der sich schon an der Basis mit scharfer Knickung nach aussen in der Richtung des Telopoditendes wendet. Vom Knie an bildet das Telopodit eine bandförmige, in keiner Weise gedrehte Schleife, die

auf einem scharf vorspringenden Rand der aboralen Coxitbasis wie auf einem Gesimse gleitet. Die Ränder des Bandes sind glatt; dagegen ist auf der Innen- und auf der Aussenfläche, in gewissem Abstand von einander, je ein dolchartiger Stachel aufgesetzt, die ich den inneren und den äusseren (Fig. 165, aTs) Tibiotarsalstachel nenne, die wahrscheinlich auch eine Sperrfunktion haben. Der verbreiterte distale Abschnitt der Schleife ist schwach zweilappig, der grössere Lappen (Rl) ist glattrandig, umgeschlagen, der andere (Hl) gerundet, durch einen flach geführten Einschnitt seinerseits wieder in zwei Lappchen gespalten. Von den letzteren ist das eine durch gezähnelten und gefälten Rand ausgezeichnet, während das andere auf seiner oralen Fläche eine gebogene Reihe von etwa 15 Kammborsten vom stiftförmigen, endwärts verbreiterten und schräggestutzten Typus trägt. Die Samenrinne geht in breiter, seichter Wellenkurve zweimal von einer auf die andere Fläche des Bandes über und endet am Kamm, ohne demselben entlang zu ziehen. Der dem Coxit angehörende Zapfen *Col* (Columella) steht jedenfalls auch in enger mechanischer Beziehung zum Telo-podit, vielleicht durch den äusseren Tibialstachel.

Thyropygus eremitus n. sp.

(Fig. 166—170.)

Nilgiris: Coonoor, 26. XII. 1926. 1 ♂.

Nächstverwandt mit *T. tricolor* n. sp.

Färbung geringelt. Prozonite grau, die Metazonite von der Quernaht an gradweise verdunkelt, mit scharfer Grenzlinie gegen den strohgelben Hinterrand; vom 10. Segment an läuft über die Rückenmitte eine verwaschene, bleichgelbe Längsbinde; im unteren Teil der Seiten sind die Farbenkontraste abgeschwächt. Vorderkopf und Beine trübgelb; Scheitel schwärzlich. Analsegment braun.

Segmentzahl: 57. Dicke 2,25 mm.

Kopf sehr glatt und glänzend, ohne Scheitel- und Interocularfurchen. Labralbucht mit drei undeutlichen Labralzähnen. Labralporen 3 + 3. Fühler kurz und dick, deutlich komprimiert. Backen aussen breit und flach, am Ende mit spitzem Haken nach innen gebogen. Mentumgrube (♂) gross, basal scharf begrenzt; Stipites im Apikalteil beulig aufgetrieben.

Halsschildseitenlappen (Fig. 167) breit; ihr Vordereck nicht aus-

gezogen, kurz zugerundet; Hintereck stumpf. Randwulst flach, um's Eck wenig verbreitert, dem Seitenrand entlang gefurcht.

Körper matt. Prozonite mit schwachen Ringfurchen, die letzte unbedeckte Furche vom 14. Segment an nicht mehr sichtbar. Metazonite glatt; die seitliche Längsstreifung schwach, um 1 oder

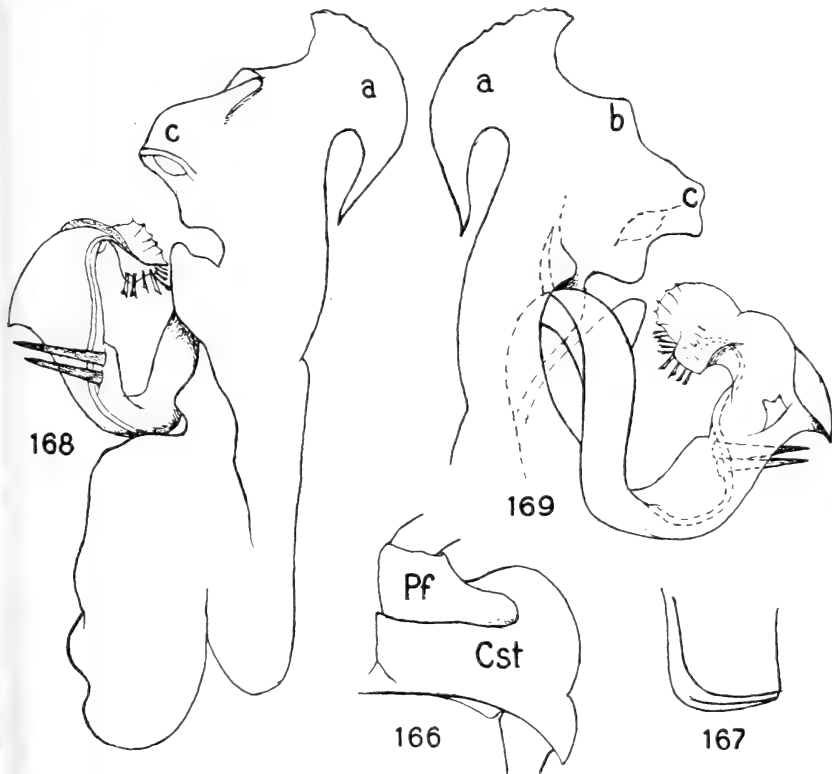


FIG. 166—169.

Thyropygus eremitus n. sp. ♂.

Fig. 166: 1. Bein; Praefemur und Hälfte des Coxosternits. — Fig. 167: Halschild, linke Seite. — Fig. 168: Gonopode, oral. — Fig. 169: Gonopode, aboral.

2 Streifen unter dem Porus bleibend. Porus ganz wenig vor der Mitte des Metazonits gelegen. Quernaht ringsum sehr scharf, dorsal deutlich gerippt, vor dem Porus gerade oder kaum merklich vorgebaucht.

Analsegment mit kurzem, geradem, stumpfem Schwänzchen, mässig hohen Klappenwülsten und davor eine seichte, schmale,

schwach runzlige Submarginalrinne. Schuppe vom Ringteil abgegrenzt, stumpfwinklig. Beine des ♂ vom 3. Paar an mit Sohlenpolstern; diese jedoch auf mehreren der letzten Paare nur ganz schwach entwickelt. Unterseite des Praefemurs und Femurs nur im vordern Körperteil und auch da nicht so deutlich der Länge nach eingesenkt wie bei *T. tricolor*. Am 1. Beinpaar des ♂ (Fig. 166) ist der Praefemur nach aussen etwas schwächer verschmälert als

bei *tricolor*, daher auch etwas breiter und weniger gleichmässig zugerundet.

An den Gonopoden (Fig. 168—170) ist von den drei Coxitlappen nur der innere (*a*) stark entwickelt, an der Basis eingeschnürt, mit der scharfen medianen Spitze stark hakig basalwärts gerichtet; die Lappen *b* und *c* viel stumpfer als bei *T. tricolor*; bei *c* ist vorne die Sperrvorrichtung für das Telopodit in die Ecke gerückt und verkürzt, auf einen Bügel reduziert, dem eine klappenförmige, kleine Lamelle aufsitzt; von *c* geht eine

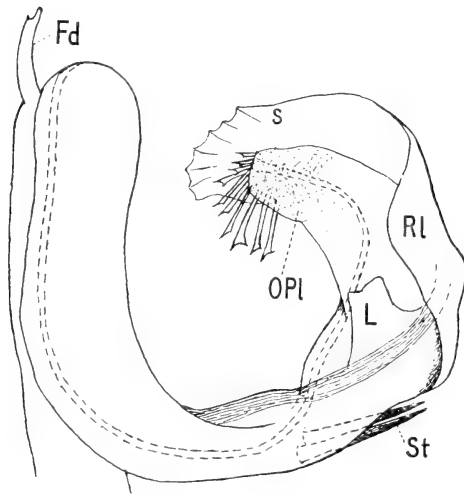


FIG. 170.

Thyropygus eremitus n. sp. ♂.

Telopodit eines Gonopoden, ohne den Basalteil.

verdickte Spange schräg gegen *b* zurück. Telopodit im Bauplan jenem von *T. tricolor* sehr ähnlich, im freien Teil ebenfalls schleifenförmig, am Knie jedoch nur mit ganz schwachem, vom Schutzlappen bedecktem Femoraldorn. Im Tibialteil (Fig. 170) sind die zwei Stacheln (St) beieinander, in Zwillingstellung, auf der Aussenfläche der Schleife eingepflanzt und ist der umgeschlagene Randlappen (RL) kleiner als bei *tricolor*, jedoch auf der Innenfläche von einem trapezförmigen, einer verdickten Chitinrippe aufsitzenden Läppchen (L) begleitet. Der Endteil ist differenziert in einen glashellen, fächerartig gefalteten (S) und einen opakeren Teil (Opl); letzterer endet mit einer kissenartig verdickten Chitinplatte, die auf einer

Seite fein querverieft ist und auf der andern in schwach radiärer Anordnung die 10 ungleichlangen Kammstifte trägt; hier endet auch die Samenrinne, deren Verlauf im freien Telopodit keine schroffen Biegungen aufweist.

Thyropygus vicarius n. sp.

(Fig. 171, 172.)

An animalais: Attakatti, 1000 m. 1 ♂, 1 ♀.

Sehr nahe verwandt mit *T. tricolor* n. sp. und *eremitus* n. sp., ist sie die Ananimalais-Vicariante jener beiden Nilgiri-Arten.

Färbung ganz ähnlich grau, schwarz und rot gegürtelt wie bei *T. tricolor*; die vordersten Segmente einförmiger dunkel, mit hellem bis rotem Hinterrand. Metazonite mit verwaschenem, hell orangerotem dorsalem Mittelfleck. Halsschild braunschwarz, hell gerandet. Kopf vorn hell rotbraun, Scheitel dunkel. Randwulst der Analklappen und Schuppe rot. Beine hell rotbraun.

Segmentzahl: ♂, 64. Dicke: ♂, 4 mm.

Kopf sehr glatt und glänzend. In der Labralbucht drei undeutlich getrennte Labralzähne; 2 + 2 Supralabralporen. Keine Interokular- und sehr schwache Scheitelfurche. Backen des ♂ mit ziemlich breit dreieckiger, einwärtsgekrümmter Spitze. Augenhäufen in etwas grösserem Abstand als die Antennengruben.

Halsschildseiten noch deutlicher eckig als bei *eremitus*, ihr Vorder-eck nicht ausgezogen, kaum stärker gerundet als das stumpfe Hintereck. Randwulst sehr flach, um's Eck wenig verbreitert, beim ♀ noch schmaler und gleichmässiger, längs dem Seitenrand beim ♂ gefurcht.

Pro- und Metazonite wie bei *T. tricolor*; Quernaht ringsum scharf, dorsal jedoch sehr fein und ungerippt. Analsegment wie bei *tricolor*, das Schwänzchen jedoch kürzer. Die Beine des ♂, inklusive das erste Paar, und die Sternite zeigen keine wesentlichen Unterschiede mit jenen der nächsten Verwandten.

In den Gonopoden tritt die sehr nahe Verwandtschaft mit jenen ebenfalls auf's deutlichste hervor; sie sind geradezu ein vereinfachtes Abbild davon. So sind die Coxitlappen viel schwächer ausgebildet: der innere (Fig. 171, a) stark gerundet, nur mit einer kleinen Zacke median vorragend; der mittlere und äussere (b und c) ganz abgestumpft ineinander übergehend, auf der Vorderfläche

jedoch in schräger Richtung von einer grossen Sperrvorrichtung für das herüberschnellende Telopodit durchzogen, die wie jene von *T. eremitus* an ein Vordach erinnert, aber noch stärker ist als dort (auf der Fig. 171 nur punktiert eingezeichnet, weil von der Vorderfläche her durchscheinend). Am Telopoditknie ein geschwun-

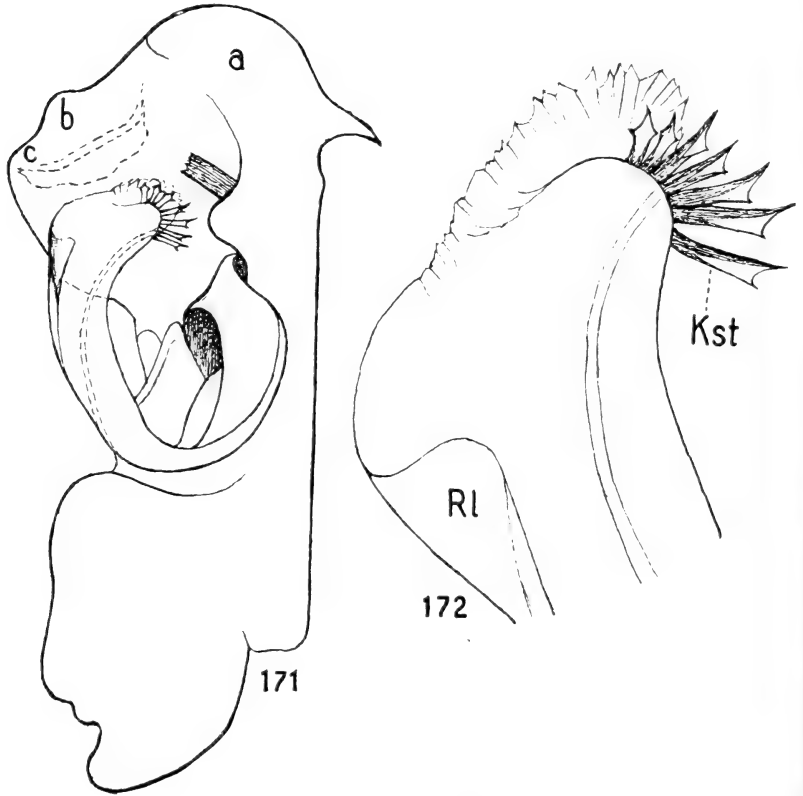


FIG. 171, 172.

Thyropygus vicarius n. sp. ♂.

Fig. 171: Gonopode, aboral. — Fig. 172: Ende des Telopodits mit Randlappen und Kammstiften.

gener, langer, dunkler Dorn (auf der Figur abgebrochen dargestellt, um die entsprechende Sperrleiste auf der Coxithinterfläche zu zeigen). Das freie Telopodit ist sehr gleichmässig breit bandförmig, ohne Stacheln und nur mit schwach entwickeltem subapikalem, umgeschlagenem Randlappen (Rl). Am apikalen Lappen (Fig. 172)

tritt die Sonderung in einen gefältelten, breiten Saum und einen gerundeten Lappen mit radiär angeordneten Kammstiften (Kst) besonders deutlich hervor. Bemerkenswert ist die geringe Zahl (7), die dicht geschlossene Lage und die ungleiche Form der Stifte, wovon die zwei kleinsten lanzenspitzenartig mit drei scharfen Ecken enden.

Thyropygus helicogonus n. sp.

(Fig. 173—178.)

Nilgiris: Coonoor, 1600 m, Djungel, unter Laub, auf Humus; 24. XII. 1926. 1 ♂, 1 ♀.

Auf dem Rücken grau, dunkel und rot gegürtelt, weniger deutlich auf den Seiten. Kopf vorn hellbraun, Stirn gelbfleckig, Scheitel dunkelbraun, Halsschild und Analsegment verdüstert. Beine an der Basis fahlgelb, vom Femur an mehr oder weniger stark gebräunt. Fühler braun, mit hellerer Spitze.

Segmentzahl: 67. Dicke: ♂ 3,5, ♀ 3,8 mm.

Kopf glatt und glänzend, ohne Scheitel- und Interocularfurche. Fühler kurz und dick, deutlich komprimiert, zurückgelegt wenig über den Halsschild hinausreichend. Labralbucht mit 3 stumpfen Zähnen. 2 + 2 Supralabralporen. Backen des ♂ (Fig. 173) in einen runden, dickeren Lappen ausgezogen, dessen Innenfläche ganz stumpf hakig vorspringt; Mentumgrube tief; Stipites mit sehr deutlicher apikaler Beule. Beim ♀ sind die Backen gestutzt, schmal gerandet, mit einem Zahnchen am untern apikalen Eck. Augen median annähernd so weit vorragend wie die Fühlergruben.

Halsschildseiten beim ♂ (Fig. 173) mit ziemlich stark eingebuchtetem Vorderrand und rundbogig vorspringendem Vordereck; Hintereck stumpf; der Randwulst flach, nur um's Eck verbreitert; auf der Fläche nur eine kurze Furche am Hinterrande. Beim ♀ ist das Vordereck weniger deutlich vorgezogen und der Randwulst entsprechend schmaler.

Prozonite mit sehr feiner Ringfurchung, ihr freier Teil wie die Metazonite skulpturlos und matt. Quernaht ringsum scharf, bei starker Vergrößerung sehr weitläufig mit winzigen Knötchen besetzt, vor dem Porus nur auf dem 6. Segment merklich nach vorn ausgebogen. Porus deutlich vor der Mitte des Metazonits gelegen. Seitliche Längsstreifung der Metazonite fein, nicht ganz bis zum Porus hinaufreichend.

Analsegment (Fig. 174) matt, schwärzlich, rot gerandet. Der Ringteil ist im Profil schwach abwärts geknickt und dann in ein ziemlich langes, leicht absteigendes, stumpfkegeliges Schwänzchen weit über die Analklappen hinaus verlängert. Letztere mässig gewölbt, mit gleichmässig dickem Randwulst; davor eine nicht gerade scharfe, aber durch ihre grubig-runzlige Skulptur und ihre dunklere Färbung auffallende Submarginalrinne, die sich gegen das Schwänzchen hin verflacht und verbreitert. Analschuppe frei, stumpfwinklig. Sternite mit sechs Querfurchen, davon die zwei letzten schärfer, gerade. Stigmengruben kurz. Beine des ♂ vom 3. bis letzten mit Sohlenpolstern und leicht der Länge nach einge-

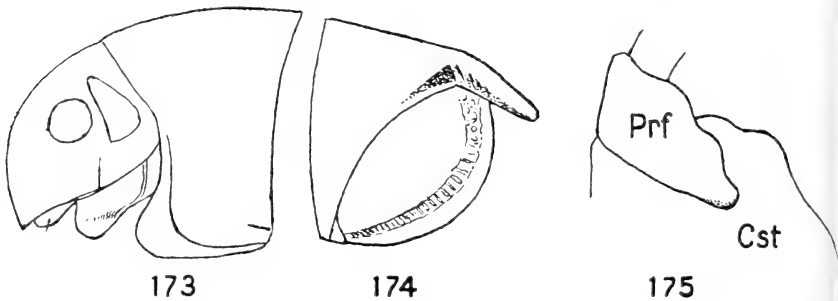


FIG. 173—175.

Thyropygus helicogonus n. sp. ♂.

Fig. 173: Kopf und Halsschild, linksseitig. — Fig. 174: Analsegment. — Fig. 175: 1. Bein; Praefemur und Teil der Coxosternithälfte.

senkter Unterseite von Praefemur und Femur. Am 1. Beinpaar des ♂ (Fig. 175) ist der Praefemur schräg nach aussen verlängert und zu einem kurzen, runden Lappen ausgezogen; der abgeschrägte Aussenrand schwach zweibuchtig; das Coxosternit (Cst) bildet eine flache, seicht eingebuchtete, breite Schulter.

Die Gonopoden nähern sich im allgemeinen Bau am meisten denjenigen der *tricolor*-Gruppe und ziehen mehr als andere Formen das Interesse durch die Anpassungen der Coxitmodellierung an die Mechanik des Telopodits auf sich. Von den gewohnten drei Lappen des Coxits ist nur der innere *a* (Fig. 176) stark ausgebildet, beilförmig und medianwärts in zwei kurze, kegelige Zacken vorragend, während der Apikalrand eine einfache Wellenlinie bildet und gerundet in den senkrechten Aussenrand übergeht. An letzterem ragt weiter basal ein starker, etwas hakig nach hinter

übergebogener Lappen (aL) als Gegenstück zum Lappen L des lateralen Blattes vor; beide Lappen bezeichnen die Grenze zwischen dem Gonocoel und dessen muldenartiger Verlängerung auf der Aboralseite des Coxits; apikalwärts ist die Mulde ihrerseits durch zwei Wälle, den schrägen Wulst W und den queren Wulst W'

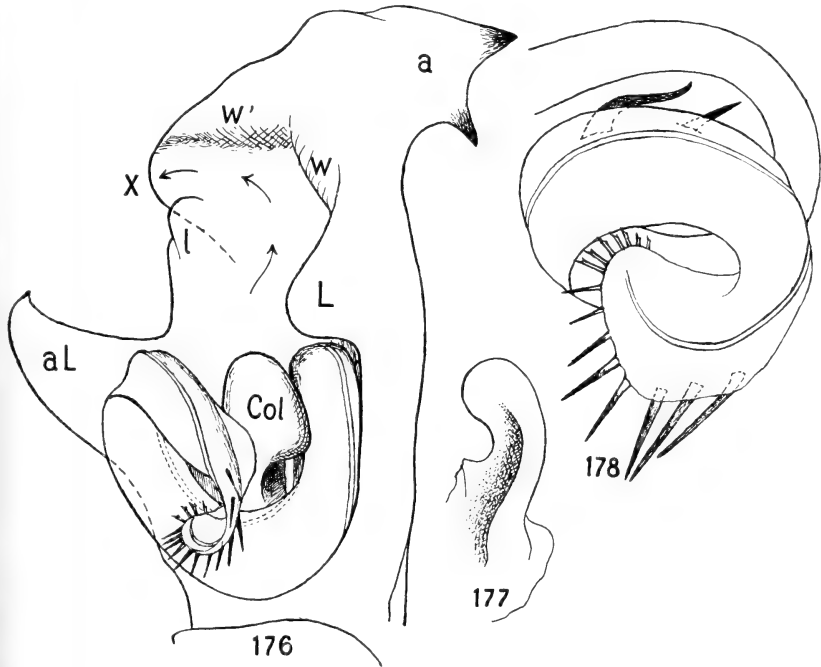


FIG. 176—178.

Thyropygus helicogonus n. sp. ♂.

Fig. 176: Gonopode, aboral. — Fig. 177: Columella, von innen.
Fig. 178: Telopodit, unter dem Knie abgeschnitten.

abgegrenzt, während das leicht einwärts gebogene Läppchen *l* sie nach aussen so abschliesst, dass das vorschliessende Telopodit nur auf dem durch die drei Pfeile bezeichneten Weg die Aussenkante bei X erreichen kann. Die Schärfe dieser Kante und die Kürze des freien Telopodits hindern es offenbar, auf die orale Fläche des Coxits überzugreifen, und dieser fehlen in der Tat die für *T. tricolor* und *vicarius* so charakteristischen Sperrzeltchen für das Telopoditende (vgl. Fig. 164 und 171). Die Leitung des Telopodits in bestimmte Bahnen beginnt hier übrigens gleich nach seinem Austritt

aus dem Gonocoel. Dort steht es einem dicken Zapfen mit gerundetem Kopf gegenüber, der an der Basis dem Gonocoel eine Kehlung zuwendet, während die andere Fläche des Zapfens eine aufsteigende Rinne aufweist (Fig. 177). Durch beide Einrichtungen wird die Gleitbahn der proximalen Telopoditspirale bezeichnet, während der runde Kopf des Zapfens offenbar von der zweiten Spiralwindung des Telopodits wie von einem Turban umwickelt wird. Diesem für die Mechanik des Telopodits hochwichtigen Zapfen gebe ich den Namen *Columella* (Col.). Eine solche ist hauptsächlich bei Harpactophoriden mit spiralig gerolltem Telopodit stark entwickelt, wenn auch einfacher modelliert als bei der vorliegenden Art. Man vergleiche *Harpurostreptus matarae* Carl (S. 659, Fig. 131) und *H. montivagus* Carl (Fig. 139, H). Bei *T. helicogonus* hat das Telopodit einen relativ kurzen, dünnen Schaft und ein stark gerundetes Knie, ohne Dorn. Der freie Teil ist bandförmig, endwärts fast blattartig verbreitert, doch weder geteilt noch gelappt. Dank seiner Differenzierung und seiner schneckenartigen (in [Fig. 178] leicht auseinandergezogenen) Aufwindung entspricht dieses Telopodit in der Ruhelage als Hülle genau dem durch die *Columella* mit ihrer basalen Kehlung und ihrem gerundeten Kopf dargestellten Kern. Charakteristisch ist auch der Stachelbesatz des freien Telopodits: am Grunde der zweiten Windung gehen von der inneren Fläche ein geschwungener, kuhhornförmiger und ein gerader, kürzerer Stachel ab. Eine ganze Reihe dunkler, spitzer Stacheln von gradweise abnehmender Länge ist weiter apikalwärts, nahe dem konvexen Bandrand oder auf demselben inseriert. Sie setzt sich um den kurzen, apikalen Bogen in eine Reihe von sieben eigentlichen Kammborsten vom „Stift“-Typus fort. Vor diesen endet die Samenrinne, in deren Verlauf sich keine nennenswerte Biegung einschleibt.

Thyropygus nanus n. sp.

(Fig. 179—184.)

Shevaroy-Hills: Yerkaud. J. R. HENDERSON leg., 1894.
♂♂, ♀♀. British Museum.

Färbung: Metazonite mattschwarz, nach vorn aufgehell, mit gelbem (? rotem) Hinterrand. Halsschild glänzend, dunkel, breit hell umrandet. Kopf und Fühler braun, Clypeus schmal gelb

gerandet. Beine gelb (? rot). Schwänzchen und Analklappenwulst rot.

Sehr klein; Länge (schätzungsweise) 30 mm; Breite 2,8 mm.

Segmentzahl: 49—50.

Kopf glatt und glänzend. Drei Labralzähne in seichter Bucht. 3 + 3 Supralabralporen. Keine Scheitel- und Interocularfurche.

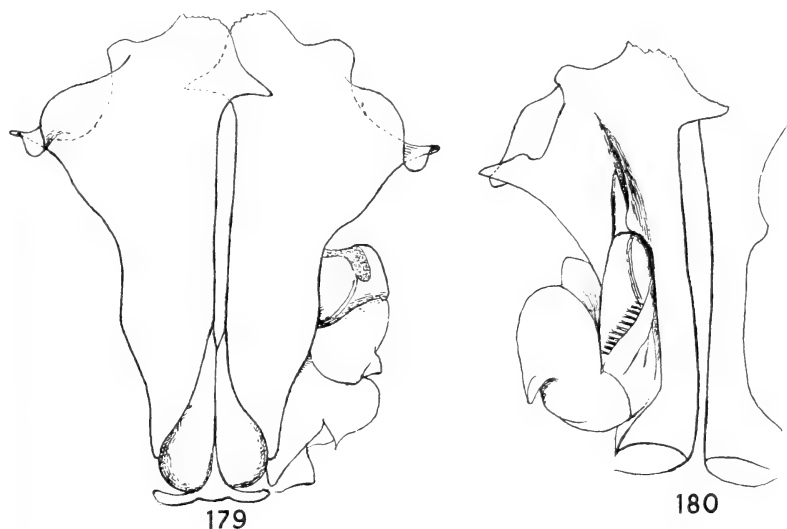


FIG. 179, 180.

Thyropygus nanus n. sp. ♂.

Fig. 179: Gonopoden, oral, links unvollständig. — Fig. 180: Ein Gonopode, aboral.

Augen etwas weiter auseinander als die Antennengruben. Fühler kurz, komprimiert. Die Backen des ♂ nicht verdickt, aber mit einem dünnen Lappen weit unter das Niveau des Gnathochilarius gerade heruntersteigend, erst am Ende hakig medianwärts gekrümmt. Stipites mit kleiner subapikaler Schwiele. Mentum mit der gewöhnlichen, basal scharf begrenzten Grube.

Halsschildseiten (Fig. 181) bei ♂ und ♀ nicht wesentlich verschieden, fast rechteckig gestutzt, vorn regelmässig kurz gerundet, hinten stumpf; der Randwulst schmal und flach, besonders beim ♀, vorn und um's Vordereck durch eine Furche geteilt; auf der Fläche einige grobe, meist unregelmässige, den Hinterrand erreichende Runzeln.

Prozonite mit den gewöhnlichen, feinen, durchgehenden Ringfurchen. Metazonite dorsal glatt, matt; doch mögen die vordersten unregelmässige Streifung aufweisen; seitliche Streifung scharf, nicht ganz bis zum Porus hinauf oder nur mit einigen verkürzten Streifen noch weiter hinaufreichend. Sutura breit, dorsal mit Rippchen in

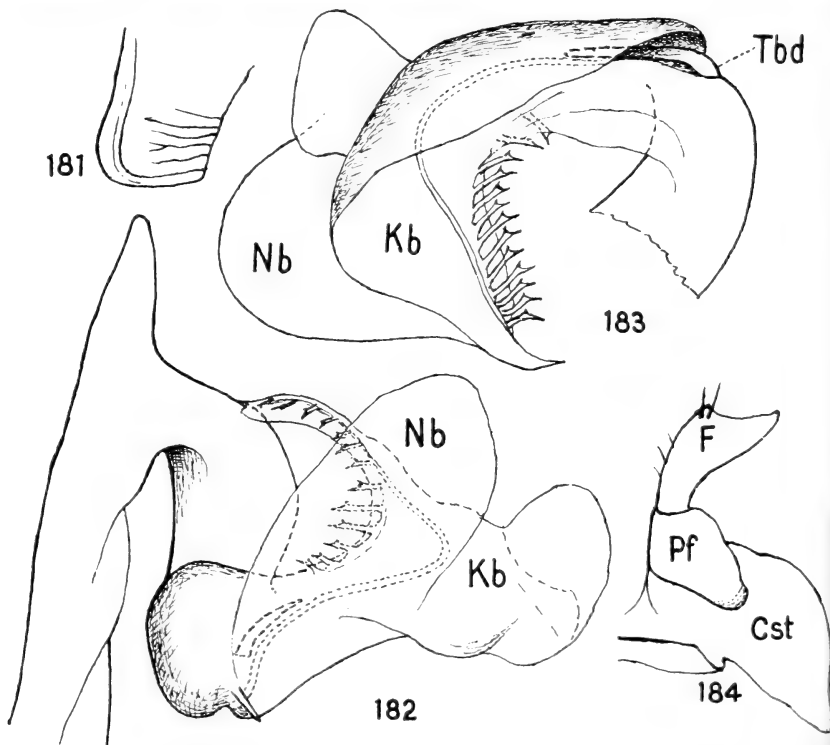


FIG. 181—184.

Thyropygus nanus n. sp. ♂.

Fig. 181: Halsschild, linksseitig. — Fig. 182: Telopodit, von der Mitte des Schaftes an. — Fig. 183: Tibiotarsus der Gonopoden. — Fig. 184: Erstes Bein, Basalglieder, von vorn.

regelmässigen Abständen, vor dem Porus nur auf den Segmenten 6—11 schwach ausgebogen. Porus mit dem 6. Segment beginnend, deutlich vor oder — letzte Segmente — fast in der Mitte der Metazonite gelegen.

Analsegment die Analklappen mit kurzem, geradem, stumpfem Schwänzchen überragend. Randwulst der Klappen mässig dick, glatt, von der matten Klappenfläche durch eine unscharfe, schmale.

runzlige Rinne getrennt. Analschuppe frei, sehr stumpf. Bauchspange des Analsegments mit einigen Querstreifen.

Sternite meist mit nur 2, selten 3 scharfen Querstreifen, wovon die hintere auffallend stark ist. Stigmengruben klein, dreieckig. Beine des ♂ vom 3. bis zum letzten mit Sohlenpolster an Postfemur und Tibia. Am 1. Beinpaar des ♂ ist die Basis des Praefemurs zu einem rundlichen, nicht scharf abgegrenzten Lappen vorgezogen (Fig. 184).

Die Gonopoden haben eine gewisse Ähnlichkeit mit dem ebenfalls sehr kleinen *T. minusculus* Att., von den Palnis; das Coxitende (Fig. 179) ist aber breiter, seine mediale und laterale Zaken sind kleiner, der sie verbindende Lappen ist stumpfer. Femoraldorn kurz, stumpf und geradeaus gerichtet. Der Tibiotarsus beginnt mit einem apikalwärts umgeschlagenen Tibialdorn und bildet drei grosse Lappen, wovon zwei rundliche und ein spitz auslaufender; letzterer führt die Samenrinne, sowie die Reihe der 12 oder 13 gleichartigen, zweispitzigen Kammborsten (Fig. 182 und 183).

Var. *striatus* n. var.

Mit den vorigen vermischt, unter gleichem Fundort und Datum, liegen Fragmente zweier Jungmännchen und ein ausgewachsenes ♀ vor, die sich von der obigen Beschreibung ausser durch die grössere Segmentzahl des ♀ (58 statt 49) auch durch eine typische Skulptur der Körpersegmente auszeichnen. Der Halsschild und das Analsegment sind glatt; aber alle Metazonite tragen eine sehr dichte und ziemlich regelmässige Längsstreifung, die ihnen einen gewissen Seidenglanz verleiht; diese Skulptur wird seitlich noch feiner und verbindet in sehr schräger Richtung die obersten der gewöhnlichen scharfen lateralen Längsstreifen. Eine noch feinere, dichte Skulptur kennzeichnet die hintere Prozonitzone zwischen der letzten Ringfurche und der Suture; doch bleibt diese Zone matt. Möglicherweise liegt hier eine selbständige Art vor.

Thyropygus macracanthus n. sp.

(Fig. 185—194.)

Animalais: Kaffeepflanzung Naduar, ob Valparai, 1400 m, 1 ♂ ad.; Talboden von Valparai, 1100 m, III. 1927. Unter Stämmen und im Mulm. 1 ♂ ad., ♀♀, juvs.

Färbung geringelt. Prozonite hellgrau, zwischen der letzten Ringfurche und der Quernaht wie die Metazonite graugrün, letztere nach hinten hin zunehmend dunkler, scharf mit dem Rot ihres ziemlich breiten Hinterrandes kontrastierend; auf den Seiten

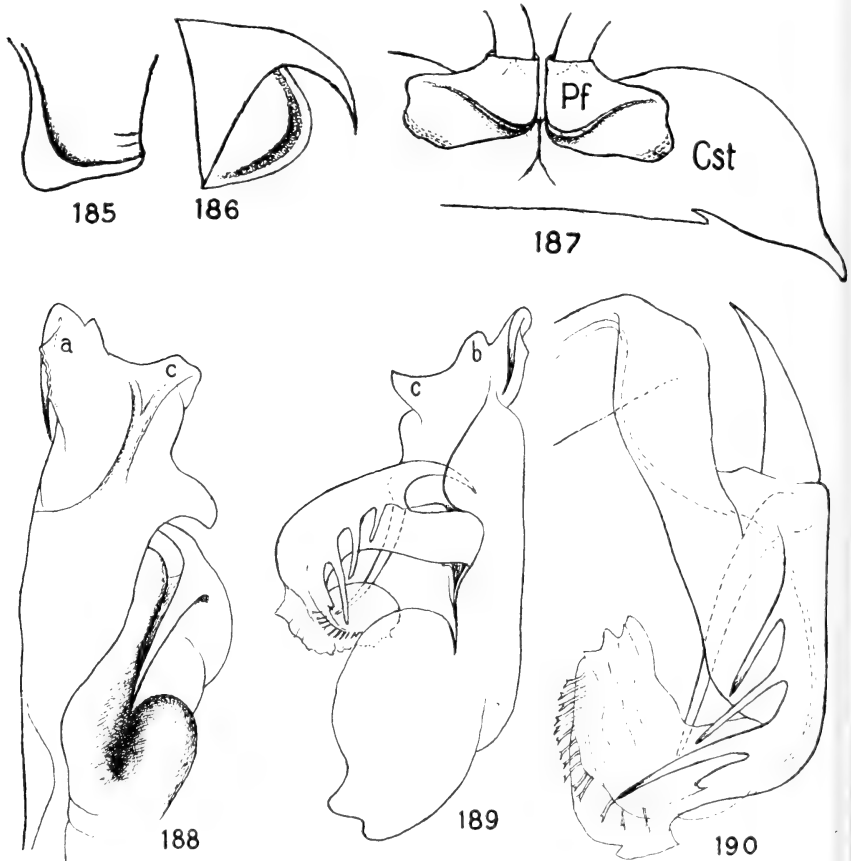


FIG. 185—190.

Thyropygus macracanthus n. sp. ♂.

Fig. 185: Halsschild, linksseitig. — Fig. 186: Analsegment. — Fig. 187: 1. Bein, Praefemur und Coxosternit, von vorn. — Fig. 188: Gonopode der Form A, oral. — Fig. 189: Id., aboral. — Fig. 190: Telopodit, kurz vor dem Knie abgeschnitten.

unterhalb der Poren verwischen sich die Farbkontraste; die vorderen Segmente sind gleichmässiger düster. Ein diffuser hellorange gelber Fleck in der Rückenmitte der mittleren und hinteren Metazonite. Beine braun oder rot.

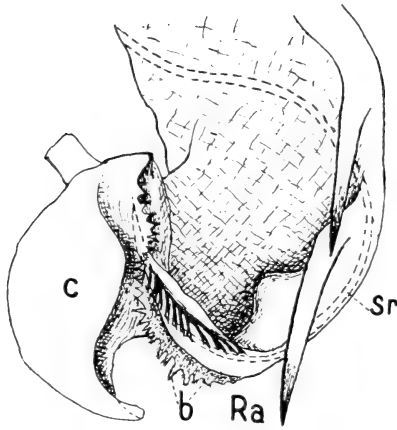
Segmentzahl: 55 (♂ ad.), 56 (♂ ad.), 57—59 (♀♀ und juvs.).

Dicke: 3,5 mm.

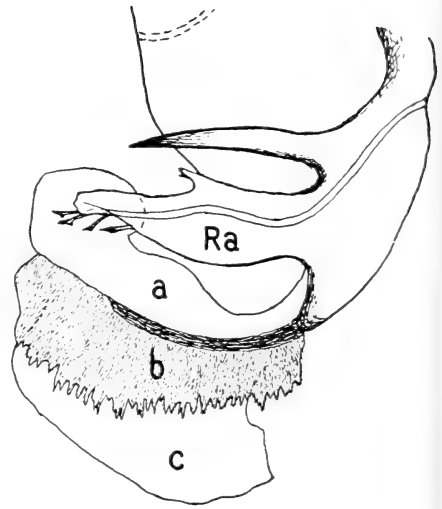
Kopf glatt und glänzend, mit sehr feiner Scheitelfurche, doch ohne Interokularfurche. In der Labralbucht beim ♂-Typus ein einziger Zahn, bei ♀ drei wenig deutlich abgegrenzte Zähne. 3 + 3 Supralabralporen. Augenhäuten etwa so weit entfernt wie die Antennengruben. Antennen eher kurz. Backen der ♂ aussen flach, nur der Unterrand gegen das Ende verdickt, dann mit sehr kleiner Spitze einwärts gekrümmt. Halsschild des ♂ (Fig. 185) mit deutlich rundlappig ausgezogenem Vordereck und entsprechend breitem, flachem Randwulst; beides beim ♀ weniger ausgeprägt; auf der Fläche nur kurze Bruchstücke von Furchen.

Prozonite mit deutlichen Ringfurchen, die gerade herunterlaufen und bei Annäherung an das Sternum sich verstärken. Im unbedeckten Prozoniteil ist die letzte Ringfurche hinter der Körpermitte kaum noch sichtbar. Metazonite glatt, die vordersten jedoch bei gewissen ♀ ziemlich stark längsgekritztelt. Die seitliche Längstreifung nur sehr geschwächt bis nahe zum Porus hinaufsteigend. Quernaht ringsum scharf, doch fein und daher dorsal kaum noch sichtbar gerippt, vor dem Porus kaum merklich vorgebaucht. Porus unmittelbar vor der Mitte der Metazonite gelegen. Abdominalsegment glatt, dorsal nicht gekielt, in ein stark hakig nach unten gekrümmtes, spitzes Schwänzchen (Fig. 186) ausgezogen; dem entsprechend sind die Analklappenränder im Profil in der Mitte am stärksten gebogen, doch ohne deutlichen Unterschied bei ♂ und ♀ (vergl. *Aulacobolus levissimus* Att., S. 623). Submarginalrinne ziemlich breit, gegen die gewölbte Klappenfläche mit stumpf leistenartiger Grenze, im übrigen durch dunklere Färbung und ziemlich grobe Runzelung ausgezeichnet. Analschuppe vom Segment abgegrenzt, eine schmale, beiderseits spitz verjüngte und hinten gerade Spange. Sternite quergestreift; alle Streifen, jedenfalls die hinteren, gerade und scharf eingestochen. Stigmengruben sehr kurz. Beine des ♂ vom 4. bis letzten mit Sohlenpolstern an Postfemur und Tibia sowie Längseinsenkung an Praefemur und Femur. Am 1. Beinpaar des ♂ (Fig. 187) ist der Praefemur vorn mit diagonaler Falte versehen, im Umriss kurz rechteckig, bei kurz gerundetem vorderem und breiterem hinterem Ausseneck; letzteres ganz schwach lappenartig abgesetzt.

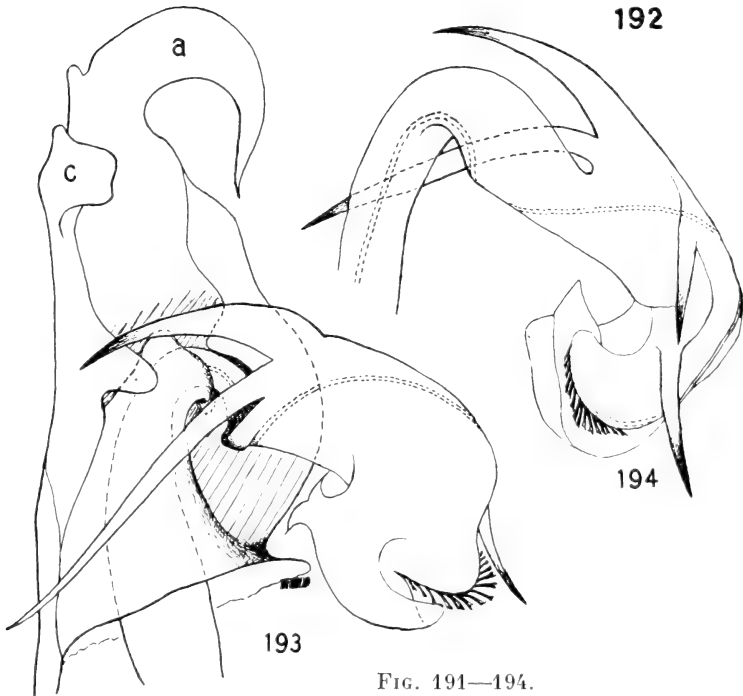
Die Gonopoden der beiden von nur 3 km entfernten



191



192



193

194

FIG. 191—194.

Thyropygus macracanthus n. sp. ♂.

Fig. 191: Endteil des Telopodits der Form B. — Fig. 192: Id. der Form B, in etwas anderer Lage. — Fig. 193: Gonopode der Form B, aboral, ohne die Basis, Blick aufs Gonocoel. — Fig. 194: Telopodit, von der Mitte des Femurs an.

Fundorten stammenden und äusserlich sehr gut übereinstimmenden ♂ haben auch den gleichen spezifischen und sehr charakteristischen Bauplan, daneben aber in einzelnen nebensächlichen Teilen auch ganz bestimmte Unterschiede. Aus Rücksicht zu den letzteren unterscheide ich die Formen A (Naduar) und B (Valparai). Bei der Form A (Fig. 188, 189) sind die Coxitlappen ziemlich gleichmässig ausgebildet; der innere (*a*) lässt median eine scharfe, gekerbte Chitinkante erkennen, über welche ein geschwungener, spitzer Dorn fast senkrecht herunterhängt; bei der Form B (Fig. 193) handelt es sich um einen starken, lamellären, in Hakenform median vorragenden Lappen, gegen welchen die zwei andern stark reduziert erscheinen. In beiden Formen fehlt ein Femoraldorn vollständig. Das freie Telopodit ist in ziemlicher Entfernung vom Knie plötzlich einseitig verbreitert und trägt an dem so entstehenden ellbogenartigen Vorsprung zwei mächtige, divergierende, säbelförmige Dornen, von denen der eine wenigstens gegen das Knie zurück gerichtet ist; der gleiche äussere Telopoditrand trägt weiterhin, von einer wulstartigen Duplikatur abgehend, drei (Form A) oder zwei (Form B) parallel zu einander gegen das Telopoditende gerichtete, schlanke Dornen (vgl. Fig. 190 und 194). Nach einer Einschnürung und starken Knickung nach einwärts endet das Telopodit mit mehreren, in situ sehr schwer zu entwirrenden Lamellen. Erst am amputierten Endteil und in bestimmten Lagen nur erkennt man (Fig. 191 und 192) die Spaltung in zwei Hauptäste, den lanzettlichen, etwas gewundenen Rinnen- und Kammast (Ra) mit seiner Reihe von 15 Stiften und einen an der Basis schmalen, dann in drei Blätter aufgelösten Ast; seine drei blattartigen Lamellen *a*, *b* und *c* hängen wie Blätter eines Buches in einem Strang zusammen; das Blatt *b* ist ein durch seine unregelmässige Randzähnelung und dichte Bedeckung mit sehr feinen Härchen besonders charakteristischer und bei Harpactophoriden ungewohnter Bestandteil dieses Tarsus.

Ob es sich bei den beiden etwas verschiedenen Gonopodenformen um individuelle oder Standorts-Variation handelt, ob die ♀♀ und unreifen ♂ der einen, beiden oder einer dritten Form angehören, lässt sich am spärlichen Material nicht entscheiden.

Die Art steht mit Rücksicht auf die Form und die Bewaffnung des freien Telopodits vorläufig isoliert da, mag sich aber bei weiterer Erforschung des von mir am wenigsten abgesehenen Anaimalais-

Massivs sehr wohl als Glied einer Artengruppe, eventuell als Rasse in einem Rassenkreis herausstellen, wie es bei dem bis dahin isoliert dagestandenen *T. minusculus* Att. in den Palnis der Fall ist.

Thyropygus interfectus n. sp.

(Fig. 195—198.)

Anaïmalais: Attakatti, 1000 m, sehr trockener Busch. 1 ♂, Fragment.

Es handelt sich um die vordere Hälfte eines toten Exemplars, das auch Bisswunden (wahrscheinlich von einem Raubinsekt) trug, sich aber soweit kenntlich beschreiben lässt, dass es faunistischen Dokumentwert erhält.

Färbung gegürtelt: der freie Prozonit kreideweiss, sein Hinterrand und der grösste Teil des Metazonits, mit Ausnahme des gelblichen Hinterrandes, rosarot. Die Beine zeigen z. T. Spuren einer rosa Ringelung der letzten Glieder.

Gestalt sehr klein. Dicke: 2 mm.

Kopfkapsel glatt. Drei stumpfe Labralzähne. Fünf (!) Supralabralporen. Augenhäuten deutlich weiter auseinander liegend als die Fühlergruben. Fühler kurz, endwärts komprimiert und deutlich keulig. Backen ohne Auszeichnungen.

Halschild mit rechteckigen, vorn schwach ausgebuchteten Seitenlappen; das Vordereck kurz gerundet, Hintereck stumpf; Randwulst schmal, nur längs des Seitenrandes durch eine feine Furche geteilt. Prozonite ohne deutliche Ringfurchung; ihr freier Teil wie auch die Metazonite ohne bestimmte Skulptur. Quernaht ringsum scharf, glatt. Die seitliche Streifung der Metazonite reicht kaum bis zum Porus hinauf. Porus vor der Mitte der Metazonite, sehr klein, gefolgt von einem Leistchen. Am Hinterrand der Metazonite ist (post mortem!) durch scharfe Naht ein breiter, glattrandiger Saum abgegrenzt.

Sternite mit etwa fünf Querstreifen, die vorderen fein, die hinterste ist die stärkste. Stigmengruben sehr kurz. Beine des ♂ nur an den auf das Gonopoden-Segment folgenden Beinpaaren (etwa 8.—20.) mit schwachen Sohlenpolstern an der Tibia. Am 1. Beinpaar des ♂ (Fig. 198) sind die Praefemora schräggestellte Rechtecke, mit stark gerundeten Aussenecken und einer gebogenen

Falte über die Vorderfläche bis nahe zum basalen Inneneck. Coxosternit (Cst) aussen flach gebogen, nicht geschultert.

Gonopoden von vorne gesehen mit breit plattenförmigen Coxiten (Fig. 195), deren apikaler Rand drei Lappen trägt. In seitlicher Ansicht (Fig. 196) sind der innere (a) und der äussere Lappen (c) stark nach hinten gebogen. Gonocoel tief gespalten. Telopodit kurz, ohne Femoraldorn am stark gerundeten Knie;

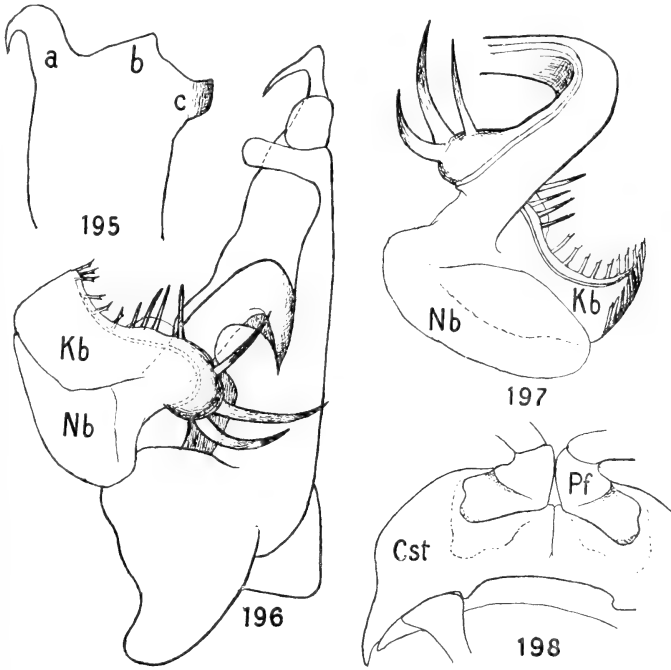


FIG. 195—198.

Thyropygus interfectus n. sp. ♂.

Fig. 195: Gonopodencoxit, distale Hälfte, oral. — Fig. 196: Gonopode, von der Seite. — Fig. 197: Telopodit, kurz vor dem Knie abgeschnitten. — Fig. 198: 1. Beinpaar, Praefemur und Coxosternit, von vorn.

nicht weit von diesem bildet die Samenrinne eine Spiralwindung um eine hohle Halbkugel der Tibia, von welcher drei mächtige, gekrümmte, spitze Dornen ausgehen. Ihnen folgt, nach einer Lücke, eine Reihe schwächerer, gerader Dornen und endlich auf dem Rand des gleichen grossen Kammlattes (Kb), dem auch die Samenrinne folgt, eine lange Reihe von etwa 20 Stift-Borsten.

Wie das Kammbblatt, so bildet auch das etwa gleichgrosse, ellip-tische, ganzrandige Nebenblatt (Nb) mit der Telopoditachse einen rechten Winkel.

Durch den Besitz starker Tibialdornen erinnert diese Zwergart etwas an *T. macracanthus* n. sp., steht aber im übrigen auch unter den kleinsten Arten vorläufig noch ziemlich isoliert da. Am Telopodit erinnern die Kürze des freien Teils, die Windung der Samenrinne um eine Halbkugel, die zwei kleinen Tibialdornen, die Teilung in zwei grosse Blätter und die grosse Zahl von Kamm-borsten noch am ehesten an *T. nanus* n. sp. von den Shevaroy-Hills (vgl. Fig. 182 und 183).

Rassenkreis *Thyropygus minusculus* Att.¹

Im ganzen Massif der Palnis finden sich kleinwüchsige „Formen“ aus der Gattung *Thyropygus*, von denen erst eine durch ATTEMS als Art beschrieben worden ist. Sie erweisen sich bei näherer Prüfung untereinander näher verwandt als mit irgend einer be-kannten *Thyropygus*-Art, und doch sind sie durch einen Komplex beständiger, korrelativer Merkmale von einander unterschieden. So erscheinen die Gonopoden der ♂ als verschiedene Ausbildungs-grade oder schwache Umformungen eines leicht kenntlichen spe-zifischen Typus und zwar gleichzeitig in beiden Hauptteilen des Organs, Coxit und Telopodit, während die individuellen Unter-schiede in diesen Organen bei Tieren der gleichen Population auffallend selten und geringfügig erscheinen. Jeder Gonopodenform entspricht auch eine bestimmte Form des Praefemurs des 1. Bein-paars des ♂ von vorn betrachtet; auch diese etwas subtileren Unterschiede erweisen sich wenigstens bei drei Formen als indi-viduell sehr wenig variabel. Für beide Geschlechter kommt noch die Skulptur in Betracht. Bezeichnenderweise sind in diesem Punkte diejenigen drei Formen am wenigsten differenziert, die auch den Gonopoden nach am wenigsten von einander abweichen, während die beiden Formen mit origineller gestalteten Gonopoden auch einen viel ausgesprocheneren eigenen Skulpturtypus besitzen. Es lassen sich darnach die fünf Palnis-Formen nach morphologischer

¹ Vgl. J. CARL, *Un „cercle de races“ en miniature chez les Diplopodes de l'Inde méridionale*. Arch. d. Sc. phys. et nat. 145^e Année, p. 227-233. 1940.

Affinität auf drei Gruppen verteilen: Gruppe A mit drei Formen, Gruppe B mit einer und Gruppe C ebenfalls mit einer Form.

Ich habe bisher absichtlich die neutrale Benennung „Form“ angewandt, um die Frage der stammesgeschichtlichen Auffassung und taxonomischen Bewertung dieses Polymorphismus unvoreingenommen besprechen zu können. Nachdem die individuelle Variation sehr geringfügig befunden und der erbliche Charakter der morphologischen Differenzen erwiesen erscheint, könnten diese Formen nach der bisherigen Praxis in der Diplopodenkunde sei es als besondere „Arten“, sei es als Subspecies oder als Varietäten einer willkürlich gewählten Grundform aufgefasst und entsprechend benannt werden. Irgend eine Einsicht wäre durch dieses Vorgehen nicht gewonnen. Anders ist es, wenn wir die Frage im Lichte des unserer Expedition zugrunde liegenden genetisch-biogeographischen Prinzips (s. Einleitung) betrachten. Wie oben ausgeführt, bietet die Morphologie dieser Formen genügend Anhaltspunkte für die Annahme einer unmittelbaren gemeinsamen Abstammung oder naher kollateraler Verwandtschaft. Da weder aus der südindischen Ebene noch aus andern Massiven Formen annähernd gleich enger Verwandtschaft bekannt sind, wird die Entwicklung dieser Formen in den Palnis selbst zu suchen sein. Es läge nahe, ihre Differenzierung auf oekologische Faktoren zurückzuführen. Dem widerspricht der Umstand, dass die morphologischen Unterschiede in erster Linie die Kopulationsorgane betreffen, die kaum unter dem direkten Einfluss des Milieus stehen dürften. Sodann handelt es sich durchgehends um Bewohner des Waldes, eines sehr einförmigen Biotops, von dem man eher erhaltenden Einfluss auf spontane Variation zu erwarten hat. Es kann sich also bei diesen Formen nicht um ökologische Rassen handeln. Hingegen weisen der Grad und der Sitz der morphologischen Differenzierung doch auf die systematische Einheit hin, die man in andern Tiergruppen als „Rasse“ bezeichnet und die mit andern Rassen zusammen einen „Rassenkreis“ bildet. Diese Begriffe entsprechen ungefähr jenen von „Form“ und „Formenkette“ in der systematischen Terminologie der Vettern SARASIN, haben aber in ihrer Fassung durch B. RENTSCH eine Klärung mit schärferer Betonung ihres geographischen Kriteriums erfahren. Von geographischen Rassen wird gefordert, dass jede ihr eigenes Areal habe, von dem die andern Rassen desselben



FIG. 199.

Obere Palnis; Plateau. Grosse Mulden-Shola bei Mariyanshola (Karte, Station 6), 2300 m, mitten im Grasland. — Blick von einem Hügel auf die buntfarbige Shola. (Phot. K. ESCHER).



FIG. 200.

Obere Palnis; Plateau. Kleine Tälchen-Shola bei Vandaravu-Resthouse (Station 4), 2350 m, vorne an Grasland, hinten an ein Kultur-Wäldchen von *Pinus insignis* anstossend. (Phot. K. ESCHER).



FIG. 201.

Obere Palnis; Nordhang. Talkessel unterhalb Kukkal (Station 3), 1600-1900 m, Gehänge- und Tälchen-Sholas im abgebrannten Grasland oder in den obersten Terrassenkulturen. (Phot. K. ESCHER).



FIG. 202.

Obere Palnis; Südhang bei Mariyanshola (Station 6), 2100 m. Links vorn, stark exponierte Gehänge-Shola. Rechts davon, im Wolkenschatten, ein Übergangstypus zwischen Gehänge- und Mulden-Shola. (Phot. K. ESCHER).

Kreises ausgeschlossen sind. Die einzelnen Rassenareale können zersprengt sein, oder räumlich zusammenstossen und ein kontinuierliches Rassenkreisareal darstellen. Auf den ersten Blick ist die für den Begriff des Rassenkreises geforderte Lokalisierung der Rassen im Falle unserer *Thyropygus*-Formen der Palnis nicht oder nur unvollkommen erfüllt; die geringe Ausdehnung des ganzen Massifs lässt Zweifel am Bestehen bestimmter Teilareale aufkommen. Um diese zu zerstreuen, muss einerseits an die sehr geringe Wanderfähigkeit der Diplopoden und andererseits an die eigentümliche Verteilung der für Diplopoden bewohnbaren Biotopen in den Palnis erinnert werden. Letztere ist, wie die Inselwelt eines Archipels, der geographischen Isolierung und damit der Erhaltung neuer Formen ausserordentlich günstig¹. Der Lebensraum verteilt sich dort zunächst auf zwei nach Klima und Relief deutlich unterschiedene und dazu noch durch eine Einschnürung des Massivs abgegrenzte Höhenstufen (s. die orographische Kartenskizze)².

1. Die unteren Palnis, bis gegen 1600 m, mit meist niedrigen Bergrücken, montanen Regenwäldern und Schattenskulturen bei relativ geringen täglichen und jahreszeitlichen Klimaschwankungen. Hier fanden wir nur eine und zwar die am schärfsten charakterisierte Form (*discretus*) als Bewohnerin des Waldes, von Pflanzungen und gelegentlich synanthrop. Sie scheint ein geschlossenes exklusives Rassenareal zu haben.

2. Die oberen Palnis, von 1800—2350 m, ein welliges Plateau mit starken Klimaschwankungen, heftigen Winden und zwei stark kontrastierenden Biotopen, nämlich nacktes Grasland und in diesem sporadisch verteilt, meist Tälehen oder Mulden ausfüllend, scharf begrenzte, kleine oder grössere, immergrüne Wälder von auffallend gleichmässigem oekologischem Charakter. Diese Bergwälder oder Sholas

¹ Vergl. meine Schriften von 1930, 1932 und 1940 sowie die Landschaftsbilder Fig. 199—202, wo die Isolierung der Diplopoden-Biotope (Sholas) im öden, für Diplopoden unbewohnbaren Grasland und gleichzeitig die geophysischen Unterschiede der Biotope unter sich zur Darstellung gelangen.

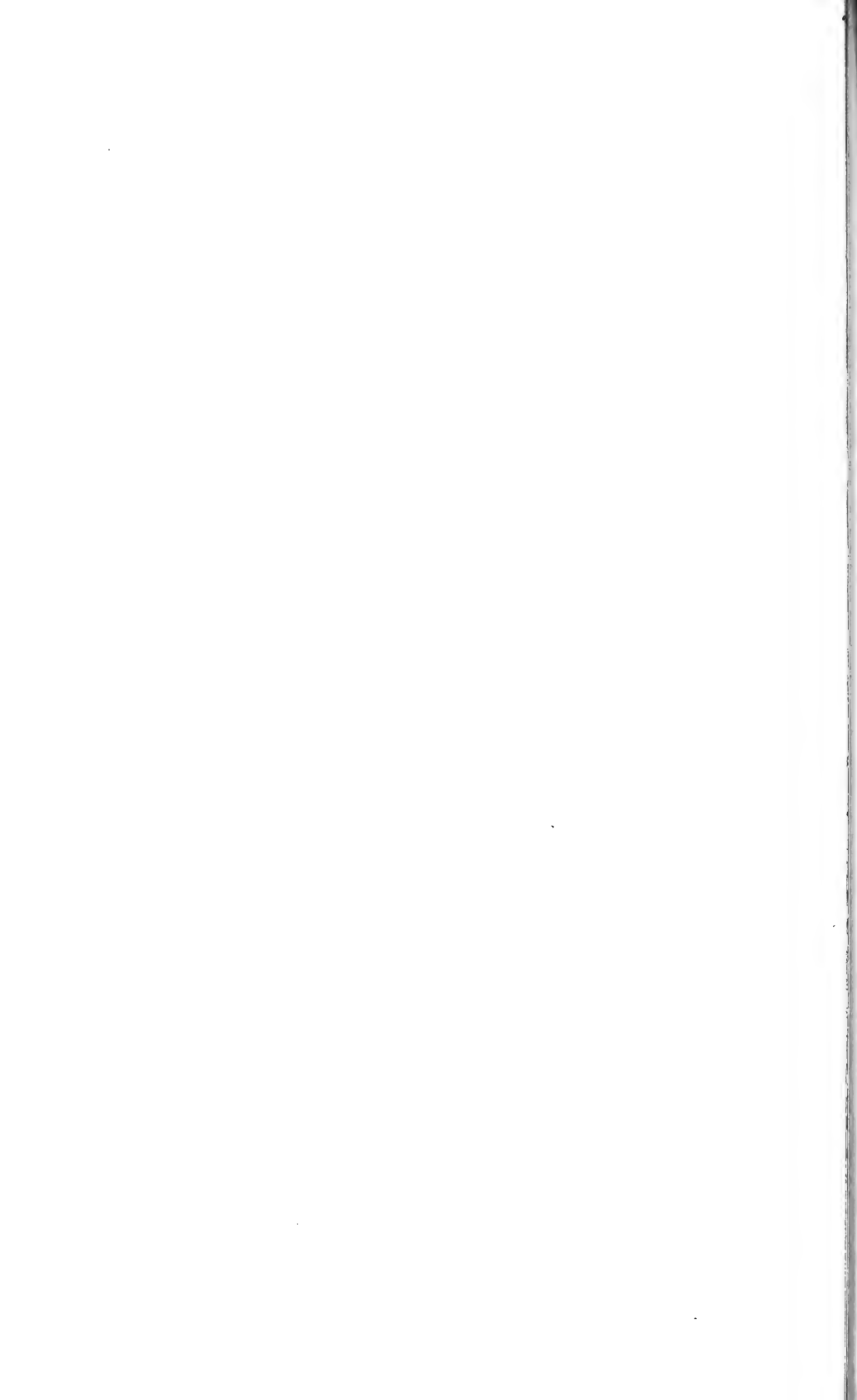
² Kartenskizzen aller drei Massive und — in grösserem Masstab — für die Nilgiris habe ich 1930 im *Globe*, T. LXIX veröffentlicht.



OROGRAPHISCHE KARTE DES PALNIS-MASSIVS

..... Fahrstrasse. - - - - - Wege und Pfade. ||||| Sammelstationen.

- | | | | |
|------------------------|---|--------------------------------|------------------------|
| 1. Kodaikanal, 2200 m. | 4. Vadaravu, 2350 m. | 6. Mariyan-Shola, 2300-2500 m. | 9. Maryland 1600 m. |
| 2. Pambarai, 1900 m. | 5. Grosser Urwald im oberen Vattavadaï-Tal, 1850 m. | 7. Pillar-Rocks, 2400 m. | 10. Tandikudi, 1500 m. |
| 3. Kukkal, 1900 m. | | 8. Tiger-Shola, 1600 m. | |



stellen für die ganze Schatten und Humus liebende Bodenfauna und besonders für die Diplopoden inselartig zerstreute Lebensbezirke dar, deren Faunenaustausch im ganz anders gearteten, sie umgebenden, rauhen oder stark besonnten Grasland auf eine unüberwindliche Barriere stösst. Theoretisch scheinen diese Sholas im kleinen, wie die südindischen Massive im grossen, ebenso viele Erhaltungsherde eigener orthogenetisch sich entwickelnder Formen zu sein. In Wirklichkeit sind aber mit der Besiedelung der Palnis durch den Menschen und seine Herden die ursprünglichen Verhältnisse abgeändert. In historischer Zeit mögen einerseits die periodischen Grasbrände die Isolierung der Waldfaunen noch verschärft haben; andererseits hat aber sicher die neueste Phase der Kolonisierung den passiven Austausch der Faunenelemente gefördert und frühere Arealgrenzen verwischt. Um die moderne Ansiedelung von Kodaikanal sind mehrere ursprünglich getrennte Sholas durch künstliche Wald-, Park- oder Gartenanlagen zu einem grossen und sehr gemischten Wald vereinigt. Der Touristen- und Trägerverkehr geht über die Rasthäuser, die sich meistens an Sholas anlehnen und zu deren Schutz sich junge, fremde Föhrenwälder, aus einheimischen Baumschulen herrührend, erheben. Dass mit diesem Waren- und Kulturen-Austausch auch niedere Tierarten verschleppt wurden, steht ausser Zweifel. Man würde es sogar verstehen, wenn in der heutigen Faunenverteilung die Spuren einer kompartimentweisen Entwicklung nicht mehr zu erkennen wären und die Hypothese eines Rassenkreises sich nur noch auf morphologische und entwicklungstheoretische Rückschlüsse stützen könnte. Soweit scheinen sich die Formen doch nicht gemischt zu haben. Die Rassen sind äusserst rein geblieben; von Zwischenformen mit morphologischem Hybridcharakter ist mir erst ein einziger Fall bekannt geworden. Die Seltenheit der Bastardierung entspricht zwar der geringen Beweglichkeit der Diplopoden, bleibt aber immerhin auch ein Anzeichen wenig fortgeschrittener Faunemischung. Ein gewisser Grad von Rassenlokalisierung scheint heute noch in der Fundstatistik durch: Die Nominatform *minusculus* Att., von ATTEMS als Art beschrieben, ist sowohl von S. KEMP als von J. R. HENDERSON und von mir selbst nur um Kodaikanal gesammelt worden. Die beiden ihr nächstverwandten, anscheinend seltenen Formen sind erst je aus einer der andern Sholas bekannt. Die 4. Rasse der obern Palnis, *striatus* Carl, hat eine weitere Ver-

breitung, die sich z. T. mit jener von *minusculus* deckt, aber auch auf den grossen Urwald des Vattavadai-Tals hinuntergreift, wo sie mit einer der Formen der Gruppe A bastardiert. Endlich ist die schärfer ausgeprägte Form der unteren Palnis, die fakultativ synanthrope Rasse *discretus*, mit fast exklusivem Rassenareal, zu nennen, die nur eine Spitze gegen das Areal der oberpalnischen Rassen treibt und mir ausserdem durch einen vereinzelt, nicht ganz sicheren Fund (♂ juv.!) aus den Anaimalais bekannt ist, wohin sie sehr wahrscheinlich mit der *Cardamum*-Kultur verschleppt worden ist.

Eine gründlichere Erforschung der zahlreichen Sholas mag diese ersten Resultate im Sinne schwächerer Areal-Exklusivität verändern aber auch weitere Rassen mit eigenem kleinem Areal entdecken lassen. Heute findet die obige, auf eigene Kenntnis der Verhältnisse in den Palnis gegründete Annahme eines Miniaturrassenkreises immer noch einen registrierbaren geographischen Stützpunkt. Selbst wenn übrigens die Rassenmischung bis zur vollständigen Verwischung der ursprünglichen Rassenareale fortgeschritten wäre, so bliebe zur Erklärung der Anwesenheit so vieler Rassen auf einem so kleinen Raum nur die Annahme einer langen Entwicklung im Schutze früher stärkerer geographischer Isolierung der Wohnbezirke übrig.

M e r k m a l e d e s R a s s e n k r e i s e s .

Statur klein, höchstens 4 mm dick. Segmentzahl 52—66. Kopf glatt. 3 + 3 Supralabralporen. Grundglied der Mandibeln beim ♂ apikal mit einwärts gerichtetem Haken. Fühler kurz (Fig. 203), bei ♂ und ♀ wenig verschieden. Seitenlappen des Halschildes beim ♂ mit zugerundetem, mehr oder weniger stark vorgezogenem Vordereck und stumpfem bis leicht winklig vorspringendem Hintereck. Bedeckter Prozonitteil mit fein punktierten Ringfurchen, der freie Teil fast glatt oder je nach den Rassen typisch skulptiert. Quernaht ringsum scharf. Skulptur der Metazonite nach Rassen verschieden. Analsegment mit geradem Schwänzchen die Analklappen überragend; letztere mit mässig hohem Randwulst, davor mit schmaler, nicht scharf abgesetzter Rinne. Sternite quergestreift. Postfemur und Tibia des ♂ vom 3. Paar an mit Sohlenpolster, der meist nur den zwei letzten Beinpaaren ganz fehlt.

Gonopoden mit dreilappigem apikalem Coxitrand. Femoraldorn vorhanden. Tibiotarsus kurz, eine enge Schraubenwindung¹ beschreibend, in welcher ein Tibialdorn von wechselnder Länge und Stärke entspringt; der Endteil ist von zwei sich mehr oder weniger einwickelnden Hohlblättern gebildet, deren eines als Kammlblatt die Samenrinne führt und eine Reihe mehr oder weniger zahlreicher Kammborsten von typischer „Stift“-Form (am Ende verbreitert und durch einen seichten Ausschnitt fast zweispitzig) trägt; am Nebenblatt ist der Rand mehr oder weniger deutlich buchtig eingeschnitten.

Merkmale der Rassen.

Die wichtigsten und konstantesten Merkmale jeder Rasse sind in den Gonopoden zu suchen und zwar: 1) im Grössenverhältnis und in der Form der drei Apikallappen (*a*, *b* und *c*) des Coxits; 2) in der Stärke des Femoraldorns (Fd); 3) in der Form und Richtung des Tibialdorns (Td); 4) im Umriss der beiden Endblätter und der Zahl der Borsten auf dem Kammlblatt. Die unter 3 und 4 genannten Merkmale sind etwas unbeständig und nur bei Betrachtung des Objekts in einer bestimmten Lage für den Vergleich verwendbar.

Gut zu verwerten ist auch die Form des Praefemurs des 1. Beinpaars des ♂ in der Vorderansicht (vgl. die Fig. 207—212).

Schwieriger ist die stärkere oder schwächere Ausbildung der Sohlenpolster beim ♂ diagnostisch auszudrücken; sie mag auch individuell schwanken oder mit Pseudomorphose zusammenhängen. Bei der Nominatrasse *minusculus* Att. sollten sie nach ATTEMS in der hintern Körperhälfte fehlen; bei meinen Exemplaren fehlen sie nur den drei letzten Beinpaaren.

¹ Der Ausdruck „curved in a spiral“ den ATTEMS (1936, p. 262) für die Telopodite der Nominatform braucht, scheint mir nicht zutreffend, da es sich hier um eine Drehung um die Längsachse handelt, wobei die Samenrinne eine Schlinge beschreibt. Der Name „Spirale“ sollte für *Aufrollung* eines Bandes in einer Ebene wie bei einer Uhrfeder (vergl. *Harpurostreptus*, Fig. 139) vorbehalten bleiben.

In der Skulptur der Segmente gehen drei Rassen mehr oder weniger ineinander über; die zwei andern hingegen sind unter sich und von jenen leicht und scharf zu unterscheiden (vgl. die Fig. 221 und 223).

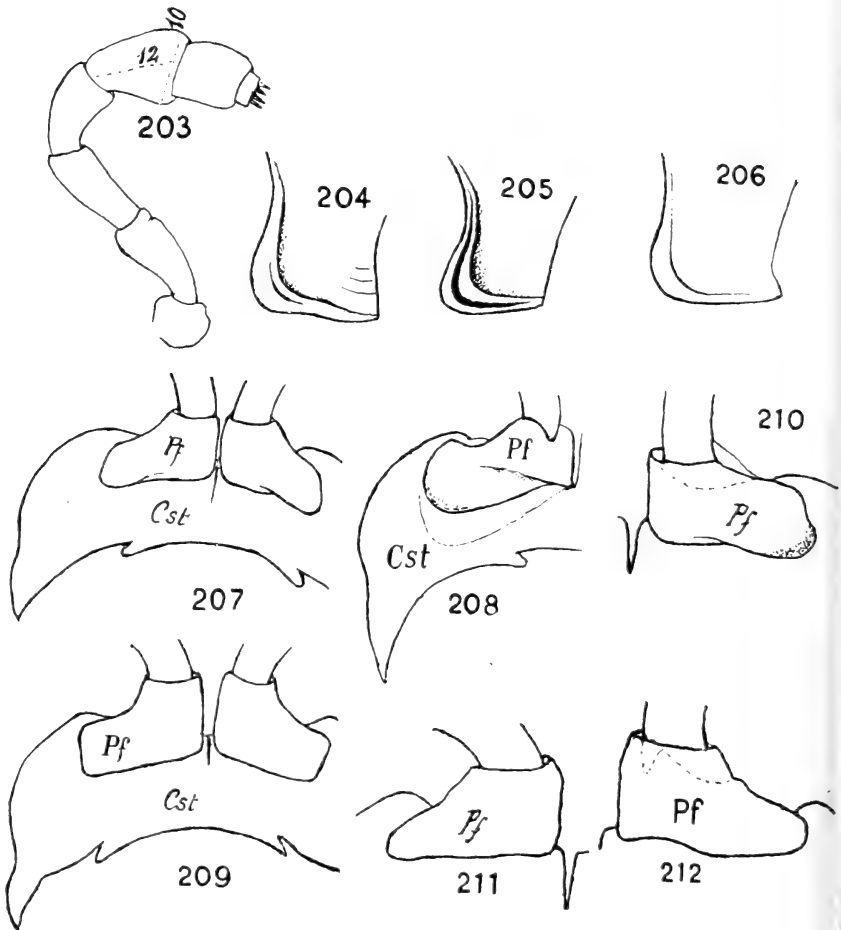


FIG. 203—212.

Rassenkreis von *Thyropygus minusculus* Att.

Fig. 203: *Th. minusculus minusculus*, Antenne. — Fig. 204: Id., Halsschild des ♂. — Fig. 205: *Th. min. vicinus*, Halsschild des ♂. — Fig. 206: *Th. min. suspectus*, Halsschild des ♂. — Fig. 207: *Th. min. minusculus* ♂. 1. Bein, Praefemur und Coxosternit, von vorn. — Fig. 208: *Th. min. suspectus* ♂. Id. — Fig. 209: *Th. min. striatus* ♂. Id. — Fig. 210: *Th. min. vicinus* ♂. Praefemur. — Fig. 211 u. 212: *Th. min. discretus*. Praefemur, zwei Varianten.

Die Seitenlappen des Halsschildes bei ♂ und ♀ bieten nur graduelle Rassenmerkmale mit Übergängen dar und wären noch an reicherm Material auf ihre individuelle Variabilität zu prüfen. Das gleiche gilt auch von der Streifung der Sternite. Meine diesbezüglichen Angaben beziehen sich jeweils auf den Typus der Rasse.

In der Färbung ist das Fehlen oder Vorhandensein bezw. die Deutlichkeit der diffusen, dorsomedianen, hellen Fleckenreihe ein ganz unsicheres, weil in der gleichen Population individuell ziemlich variables Merkmal.

Beschreibung der Rassen.

Th. minusculus minusculus Att.

(Fig. 203, 204, 207, 213, 214.)

Th. minusculus. ATTEMS, 1936, p. 261, 262, Fig. 59 *a-e*.

O b e r e P a l n i s : Bombayshola bei Kodaikanal, 2200 m, (Karte, Station 1) unter Steinen und faulem Holz, 21.-25. III, ♂♂, ♀♀. — Rand eines trockenen Föhren-Kulturwaldes bei Kodaikanal. — ATTEMS' Original Exemplare stammten ebenfalls von Kodaikanal, ebenso ♂ und ♀ des British Museums (HENDERSON leg.).

G o n o p o d e n : Die drei Coxitlappen (Fig. 213 *a, b u. c*) liegen in der gleichen Ebene und sind ziemlich gleichmässig ausgebildet, der innere (*a*) ambosförmig, etwas schief gestellt, der mittlere (*b*) schmal zugestumpft, der äussere (*c*) spießförmig nach aussen gerichtet. Femoraldorn (Fd, Fig. 214) sehr kurz, vom Lappen des Gonocoel-Innenrandes gänzlich verdeckt. Tibialdorn (Td) deutlich im Sinne der Schraubenwindung des Telopodits gekrümmt, endwärts geschwärzt (kürzer und stumpfer als auf ATTEMS' Figur). Das Kammbblatt breit, Kammborstenreihe regelmässig, aus 10—12 (nach ATTEMS' Figur aus 8) kurzen Borsten gebildet; das zweite Blatt gestutzt, die eine Ecke spitz vorgezogen. Wie ein Vergleich meiner Abbildung mit jener von ATTEMS lehrt, ändert sich der Umriss dieser Blätter sehr je nach ihrer Lage vor dem Beschauer, was natürlich ihre diagnostische Verwertung sehr erschwert.

Sohlenpolster des ♂ bis zum drittletzten Beinpaar nachweisbar, wenn auch im hintern Körperteil schwach entwickelt. Praefemur

des 1. Beinpaars des ♂ aussen schräg gestützt, mit zugerundeten Ecken (Fig. 207).

Segmentzahl: 55—57. Dicke: bis 3,8 mm.

Dorsomediane Fleckenreihe schwach oder fehlend.

Seitenlappen des Halsschildes (Fig. 204) beim ♂ mit deutlich konkavem Vorderrand, mässig vorspringendem, gerundetem Vor-

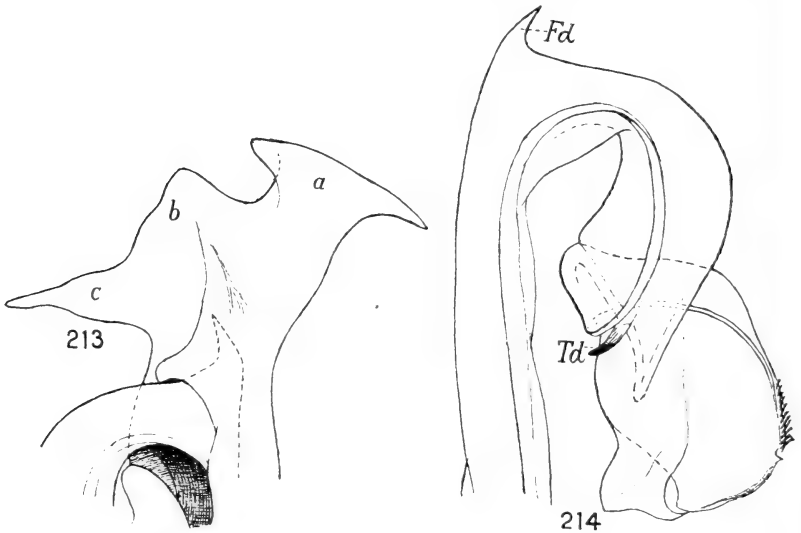


FIG. 213, 214.

Th. min. minusculus ♂.

Fig. 213: Gonopode, apikaler Teil, aboral. — FIG. 214. Telopodit.

dereck und stumpfem, leicht vorspringendem Hintereck; Randwulst mässig breit, durch eine schwache, kurze Furche geteilt.

Skulptur: Die hintere Prozonitzone (zwischen der letzten Ringfurche und der Quersfurche) auf den Segmenten 2.—6. beim ♂ und 2.—15. beim ♀ leicht längsrunzelig und schwach fettglänzend, weiterhin glatt und matt. Die vordersten Metazonite, 2. und 3. besonders, oft dicht und unregelmässig längsgerunzelt, die folgenden (4.—7. beim ♂, 4.—15. beim ♀) mit geraden, leicht schräg nach hinten aufsteigenden Kritzeln zwischen den gewöhnlichen lateralen Längsstreifen, deren Intervalle dadurch einen leichten Fettglanz erhalten. Dorsal und im ganzen übrigen Körperteil besteht die Skulptur der Metazonite in einer nur bei gewissem Licht sichtbaren, ganz flachen Fältelung oder Längsstrichelung.

Th. minusculus vicinus n. f.

(Fig. 205, 210, 215.)

O b e r e P a l n i s : Lichter Akazienhain bei Pumbarai, 1900 m (s. Karte, Station 2), unter Holz und Stein, 1 ♂ 58 Segmente, 3 mm dick, 1 ♀ 60 Segmente, 3 mm.

G o n o p o d e n (Fig. 215) denen von *m. minusculus* sehr ähnlich, doch mit stärker aufgerichtetem, plumperem innerem Coxitlappen *a*, langem, geschwungenem und spitzem Femoraldorn, der nur an seiner Basis vom Lappen des Gonocoelinnenrandes verdeckt wird. Tibialdorn (in der Abbildung nicht sichtbar) klein und in der Schraubengewindung verborgen.

Praefemur des 1. Beinpaares des ♂ (Fig. 210) plumper als bei der vorigen Rasse; die basale äussere Ecke stark gerundet und etwas lappig vorgezogen. Halsschildseiten des ♂ (Fig. 205) mit stärker konkavem Vorderrand und schmaler zugerundetem Vordereck, der Randwulst von einer starken Furche geteilt. Sternite des ♂ mit 5 geraden Querfurchen, deren letzte in der Mitte verstärkt ist, beim ♀ feiner quergestreift, auch der fünfte Streifen schwächer.

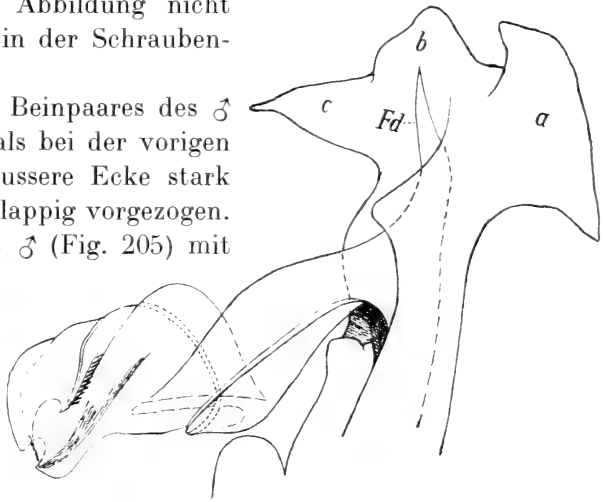


FIG. 215.

Th. min. vicinus ♂.

Gonopode aboral, Basis weggelassen.

Skulptur jener von *m. minusculus* ganz ähnlich; beim ♂ lässt der Metazonitrücken bis zum 20. Segment flache, schmale und glatte Längsstreifchen auf äusserst fein chagriniertem und daher matterem Grunde erkennen; beim ♀ verwischen sich diese Spuren noch früher; hingegen trägt es auf den Segmenten 3.—6. Andeutungen des schrägen Kritzelsystems in den Intervallen der lateralen Längsstreifung der Metazonite.

Keine mediodorsale Fleckenreihe. Antennen und Beine dunkelbraun.

Th. minusculus suspectus n. f.

(Fig. 206, 208, 216—218.)

O b e r e P a l n i s : K u k k a l s h o l a , 1900 m (s. Karte, Station 3),
 1. IV, ♂ Type, 61 Segmente; ♀ Type, 58 Segmente, 3 mm dick. —
 ? K l e i n e S h o l a b e i P i l l a r - R o c k s , 2300 m (s. Karte, Station 7),

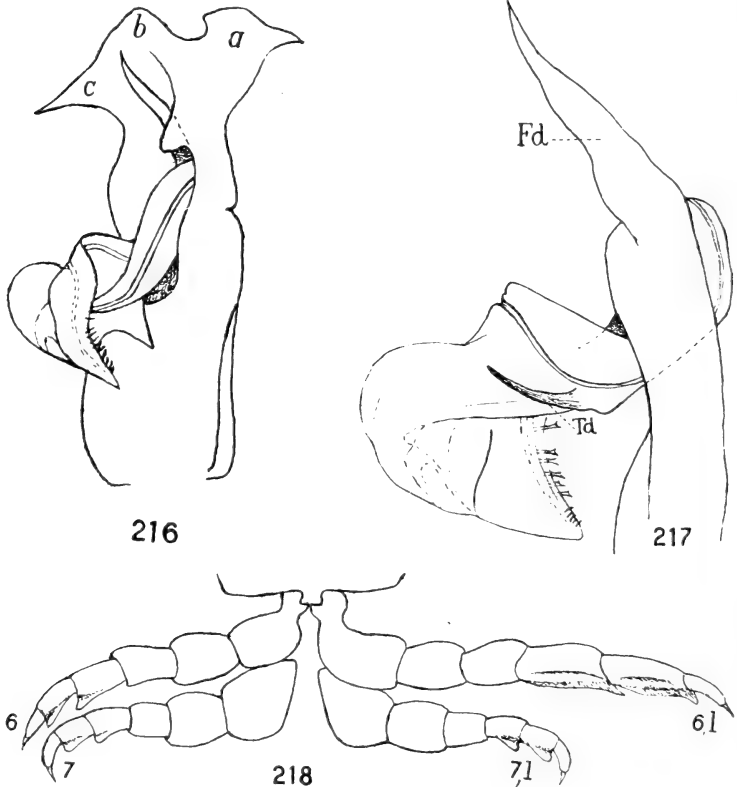


FIG. 216—218.

Th. min. suspectus ♂.

Fig. 216: Gonopode aboral. — Fig. 217: Telopodit, von der Mitte des Femurs an. — Fig. 218: 6. und 7. Beinpaar, Anomalie.

25. III, 1 ♀, 56 Segmente. — Mariyanshola, 11. u. 14. IV, 2300 m (s. Karte, Station 6), 2 ♀.

G o n o p o d e n (Fig. 216, 217): Die Coxitlappen denen der zwei ersten Rassen sehr ähnlich, *a* fast wagrecht, aussen weniger spitz ausgezogen, *b* und *c* sehr undeutlich gegeneinander abgegrenzt.

Femoraldorn geschwungen, lang und spitz; Tibialdorn dünn und schlank, geschwärzt. Borsten des Kammblasses auf zwei kurze Reihen verteilt, deren proximale etwa 6 Borsten von der typischen Form, die distale 5 kürzere, einfache Börstchen trägt. Sohlenpolster des ♂ bis zum vorletzten Beinpaar nachweisbar.

Praefemur des 1. Beinpaars des ♂ (Fig. 208 Pf.) auffallend an das Profil eines typischen Holzschuhes erinnernd, indem die Basis mit dem Aussenrand zu einem Bogen verschmilzt, der seinerseits mit dem geschwungenen Distalrand ein Eckchen bildet.

Halschild beim ♂ (Fig. 206) seitlich vorn nur schwach konkav; sein Vordereck daher nur wenig deutlicher vorspringend als beim ♀, das Hintereck dagegen schmal winkelig vorspringend; der Randwulst bei ♂ und ♀ schmal, ungefurcht.

Skulptur jener von *min. vicinus* sehr ähnlich. Beim ♂-Typus ist die schräge Kritzelung der Streifenintervalle bis zum 9., beim ♀ bis zum 18. Segment nachweisbar. Hintere Zone der Prozonite beim ♂ auf den vordersten seicht gerunzelt, vom 7. an glatt; beim ♀ hingegen ist diese Zone bis zum 10. oder 15. Segment deutlich längsgestreift, wenn auch nicht so dicht und regelmässig wie bei *striatus*. Der Rücken der Metazonite, bis zum 18. höchstens, hat auch hier Spuren von glatten Längsstreifen auf matterem Grunde, vom 18. an aber nur mehr eine seichte, unbestimmte Fältelung oder unregelmässige Kritzelung.

Sternite des ♂ nur mit einer deutlichen Querfurche, der letzten; jene des ♀ mit drei Querfurchen, die letzte stärker.

Dorso-mediane Fleckenreihe vorhanden; Hinterrand der Metazonite breit rot. Beine gelblich.

Beim ♂-Typus ist das 7. Beinpaar (Fig. 218) kaum $\frac{2}{3}$ so gross als die übrigen Laufbeine, sonst normal, auch mit kleinen Sohlenpolstern. Eine ähnliche Erscheinung hat ATTEMS beim afrikanischen Harpagophoriden *Syndesmogenus gracilis* Att. (*Afrik. Spirostreptiden*, S. 20, Fig. XX, 1914) nachgewiesen und als Speziescharakter aufgefasst. Im vorliegenden Fall aber ist eine individuelle Missbildung wahrscheinlicher, weil hier auch das rechte Bein des 6. Paares (Fig. 218, 6) im Vergleich zum linken (6 l) dieselbe Verkürzung erfahren hat, was auf Entwicklungshemmung durch anormale Druckverhältnisse hinweist und auch für das 7. Beinpaar gelten mag.

Th. minusculus striatus n. f.

(Fig. 209, 219—221.)

1. Obere Palnis: Vandaravu, 2350 m (s. Karte, Station 4), kleine Shola beim Rasthaus (Fig. 200). 1 ♂, Typus, 52 Segmente, 1,9 mm dick. — Kleine Shola bei Pillar-Rocks, 2300 m (s. Karte, Station 7). 1 ♀, 56 Segmente, 2,8 mm dick. — Kodai-kanal, 2200 m. 2 ♀, 58 Segmente, und juvs. (British Museum,

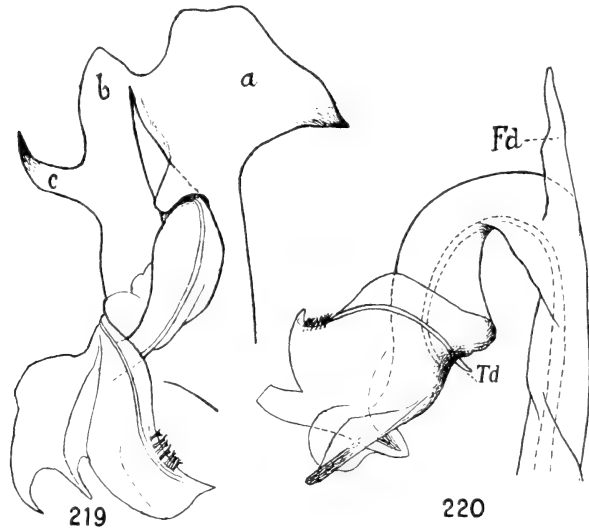


FIG. 219, 220.

Th. min. striatus ♂.

Fig. 219: Gonopode aboral, Basis weggelassen. — Fig. 220: Telopodit, von der Mitte des Femurs an.

HENDERSON leg.). — Kleine Shola bei Kukkal, 1900 m (s. Karte, Station 3), ♀, 59 Segmente, und juvs.

Gonopoden (Fig. 219, 220) ausgezeichnet durch sehr ungleichmässige Ausbildung der durch zwei tiefe Buchten getrennten Coxitlappen, von denen *a* unverhältnismässig breit, an der Basis wenig eingeschnürt, trapezisch-gerundet und nur medianwärts konisch vorgezogen ist, während *c* sehr schwach ausgebildet und hakig aboralwärts gekrümmt ist. Femoraldorn (Fd) lang, von breiter Basis aus spitz auslaufend; Tibialdorn (Td) sehr klein,

zipfelförmig und hell. Kammlblatt nur mit einer kurzen Reihe von 6—7 typischen Borsten, das Nebenblatt von hinten gesehen (Fig. 219) tief zweibuchtig, von vorn gesehen (Fig. 220) dreilappig.

Die Sohlenpolster des ♂ schwach entwickelt, im hintern Körperdrittel fast ganz fehlend. Praefemur des 1. Beinpaares des ♂ (Fig. 209) aussen gerade gestützt, fast rechteckig.

Die Skulptur ist eine Weiterausbildung und Ausdehnung der bei der Rasse *suspectus* und besonders bei deren ♀ auftretenden Kombination von faltenartigen lateralen Längsstreifen und dazwischen feinen, schrägen Kritzeln auf den Seiten der vordern Metazonite.

Bei *striatus* setzt sich sowohl die erhabene Längsstreifung als auch die schräge Kritzelstreifung der Intervalle auch auf den Rücken der Metazonite fort und erhält sich, wenn auch undeutlicher werdend, bis zu den letzten Segmenten. Die erhabenen, geraden Kiele sind auf dem Rücken etwas schwächer als seitlich, aber auch dort vorn beim Abgang von der Querfurche am dicksten und nach hinten flacher und dünner werdend; die Schrägrichtung der feinen Kritzelstreifung — in der schematischen Figur 221 etwas übertrieben — nähert sich rückenwärts immer mehr der Längsrichtung der Kiele. Hinterrand der Querfurche deutlich gekerbt. Die Skulptur giebt den Metazoniten einen mit ihrer eigenen Stärke wechselnden, bestimmten Glanz. Porus trotz der Skulptur deutlich, etwas vor der Mitte der Metazonite, in einem meist etwas verbreiterten Intervall gelegen. Die hintere Prozonitzone sehr dicht und gleichmässig von geraden Längskielen gestreift, die ihr einen intensiveren und von jenem der Metazonite verschiedenen Glanz verleihen; dazu kommen unterhalb der Porushöhe zerstreute, narbenartige, matte Eindrücke und hie und da ein verstärktes Kielchen, das aufwärts biegend in die benachbarte mittlere Prozonitzone übertritt.

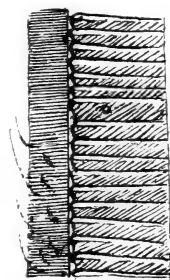


FIG. 221.

Th. min. striatus.
Seite eines Doppel-
segments, Schema
der Skulptur.

Sternite mit 3—4 schwachen Querfurchen.

2. *Travancore*: Grosser Urwald im obersten Vatavadaital (s. Karte, Station 5), 1500—1800 m.

Die Tiere von diesem niedrigeren, in der Luftlinie aber nur

etwa 2 km von Vandaravu entfernten Standorte sind für die Auffassung der Palnis-Zwergformen höchst wichtig und verdienen daher eingehendere Behandlung. Es sind:

a) Ein typisch skulptiertes ♀, 61 Segmente, 2,6 mm Dicke; dorso-mediane Fleckenreihe undeutlich.

b) 1 ♀, 61 Segmente, 3 mm dick. Skulptur der hinteren Prozonizone typisch *striatus*; Kiele der Metazonite stärker und dichter, fast wie bei der folgenden Rasse, aber die schmalen Zwischenräume doch schräg gekritzelt wie bei *striatus*; dorsale Fleckenreihe deutlich, fast bindenartig: Gleitender Übergang von Rasse *striatus* zu Rasse *discretus* oder Bastard *striatus-discretus* ?

c) 1 ♀, 56 Segmente. Skulptur des vorderen Körperdrittels wie bei *striatus*; aber vom 20. Segment an werden die Längsstreifen und damit auch die Kerbung der Quernaht undeutlich, schwinden die schräge Kritzeltung, die feine Längsstreifung der Prozonite und der von der Skulptur abhängige Glanz der Pro- und Metazonite; die zwei hintern Körperdritteln haben die schwache Skulptur etwa der Rassen *minusculus* oder *suspectus*.

d) 3 ♂♂ von 58, 59 und 60 Segmenten, 2,5 mm dick. Bei diesen lässt sich die Frage: Varietät oder Bastard leichter beantworten. Der Skulptur nach entsprechen sie im Prinzip dem eben beschriebenen ♀, aber die typische *striatus*-Skulptur geht schon vom 6. Segment an rasch verloren; der Hinterrand des Halsschildes und der 2. Metazonit sind wie beim vorigen ♀ dicht und verworren, längsgerunzelt. Die Gonopoden dieser drei ♂♂ sind unbedingt jene von *striatus*; wie dort ist der Coxitlappen (*c*) rückwärts gebogen, nur etwas länger und spitzer, und proximal von ihm ist der äussere Coxitrand etwas deutlicher eingebuchtet. Ich fasse diese ♂♂ als Bastarde *striatus* × *vicinus* mit Dominanz der Gonopoden von *striatus* und der Skulptur von *vicinus* auf, womit die Rassenkreis-Natur der Palnis-*Thyropygus* eine neue Stütze findet, die allerdings noch der experimentellen Bestätigung wartet. Demnach wären die Rassenmerkmale Gonopoden und Skulptur nicht erbbeunden; ebenso wenig Gonopoden und Form des Praefemurs des 1. Beinpaars ♂; denn bei unsern vermutlichen Bastarden ist letzterer aussen nicht gerade und rechtwinklig, sondern etwas schräg gebogen, mit besonders stark gerundetem basalem Ausseneck, ähnlich demjenigen der

Rasse *vicinus* (vgl. Fig. 210). Dieser nähern sich unsere ♂ auch in der Form der Halsschildseiten, wenn deren Vorderrand auch nicht so konkav ist wie bei *vicinus* (Fig. 205) und der Randwulst einer Furche entbehrt.

Th. minusculus discretus n. f.

(Fig. 211, 212, 222, 223.)

U n t e r e P a l n i s : Tandikudi, 1500 m (s. Karte, Station 10), Cardamum-Pflanzung, Schattenkultur, unter Holz, ♂♂, ♀♀, 63—66 Segmente, 2,8—3 mm dick. — Maryland, 1600 m (s. Karte, Station 8, 9), Kaffeepflanzung, 20. IV, ♂ ad., 59 Segmente.

O b e r e P a l n i s : Pumbarai, 1900 m (s. Karte, Station 2), in faulem Stroh, ♀, 61 Segmente. — Kleine Shola gegenüber Kukkal, 1900 m (s. Karte, Station 3), 2. IV, ♀, 62 Segmente.

A n a i m a l a i s : Valparai, 1100 m, 1 ♂ immaturus (mit der Cardamumkultur verschleppt ?).

G o n o p o d e n (Fig. 222) mit schmäleren, daher am Ende stärker verbreitert erscheinenden Coxiten, deren Lappen gleichmässiger ausgebildet sind als bei *striatus*. Wie dort ist der Lappen *c* hakig nach hinten gebogen, doch breiter und am Ende stumpfer, *a* an der Basis stark halsartig eingeschnürt, medianwärts konisch vorragend, im übrigen gerundet, im ganzen vogelkopffähnlich. Femoraldorn (Fd) aus breiter Basis sehr spitz auslaufend. Tibialdorn (Td) grösser als bei den andern Rassen, krallenförmig und nicht im Sinne der hier sehr engen Schraubenwindung, sondern umgekehrt mit seiner scharfen Spitze gegen die Basis des Coxits umgebogen. Kammlatt mit einer sehr gleichmässigen Reihe von etwa 20 typischen Stiften; das 2. Blatt mehrzipfelig.

Praefemur des 1. Beinpaares des ♂ (Fig. 211 u. 212) an das Profil eines flachen Schuhs erinnernd, aussen bald ganz schmal, bald etwas breiter zugerundet.

Sohlenpolster des ♂ stark entwickelt, selbst auf den zwei letzten Beinpaaren noch nachweisbar; die mittleren Beinglieder unterseits deutlich napfartig ausgehöhlt.

Sternite bei ♂ und ♀ mit 3—4 feinen Querfurchen und einer letzten, besonders beim ♂ viel stärkeren und tieferen; beim ♀ sind die beiden hinteren Querfurchen mässig verstärkt.

Halschild des ♂ mit seitlich stark konkavem Vorderrand und gerundet vorspringendem Vordereck, um das Eck breitem, ungefurchtem Randwulst, winklig vorspringendem Hintereck und darüber einigen kurzen Furchen. Beim ♀ springt das Vordereck viel schwächer vor, das Hintereck gar nicht, und der Randwulst ist viel schmaler, manchmal fein gefurcht.

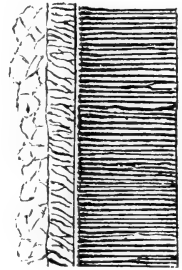
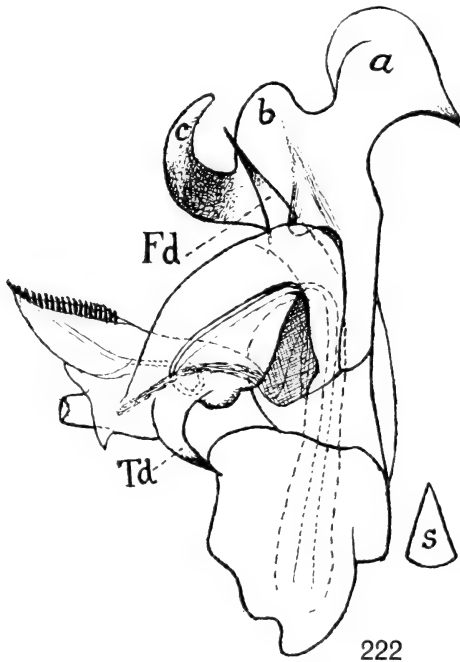


FIG. 222—223.

Th. min. discretus, ♂.

Fig. 222: Gonopode, aboral, mit Sternit (S). — FIG. 223: Seite eines Doppelsegments. Schema der Skulptur.

Halschild und der Rücken des 2. Segments glatt und glänzend. Vom 4. bis vorletzten Segment ist die Skulptur der Prozonite und Metazonite ausserordentlich typisch und beständig (Fig. 223). Die Metazonite sind sowohl seitlich als dorsal in gleicher Weise dicht und regelmässig längsgekielt. Die stumpfen, glatten Kiele sind so dick wie ihre ebenfalls glatten Zwischenräume, vorn kaum dicker als hinten, dabei gerade, selten etwas gewunden oder gegabelt; sie verleihen den Metazoniten einen ziemlich starken Seidenglanz. Der sehr kleine, punktförmige Porus schwer sichtbar, etwas vor der Mitte der Metazonitlänge, in einem Zwischenraum gelegen oder ein eingeschobenes Kielchen unterbrechend. Quernaht

ringsum scharf; ihr Hinterrand entsprechend der viel dichteren Lage der Kiele bedeutend feiner gekerbt als bei *striatus*. Prozonite etwas matter; ihre hintere Zone unregelmässig gerunzelt, die Runzeln schwächer als die Kiele der Metazonite, manche gewunden oder gegabelt und wenigstens seitlich deutlich schräg nach hinten heruntersteigend. Die mittlere Querzone der Prozonite sehr fein polygonal gefeldert. Präanalsegment meist netzrunzelig und sparsam eingestochen punktiert.

Pro- und Metazonite dorsal erdgrau; der Hinterrand der Metazonite ziemlich breit rot; die Seiten unterhalb des Porus trüb gelb, ebenso der Rand und ein Rückenstrich des Analsegments, der obere Teil der Analklappen und ein Teil des Schwänzchens. Die dorsomediane Fleckenreihe fast immer vorhanden, meistens sehr deutlich. Beine gelblich bis bräunlich oder orange.

NACHTRAG

Während des Drucks dieser Studie entdeckte ich in ganz anders geartetem Material ein verirrtes Exemplar eines *Glyphiulus*, dem sein männliches Geschlecht bei gleichzeitiger grosser Ähnlichkeit mit dem auf Seite 628 sehr ausführlich beschriebenen *Gl. nubilus* ♀ ganz besonderen Wert verleiht. Die beiden Tiere stammen aus zwei getrennten Massiven und dürften schwerlich der gleichen Art angehören, vielmehr eines der in unserem Sammelgebiet so zahlreichen Beispiele vikarierender Arten darstellen. Mit grosser Wahrscheinlichkeit lässt sich nun auch für *Gl. nubilus* seine Zugehörigkeit zur Untergattung *Podoglyphiulus* annehmen und für das neuentdeckte ♂, was die äussere Erscheinung anbetrifft, eine abgekürzte, vergleichsweise Behandlung rechtfertigen.

Glyphiulus (Podoglyphiulus) errabundus n. sp.

Untere Palnis: Tandikudi, ca. 1500 m (s. Karte, Station 10), auf Wegmauer, nach Regen. 1 ♂ ad.

Breite der Metazonite: 1 mm.

Segmentzahl: 63, die drei letzten beinlos!¹

Färbung ganz ähnlich wie bei *Gl. nubilus*, trüb weissgelb, mit dunkler Längsbinde auf jeder Seite des Rückens; doch sind der Kopf, inklusive Scheitel und Augenhäuten, der ganze Halsschild und das 2. Segment, Fühler, Analsegment und Beine, mit Ausnahme der grauen Tarsen, weisslich.

Kopf glatt; nur der Scheitel rauh. Fühler keulig, wie bei *nubilus*. Ocellen sehr undeutlich, etwa 9—11, ziemlich unregelmässig angeordnet.

Der Halsschild (Fig. 224) zeigt im Prinzip die gleiche Kiel- und Höckerbildung wie bei *nubilus* (vgl. Fig. 87) entsprechend einer 10-zähligen Vorder- und 9-zähligen Hinterreihe mit undeutlicher Alternanz; doch sind hier die Kiele der Vorderreihe kürzer, indem ihr Hinterende als selbständiger Höcker abgetrennt ist, wodurch die Zahl der Höcker um eine eingeschaltete Reihe vermehrt erscheint. Die äussersten Kiele und Höcker sind dicker als bei *Gl. nubilus*. Wie dort bilden sie mit den noch stärkeren und tief zweilappigen äussern Kielen der Segmente 2, 3 und 4 ein Schutzdach für die zurückgelegten Fühler. Überhaupt gelten die auf *nubilus* bezüglichen Angaben und Abbildungen betr. die Höckerbildung der Metazonite fast unverändert auch für diese Art. Besonders ist auch hier die starke Ausbildung des untersten Höckerpaares jeder Seite und die schräge Lage des hinteren über dem vorderen Höcker bemerkenswert. Das Analsegment ragt hier noch stärker dachförmig über die Analklappen vor; die Analschuppe ist hier etwas dicker und weniger scharf eckig als dort. Das 1. und 3. Beinpaar des ♂ zeigen den gleichen charakteristischen Bau wie bei *Gl. ceylanicus* Att., *elegans* Silv. und *jonesii* Verh. Die ventrale Region der vordersten Segmente bietet weder geschlechtliche noch spezifische Merkmale dar, sondern dieselbe Zapfen- und Spangenburgung wie von ARTEMS bei *Gl. ceylanicus* ♂ und von mir oben (Abb. 91) bei *Gl. nubilus* ♀ dargestellt. Dagegen ist die bei letzterer Art und bei *jonesii* Verh. am 2. Beinpaar des ♀ auf der Hinterfläche (vgl. Fig. 94, 95) beobachtete Überschiebung des Coxits

¹ Die volle Segment- und Beinzahl wird bei *Glyphiulus* ♂ und ♀ (s. auch *G. nubilus* ♀, S. 628) wohl erst nach der Geschlechtsreife erreicht, nachdem die fertigen Gonopoden wenigstens zweimal in identischer Form erschienen sind, wie ich dies oben (S. 636) für *G. elegans* ssp. *wroughtoni* nachgewiesen habe.

über den Präfemur beim ♂ nicht vorhanden und beim ♀ wohl durch den Druck der Vulven zu erklären.

Als selbständige Art erweist sich diese Form durch die Einzelheiten im Umriss und die Längenverhältnisse der Teile beider Gonopoden - Paare. Am vordern Paar (Fig. 225) sind die

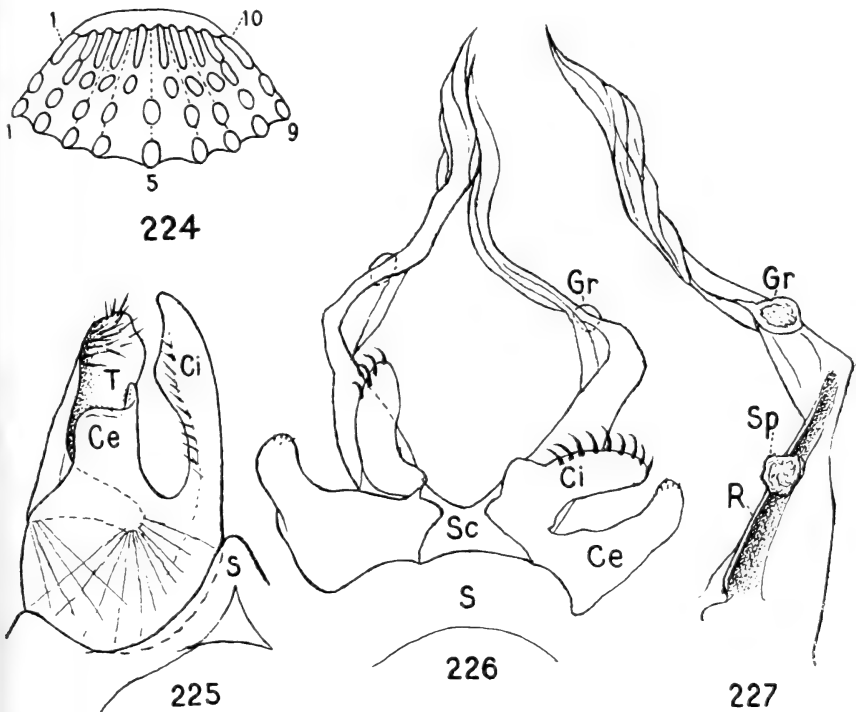


Fig. 224—227.

Glyphiulus (Podoglyphiulus) errabundus n. sp. ♂.

Fig. 224: Scheitel und Halsschild, von oben. — Fig. 225: Vorderer Gonopode, oral. — Fig. 226: Hintere Gonopoden, oral. — Fig. 227: Hinterer Gonopode; Telopodit, aboral.

kurze, fast quadratische Form des äusseren Coxitfortsatzes (Ce) mit dem vorspringenden Innen- und dem gerundeten apikalen Ausseneck, der nicht regelmässig verjüngte, sondern hinter der Mitte stumpfwinklig verbreiterte innere Coxitfortsatz (Ci) und endlich die Spatelform des den Ce weit überragenden Telopodits (T) bemerkenswert. Für das hintere Paar (Fig. 226) ist die Länge, Schlankheit und die Kniebildung der Telopodite bezeichnend;

an der Basis auseinandergehend, laufen sie vom ersten Drittel an wieder aufeinander zu und enden mit je einem spitzlanzettlichen, vielfach gedrehten Blatt. Auf ihrer Hinterfläche (Fig. 227) trägt der basale Teil eine Längsrinne (R) und darin gelegentlich Sperma-klumpen (Sp); distal vom Knie und vom Rinnenende deutlich getrennt liegt eine elliptische Grube (Gr), wie sie ATTEMS ganz ähnlich für *Gl. ceylanicus* (1909, S. 68, Fig. XXI) abgebildet und als „kelchartige Einsenkung“ bezeichnet hat. Sie soll das Ende des Prostatadrüsenganges und Sperma-massen aufnehmen, was ich nicht bestätigen kann. Ebenso wenig kann ich darin das Ende der Längsrinne R erblicken, wie es VERHOEFF (1936, S. 54, Abb. 6) bei *Gl. (P.) jonesii* für möglich hält; beide liegen hier durch das Knie getrennt deutlich auseinander.

Der Phasenwechsel des Rheinlacheses (*Salmo salar* L.)

unter besonderer Berücksichtigung
des Ernährungsapparates

von

Hans Mislin

Basel.

Mit 60 Textabbildungen und 7 Tabellen.

INHALT

	Seiten
Vorbemerkung	2
I. Einleitung. Die Ernährungsformen	3
II. Methodik	
a) Reisen, Lachsfang und Materialbeschaffung	9
b) Technik	16
III. Beschreibender Teil	
A. Die Lebensphasen des Rheinlacheses	
1. Das Salm-Lachsproblem.	20
2. Die Jugendphase	29
3. Der Phasenwechsel	37
4. Die Stadienreihenfolge der Spätphase	41
B. Die Synchroniephase	
1. Der Verdauungsschlauch	69
2. Die Wandlungen des Golgikörpers	92
3. Die Gallenblase und ihre Veränderungen	102
4. Die synchronische Hyperämie und Anämie	121
5. Das Pankreas	138

IV. Theoretischer Teil	
A. Die bisherigen Auffassungen über das Darmverhalten beim Rheinlachs	143
B. Die Hierarchie der Organsysteme und das Dominanz- problem	157
V. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse	175
VI. Literaturverzeichnis	178

VORBEMERKUNG.

Allen voran und von ganzem Herzen möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Adolf PORTMANN danken, für seine geistige Führung im Studium und seine wissenschaftliche Lenkung meiner Arbeit in methodischer und empirischer Hinsicht.

Bestens danke ich Herrn Prof. Dr. H. BOSCHMA, in Leyden, für die grosszügige Überlassung des zoologischen Laboratoriums während meiner holländischen Lachsfänge. Ebenso Herrn Prof. Dr. W. WILLER, Herrn Prof. LEHMANN und Herrn Dr. QUEDNAU vom Fischerei-Institut der Universität Königsberg für die Ermöglichung meines Aufenthaltes in der Seefischerei-Station Neukuhren an der Samlandküste. Besonders danke ich auch Herrn Prof. O. KOEHLER für den Arbeitsplatz im Zoologischen Institut der Universität Königsberg. Der biologischen Station auf Helgoland verdanke ich die besonders sorgfältige Konservierung der Eingeweide eines Nordseelachses aus dem Aquarium. Prof. G. ALM, in Stockholm, verdanke ich die Zusendung konservierter Lachsdärme aus Südschweden und Herrn Dr. R. S. CLARK, vom Meereslaboratorium in Aberdeen, die Beschaffung des schottischen Materials. Meinen herzlichen Dank spreche ich auch Fräulein cand. phil. H. SANDREUTER aus für die Herstellung eines Teils der Zeichnungen, ebenso Herrn Universitätszeichner DRESSLER und Herrn T. REBHOLZ. Ganz besonders danke ich auch Fräulein A. WIMMER für ihre Assistenz bei der schwierigen Materialbeschaffung in Holland.

Gerne gedenke ich auch der Basler Fischer mit den alten Salmenwoogen, der badischen und elsässischen Fischer mit den Spreitgarnen, der holländischen Fischer, der Neuen Merwede mit ihren

„Zeelen“ und endlich der Ostseefischer mit den Treibnetzen, die alle Sorge trugen, die Fische unversehrt und lebendig in meine Hände zu bringen.

I. EINLEITUNG

Die Ernährungsformen.

Die zwei extremen Lebensphasen, welche der Lachs während seines Meeraufenthaltes einerseits und während seiner Flusswanderung andererseits durchläuft, waren bis jetzt nie Gegenstand einer zoologischen Analyse unter dem Gesichtspunkte eines zusammenhängenden Stadienablaufs. Die einseitig auf die Wanderungsursache zugespitzte Fragestellung hat eine Reihe positiver Ergebnisse gezeitigt, welche aber nicht geeignet sind, die so schroff entgegengesetzten Zustände der „Fressphase“ und „Hungerphase“ des Lachses in einem grösseren Zusammenhang einzuordnen. Die Beschäftigung mit diesem extremen Verhalten von *Salmo salar* L. und einiger verwandter Arten führte uns zur Einsicht, dass sowohl die **Phylogenie** wie auch das Wandertriebphänomen dieses Salmoniden erst dann eine erfolgreiche Bearbeitung finden können, wenn die einzelnen Lebensabschnitte des Lachses in ihrem Eigenwerte als Teile des ganzen Zyklus erfasst worden sind. Die folgende Untersuchung geht aus von der Tatsache, dass Ernährung auch die sogenannten „Hungerphasen“ begleitet und dass ein Tier, welches während seiner verschiedenen Lebensphasen extreme Ernährungsformen aufweist, besonders geeignet ist zur Untersuchung des Zusammenhanges der verschiedenen Zustände. Es ist ja klar, dass „Ernährung“ erst von dem Augenblick an für eine **biologische Analyse** einer Tierform fruchtbar wird, wo sie nicht nur die normalen und regelmässigen minimalen Schwankungen zeigt, sondern wo sie extreme Variationen der Ernährungsform ausgebildet hat.

Grundsätzlich müssen wir den „allgemeinen Ernährungsvorgang“ in zwei Richtungen sehen. Demzufolge sprechen wir bei der aktiven Aufnahme körperfremder Substanz von der „äusseren Ernährung“ und bei der Einstellung der äusseren Nahrungsaufnahme von der „inneren Ernährung“. Diese zwei grossen Ernährungssysteme haben mannigfaltige Verwirklichungsformen gefunden.

Das System der äusseren Ernährung ist charakterisiert durch die mittelbare Ernährung. Die Systemnatur der äusseren Ernährung ist eine ausgesprochen offene.

Zwei spezifische Formen sind innerhalb dieses Systems möglich:

1. Die enterale Ernährung: Die Ernährung mittelst des Ernährungs- und Verdauungsapparates im engeren Sinne.

2. Die parenterale Ernährung: Die Nahrungsaufnahme mittelst Körperoberflächenorgane (Haut, Kiemen).

Das System der inneren Ernährung ist dagegen ausgezeichnet durch die Tatsache, dass von aussen keinerlei Nahrungsstoffe zugeführt werden. Dadurch ist die Verteilung der Nahrungsstoffe eine direkte und unmittelbare. Die Natur des Systems der inneren Ernährung ist charakterisiert durch ihren geschlossenen Charakter.

Auch innerhalb dieses Systemkreises haben wir zwei bzw. drei Ernährungsformen von ausgesprochenem Eigenwerte zu unterscheiden.

1. *Die embryonale und larvale Ernährung mittelst Dotterorgan:* Sie ist in der Regel als rein embryologisches Phänomen bearbeitet worden und nicht unter dem vergleichend ernährungsbiologischen Gesichtspunkt. Wir haben in dieser Ernährungsform im Verlaufe der Ontogenese eine erste Verwirklichungsform der inneren Ernährung zu sehen.

Die Phase der Dottersackernährung bei den Salmoniden hat bereits durch WILLER (1934) eine erste Bearbeitung erhalten. Die intraoval begonnene Dottersackphase ist auch extraoval nur eine bestimmte Zeit in reiner Form vorhanden. Vom letzten Drittel des Dottersackrestes an wird in stetiger Steigerung körperfremde Nahrungssubstanz aufgenommen. Die vorläufig noch mitwirkende Dotterorganernährung wird allmählich ganz von der äusseren Ernährung abgelöst. Dieser Ernährungsmischtypus von ausgesprochenem Uebergangscharakter zeigt deutlich, dass die von uns bewusst schematisch aufgeteilte Ernährungszyklik wohl die wesentlichsten Punkte herausstellt, nicht aber die Zusammenhänge der einzelnen Phasen bereits im Schema selbst festhalten kann. SKLOVER versuchte die Phase dieser larvalen Übergangsernährung

genauer zu fassen, indem er sie als Periode der „ersten Fülle“ bezeichnet hat.

2. *Die reine Selbstzehrung*: Ernährungsbiologisch gesehen wird in diesem Falle, im Unterschied zur Ernährung mittelst Dotterorgan, kein eigentliches spezifisches Ernährungsorgan abgebaut, sondern der Organismus greift auf sämtliche Reservedepots und beansprucht dabei alle Organsysteme. Der fundamentale Gegensatz, der zwischen der inneren und äusseren Ernährung besteht, ist bis heute nie genügend hervorgehoben worden. Dabei muss es doch auffallen, dass der Organismus, sobald er sich im Zustande der inneren Ernährung befindet, weitgehend milieuunabhängig geworden ist. Diese verhältnismässige Autonomie liefert ihm zweifellos einen beachtenswerten Betrag an freier Energie für andere Leistungen. Die animalen Akte der Nahrungssuche, Nahrungsaufnahme und mechanischen Verarbeitung der Nahrungsstoffe sind für das Tier in höchstem Masse von ausschliesslicher Beanspruchung und zwingen das Individuum vollständig in ihren Funktionskreis. Auf Grund dieser Tatsachen kommt dem Zustande der inneren Ernährung, insofern er als Selbstzehrung ohne äusseren Zwang in der freien Natur vorkommt, eine spezielle und positive biologische Bedeutung zu (Winterschlaf, Trockenstarre, gewisse einfache Formen von „Brunft-Hunger“).

3. *Die Synchronie*: Für den „Hungerzustand“, wie er nun beim Lachs auftritt, ist aber der Begriff der „Selbstzehrung“ zu allgemein gefasst und zu wenig kennzeichnend, da er nur einen Teil des Gesamtvorganges betrifft. Bereits F. MIESCHER (1889) hatte sich bei seiner Beschreibung des „Hungerphänomens“ beim Rheinlachs gezwungen gesehen, eine genauere Namensgebung einzuführen. Um wenigstens das Hauptmerkmal des physiologischen Vorganges zu charakterisieren, führte er den Begriff der „L i q u i d a t i o n“ ein, welcher die Einschmelzung von organisiertem Muskeleiweiss in unorganisiertes Eiweiss in die Blutbahnen betonen will. Der Begriff einer „Liquidation“ erweist sich aber vom ernährungsbiologischen Standpunkt aus als ungeeignet, da er das Phänomen dieser spezifisch inneren Ernährung zu sehr physiologisch fasst. Um eine biologische Darstellung des Vorganges zu geben, muss die Fülle der übrigen Tatsachen mitbeachtet und in den Begriff selbst aufgenommen werden.

Wir haben uns deshalb zu einer neuen Begriffsbildung entschliessen müssen, welche, wie wir hoffen, geeignet ist, erstens einmal die Besonderheit des Phänomens zu bezeichnen und welche überdies so allgemein umfassend bleibt, dass sie den Vorgang nicht nur durch ein einziges Merkmal charakterisiert, sondern ihn als Mannigfaltigkeit von einzelnen zusammengehörigen Erscheinungen auffasst.

Die Periode der inneren Ernährung des Lachses ist durch folgende Merkmale ausgezeichnet: Erstens wird sowohl während seiner anadromen wie auch während seiner katadromen Wanderungen keinerlei Nahrung von aussen aufgenommen, nicht enteral aber auch nicht parenteral, wie PÜTTER (1922) behauptet hat. Zweitens werden die Fettdepots sowohl der Muskulatur wie auch der Darmaussenseite sukzessive aufgebraucht. Vor allem aber wird das Eiweiss der Seitenrumpf- und Bauchflossenmuskulatur teils zum Energiestoffwechsel und teils zum Aufbau der Gonaden verwendet. Es wird also die körpereigene Substanz nicht nur im Prozess der Selbstzehrung eingeschmolzen und aufgebraucht, wie das neben den physiologisch hungernden etwa auch bei experimentell hungernden Tieren der Fall ist, sondern die gleichsam freigeordnete Substanz wird durch den Kreislauf an ein neues Assimilationszentrum transportiert (eigentliche Liquidation). Drittens treten Neubildungen und Veränderungen am Schädel auf (Laichhaken des Männchens, Veränderung des Rostrums bei beiden Geschlechtern und Zahnwechsel). Besonders die Wachstums- und Umwandlungsvorgänge am Skelettsystem stellen ausserordentliche Leistungen des Organismus dar, wie neuerdings TSCHERNAWIN (1935) eingehend dargetan hat. Aus letzterem Sachverhalt geht hervor, dass diese „Hungerphase“ nicht nur eine Variante der Selbstzehrung darstellt, sondern mit dem „Metamorphose-Hunger“ zusammen eine besondere und eigengesetzliche Ernährungsform verkörpert.

Die Ernährungsform dieser Phase beim Lachs wurde bisher mit dem sehr irreführenden Worte des „Hungerzustandes“ bezeichnet. Da es aber geradezu das auszeichnende Moment dieses Zustandes ist, dass der „Hunger“ oder „Appetit“ im psychologischen Sinne des „Appetit“ fehlt, dürfen wir diesen affektgeladenen Begriff nicht weiter verwenden. Von medizinischer Seite wäre der Zustand des Lachses, der uns hier beschäftigt, mit Inappetenz oder Anorexie

zu charakterisieren. Auch der sehr richtige und wertvolle Begriff der „Selbstzehrung“ könnte, wie wir gesehen haben, nur einen einseitigen Sachverhalt dieses Gesamtvorganges bezeichnen. Da aber das Phänomen des „Hungers“ beim Lachs, Substanzeinschmelzung und gerichteten Stofftransport verbindet, verwenden wir im folgenden den von uns neu geprägten Begriff der *Syn-
chonie*.

Das Wort ist vom griechischen Verbum *synchonomai* abzuleiten, welches die Bedeutung des Einschmelzens wie auch des Zusammenoder Hinfließens hat. Der Doppelbedeutung dieses Wortes entspricht die Doppelleistung unseres Vorganges beim Lachs.

Dieses von uns geschaffene Einteilungsprinzip hat die Aufgabe, gewisse absolut einmalige Fälle der totalen inneren Ernährung, bei denen Organneuaufbau stattfindet, zu fassen. Wir sind uns auch völlig bewusst, dass die überspitzte Anwendung des Synchroniebegriffes eine Gefahr bedeuten würde und genau so verfehlt wäre, wie seine allzu ausgedehnte Verwendung. Wir wissen auch, dass es nicht einfach die „Synchronie an sich“ gibt, sondern nur eine Mannigfaltigkeit von Synchroniefällen, von besonderen Abstufungen, wie sie alle Lebensprozesse aufweisen. Auch gibt es Übergangsformen synchronieartiger innerer Ernährung, wo man noch nicht, oder aber bereits von Synchronie sprechen müsste. Das zeigt sich sehr deutlich bei den verschiedenen Formen des „Brunft-Hungers“ der oëstrischen Inanition, und besonders auch beim „Laichzeitfasten“ vieler Fische und ganz speziell bei den Salmoniden, wo viele Grenzfälle vorkommen, die nur teilweise vom Synchroniebegriff erfasst werden können.

H. GNUSCHKE (1936) hat bei den Bachforellen, welche zur Laichzeit im Zustande der Selbstzehrung sind, dennoch im Darm Nahrungsreste gefunden. Trotzdem müssen wir auch bei den Forellen von Synchronie sprechen, da nach den Gewichtsbe-
funden und nach den chemischen Analysen, die GNUSCHKE durchgeführt hat, am Aufbau der Gonaden das Fett der Muskulatur, ferner die Leber, die Milz wie auch das Eiweiss der Muskulatur beteiligt sind. Ob diese Forellen bloss noch Gelegenheitsnahrung aufnahmen oder ob sie die Nahrung eigentlich gesucht haben, konnte von GNUSCHKE nicht entschieden werden. Entscheidend aber ist für uns vor allem, dass zusammen mit der inneren Ernährung gleichzeitig Organneubildung stattfindet.

Fassen wir das Bisherige zusammen, so haben wir es mit fünf grundsätzlich verschiedenen Ernährungsformen zu tun, die nochmals in Tabelle 1 zusammengestellt seien.

TABELLE 1.

Die fünf Haupternährungsformen:

1. Enterale Ernährung	} äussere Ernährung: offenes System.
2. Parenterale Ernährung	
3. Embryonale („larvale“) Ernährung mittelst Dotterorgan	} Innere Ernährung: geschlossenes System.
4. Reine Selbstzehrung	
5. Synchronie	

Der Lachs zeigt in seinem Individualdasein vier der oben angeführten Ernährungsformen und damit wohl alle möglichen Formen, welche bei Wirbeltieren überhaupt vorkommen. Eine parenterale Ernährung, wie sie PÜTTER und seine Schüler vermutet haben, konnte jedenfalls für die „Hungersalmoniden“ nicht nachgewiesen werden und bleibt für die Fische überhaupt als typische Ernährungsform äusserst fraglich, wenn nicht sogar gänzlich unmöglich. Der Umstand, dass der Lachs diese reich gegliederte Ernährungsbiologie aufweist, macht ihn nun zum besonders interessanten Objekt für das Studium der einzelnen Ernährungsformen. Auf Grund dieser Tatsache ist er auch speziell geeignet für die Untersuchung des von uns zum Ausgangspunkt dieser Arbeit genommenen Phasenwechsels.

Damit sind wir bei der eigentlichen Fragestellung unserer Arbeit angelangt. Die Tatsache des extremen Ernährungsphasenwechsels führte zu folgender Hauptfrage:

Wie weit zeigt sich die physiologische Variationsbreite der funktionellen Abläufe in der Ausgestaltung des zugehörigen Apparates?

Aus dieser allgemeinen Fragestellung ergaben sich zwei Einzelfragen, deren Beantwortung wir versucht haben.

1. Welche Erscheinungen im topographisch-anatomischen Bilde der Organe lassen sich erkennen?

2. Wie äussert sich der Phasenwechsel im histologischen Bilde der Organe?

In den folgenden Abschnitten wird der Verdauungsapparat im allgemeinen und der Magendarmkanal im besonderen ins Zentrum der Betrachtung gestellt. Der Grund dafür liegt darin, dass dieses Organsystem am klarsten vom Phasenwechsel betroffen wird und bis jetzt sogar eine ausserordentlich widerspruchsvolle Bearbeitung gefunden hat! Der Bewegungsapparat (Skelettsystem und Muskulatur) hat bereits mehrfach eine Darstellung erhalten, ebenso die Gonaden.

Der Stoffwechselapparat selber hat auch schon manche sehr wichtige Bearbeitung erhalten, so vor allem durch MIESCHER, der das Verhalten der Seitenrumpfmuskulatur in der Synchroniephase untersucht hat und damit auch den Nachweis erbrachte, dass dieses ursprüngliche Stütz- und Bewegungsorgan als Betriebsorgan weitgehende Verwendung finden kann. Wir werden im theoretischen Teil bei der Besprechung der „aktiven und passiven Organsysteme“ auf die in den MIESCHER'schen Befunden zum Teil unausgesprochen vorhandenen Ergebnisse näher eintreten.

II. METHODIK

a) Reisen, Lachsfang und Materialbeschaffung.

Die Tatsache, dass die Lachsfangplätze im Rhein entsprechend der Grösse des Stromgebietes ausserordentlich weit auseinander liegen und die Tatsache, dass in der Nordsee in erreichbarer Nähe der holländischen oder deutschen Küste keine Lachsfischerei betrieben wird, machten zur Materialbeschaffung ausgedehnte Reisen notwendig.

Leicht zugänglich für uns waren die Stadien des Laichlachs und des verlaichten Lachs, da Basel zwischen Oberrhein und Hoehrhein im Winter 1930, wo wir unsere Untersuchungen begonnen haben, noch mitten in der Region der Laichplätze lag.

Die Beschaffung der Salme und der frisch in den Fluss einwandernden grossen Winterlachse machte zwei Reisen an den Niederrhein und an die Nordseeküste (Scheldemündung—Hoek v. Holland) notwendig. Die erste Reise erfolgte im Juli 1932 nach Rotterdam. Die zweite im August 1937 nach Dortrecht und nach Hardinxvelde (neue Merwede).

Auf einer im Sommer 1934 durchgeführten Reise nach Helgoland gelang die Konservierung von zwei Nordseelachsen (Elbelachse). Die nächsten von Basel aus erreichbaren ordentlichen Fangplätze für den Meerlachs liegen in der Ostsee, an der Samlandküste. Wir unternahmen im März 1934 eine erste und im April 1938 eine zweite Reise nach dem Hafen Neukuhren, wo die stärkste Lachsfischerei der ganzen südlichen Ostsee betrieben wird. Die Bereisung dieser fischereilich ausserordentlich verschiedenen Lachsgebiete verschaffte uns die eingehende Bekanntschaft mit den verschiedenartigsten Lachsfangmethoden, und dadurch auch die Möglichkeit, den jeweiligen Biotop näher kennen zu lernen. Die einzelnen Fangarten sind so einfach und unmittelbar an die Gewässerbeschaffenheit angepasst und auf die herrschenden Fischereiverhältnisse abgestimmt, dass bereits aus ihrer Darstellung eine erste Orientierung über die Verhaltensweisen des Fisches gewonnen werden kann.

Wir werden deshalb im folgenden in gedrängter Form auf diese Verhältnisse eintreten.

Der Laichlachs.

Die von uns untersuchten Laichlachse wurden vom Oktober 1930 an bis und mit Dezember 1937 im Oberrhein und Hochrhein gefangen. Das Material der lebendfrisch bearbeiteten Laichlachse umfasst 120 männliche und 85 weibliche Fische. Rund 100 Lachse gehörten der Grössenordnung 90 cm bis 1,10 m an, auf welche sich unsere Untersuchungen in erster Linie konzentrierte. Die Fangplätze befanden sich vor der Vollendung des Kembser Stauwerks in Grenzach und in Augst. Vor allem lagen im Fanggebiet der Grenzacher Lachsfischerei zahlreiche Laichplätze. Diesem Umstand verdanken wir den Fang vieler Lachse, welche sich mitten im Laichgeschäft befunden haben. Den starken Strömungsverhältnissen des Hochrheines war die Fangmethode mit den Salmwoogen angepasst. Dadurch war es möglich, Lachse, welche sich eben auf Wanderung befanden, in völlig unverletztem Zustande an Land zu heben, was mit den eisernen Schnappfallen nicht immer möglich ist. In diesem Sinne ebenfalls vorteilhaft war die Methode der Langgarn- und Spreitnetzfisherei, die sowohl in Grenzach wie auch in den weiteren badischen Orten Märkt und Istein betrieben wird. Auch diese Methode hat den Vorteil, dass man die Lachse sofort

nach dem Netzzug, der etwa eine halbe Stunde dauert, bereits untersuchen kann. Da auf der Höhe von Märkt auch auf der elsässischen Rheinseite zahlreiche Laichplätze lagen, die befischt werden konnten, hatten wir die Möglichkeit, je nach dem Wasserstande das linke oder rechte Rheinufer zu besuchen. Ungünstig für unsere Untersuchungen waren die Lachse aus den eisernen Fallen, da sie öfters beschädigt waren und ferner die sogenannten „Lockfische“, welche zum Anlocken der Geschlechtspartner manchmal bis zu acht Tagen mit am Unterkiefer befestigten Schnüren in der Nähe der Fallen angebunden waren, und deshalb hin und wieder Wasser schluckten und infolgedessen öfters entzündete Verdauungsorgane aufwiesen. Einige wenige Lachse, welche mit Löffel und mit Spinner geangelt wurden, erhielten wir ebenfalls zur Untersuchung.

Bekanntlich blüht die Angelfischerei auf Lachse in der Regel nur in Flüssen mit kurzem Lauf. Unsere genauen Nachforschungen haben aber ergeben, dass im Laufe der letzten zehn Jahre oberhalb und unterhalb von Basel rund 200 Lachse geangelt worden sind. Früher wurde diese Fangmethode im Rhein gar nie versucht, sondern erst in neuerer Zeit hat ein Sportsfischer mit geeigneten Fanggeräten in Schottland und Skandinavien gemachte Erfahrungen erfolgreich auf diesen Fluss übertragen. Seither gibt es bereits mehrere Sportsfischer, welche diesen Angelfang betreiben. SCHEURING und früher vor allem MIESCHER vermuteten, dass es sich bei geangelten Lachsen im Rhein wohl stets um verlaichte Fische handeln müsse. Dem gegenüber können wir aber feststellen, dass die meisten dieser Angellachse noch unverlaicht waren, ja es zeigte sich, dass auch Salme an die Angel gehen. Letzteres ist ein Beweis dafür, dass es sich hier nur um einen Schnappreflex und nicht um einen Nahrungstrieb handelt. Die Auslösung dieses Reflexes ist zweifellos bloss eine optische. Es scheint, dass Schnappreflex und Schluckreflex im Synchroniezustand nicht mehr korreliert sind. Die Analyse dieses Vorganges ist dem Experiment vorbehalten.

Da die Fischer das streng gehandhabte Lachsgesetz zu befolgen hatten, welches vorschreibt, dass nur künstlich oder natürlich verlaichte Laichlachse getötet werden dürfen, so bestand keine Schwierigkeit, sich die Fische lebend zu beschaffen. Zudem konstruierten wir ein eigentliches Lachsbassin, in welchem die verlaichten Fische bis zu zehn Tagen lebend gehalten werden

konnten. Leider war es uns unmöglich, vollreife unverlaichte Lachse, besonders weibliche Tiere, im Bassin zu halten. Verlaichte Lachse, von denen man mit Sicherheit annehmen konnte, dass sie bereits zwei bis drei Wochen das Laichgeschäft hinter sich hatten, kamen in fünf Exemplaren in unsere Hände. Es handelt sich um vier weibliche und um einen männlichen Lachs.

Das Hauptmaterial der Laichlachse stammt aus den Monaten November und Dezember. Es zeigte sich, dass die eigentliche Laichzeit für die Basler Lachse regelmässig zwischen Mitte November und zweite Hälfte des Dezember zu liegen kam. Wir haben bereits erwähnt, dass sich unser Salmmaterial nur auf Lachse aus dem Niederrhein beschränkt hat, müssen aber hier nachholen, dass wir im ganzen sechs Salme aus dem Oberrhein bei Basel erhalten haben. Zwei davon stammen aus dem Monat Mai, einer aus dem Monat Juni, zwei weitere aus dem Monat Juli und ein letzter aus dem Monat August. Mit Ausnahme des männlichen Salms vom 12. Juni 1936 erhielten wir die Fische nur tot zur Untersuchung, sodass wir sie nur als Ergänzungsmaterial verwenden konnten. Auf geringe Unterschiede, welche zwischen den Oberrheinsalmen und den holländischen Salmen bestanden, werden wir bei der Stadienbehandlung zurückkommen.

Der Salm.

Obwohl das ganze Jahr über Nordseelachse in das Mündungsgebiet des Rheins einsteigen, hat sich beim starken Rückgang des Lachsbestandes im Laufe der letzten zwanzig Jahre auch für den Niederrhein eine relativ beschränkte Fangperiode herausgebildet. Dieselbe lag im letzten Jahrzehnt in den Monaten Juli und August. Die Beschaffung lebender Salme stösst im Flusssystem des Niederrheins auf Grund der Strombeschaffenheit auf grosse Schwierigkeiten. Für unsere Zwecke war die Treibnetzmethode am vorteilhaftesten. Reusenfänge kamen nur ausnahmsweise in Frage, da die Fische oft mehrere Tage in solchen Fallen bleiben mussten, bevor sie angelandet wurden. Da 1933 die letzte holländische Grossfischerei, welche auf Lachsfang spezialisiert war, aus Rentabilitätsgründen ihren Betrieb einstellen musste, hatten wir bei unserer ersten Hollandreise noch ein letztes Mal Gelegenheit, auf leichte Weise eine genügende Anzahl lebender Salme zu erhalten. Die Kleijnsche Salmfischerei, welche in der Nähe von Dortrecht

an der neuen Merwede lag, fischte mit Treibnetzen und kleinen Schnelldampfern an beiden Ufern des Flusses in Tag- und Nachtbetrieb. Dank der Dampfboote, welche hier eingesetzt wurden, war es möglich, die im träg fließenden Strom jeweils eine halbe Stunde durchgezogenen Netze unbekümmert um die Ebbe- und Flutverhältnisse schnellstens einzuholen, sodass auch trotz der schlechten Lachsperiode ein für uns befriedigendes Resultat herauskam. Wir haben damals 15 Salmeingeweide lebendfrisch fixieren können. 30 weitere Salme, ein relativ frisches Material, konnten wir in der Salmhalle von Kralingschever bei Rotterdam, der zentralen Sammelstelle für sämtliche holländischen Lachse, untersuchen. Die Fangorte dieser Salme waren jeweils genau bekannt; so hatten wir die Möglichkeit, Lachse aus den drei Hauptgebieten des Stromunterlaufes zu vergleichen: Lachse aus dem Mündungsgebiet im engeren Sinne, welches vorwiegend marinen Charakter hat, Lachse aus dem brackischen Unterlauf und Lachse aus Gewässergebieten von rein limnischem Charakter. Unser Hauptfanggebiet, die untere neue Merwede, war ausgesprochen brackisch mit starker Beeinflussung der Strömung durch Ebbe und Flut. Die Tatsache, dass der Lachs jeweils gegen die Strömung schwimmt, wurde mit der Treibnetzmethode, welche bei Boven und Hardinxvelde vor allem nachts betrieben wird, vorteilhaft ausgenützt. Der Nachteil dieser heute in Holland einzig betriebenen Fangmethode ist der, dass die Fische häufig noch in den Netzen, in denen sie sich verwickeln, ersticken müssen, sodass Lebendfänge nicht mehr die Regel sind. Die Materialbeschaffung konnte also nur an Bord der Fischerboote selbst vorgenommen werden.

Eine im August 1937 durchgeführte Reihe von Osmiumfixierungen zwecks Golgikörperuntersuchungen konnte deshalb nur noch unter grossen Schwierigkeiten durchgeführt werden (siehe Abschnitt Technik).

Der Meerlachs.

Nordseelachse konnten, wie wir bereits auseinandergesetzt haben, nur wenige untersucht werden. Umso wertvoller sind die spärlichen Fänge, die wir an der holländischen Küste und in Helgoland zu Gesicht bekamen. Im Juli 1937 wurden in Harlingen neun Nordseelachse gefangen, welche versuchten, einen vor zwei Jahren

vollendeten Abschlussdeich zu umgehen. Es handelte sich, wie wir uns in Kralingen vergewissern konnten, um vier- und fünfjährige Lachse (alles weibliche Tiere), welche mit den Salmen aus dem Estuarium weitgehend übereinstimmten. Das Fanggebiet unseres eigentlichen Meerlachs befindet sich in der Ostsee an der ostpreussischen Küste, die sich von Memel bis in die Danziger Bucht erstreckt. Das Fangzentrum lag nördlich der nördlichen Samlandküste. Nach A. WILLER verteilt sich der Küstenfang auf die Monate Oktober bis Mai. Wir mussten hingegen auch für die Ostsee feststellen, dass sich der ergiebige Lachsfang auf eine relativ kurze Zeitdauer erstreckt. Der Frühjahrsfang ist auf März und April beschränkt. Neben der heute noch wenig betriebenen Strandgarnfischerei (Nehrung) wird die Lachsangelfischerei besonders im Danziger Tief vom November an bis in den Monat März hinein ausgeübt, in einer durchschnittlichen Tiefe von 100 m. Dieselbe erstreckt sich aber auch in die sehr ausgedehnte Zone der Treibnetzfisherei hinein, welche über Meerestiefen von 30-50 m. betrieben wird und heute die hauptsächlichste Fangmethode darstellt. Die Treibnetzfisherei wird etwa von der Mitte der Kurischen Nehrung bis in die Danziger Bucht hinein ausgeübt. Die Fangmethode mit diesen Treibnetzen nützt die starken Triften aus, welche von der Danziger Küste her der Samlandküste entlang streichen und oberhalb Memel wieder meerwärts abbiegen. Nach den bisherigen Ergebnissen des Fischereiinstitutes der Universität Königsberg, welche vor allem WILLER und QUEDNAU zu verdanken sind, befindet sich der Ostseelachs innerhalb des Ostseebeckens auf einer ausgedehnten Zirkulationswanderung. Die Treibnetzfisherei scheint nun gerade diese Tatsache auszunützen, neben der weiteren und wohl auch wichtigsten Tatsache, dass sich etwa 20 bis 25 km westlich der Samlandküste, also in verhältnismässiger Küstennähe, Hauptweidegründe der Ostseelachse befinden. Sowohl Markierungsversuche mit ostpreussischen Meerlachsen, wie auch Wiederfänge von Lachsen an der Samlandküste, welche abgerissene schwedische und finnische Angelhacken trugen, liessen WILLER (1931) die Vermutung aussprechen, dass es sich bei den Lachsen, welche die Weidegründe in der südlichen Ostsee haben, um Skandinavische Fische handle, besonders da in Neukuhren markierte Meerlachs in skandinavischen Flüssen wieder gefangen wurden.

Erst in den letzten Jahren wird in der Ostsee eine einwandfreie Lachsfangstatistik geführt, da bis vor kurzem Meerforellen und Lachse zusammen, d. h. wahllos durcheinander, in den Fangbüchern angeführt worden sind. Erst seit nun vom Fischereihafen Neukuhren aus mit Motorkuttern auf Treibnetzfisherei ausgefahren wird, kam man zu einer reinlichen Trennung der Arten *Salmo salar* L. und *Salmo trutta* L. Bei der Strandgarnfisherei, also bei der eigentlichen Küstenfisherei im engeren Sinne (Haffnahe Fisherei), überwiegen in den Fängen die Meerforellen, während bei der Treibnetzfisherei mit Motorkuttern nur ein sehr geringer Prozentsatz von Meerforellen in Lachsgrösse gefangen werden.

Aus diesen Angaben geht hervor, dass wir der Motorkutterfisherei den Fang von Lachsen aus eigentlichen Lachsregionen verdanken.

Der Versuch, die Meerlachse lebend in die Seefishereistation Neukuhren, wo wir unsere ersten Untersuchungen durchführten, zu bringen, ist zweimal geglückt, indem wir die Fische in geeigneten Behältern auf den Booten bei fortwährender Erneuerung des Wassers bis acht Stunden am Leben erhalten konnten. Zur Beschaffung von 18 weiteren lebenden Fischen war eine Anzahl von zwei- bis dreitägigen Ausfahrten auf See notwendig.

Auch bei dieser marinen Fangmethode zeigte sich die grosse Schwierigkeit der Materialbeschaffung, da ein Grossteil der Lachse in den Treibnetzen erstickten und somit erst tot auf Bord gezogen wurden. Die Netze, welche jeweils gegen vier und fünf Uhr abends ausgesetzt wurden, konnten bei ruhigem Wetter um vier Uhr morgens wieder eingeholt werden. Nur die zuletzt gefangenen Lachse waren zur Lebendfrisch-Untersuchung geeignet. Die häufigen nördlichen Kälteeinbrüche in den Fangmonaten März und April behinderten das Arbeiten auf den offenen Motorkuttern oft ganz beträchtlich und verunmöglichten gewisse Untersuchungsmethoden. In der Lachssammelstelle Neukuhren hatten wir die Möglichkeit, rund 300 Lachse äusserlich zu untersuchen. Leider durfte der grösste Teil dieser Fische aus Versandgründen nicht angeschnitten werden. Auf diese Weise waren aber sorgfältige und ergänzende Beobachtungen über Färbung, Beschaffenheit der Zähne, Afterregion und allgemeiner Ernährungszustand möglich. Auf diese Ergebnisse kommen wir bei der Besprechung der Stadien zurück.

Übrige Salmoniden.

Zur Abklärung und näheren Bestimmung der eigentlich lachstypischen Verhältnisse zogen wir noch eine Anzahl weiterer Vertreter der Salmoniden in den Kreis unserer Untersuchungen. Vor allem zur Klärung des besonderen Verhaltens des Darmtrakts und einiger eigentümlicher Strukturen, wie die des Bindegewebekörpers („Stratum compactum“).

Aus biologischen Gründen achteten wir besonders auf die Beschaffung von Rheinfoellen. Nebenbei untersuchten wir Bachfoellen und Zuchtfoellen. Im Jahre 1934 unternahmen wir im Frühjahr und Sommer mehrere Fangexpeditionen auf den Neuenburgersee zur Beschaffung von Seefoellen und Felchen. Die letzteren mussten ausserordentlich rasch verarbeitet und fixiert werden, da sie in der Regel nur mit herausgequollenen Eingeweiden aus beträchtlichen Tiefen (80-100 m.) an Bord gezogen wurden. Die Untersuchung und Heranziehung besonders dieser nahverwandten Salmoniden erwies sich als äusserst notwendig, und half mit, lachstypische Eigenheiten von allgemein salmonidenartigen Merkmalen deutlich abzuheben. Andererseits aber kamen wir durch diesen Vergleich auch zum Bewusstsein, dass die Klärung der Salmonidensystematik trotz der Schwierigkeit des Unterfangens auf biologischer Grundlage versucht werden muss.

Zur Beurteilung und Entscheidung einiger strittiger Fragen des Darmverhaltens besorgten wir uns aus Norwegen und Schweden wie auch aus der Loiregegend und aus Schottland (Edinburgh) Formol- und Bouin-fixierte Eingeweide. (Siehe das Kapitel über die bisherigen Auffassungen des Darmverhaltens).

b) Technik.

Zur Untersuchung der Darmverhältnisse wurden die durch Schlag auf den Kopf getöteten Lachse ventral mit einer grossen Verbandsschere aufgeschnitten. Da das Instrument eine besonders abgestumpfte Spitze besitzt, war es äusserst geeignet, die Bauchwand zu durchschneiden, ohne dass dabei die Gefässe des Darmes oder auch Darmteile selbst verletzt wurden. Die Eröffnung der Leibeshöhle erfolgte vom After aus und der Schnitt wurde bis oberhalb der Region des Herzens geführt, sodass das Herz mit dem Bulbus arteriosus völlig freigelegt war. Sie gelang leicht, sobald ein-

mal die äusserst dickwandige Beckenregion durchschnitten war. Damit wir die genaue Lage und Lagebeziehung der Leibeshöhlenorgane feststellen konnten, konstruierten wir eine spezielle Sezierschiene, die es ermöglichte, den Lachs in Rückenlage an Kopf und Schwanz zu fixieren sowie durch vier Hakeneinrichtungen die Flanken des Fisches auseinanderzuspannen, um die Leibeshöhle zur Untersuchung gleichmässig offen zu halten. Diese Einrichtung erlaubte eine verhältnismässig selbständige und unabhängige Bearbeitung der grossen und schweren Fische, und überdies hatten wir dadurch die Möglichkeit, auch auf stärker schwankenden Fischerbooten unbehindert zu sezieren (siehe die Situsbilder).

Um den genauen Verlauf des Darmes in der Leibeshöhle festzustellen, haben wir eine Anzahl von Röntgenaufnahmen durchgeführt. Nachdem der Darmschleim in der auf den Pylorus folgenden Region etwas gelöst war, gelang die Durchspülung des ganzen Traktus mit Ausnahme der Divertikel mit der Kontrastsubstanz. Als solche wurde sowohl maximal verdünnter Bariumbrei wie auch die Jodkalilösung verwendet. Die Lachse wurden in der Vertikallage mit dem Kopf nach oben vor der Röntgenplatte aufgehängt. Die Füllung des Darmes musste mit einer grossen Einlaufspritze sowohl vom Darmende aus unter Verwendung von Aortenklemmen zum Verschluss des Afters, wie auch vom Schlund aus erfolgen. Die syphonartige Stauchung des Darmkanales setzte dem Durchtritt der Kontrastsubstanz einen erheblichen Widerstand entgegen.

Um Gestalt und Volumen der Leibeshöhle darstellen zu können, wurde dieselbe nach vorheriger vollständiger Ausräumung von Organen sorgfältig wieder ventral vernäht, nachdem sie mit rasch und stark härtendem blauem Zementgips ausgegossen war. Für die Untersuchung des Magen-Darmkanals haben wir verschiedene Präpariermethoden angewandt. So wurde zunächst der Verdauungstraktus als Ganzes direkt unterhalb des Pharynx und am Anus durchgeschnitten und nachdem er an den mesenterialen Verlötnungsstellen durchgetrennt war, herausgeholt und vollständig ausgespült. Die einzelnen Darmteile wurden zerlegt und gelangten hierauf in Form von ganzen kleinen Röhren in die Fixierungsflüssigkeit. Hauptsächlich wurden auch die einzelnen Darmstückchen sofort nach der Öffnung des Fisches an Ort und Stelle herausgeschnitten, ohne vor der Fixierung mit Wasser in

Berührung zu kommen. Endlich wurden einzelne Darm- und Magenstücke auf kleinem Korkrahmen aufgenadelt zur Verhinderung der postmortalen Kontraktionsvorgänge der Muskulatur, die ein ganz ausserordentliches Ausmass annehmen konnten.

Wir betonen, dass dieselbe Mannigfaltigkeit an Präpariermethoden bei allen Ernährungsstadien des Lachses angewandt worden ist. Die Tatsache, dass der synchronische Darm, wie wir festgestellt haben, stets noch starke peristaltische Bewegungen aufwies, zeigte deutlich, dass die Untersuchungsmethoden besonders auf die Kontraktionszustände der Darmwand abgestimmt sein mussten. Für allgemeine Fixierungen konnten die Magen- und Darmwände ganz fixiert werden, d. h. in Stückchen von 1—2 cm Kantenlänge. Für speziellere Untersuchungen, mussten Muscularis und Mucosa getrennt werden. (Siehe Golgikörper-Untersuchung).

Die folgende Serie von Fixierungsverfahren haben wir für die allgemein histologisch orientierende Magen- und Darmuntersuchung angewandt.

1. Absoluter Alkohol mit und ohne Zusatz von Eisessig.
2. Formol 10- und 20%ig.
3. Alkohol-Formol-Gemisch nach SCHAEFFER.
4. CARNOY'sches Gemisch.
5. ZENKER'sche Flüssigkeit.
6. DUBOSCQ-BRASIL-Mischung, wie auch BOUIN'sche Flüssigkeit.
7. Gemisch SUSA nach HEIDENHAIN.
8. REGAUD-Fixierflüssigkeit.
9. LINDSAY-JOHNSON-Flüssigkeit.
10. CHAMPY-Mischung.

Für einige spezielle Untersuchungen des Magen- und Darmkanals kamen wir zu folgenden Fixierungsverfahren:

a) Für die Untersuchung des Golgikörperzustandes: Die neue Methode von GOLGI mit Nachfärbung in Karmalaun, vor allem aber die von KOLLATSCHEV abgeänderte Osmierung nach KOPSCHE. Es zeigte sich, dass die Osmierung auf den 11. und 12. Tag ausgedehnt werden musste, da der Golgikörper erst nach dem sechsten Tag sichtbar wurde. Die günstigsten Resultate wurden am achten,

neunten und zehnten Tag gewonnen. Besonders am zehnten und elften Tag brachten wir die Schnitte zur Bleichung der auffallenden Schwärzung (nach KOPSCH) in verdünnte Wasserstoffsuperoxydlösung. Etwa das gleiche Ergebnis ergab die Bleichmethode nach LUSTGARTEN in einer 0,1%igen Lösung von übermangansaurem Kali.

b) Für die Untersuchung des Bindegewebes und der histogenen Körnerzellen musste die Fixierung in Eisessiggemischen strikte vermieden werden.

Die Fixierungsflüssigkeiten von REGAUD, HELLY und das gewöhnliche Formol gaben einwandfreie Resultate.

Bei der Fixierung des Ostseematerials kamen die Gemische, welche Eisessig enthielten, wegen der niedrigen Aussentemperatur auf den offenen Kuttern nur selten in Frage.

c) Zur Darstellung des intramuralen Nervensystems benützten wir eine 15%ige Lösung des neutralen Formols.

Die Färbung der Schnitte erfolgte folgendermassen:

1. In Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.
2. In der Dreifarbenfärbung nach PRENANT.
3. Nach RAMÓN Y CAYAL (Darstellung des *Retinaculum mucosae*).
4. Mit der AZAN-Methode (kollagenes Bindegewebe und Schleimzellen).
5. Sudan III (Fettnachweis).
6. Färbung nach HORNOWSKY.
7. Thionin, Kristallviolett, BIEBERICH-Scharlach und Äthylviolett zur Darstellung der basophil-granulierten Körnerzellen.
8. Methode von PASINI in der Modifikation von WALTER (kollagenes Bindegewebe und Körnerzellen).
9. UNNA'sche Wasserblau-Orcein-Methode (zur Unterscheidung von elastischem und kollagenem Bindegewebe).
10. Färbung nach MALLORY.
11. Silberimprägnation nach BIELSCHOWSKY-MARESCH und Stückimprägnierung (gewöhnliche BIELSCHOWSKY-Methode).
12. Gitterfasern-Färbung nach FOOD.

Zum speziellen Nachweis der chemischen Natur des Bindegewebes bedienten wir uns der Verdauungsmethoden. Es zeigte sich zwar, dass selbst bei den angewandten minimalen Temperaturen sowohl bei Pepsin- wie auch bei Trypsin-Verdauung die Darmwand gleichmässig rasch zerfallen war. Wir konnten aber immerhin feststellen, dass bei der Trypsinverdauung die Fasern der verdichteten Bindegewebsmodifikation innerhalb der Submucosa weniger angegriffen waren, als bei der Behandlung mit Pepsin. So dürfte auch mit dieser Methode der Nachweis erbracht sein, dass die betreffende Bindegewebschicht jedenfalls nicht aus elastischem Gewebe aufgebaut ist.

Die Nachbehandlung der Präparate und die Paraffineinbettung: das Auswaschen und das Entwässern des Objektes, erfolgte in der Regel nach den Vorschriften von ROMEIS. Hingegen haben wir die verwendeten Alkoholstufen bedeutend geringer gewählt und bereits mit 15%igem Alkohol die Stufenreihe begonnen in der Reihenfolge: 15, 20, 25, 30, 35, bis zum absoluten Alkohol.

Die Einbettung der Darmstücke erfolgte ausnahmslos in Paraffin. Als Aufhellungsmittel haben wir anfänglich Toluol, später aber nur noch Xylol verwendet. Die Schrumpfungerscheinungen waren bei allen Methoden recht erheblich, sodass einzig bei Gefrierschnitten des formolfixierten Materials, vor allem aber des unfixierten Materials annähernd natürliche Spannungsverhältnisse der Darmwand nachgewiesen werden konnten.

Zur Analyse des Gallensekretes wurde dasselbe in Toluol aufgefangen und stark durchgemischt.

Die übrigen Organe wie Leber, Milz, Pankreas und Fettkörper, und die besonderen Blutbildungen der Leibeshöhle (siehe Hyperämie-Kapitel) wurden mit denselben Methoden bearbeitet.

III. BESCHREIBENDER TEIL

A. Die Lebensphasen des Rheinlachs.

1. Das Salm-Lachsproblem.

Die Unterscheidung von einzelnen Stadien im Lebenszyklus des Rheinlachs reicht in ausserordentlich frühe Zeit zurück. Es mag allgemein interessieren, dass, wie wir feststellen konnten, bereits

HILDEGARD VON BINGEN um 1100 die beiden Namen „Salm und Lachs“ verwendet hat, indem sie darauf hinweist, dass das Fleisch des Salms satt und reich an Nährstoffen, das Fleisch des Lachses hingegen stets weich und schlaff geworden sei. Diese Bezeichnungen hatten also bereits damals den später üblichen Sinn.

Die Umwandlung in der Farbe des Fleisches erwähnt als erster ALBERTUS MAGNUS in Köln um 1200, der auch bereits den „Hakenlachs“ als besonderen Zustand erwähnte. Er hob hervor, dass das Fleisch beim Salm rot, beim Lachs hingegen weisslich und blass sei. Diese letztere Feststellung ist also bedeutend älter als L. SCHEURING in seiner wertvollen Monographie über die Fischwanderungen (Bd. 1, 1929) angegeben hat, der sie BALBIN (1679) zuschrieb. Der erste Forscher, der den Stadienzusammenhang bereits im Sinne eines Lebenszyklus aufgefasst hat, war Conrad GESSNER (1553). Er unterschied: das Stadium des Meerlaches, das Stadium des vollfetten und zu den Laichplätzen im Flussoberlauf aufsteigenden Salms, wie auch das Stadium des „mageren und bis auf die Haut verzehrten“ Lachses (Laichlachs, Hakenlachs).

Die Unterschiede, welche zwischen Meerlachs, reifendem Lachs, reifem Lachs und verlaichtem Lachs bestehen, sind so beträchtlich, dass sich in allen Sprachen besondere Namen für diese charakteristischen Lachsstadien herausgebildet haben. Diese nicht-wissenschaftliche und vor allem fischereiwirtschaftliche Stadienbenennung „Salm-Lachs“, stützt sich nur auf grobe Merkmale, wie Fleischfarbe, Fetttheit oder Magerkeit. Die Fische, welche etwa von Anfang September an im Flusse gefangen werden und die auffallend abgemagert sind und ein hell-rosafarbenes Muskelfleisch haben, bezeichnet man allgemein mit „Lachs“. Da diese groben Merkmale erst wieder auf den Futtergründen im Meere abändern und verschwinden, befindet sich der Fisch nach dieser Auffassung während dieser ganzen Periode im „Lachszustand“. Diejenigen Lachse, welche in wohlgenährtem, auffallend fettem Zustande in den Fluss einsteigen und in der Regel ein charakteristisches orangefarbenes Fleisch haben und dieses etwa bis Ende August behalten können, werden von den Fischern mit Salm bezeichnet. Die Tatsache aber, dass vollfette Lachse ebenfalls ein blassrotes oder grauweisses Fleisch besitzen können, zeigt deutlich, dass diese vulgäre Stadieneinteilung der Mannigfaltigkeit individueller Verschiedenheiten beim Lachs nicht gerecht wird. Seit eine systema-

tischere Lachsforschung betrieben wird, legte man auch keinen grossen Wert mehr auf die alten und ungenügenden Bezeichnungen. Da die Lachse gruppenweise einen sehr verschieden langen Meer-aufenthalt durchlaufen, und bei ihrer Rückwanderung in den Fluss auffallende Längen- und Gewichtsunterschiede aufweisen, beschäftigte man sich vor allem mit der Bezeichnung und statistischen Untersuchung dieser Lachskategorien. Man hat es indessen meist unterlassen, die Frage der Stadiengliederung selbst sorgfältig abzuklären, sodass heute in der Literatur vor allem der unpräzise Salmbegriff immer weiter verwendet wird. Bei den sogenannten Lachskategorien handelt es sich, wie gesagt, nicht um eigentliche Stadien, nicht um einzelne Reife- oder Ernährungszustände, die ein und derselbe Lachs als Etappen seines Lebenszyklus durchläuft. Es handelt sich bei diesen Gruppen nur um Unterschiede im zeitlichen Ablauf des Stadienwechsels, also um Unterschiede im Lebensrythmus. Aber alle Lachse, seien es nun sogenannte „Winter-salme“, „grosse Sommerlachse“, „kleine Sommerlachse“, oder „Jakobs-Bartholomäuslachse“, durchlaufen grundsätzlich dieselben typischen Stadien. Um eine dem heutigen Stand der Forschung angemessene Stadiengliederung durchzuführen, greifen wir vorerst wieder auf die alte Stadienbezeichnung „Salm und Lachs“ zurück, da sie sich auf auffällige Phasenunterschiede stützt und somit einen richtigen Ansatz zur Definition bereits enthält.

Wir haben uns bemüht, jedes einzelne Stadium so zu definieren, dass es jeweils einen ganzen Komplex von Merkmalen enthält und nicht nur ein einzelnes, das unter Umständen sogar bloss fakultativ sein konnte.

Wir verstehen unter einem „Salm“ nicht mehr den „fetten und rotfleischigen Lachs“, sondern einen ganz bestimmten Zustand, einen Ausbildungsgrad des Fisches, welcher der Ausdruck ist für das Zusammenwirken einer Reihe von *m o r p h o l o g i s c h e n* und *p h y s i o l o g i s c h e n* Merkmalen, die zu einem bestimmten Zeitpunkt entstehen und nach Beendigung der Phase wieder verschwinden. Die Einengung des Begriffes Salm auf ein einziges Merkmal ist nicht statthaft, da dieses, selbst wenn es häufig auftritt, keine absolute Gültigkeit hat. Leider hat auch F. MIESCHER, der mit seinen bekannten und hervorragenden Untersuchungen viel zur Klärung des Stadienzusammenhanges beim Lachs beigetragen hat, bei jeder von ihm beobachteten hyperämischen Milz

generalisierend von „Salmzustand“ gesprochen. Auch wir möchten feststellen, dass für die Kennzeichnung des Salmzustandes das intensiv rote Muskelfleisch typisch ist. Aber es kann, wie gesagt, auch fehlen, und der Fisch befindet sich dann trotzdem im Salmzustand. Für diesen Zustand sind die hyperämische Milz mit besonderen Knötchenbildungen, der Schrumpfungszustand des Darms und die Ausbildung des Fettkörpers, die Leberfarbe und die zystige Veränderung der Gallenblase genau so bezeichnend wie die Färbung, die veränderte Körpergestalt, der Wachstumszustand gewisser Schädelknochen und die Veränderung und Neubildung von Zähnen. Die Notwendigkeit, Gruppen von Merkmalen zur biologischen Klassierung zu verwenden, steht somit fest.

Die übrigen von uns verwendeten Stadienbegriffe sind scheinbar leichter zu formulieren als der Salmzustand, da diese Stadien in geringerem Masse durch Übergangscharaktere ausgezeichnet sind und zudem meistens als funktionelle Zustände auffällender in Erscheinung treten.

Im folgenden geben wir einen kurzen Überblick über die Stadienreihenfolge. Wir bezeichnen mit Stadium 0 die Phase des Junglachs. Dieselbe zerfällt in die Periode des Lächslings, welche bis zur Abwanderung nach dem Meere dauert, und in die darauf folgende Periode des Silberlächslings, welche dem Einstieg ins Meer unmittelbar vorangeht und diesen selbst kennzeichnet, bis zur Periode, wo die eigentlichen Futtergründe erreicht sind. Der auffallend gestaltete und gefärbte Junglachs wurde noch im 18. Jahrhundert als eigene Art unter dem Namen *Salmo salmulus* beschrieben.

Als nächste Phase folgt unser Stadium I des Meerlachs. Wir bezeichnen den Fresslachs mit Stadium I, da er das erste Glied des grossen Phasenwechsels bildet. Auf diesen gruppentypisch ausserordentlich verschieden lang ausgedehnten Zustand folgt das Stadium II. Es handelt sich um die Phase des Synchroniebeginns, während deren wir von Voll-Lachs sprechen. Das nun folgende Stadium III ist unser neu gefasstes Salmstadium. Mit Stadium IV wird der eigentliche Laichlachs bezeichnet, mit Stadium V der verlaichte Lachs.

Diese Stadiengliederung stand für uns als Ergebnis mehrjähriger Studien bereits 1933 fest. Zu einer überraschend ähnlichen Unterteilung des Lachszyklus ist auch der russische Forscher V. TCHER-

NAVIN (London 1937) gelangt. Er hat auf Grund sorgfältiger Analysen der Veränderungen des Lachsskelettes, im besonderen der Schädelknochen, ebenfalls fünf typische Stadien aufgestellt, welche nach genauer Prüfung mit unseren Stadien vollständig zur Deckung kommen, trotzdem, wie wir hervorheben möchten, TCHERNAVIN sämtliche beobachteten Veränderungen einzig unter dem Gesichtspunkt der Geschlechtsperiode betrachtet hat. Er unterscheidet als Stadium I zwar ebenfalls wie wir, die *marine Phase*, fasst diese aber bloss als eine Vorphase für die Laichzeit auf, während wir dieselbe als eine besondere und gleichwertige Hauptperiode aufgefasst wissen möchten. Das Stadium II ist nach TCHERNAVIN die Periode der „Anwanderung“ zur Küste. Als Stadium III bezeichnet er die Phase, während welcher der Fisch im Fluss bereits stark reift. Als Stadium IV, die Laichzeit, und als Stadium V, die Periode des „regenerierenden Lachses“. Für die von TCHERNAVIN bei schottischen Lachsen nachgewiesenen Veränderungen der Schädelknochen verweisen wir auf seine Veröffentlichungen und beschränken uns hier auf seine neuesten Feststellungen, welche die Umwandlungen der Zähne betreffen. Dieselben sind in hervorragendem Masse geeignet, unsere speziellen Untersuchungen über den Verdauungsapparat zu ergänzen. TCHERNAVIN konnte zeigen, dass im Stadium I die normalen Zähne ausserordentlich gut ausgebildet sind. Er nennt sie „Futterzähne“. Bereits zu Beginn des Stadiums II konnte er den Nachweis erbringen, dass diese Futterzähne in ihrer Basis locker werden und sehr bald verschwinden, während neue Zähne, die verhältnismässig kurz sind und eine breite Zahnbasis besitzen, zu wachsen beginnen. Diese neuen Zähne nennt er „Laichzeitzähne“. Im Stadium III brechen diese Zähne durch und bleiben auch während des ganzen Stadiums IV bestehen. Neben den Zähnen der Prämaxillarknochen und der übrigen Knochen, welche ein entsprechendes Verhalten zeigen, finden sich beim Lachs des Stadiums I gut entwickelte, sehr spitze Zähne auf den Schlundplatten. Diese, nach TCHERNAVIN „Glosso-Hyal-Futterzähne“ verschwinden, wenn der Fisch sich der Küste nähert, und neue Glosso-Hyal-Zähne, „Laichzeitzähne“, wachsen an den Pharyngealplatten, wenn die Fische ihr Laichgebiet erreichen.

Da diese „Laichzeitzähne“ für unsere Synchroniephase geradezu ein Hauptcharakteristikum bilden und jedenfalls nicht das ge-

ringste mit äusserer Ernährung zu tun haben, schlagen wir vor, dieselben als *Synchoniezähne* zu bezeichnen. Mit dieser Umbenennung schwindet auch die allzu enge Beziehung zum Laichakt als solchem, wie sie TCHERNAVIN'S Name „*breeding teeth*“ enthält, und die Bildung erscheint damit in ihrem grösseren funktionalen Zusammenhang.

Wir hoffen, dass nicht nur diese interessante Übereinstimmung mit den unabhängigen TCHERNAVIN'Schen Untersuchungen, sondern auch die von uns weiterhin einbezogenen Merkmale zu einer vertieften Begründung unserer Stadieneinteilung führen werden. Auch hoffen wir damit, dass die oft allzu sehr von utilitaristischen fischereiwirtschaftlichen Gesichtspunkten beherrschte Lachsfor schung durch eine biologisch fundierte Stadiengliederung eine wissenschaftlich einwandfreiere Grundlage erhält.

Die Behandlung des Salm-Lachsproblems, welche wir hier an den Anfang der Schilderung der Lebensphase des Rheinlachs es gestellt haben, soll als Überleitung zur folgenden Phasenbespre chung durch eine Reihe wichtiger Feststellungen ergänzt werden.

Die Tatsache, dass der Lachs periodisch sein trophisches Milieu im Meere verlässt, um zum Laichgeschäft in die Flüsse aufzu steigen und sein besonderes Laichmilieu aufzusuchen, ist immer wieder als das Hauptereignis im Lebenszyklus dieser Art be schrieben worden. Dadurch, dass die Lachse vor allem zur Zeit des Aufstiegs zu den Laichplätzen im Fluss gefangen werden, während sie aber an der Nordseeküste gar nicht oder nur äusserst selten zu fischen sind, sind wir über die marine Phase des Rhein lachs es nur schlecht unterrichtet. Trotz gelegentlich sogar häufiger Fänge an der schottischen und schwedischen Küste besteht bis heute keine Klarheit über Aufenthalt der Lachse, Wanderungen und übriges Verhalten in der Nordsee. Dieser Umstand trägt auch vor allem die Schuld, dass wir über die Beziehung, welche zwischen Meer- und Flussaufenthalt besteht, nichts genaueres wissen. Das Wanderphänomen selbst, welches hier vorliegt, ist bisher meist von der Ursachenforschung her angepackt worden, ohne dass dieselbe auf einer genügenden Kenntnis der beiden in Frage kom menden Biotope basiert hätte. So wurden denn manche Forscher zu einer oberflächlichen Deutung des Wanderphänomens als milieubedingten Vorgang verleitet.

Da der Lachs in beiden Milieus ein jeweils extremes Verhalten

zeigt, schloss man dementsprechend auf eine strenge Milieuhängigkeit. Allgemein wurde stets festgestellt, dass man im Meere fast ausschliesslich Fresslachse, im Fluss aber fast ausschliesslich Laichlachse antrifft. Durch eine zufällige Fangselektion ist der Eindruck entstanden, es handle sich bei diesem auffälligem Wechsel der Lebensart um einen in erster Linie umweltsbedingten Vorgang. Diese „Milieutheorie“ ist sehr wohl in der Lage, beim Lachs die optimale Fressform der optimalen Laichfischform gegenüberzustellen, nicht aber den **B i o t o p w e c h s e l** als ganzheitlichen Grundvorgang einsichtig zu machen.

Die Annahme des exogen bedingten Milieuwechsels wird durch die folgenden zwei Tatsachenreihen widerlegt:

1. Es steigen sowohl unreife als auch bereits nahezu vollreife Lachse aus dem Meere in die Flüsse auf. Die Tatsache, dass die Reife in ausserordentlich verschiedener Entfernung von den Laichplätzen erreicht wird, und zwar in beiden Milieus, beweist, dass jedenfalls die Dauer des Süsswasseraufenthaltes wie auch der Milieuwechsel als solcher nicht von entscheidender Bedeutung für das Fortpflanzungsstadium sind. Das folgende Schema ist geeignet, diesen Sachverhalt besonders anschaulich zu machen, da es gleichzeitig den jeweiligen Reifezustand in distanzmässiger Beziehung zum Laichplatz zur Darstellung bringt (siehe **S c h e m a**, Fig. 1).

2. Als weitere Tatsachenreihe erwähnen wir die Ernährungslage. Es hat sich nämlich gezeigt, dass die für die Laichwanderung typische Sistierung der Nahrungsaufnahme bereits im Meere beginnen kann und in den meisten Fällen vor dem Flusseinstieg beginnt. Letzteres gilt jedenfalls ausnahmslos für den Rheinlachs!

Im Juli 1937 haben wir selbst an neun Nordseelachsen aus Harlingen, die unmittelbar vor dem Einstieg in den Fluss standen, den Beweis erbringen können, dass im Meere auch bei den Salmen bereits längere Zeit die innere Ernährung die einzige Ernährungsform sein konnte. Unsere Untersuchungen an Fischen aus dem Mündungsgebiet des Rheins bei Briel und Hoek van Holland erbrachten ebenfalls den Nachweis, dass in der Mündungszone und in den anstossenden marinen Gebieten selbst keine Nahrung mehr aufgenommen wird. Wir betonen hier nachdrücklich, dass ältere Forscher wie MIESCHER, HOEK und TOSCH als Untersuchungsmaterial zur Klärung dieser Frage Lachse oberhalb des Hollandsch

Diep (Kralingsche Veer-Rotterdam) bezogen haben, und dass sie deshalb den vollständigen Beweis für eine milieunabhängige Einstellung der äusseren Ernährung nicht erbringen konnten.

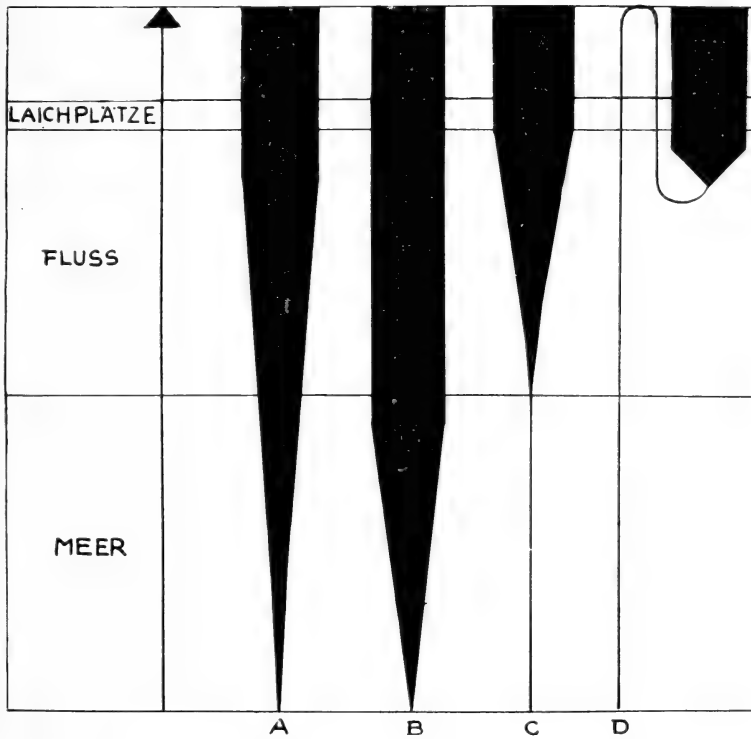


ABB. 1. — Schema.

Verhältnis des Gonadenzustandes zum Milieu.

A = Im Meer reifend, erst im Flussoberlauf reif. B = Bereits vor dem Flusseinstieg geschlechtsreif. C = Erst im Fluss reifend. D = Spät reife, eventuell vorübergehend physiologisch sterile Lachse, die im Fluss bleiben und ein Jahr später die Reife erlangen.

Der Hinweis vieler Forscher, dass in schottischen und skandinavischen Flüssen mit kurzen Unterläufen immer wieder eigentliche Fresslachse gefangen werden, ist nur ein weiterer Beweis für das milieunabhängige Auftreten der Synchronie. Der Milieuwechsel wird vom Fisch erst dann angestrebt, nachdem die Umstimmung auf die neue Ernährungslage bereits vollzogen worden ist. Mit dem nachstehenden Schema (Fig. 2) bringen wir das entsprechende Verhalten bei der Fressstätigkeit zum möglichst

drastischen Ausdruck. Die Fresstätigkeit erweist sich ebenfalls, wie die Gonadentätigkeit, vom Innenzustande her bedingt.

Unsere erste und spezielle Aufgabe ist die sorgfältige Abgrenzung der Lebensphasen durch genaue Beschreibung. Eine solche ist Voraussetzung der späteren Ursachenanalyse. Es war also nicht beabsichtigt, die Art der ausgesprochen physiologischen Zusammengehörigkeit der beiden gegensätzlichen Phasen zu untersuchen.

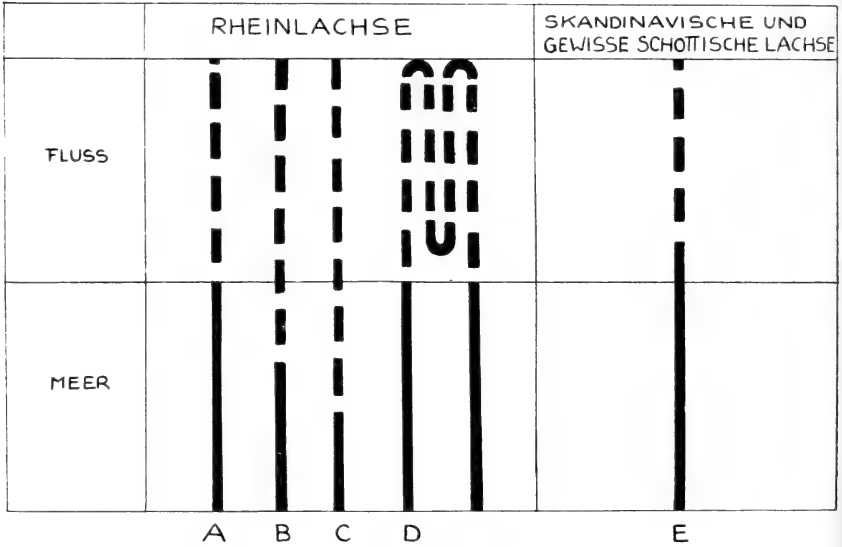


ABB. 2. — Schema.

Synchronie-Beginn und Milieuwechsel.

----- äussere Ernährung - - - - - Selbstzehrung und Synchronie.

A = Synchronie-Beginn mit Milieuwechsel. B = Synchronie vor dem Estuarium. C = Synchronie bereits weit im Meer. D = Synchronie im Estuarium und maximale Synchroniedauer. E = Synchronie-Beginn erst im Fluss-Unterlauf.

Als wichtigste und allgemeinste Erscheinung sehen wir, dass die herrschende Stellung eines Organsystems zu einer vorübergehenden Unterordnung eines anderen Organsystems führt, dass Ernährungssystem und Geschlechtssystem in einem Wechselverhältnis stehen, welches zu jedem Zeitpunkt des Lachslebens wirksam ist. Der Dominanz des einen Systems entspricht eine mehr oder weniger ausgesprochene Unterordnung des anderen Systems. Dieser

Sachverhalt kennzeichnet das Leben des Lachses in jedem Stadium, wie näher ausgeführt wird.

Selbst die Reihe von Ausnahmelachsen lässt sich mit dem Gros unserer Lachse unter diesem Gesichtspunkt in Zusammenhang bringen. Verlaichte Lachse, welche bereits im Fluss wieder Nahrung aufnehmen, oder gewisse Lachse, welche im Flussunterlauf noch wenig Nahrung aufnehmen, zeigen, dass ausnahmsweise Überlagerungen der beiden Hauptfunktionen vorkommen können, welche sonst ja im allgemeinen jedem Milieu streng zugeordnet scheinen.

Bevor wir aber den Phasenwechsel weiter analysieren können, beginnen wir mit der Darstellung der Jugendphase. Dieselbe ist vor allem aufschlussreich, da sie gegenüber der Spätphase im ganzen von forellenartiger Norm ist, also keine Extremnorm zeigt. Schon das Wachstum selbst ist auffallend. Es ist im Fluss anfänglich langsam und steigt nur allmählich an. Die Junglachse erreichen selbst nach zwei und drei Jahren Flussaufenthalt höchstens 25 cm Körperlänge, während sie bereits nach dem ersten Jahr Meer-aufenthalt 50 cm und mehr messen. Andererseits bringt die Jugendphase auch wesentliche Voraussetzungen für die natürliche Reihenfolge der späteren Stadien und für den Wechsel des Biotops mit sich, sodass ihre genauere Darstellung notwendig ist, um den Lebenszyklus als einheitliches Geschehen erfassen zu können.

2. Die Jugendphase (Stadium 0).

Sie ist gegenüber den späteren Phasen, die wiederholt werden können, und gleichförmig rhythmisch verlaufen, besonders ausgezeichnet durch die Einmaligkeit ihres Ablaufs. Als Vorphase der marinen Fressperiode kommt ihr eine ganz besondere Bedeutung zu, weil die Junglachse zu ganz verschiedenen Zeitpunkten und in verschiedenem Alter mit der Abwanderung nach dem Meere spontan beginnen. Überdies zeigt die Jugendphase bis zum Erreichen des Meerlachsstadiums einige nicht unwesentliche Eigenheiten, die für das Verhalten des späteren Lachses als typisch genommen werden dürfen. Bedingt durch den praktischen Gesichtspunkt der Lachsaufzucht und Lachsfischerei und der mit ihr eng verbundenen fischereiwissenschaftlichen Untersuchungen hat die Jugendphase des Lachses keine den übrigen Perioden im Lebensablauf dieses Fisches gleichwertige Bearbeitung gefunden. Wir sind zwar in

grossen Zügen auch über diese Perioden gut orientiert und kennen zahlreiche Einzelheiten, welche bis jetzt nur selten oder meist gar nicht auf den ganzen Lebenszyklus des Lachses bezogen worden sind. Bei der Schilderung der Jugendperiode der Junglachse oder Salmlinge werden wir öfters nächstverwandte Salmoniden, *Salmo fario*, *Salmo lacustris* und *Salmo trutta* zum Vergleich heranziehen. Im folgenden sollen die allgemeinen *Salmo fario*-typischen Züge von den lachstypischen Merkmalen, welche während der Jugendphase auftreten, nach Möglichkeit gesondert zur Darstellung kommen. Bekanntlich sehen die jungen Lachse den Forellen äusserlich sehr ähnlich. Das Farbleid der frühen Stadien wird deshalb auch in der Regel als „Forellen- oder P a r r k o s t ü m“ bezeichnet. Die auffallenden zehn bis zwölf dunklen Querbänden (bei der Forelle acht bis zehn) auf den Seiten, die später auftretenden braunen und schwarzen Flecken, und besonders auch die regelmässig erscheinenden typischen Rotflecken, welche hauptsächlich in unmittelbarer Nähe oberhalb und vor allem unterhalb der Seitenlinien liegen, geben dem Junglachs ein forellenhaftes Aussehen. Dieser äusseren Übereinstimmung von Lachs und Forelle entspricht eigenartiger Weise auch die Verhaltensweise der Junglachse. Die weitgehende Übereinstimmung in der Wahl der Beutetiere hat G. ALM in schwedischen Flüssen nachgewiesen. Auch bei unseren Aufzuchten von Junglachsen, welche vom Ei an während zwei Jahren im Aquarium gehalten wurden, gleichzeitig zusammen mit entsprechenden Forellenstadien, konnten wir die von ALM in dieser Hinsicht nachgewiesene Übereinstimmung von Lachs und Forelle bestätigen.

Wir stellten aber weiter fest, dass Salmlinge im Unterschied zu gleichgehaltenen Bachforellen aus einem Futterangebot, welches aus Insekten und deren Larven, Mollusken und Crustaceen zusammengesetzt war, vor allem die Insekten auswählten, während Bachforellen sich bedeutend unwählerischer verhielten und keine Futtertiere bevorzugten. Weiter stellten wir fest, dass die Junglachse an einer einmal gewählten Gewohnheitsnahrung äusserst zäh festhielten. Sie waren überdies leichter an eine einseitige und spezielle Nahrungsquelle zu gewöhnen als die Jungforellen. Es gelang uns, eine Serie von Junglachsen bis zum Ende des zweiten Jahres ausschliesslich mit *Tubifex* grosszuziehen. Nach Ablauf eines Jahres versuchten wir zusammen mit den *Tubifex* auch Maden

von *Calliphora* und Ameisenpuppen zu verfüttern. Die Junglachse verweigerten sowohl die Fliegenmaden wie auch die Ameiseneier in den ersten acht Tagen vollständig, während die Forellen sofort zur neuen Nahrung übergingen. Der Lachs ist, was die Nahrungswahl und Nahrungsaufnahme betrifft, spezialisierter als die Forelle. Das Merkmal „futterstetig“ ist wohl für den Lachs bezeichnend, nicht aber für die Forelle.

Salmo-typisch, also sowohl für Lachs wie für die Forellen geltend, ist aber die Neigung, mit zunehmendem Alter, wie wir feststellten, bereits nach dem ersten Halbjahr den Appetit in Richtung räuberischer Ernährungsweise zu vergrössern. Die Gefrässigkeit wurde bis zum räuberischen Fresstypus gesteigert, indem im zweiten Jahr sowohl Fischeier wie Fischlarven (Lachslarven) gefressen wurden. Auf Grund von Beobachtungen in Forellenteichen glaubte H. BÖKER (1937) berechtigt zu sein, die erwachsene Forelle als „Friedfisch“ zu bezeichnen. In einer brieflichen Mitteilung teilte er uns mit, dass wenn die Jungfische sich als Räuber erweisen sollten, das natürlich nicht gegen seine Ansicht spreche, da die Junglachse ja die Lebensäusserungen der Ahnen wiederholen können. Ohne uns im folgenden auf die nähere Untersuchung dieser Frage einlassen zu können, weisen wir aber immerhin noch darauf hin, dass es WILLER (Königsberg) gelungen ist, Bachforellen in die Ostsee auszusetzen, deren Wiederfänge nach Ablauf eines Jahres beweisen, dass diese Forellen ausserordentlich gewachsen waren und zwar auf Grund ihrer räuberischen Lebensweise. Gegensätze und Übereinstimmungen in den Lebensäusserungen konnten auch sonst noch mannigfach bei den Aquariumslachsen und Aquariumsforellen geprüft werden. Wenn wir uns auch durchaus bewusst sind, dass derartige Laboratoriumsbeobachtungen nicht ohne weiteres mit Beobachtungen im Wildgewässer zu vergleichen oder gar solchen gleichzusetzen sind, so ist doch zu betonen, dass auch die Forellen unter den gleichen Bedingungen wie die Lachse grossgezogen wurden und dass deshalb die Unterschiede, die sich zwischen den beiden *Salmo*-Arten ergeben haben, vergleichbar sind.

Bis zum ersten Jahr schwebten die Junglachse stets in einem Winkel von 35—45° in der Nähe des Ausflussloches, welches in der Höhe des 200 l Aquariums angebracht war. Tagsüber verliessen die Lachse diesen Standort zur Zeit der Fütterung, um nach erbeuteter Nahrung sofort wieder zu ihm zurückzukehren. Bereits

abends und vor allem nachts schwamm eine Anzahl der Junglachse auf den Kiesboden des Aquariums hinunter, um dort in leicht aufliegender Stellung zu verharren. Die Jungforellen hingegen schwimmen bedeutend ungebundener und freier im Aquarium herum und bevorzugen innerhalb eines Territoriums eine ganze Anzahl von Standorten, die sie dauernd wechseln. Typisch für die Forellen ist, dass sie von verschiedenen Orten des Aquariums aus ihr Territorium beherrschen. Auf Futtersuche herumschwimmende Jungforellen vertreiben plötzlich Fische, die ihnen in die Nähe kommen, ohne aber an einen bestimmten Standort zurückzukehren, wie das die Junglachse bei derselben Äusserung regelmässig tun. Das für die Altforellen von vielen Sportsfishern häufig bestätigte und neuerdings auch von NERESHEIMER im *Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas* (1937) beschriebene Verhalten der strengen Behauptung eines bestimmten Territoriums tritt bei der Forelle, wie wir zeigen konnten, schon sehr früh auf. Bei der Jungforelle besteht aber nicht nur ein einziger Standort, der als Refugium benützt wird, sondern eine ganze Reihe von gleichwertigen Standorten innerhalb des eigentlichen Territoriums. Ganz anders nun die Junglachse. Bei ihnen konnten wir nur wenige typische Standorte feststellen. Meistens nur deren zwei. Der eine Standort war zweifellos als Ergebnis des Verhaltens gegenüber hydrographischer Bedingungen aufzufassen. Tagsüber befanden sich die Junglachse, wie wir bereits andeuteten, in schräger Schwimmlage in einem Winkel von durchschnittlich 45° , oft bedeutend steiler noch und stets mit dem Kopf nach oben und nach dem Ausflussloch des Aquariums gerichtet. Die einzelnen Lachse standen so übereinander und kehrten, nachdem sie beispielsweise gefüttert waren, sofort und sehr erregt an ihren Standort zurück. Der Junglachs scheint dauernd auf die hydrographischen Milieubedingungen eingestellt zu sein. Der zweite Standort war abends und nachts in der Regel am Boden des Aquariums. Das Verhalten beim ersten Standort findet zweifellos bei der späteren Wanderform des Lachses eine gewisse Entsprechung in der Ausbildung der Rheotaxis. Das Merkmal des „Aufliegens“ auf dem Untergrunde, welches für die Junglachse so auffallend typisch ist, erhält im späteren Leben des Lachses ebenfalls eine Entsprechung in der Tatsache, dass sich die auf Laichwanderung befindenden Lachse oft während ausgedehnten Zeiträumen in sogenannten Kolken und sonstigen Grubenbildungen

im Flussbett einlagern. Auch bei den erwachsenen Lachsen wechseln offenbar die beiden Einstellungsformen auf typische Weise, wie wir sie im Standortswechsel der Junglachse beobachten können. Weiter müssen wir noch betonen, dass die Junglachse, verglichen mit den Jungforellen, bedeutend stärker ausgebildete Flossen besitzen. Die Brust- und Bauchflossen vor allem werden von den Junglachsen als eigentliche Stützorgane verwendet. Wir sehen also, dass dem besonderen Verhalten der Salmlinge auch eine besondere anatomische Disposition entspricht.

Eine weitere Eigentümlichkeit betrifft nochmals die Nahrungsaufnahme. FRITSCH und HOEK vertraten die Auffassung, dass der Junglachs im Winter keine Nahrung zu sich nehme. CALDERWOOD, RASCH und MALLOCH und vor allem ARWIDSSONS konnten zeigen, dass im Winter nur wenig Nahrung aufgenommen werde. Wir selbst können die Feststellungen, die in Wildgewässern gemacht worden sind, auch bei den Aquarienfischen bestätigen. Unabhängig von der Reichhaltigkeit und Ergiebigkeit der Nahrungsquelle treten auch im Ernährungszustand der Junglachse feststellbare Schwankungen auf. Es handelt sich hierbei um kleinere, aber charakteristische Unterernährungsperioden, welche ohne Milieuwechsel stattfinden und die ausserordentlich gesetzmässig zu sein scheinen. Dass diese periodischen Schwankungen im Ernährungszustand auch bei Aquariumslachsen vorkommen, die konstant gleich gefüttert werden, ist bemerkenswert. Sie stehen im Gegensatz zu den meisten in Aquarien gehaltenen Süsswasserfischen, welche in der Regel ihre Ernährungseigentümlichkeiten des Freilebens leicht variieren und sogar vollständig verlieren können. Umso wesentlicher ist für uns der Nachweis der kleinen Unterernährungsperioden der Salmlinge, da REIBISCH an Jungschollen der Ostsee grundsätzlich übereinstimmende Beobachtungen gemacht hat. L. REIBISCH (1911) hat nachgewiesen, dass abgesehen von gewissen gelegentlichen Schwankungen des Ernährungszustandes im Januar, Februar und März auch die Jungschollen regelmässig einen Tiefstand desselben zeigen. Auch die Jungschollen „hungern“ nicht absolut, sondern partiell, was sich aber keineswegs auf einen an bestimmter Stelle momentan vorhandenen Nahrungsmangel zurückführen lässt. Es folgt aus den Untersuchungen von REIBISCH, dass die kleinen Unterernährungs-

„Hungerperioden“ der Ostseeschollen spontan auftreten. Und natürlich sind sie auch unabhängig vom Laichgeschäft.

Da nun die Jungforellen nach unseren Beobachtungen die Schwankungen im Ernährungszustand, wie sie für den Junglachs deutlich feststehen, nicht aufweisen, betonen wir diesen Sachverhalt im Hinblick auf die später zu beschreibende *Synchroniephase* ganz besonders. Der Lachs weist also in seiner Jugendphase Schwankungen im Ernährungszustand auf, die die entsprechenden Schwankungen in den Spätphasen anzudeuten scheinen.

Die geschilderten Verhältnisse bei den Junglachsen lassen erkennen, dass in der Jugendphase Merkmale vorhanden sind, welche das spätere lachstypische Verhalten bereits in deutlich ausgeprägten Ansätzen enthalten. Bevor wir aber den hier gezogenen Schluss für den Zusammenhang der Jugendphase und Spätphase auswerten können, ist es nötig, eine Reihe weiterer Einzelheiten in das bisherige Bild der geschilderten „Vorphase“ einzuordnen. Wir haben bereits die Tatsache erwähnt, dass die Junglachse ihre Abwanderung zum Meere zu ganz verschiedenen Zeitpunkten beginnen. Für den Rhein gilt die Feststellung von HOEK, dass sowohl ein- wie zweijährige Fische abwandern. Wir treffen also im Fluss stets verschiedene Alters- und Grössengruppen an. Die Abwanderung erfolgt meist im Frühjahr mit dem verstreichenden Hochwasser. Nach HOEK wandern die kleinsten und jüngsten Individuen zuerst ab, denen die grösseren erst später nachfolgen. Auch geht die Abwanderung der verschiedenen Altersgruppen in getrennten Schwärmen und bei sehr verschiedener Wandergeschwindigkeit vor sich. Die ersten Abwanderer messen 11—17,5 cm und die letzten Nachzügler, welche noch bis Anfang August im Hollandsch Diep angetroffen werden können, messen 20—23,5 cm. Der Übertritt ins Meer findet im Stromgebiet des Rheines kaum später als Mitte August statt. Für die Rheinlachse gilt die Regel, dass die weiblichen Fische zuerst abwandern. Die einsömmerigen Fische sind etwa zur Hälfte mehr Weibchen als Männchen, während die zweisömmerigen Fische fast ausschliesslich männliche Tiere umfassen. Auf das Problem der frühreifen männlichen Junglachse können wir nicht näher eintreten. Die Tatsache, die neuerdings von den englischen Forschern J. H. ORTON, I. W. JONES und G. M. KING (1938) statistisch geprüft wurde, beweist aber, dass die

Übereinstimmungen von Jugendstadium und Spätstadium beträchtlich sein können. Das Phänomen der Frühreife des Lachses müsste aber zunächst genauer erforscht werden, als es bis jetzt geschehen ist, um in unseren Vergleich aufgenommen zu werden. Die Aufspaltung der Junglachse in mehrere Altersgruppen und entsprechende Grössenordnungen ist wiederum ein Merkmal, welches die Spätphasen ebenfalls auszeichnet.

Das Phänomen der Wanderung, welches für die Spätphasen so typisch ist, findet aber bereits vor der Abwanderung ins Meer einen typischen Ausdruck. Von einigen Forschern wurde die Beobachtung gemacht, dass die Junglachse dazu neigen, schon sehr früh Schwärme zu bilden und flussaufwärts zu wandern. Die Salmlinge werden nun verhältnismässig selten im Hauptfluss gefangen, da sie stets in die Zuflüsse, Seitenarme und Altwasser eindringen. Es handelt sich hier um kleine Jugendwanderungen, die beweisen, dass das Wandern für sämtliche Stadien des Lachses typisch ist und dass die jugendlichen Wanderungen im selben Sinne wie die übrigen Merkmale der Vorphase verstanden werden müssen.

Wir wissen auch von homoiothermen Tieren, dass sie kleinere Wanderungen ausführen können, welche unabhängig von den Wanderungen des Nahrungs- und Fortpflanzungszyklus sind. Ähnliche bei Zugvögeln (Stare und Kiebitze) mit Fröhsommerzug oder Zwischenzug bezeichnete Wandererscheinungen dürften hierher zu zählen sein. Beim Lachs fallen diese Jugendwanderungen in eine ausserordentlich frühe Phase des Flussaufenthaltes (erstes Lebenshalbjahr), sodass sie nicht in direkte Beziehung zur späteren Abwanderung gesetzt werden dürfen. Wir haben diese Verhältnisse in den Jahren 1931 und 1932 im Mündungsgebiet der Wiese in den Rhein genauer verfolgen können. Sie zeigen uns deutlich, dass diese Verhaltensweise des Junglachses zur Serie jener Merkmale gehört, die in der Jugendphase auftreten und bereits das künftige zyklische Verhalten des Lachses auffällig andeuten. Das Merkmal „Wandern“ erweist sich als äusserst stabil. Versuche und Untersuchungen am sogenannten Landlocked-Salmon aus Amerika und Skandinavien bestätigen diesen Sachverhalt. Künstlich zurückgehaltene Lachse scheinen als Binnenlachse den „Wandertrieb“ ganz zu verlieren. Es zeigt sich aber die für uns wichtige Tatsache, dass das „Wandern“ eben nicht gänzlich aufgegeben, sondern dass es in Richtung Seeforelle abgeändert wird. An Stelle der

anadromen und katadromen Wanderungen treten bei diesen Biotop-Varietäten kleinere Wanderungen vom See in die Zuflüsse und von diesen zurück in den See. Die verallgemeinerte Behauptung, der Wandertrieb gehe verloren, muss fallen gelassen werden, da die Wandertendenz beibehalten bleibt und nur eine graduelle aber lachstypische Modifikation erfährt.

Der Vergleich zwischen Jugendphase und Spätphasen, der bis jetzt in erster Linie die biologischen Merkmale betraf, konnte auch auf einige anatomische Erscheinungen ausgedehnt werden. So zeigte die starke Darmverfettung der Salmlinge eine gewisse Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den marinen Fresslachsen. Besonders aufgefallen war der stark lappig ausgezogene dreieckige Fettkörper, welcher der Krümmung des Magens stets in derselben Lage und Grössenordnung anhing. Der Fettbelag des Divertikelsystems zeigte bei den Junglachsen beträchtliche Schwankungen hinsichtlich seiner Masse, eine Erscheinung, welche bei den gleichaltrigen Forellen nicht zu beobachten war. Auch darin scheint es sich um ein ausgesprochen lachstypisches Verhalten zu handeln.

Ein weiterer Vergleichspunkt betrifft die Pigmentierung. Der Wechsel des Farbkleides steht in strengem Zusammenhang mit der Abwanderung der Junglachse. Gesetzmässig ist die Tatsache, dass die Junglachse bereits vor dem Übertritt ins Brackwasser das typisch marine Silberkleid anlegen. Das Verblässen und allmähliche Verschwinden der dunklen Seitenbänder und der roten Tupfen beginnt unabhängig vom Milieu. Häufig setzt die Veränderung des Farbkleides erst innerhalb der Brackwasserregion ein; jedoch haben wir selber drei Junglachse aus dem Oberrhein genau untersucht und festgestellt, dass bei diesen zweijährigen Fischen die Abänderung des Farbkleides im Monat Februar bereits ziemlich weit fortgeschritten war. Die Seitenflecken waren nur noch schwach festzustellen. Die Umstimmung erfolgt demnach zweifellos ohne äussere Faktoren.

Fassen wir die einzelnen Daten und Fakten des Jugendstadiums zusammen, so ergibt sich das folgende Bild:

Die Ernährungsart, die kleinen Unterernährungsperioden, der Farbwechsel, wie auch das Auftreten von Frühwanderungen zeigen Anklänge an die spätere Lebensart des Lachses. Die einzelnen Merkmale, welche wir als lachstypisch bezeichnet haben, da sie nicht allen Salmoniden zukommen, haben in der Jugendphase eine

scheinbar unausgesprochene und zufällige Gestalt. Selbstverständlich sind diese Merkmale nicht weniger gesetzmässig als zu späteren Zeitpunkten, aber sie sind doch bedeutend weniger spezialisiert und auch weniger ausgeprägt. Der biotische Schritt von der Jugendphase zur Spätphase ist beim Lachs durch eine enorme Steigerung seiner hauptsächlichsten Leistungen ausgezeichnet. Das im Meere rapid einsetzende Längenwachstum, die ebenfalls rasch zunehmende Reservestoffspeicherung (Verfettung), welche sich in der hinlänglich statistisch beschriebenen Gewichtszunahme, ausdrückt die Ausbildung vieler Verhaltensweisen in Richtung der Raubfischnatur, endlich die enorme Steigerung der Wanderaktivität sind letzten Endes alles beim Junglachs bereits angedeutete Merkmale des Meerlachsstadiums. Die Jugendphase zeigt uns demnach eine Art „Vorentwurf“ der Spätphasen. Wir betonen noch, dass die individuellen Verschiedenheiten der Verhaltensweisen der Junglachse in den verschiedenen Flussystemen recht bedeutend sein können, was wohl auch viele Forscher gehindert hat, sie allzu direkt in Beziehung zu den Spätphasen zu setzen.

3. Der Phasenwechsel.

Wir haben bei der Schilderung der Jugendphase die merkwürdige Erscheinung des sogenannten Phasenwechsels kennen gelernt. Es handelt sich also im wesentlichen um den Wechsel von zwei extremen Zuständen. In periodischer Folge wird der Zustand der extrem gesteigerten äusseren Ernährung (*Status devorans*) vom Zustande der ausschliesslich getätigten Geschlechtsfunktion (*Status prolificus*) abgelöst. Das auffallendste Merkmal des Zustandwechsels ist die Tatsache, dass beide Phasen einander diametral entgegengesetzte Maxima aufweisen. Wir versuchen deshalb, den Grad der Reife, wie den Grad der Überernährung allgemein zu bestimmen.

Für die Reifegradbestimmung haben wir uns für die von A. BÜCKMANN (1929) vorgeschlagene Einteilung und Vereinfachung entschieden. Gegenüber der HEINCKE-MAIER'schen Reifegradtabelle, welche für Heringe verwendet wurde, hat sie den Vorteil, nur die wesentlichsten Stadien festzuhalten und nicht noch durch eine grössere Unterteilung Genauigkeit vorzutauschen. Die Übergänge zwischen den einzelnen Stadien sind ohnehin, wie in allen ähnlichen Fällen, selber fließend. Ein weiterer Vorteil dieser

gröberen Einteilung ist die durch sie gebotene Möglichkeit, die Reifestadien mit den entsprechenden Ernährungsstadien direkt zu vergleichen. Unschwer lassen sich fünf typische Zustände charakterisieren. Um nicht den allzu funktionellen Begriff des „Ernährungsgrades“ gebrauchen zu müssen, haben wir uns für das statischere Wort „Füllegrad“ entschlossen. Die typische Ausbildung der gesteigerten äusseren Ernährung im Meere tendiert nach der „Fülle“, genau wie die Entwicklung der Gonade nach der „Reife“ tendiert. Der Füllegrad bezeichnet jede Ernährungslage des Lachses, sowohl Überernährung wie auch die Unterernährung, welche in der Synchronie einen besonderen Ausdruck findet. Fassen wir das Bisherige zusammen, so haben wir den fünf Reifestadien fünf entsprechende Füllestadien entgegenzustellen (Tab. 2).

TABELLE 2.

Stadium	Reifegrad	Füllegrad
I. Fresslachs	unreif	überernährt
II. Voll-Lachs	reifend	leicht entfettet
III. Salm	stark reifend	stark entfettet
IV. Laichlachs	reif	unterernährt
V. Verlaichter Lachs	abgelaicht	abgemagert

Die Verwendung dieser Begriffe, welche in obiger Tabelle zusammengestellt sind, erleichtert uns die spätere Darstellung der morphologischen Veränderungen des Ernährungssystems. Die Absteckung dieser besonderen Stadien ist in ihrer Schärfe wohl eine künstliche; aber sie wird bewusst nur als Fixierung wichtiger Punkte einer Kurve des Lebensablaufs genommen und erlaubt es, wie wir sehen werden, auch gewisse individuelle Unterschiede der Lachse zu fassen. Die Kurzausdrücke für die einzelnen Stadien der Synchroniephase sind absichtlich allgemein gehalten, um der Tatsache Rechnung zu tragen, dass „Ernährung“ weniger spezifisch als die Fortpflanzungserscheinungen auf ein einziges Organsystem beschränkt ist. Weiterhin kommt in den Füllegraden „leicht entfettet“, „stark entfettet“, die Eigentümlichkeit zum Ausdruck,

dass die bei der Überernährung angelegten Fettdepots die Grundlage für die später einsetzende Unterernährungsphase sind.

Unsere Bemühungen, nach einem noch drastischeren Ausdruck für den Füllegrad zu suchen, sind bisher gescheitert. Um den Füllegrad mittelst eines Index auszudrücken, müsste ein Organsystem von konstanter Grösse gewählt werden. Dasselbe wäre nun eigentlich nur der Schwanz des Lachses. Zur Charakterisierung des Füllegrades scheint uns somit die Ermittlung des Darmindex besonders geeignet, da der Fettschwund am ganzen Verdauungsschlauch eine sehr konstante und zudem regelmässige Erscheinung ist. Wir haben aber auf die Ausrechnung dieser Indexverhältnisse leider verzichten müssen, da es unmöglich war, die sehr teuren Fische in so unwirtschaftlicher Weise zu zerlegen. Deshalb haben wir es auch unterlassen, für die Reifegrade einen Index zu ermitteln. Ein solcher wäre aus der Beziehung

TABELLE 3.

Reifegrade.

Reifegrad	Stadium	♂	♀
I.	unreif	Hoden klare durchsichtige Stränge.	Ovar klar, durchsichtig, mit straffen Wänden und kleinem Lumen, doch schon als Eierstock zu erkennen.
II.	reifend	Hoden trüb. Etwa $\frac{1}{3}$ der Länge.	Ovar trüb durchscheinend. Eier bereits klar und durchsichtig zu erkennen.
III.	stark reifend	Hoden ganz undurchsichtig. $\frac{2}{3}$ der Endlänge erreicht.	Eier noch ungleich gross. Nur noch wenig Eier durchsichtig.
IV.	reif	Hoden undurchsichtig, milchig-weiss. Endgültige Länge ist erreicht. Prall angefüllt. Samenblasen gefüllt.	Eier von annähernd gleicher Grösse, undurchsichtig, klar.
V.	verlaicht	Hoden-Wände schlaff und Samenkanal oft geknickt. Samenblasen zusammengefallen, leer. Meist noch geringe Samenmengen enthaltend.	Ovar stark verkürzt, meist noch vereinzelter Eier enthaltend, die zum Teil Resorptionserscheinungen zeigen.

von Gonadenwachstum (Länge der Hoden und Ovarien) zur relativ konstanten Körperlänge errechenbar. Wir haben uns zu dieser Preisgabe einer scheinbar exakteren Darstellung umso leichter entschliessen können, da es im Charakter der vorliegenden Studie liegt, angesichts der tatsächlichen Komplikationen der Erscheinungen nicht eine scheinbare Einfachheit vorzutäuschen.

TABELLE 4.

Füllegrade (Ernährungsstadien).

Füllegrad	Stadium	♂ und ♀
I.	überernährt	Darmkanal stark ausgeweitet. Magen stets mit angedauten Fischen gefüllt. Divertikeldarm mit Parasiten angeschoppt. Teile des Verdauungsschlauchs völlig im Fettkörper eingebettet. Leber dunkelgelb. Gallenblase prall gefüllt. Milz leicht hyperämisch.
II.	leicht entfettet	Darm und Magen leer bis auf letzten Darmabschnitt, der viel Kotballen enthält. Wenig Darmparasiten. Reichlich Darmschleim. Darm geschrumpft. Fettkörper des Darms sichtbar geschwunden. Gallenblase platt kontrahiert, mit wenig Sekret. Milz verkleinert.
III.	stark entfettet	Darmschrumpfung beträchtlich, Dünndarm strangartig. Parasiten fehlen meist. 2/3 des Fettkörpers abgebaut. Magenschleim durchsichtig klar. Wenig hellgelber Darmschleim. Leber heller geworden, lilatöne. Gallenblase leer und stark geschrumpft, oft mit kleinen Oberflächenerhebungen. Milz stark vergrößert und hyperämisch.
IV.	unterernährt	Darm anämisch blass, Lumen auffallend reduziert. Fettkörper rudimentär. Leber von kompakter Konsistenz und oft hellbraun. Gallenblase mit zystigen Erweiterungen. Milz stets maximal verkleinert und anämisch.
V.	abgemagert	Darm leicht erweitert. Magenwandung schlaffer. Reichlich neue Schleimabsonderung. Neue Ausschüttung des Gallensekretes von der Leber direkt in den Darm. Gallenblase mit rückgebildeten Zysten und leicht erweitert. Milz wieder stark vergrößert und hyperämisch.

Das zur nochmaligen Veranschaulichung an den Schluss dieses Abschnittes gestellte Schema III versucht, das lachstypische Phänomen unter einem weiteren Gesichtspunkte darzustellen. Die Kreisspirale bringt erstens einmal die zyklische Natur des Phäsen-

wechsels und zweitens auch die Beziehung der wechselnden Organ-dominanzen zum Ausdruck. Das Schema beschränkt sich bewusst auf eine erste allgemeine Charakterisierung und will nicht dem nächsten Abschnitt vorgreifen, der sich mit den Verhältnissen des Verdauungsapparates der Spätphasen im einzelnen befassen wird.

Die hier einschlägigen Tabellen 3 und 4 sind für den praktischen Gebrauch geeignet und dienen der näheren Bestimmung des Reife-grades und Füllegrades eines Stadiums.

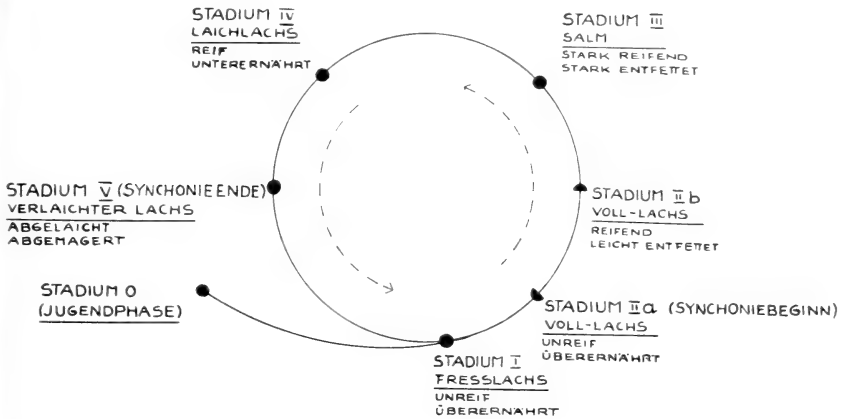


ABB. 3. — Schema.

Zyklus der einander zugeordneten Zustände des Reife- und Füllegrades.

4. Die Stadienreihenfolge der Spätphase.

Im folgenden gelangen die an die Jugendphase (Stadium 0) anschliessenden Stadien zur Darstellung.

Stadium I.

Wir haben diese Phase vor allem am Ostseelachs studiert, da eigentliche „Rheinlachs“ aus der Nordsee nur durch Zufallsfänge zu erhalten sind. Jedoch ist das allgemeine Bild des Meerlaches von Ostsee und Nordsee und Atlantik, wie wir uns überzeugen konnten, so weitgehend übereinstimmend, dass dieses Unterfangen voll gerechtfertigt ist.

Bioto p: Zwischen Neukuhren und der Danziger Bucht befindet sich ein hauptsächlichster Weidegrund des Ostseelachses.

Derselbe umfasst sowohl das Danziger Tief, welches Senkungen bis zu 100 Metern aufweist, wie auch vor allem die 15 und 30 Meter tiefe Zone, welche nördlich der Küste, in Entfernungen von 20 bis 25 Kilometern vorgelagert ist und sich vom Danziger Tief bis auf die Höhe der Kurischen Nehrung hinzieht. Der Salzgehalt beträgt in diesen sehr ausgesüssteten Gebieten der Samlandküste nur 2,5—3%. Im Danziger Tief wird bis zu 6% im Maximum gemessen. Die Verhältnisse der Salzkonzentration unseres marinen Biotops sind deshalb ausserordentlich untypisch für das Meerstadium des Rheinlachs.

Die von uns gemessenen Temperaturen in 2 und 3, resp. 4 und 5 Meter Tiefe betragen 3,4—3,9° C. resp. 2,8—3,1° C. Kurze Zeit bevor wir unsere Fänge im März und April 1938 ausführen konnten, war noch starker Eisgang in beiden Haffen. Es scheint demnach keine optimale Temperatur für den *Status devorans* zu geben. Das Fangergebnis zeigte, dass Fische, welche verschiedenen Grössen-kategorien und Altersklassen angehören, zusammen auf den Weidegründen stehen. Es handelt sich somit um ausgesprochene Fressgemeinschaften, welche entsprechend den späteren Laichgemeinschaften zu werten sind. Unsere Magenuntersuchungen bewiesen, dass fortwährend Beute aufgenommen wird. Die Verdauung geht ausserordentlich beschleunigt vor sich, was daraus hervorgeht, dass in der *Pars appendicularis* eigentlich nur noch sehr verdünnter Nahrungsbrei mit Fischgräten nachgewiesen werden kann. Im Magen befinden sich stets Nahrungstiere in allen Stadien der Andauung. Die Nahrungsanalyse ergibt eine strenge Bindung an die Beutetiere. *Ammodytes* und *Clupea*, welche in erster Linie die Weidegründe der Flachsee konstituieren, werden an der Samlandküste vom Lachs regelmässig bevorzugt. Die Futterfische werden vom Schwanz her erfasst und verschlungen, woraus mit aller Deutlichkeit hervorgeht, dass der Lachs der Schwimmrichtung seiner Beutetiere folgt (Abb. 7).

Die äussere Gestalt des Meerfisches: Der Körper des Meerlachs ist auffallend ebenmässig gebaut als Ausdruck seines grossen Füllegrades. Der Kopf, der in beiden Geschlechtern weitgehende Übereinstimmung zeigt, ist im Vergleich zum übrigen Körper relativ klein und erweist sich als Schwimmpol vollständig in die typische Spindelgestalt des Körpers eingebaut. Bekanntlich fehlen den Meerlachsen die Hakenbildungen, wie man

sie bei den Flusslachsen kennt. In geringen Ansätzen konnten wir diese jedoch stets bei Männchen und Weibchen am Unterkiefer feststellen. Der starke Schwanz mit der mächtigen Schwanzflosse dominiert als Verlängerung des Körpers; er ist aber nicht stangen-

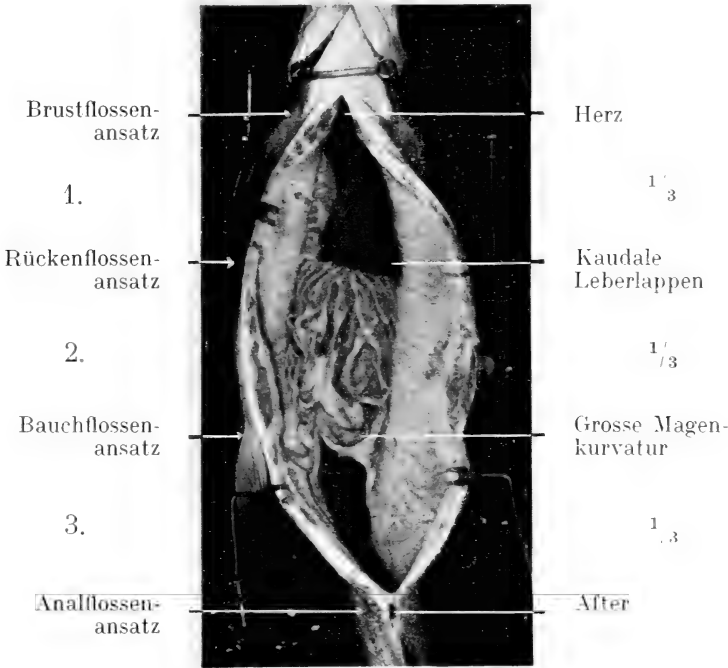


ABB. 4.
Weiblicher Fresslachs. Stadium I.

Die starke Verfettung ist neben dem Fettkörper besonders deutlich an der angeschnittenen Beckenregion und an der milchigen Tönung der Seitenrumpfmuskulatur zu erkennen. Kapillaren der Leber und Gefässe des Querfaltendarmes fallen durch ihre starke Durchblutung auf.

artig abgesetzt wie bei den Spätstadien, sondern unterstützt ebenfalls die lang ausgezogene Gestalt des Fisches als Spindelform. Da die Reservestoffe und vor allem das Fett im wesentlichen gleichmässig über die gesamte Seitenrumpfmuskulatur verteilt sind, entsteht die regelmässige Rundung und relativ starke „Polsterung“ der Regionen, die unmittelbar auf dem Kopf oder auf die Becken-

region folgen, der Grund, weshalb Kopf und Schwanz nicht als stark abgesetzte Körperpartien hervortreten. Dieser Sachverhalt verleiht dem Meerlachs sein heringartiges Aussehen.

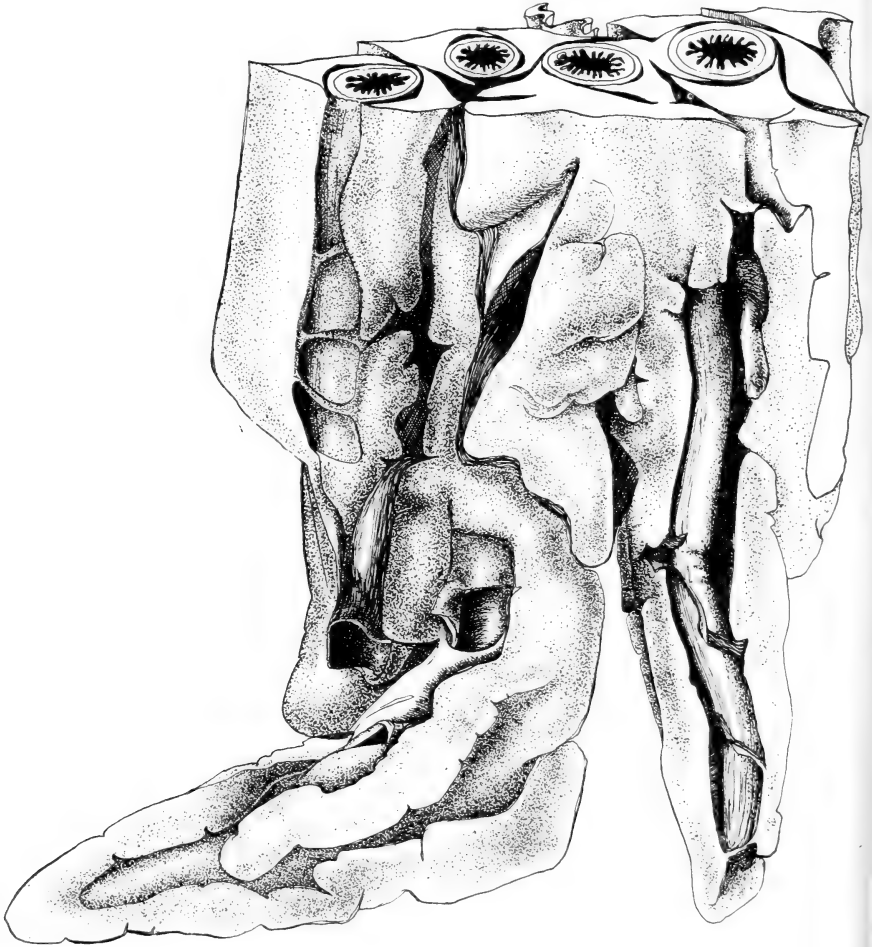


ABB. 5.
Stadium I.

Die dreikantigen, den Divertikeln entlanglaufenden Fettlappen zeigen neben bindegewebigen Verlötungen einzelne fettige Querbrücken. Die Divertikelenden sind von regelmässigen Fettguirlanden umscheidet.

Die Färbung: Das Farbkleid des Meerlaches ist verhältnismässig einfach. Dem dunklen, schiefergrauen, mit gleichmässig verteilten Grün- und Blautönen versehenen Rücken steht die helle,

matt weissliche Bauchseite gegenüber, welche in den meisten Fällen schwache Gelbtöne enthält. Die Flanken sowie die Operkelregion sind intensiv silbern, wodurch die Marinefärbung des Fisches am auffallendsten charakterisiert ist. Neben zahlreichen schwarzen Flecken, welche sich in etwas engerer Anordnung über den Rücken und in etwas weniger dichter über die Seiten verteilen, wo sie nur wenig unter die Seitenlinie herabreichen, finden sich etwa 6 bis 10 besonders grosse Flecken über die Kiemendeckel zerstreut.

Situs viscerum: Abbildung 4.

Der Fettkörper: Wir beginnen bei der Einzeldarstellung der Organe mit dem Fettkörper, weil er ein besonderer Ausdruck für den Ernährungszustand des Lachses ist und regelmässig in gesetzmässiger Ausbildung auftritt. Das Fett ist in vier zusammenhängenden Komplexen über den Darm verteilt. Trotz der Einheitlichkeit dieser Bildung sind deutlich gesonderte Fettanlagerungen zu unterscheiden. Da das Pancreas entsprechend diffus verteilt ist wie der Fettkörper und vollständig von diesem aufgenommen wird, ist eine morphologische Scheidung beider Organe nicht durchführbar.

Die Fettdepots des Divertikeldarms und seiner Appendices bilden einen besonders gestalteten Fettkörper aus.

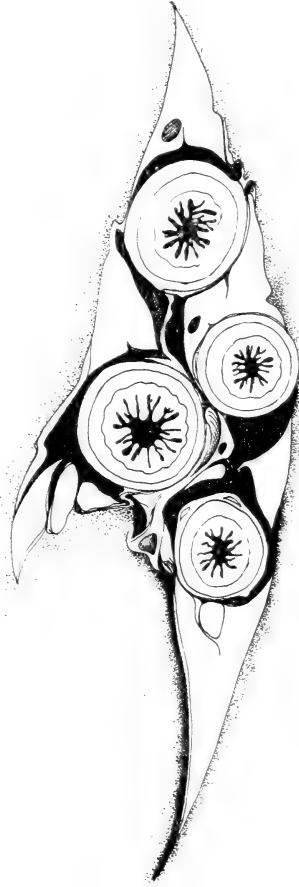


ABB. 6.
Stadium I.

Querschnitt durch eine Serie verhältnismässig stark kontrahierter Appendices beim Fresslachs. Die einzelnen Lappen des Fettkörpers sind einerseits miteinander selbst, andererseits aber auch mit der Serosa der Darmwand verbunden. Die Abbildung zeigt auch die Lage der Gefässe im Fettkörper.

1) Das Divertikelfett (Abb. 5 u. 6): Dasselbe füllt die Zwischenräume der Appendices in Form von streng eingepassten, in der Regel dreikantigen Lappen aus. Sie umgeben die Enden der Divertikel guirlandenartig. Ihrerseits sind sie an querstehenden Bindegewebsleisten mit der Darmserosa verlötet. Um die Inser-

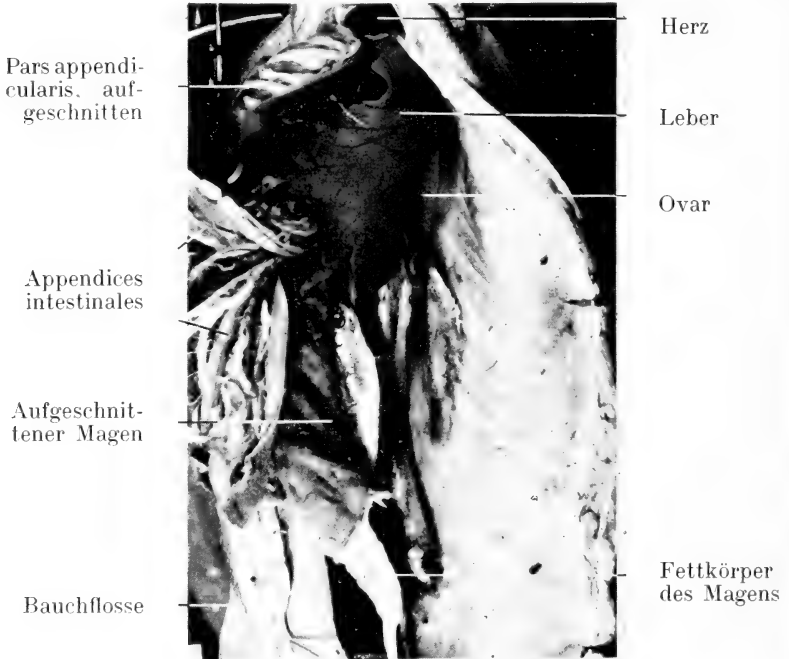


ABB. 7.

Fresslachs ♀. Stadium I.

Aufgeschnittener Magensack mit Futterfischen in verschiedenem Andauungszustand. Im absteigenden Magenteil ein Hering in typischer Schlinglage.

tionsstellen der Divertikel liegen die Fettmassen in rundlich verbreiterten, plattenartigen Lappen.

2) Das Fettdepot am Oesophagus und Magen: Hier ist eine vollständig andere Anlagerungsart zu beobachten. Das Fett liegt in den starken Mesenterialbändern dem Magen entlang und greift in 1 bis 3 cm breiten Bändern, welche teilweise stumpf gekerbt sind, auf den absteigenden Darmteil über. Auffallend ist, dass die

Fettbänder auf ihrer ganzen Länge verhältnismässig die gleiche Breite beibehalten. Die Anheftung des Speicherfettes erfolgt am Magen besonders durch einige wenige 0,5 bis 1 cm breite, weit auseinander stehende Bindegewebeleisten.

3) Der Fettkomplex der grossen Krümmung: Auf den Magen folgt ein einheitlicher, dreilappiger Fettkörper, der in zwei vorderen, lang ausgezogenen Lappen den Fundus umgreift. Der dritte Lappen hängt frei in der Leibeshöhle nach hinten und verläuft auf der linken Seite der Milz, welcher er dicht anliegt.

4) Die Fettscheiden der Gefässe und Mesenterien: Ein wesentlicher Teil des Fettkörpers bildet die Fettanlagerung der Häute und Gefässe. Die Fettscheidung der *Vena intestinalis* und der *Arteria mesenterica* kann diese Gefässe vollständig bedecken in einer Schichtdicke, die das 5- bis 7 fache des Gefässdurchmessers beträgt. Im Unterschied zu den Fettbändern am Darm sind die Fettscheiden der Gefässe durch eine feine Blättchenstruktur charakterisiert. Die scheinbar ausserordentlich günstigen Ansatzstellen der breiten Mesenterialhäute, welche sich am Darmende vorfinden, tragen auffallenderweise nur wenig Fettgewebe.

Ebenfalls selten findet man an der Milz oder an der Leber kleine, isolierte, rundliche Fettscheibchen angeheftet.

Der Verdauungsschlauch: Der durchgehend aufgeschnittene Darmtraktus zeigt vom Oesophag bis zum After folgende Merkmale, die für das Fresstadium typisch sind. Das kurze, sehr muskulöse Speiseröhrenstück wird nie maximal ausgeweitet angetroffen. Es befindet sich stets im Zustande einer leichten Stenose und bildet einen relativ eng zusammenlaufenden Pharynxtrichter. Während des Schlingaktes scheint eine kurzfristige, aber ausserordentliche Dehnung des Oesophagus stattzufinden. Die Falten der Speiseröhre sind nur undeutlich zu erkennen, während das Schleimhautrelief auf einer Strecke von etwa 2 cm krausenartig aufgeworfen erscheint. Die sekundären Fältchen bleiben aber niedrig. Der Cardiateil ist ein grosser, ausgeweiteter Sack mit stets 2 bis 3 deutlich ausgeprägten Längsfalten, während die übrigen 6 bis 7 weiteren Längsfalten bei vollem Magen meist vollständig verstreichen. Die Schleimhaut ist leicht rosa gerötet und besitzt einen ausserordentlich starken Schleimbelag, ein Sachverhalt, der neben der Tatsache, dass vollständig frisch verschluckte Fische

neben bereits leicht angedauten und vollständig aufgelösten gleichzeitig vorhanden sind, auf die gesteigerte Verdauungsaktivität hindeutet. Wir werden bei der Behandlung der Gallenblasenverhältnisse eine weitere wichtige Stütze für diese Annahme

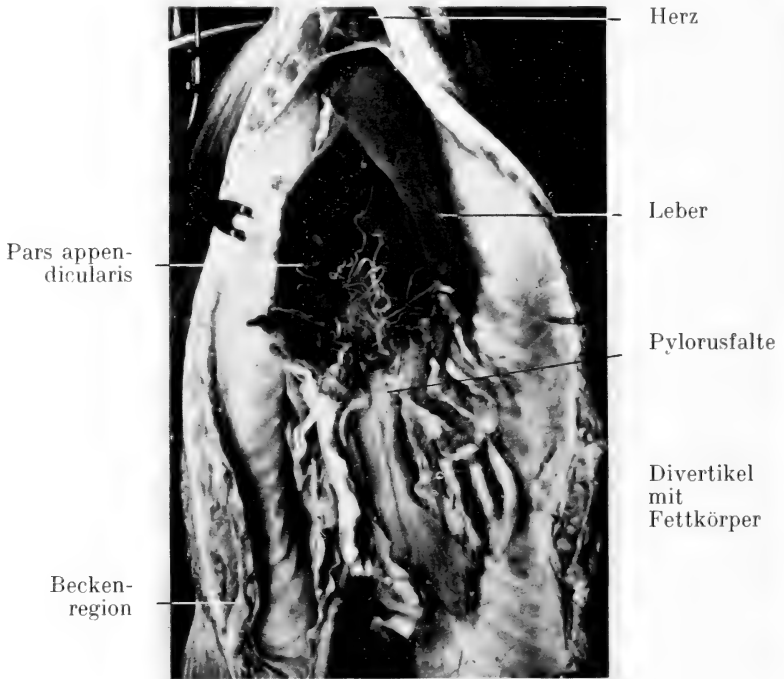


ABB. 8.

Fresslachs ♂. Stadium I.

Divertikeldarm und Pylorusregion aufgeschnitten. Starke Anhäufung der Darmparasiten unmittelbar hinter der Pylorusfalte. Der grösste Teil der Cestoden befindet sich in den Divertikeln.

finden. Innerhalb der Magenkurve sind die Falten gewöhnlich vollständig verstrichen. Es sammelt sich in dieser Gegend der meiste grauweisse und zähflüssige Schleim an. Im Unterschied zu diesen Magenabschnitten ist die Pylorusregion bedeutend englumiger. Diese Tatsache hängt zusammen mit der stärkeren Muskulatur der Pyloruswand und mit der Einrichtung des Pylorus-sphinkters. In diesem Abschnitt treten auch bei maximal ausge-

weitetem Magen stets sämtliche Längsfalten deutlich hervor. Auch enthält der Pylorusast verhältnismässig wenig Schleim. Der Sphinkter trennt den aufsteigenden Magenschenkel von der mächtigen Bildung des Mitteldarms mit seinen Appendices. Es entsteht im rein morphologischen Sinne ein „Zwischendarmrohr“

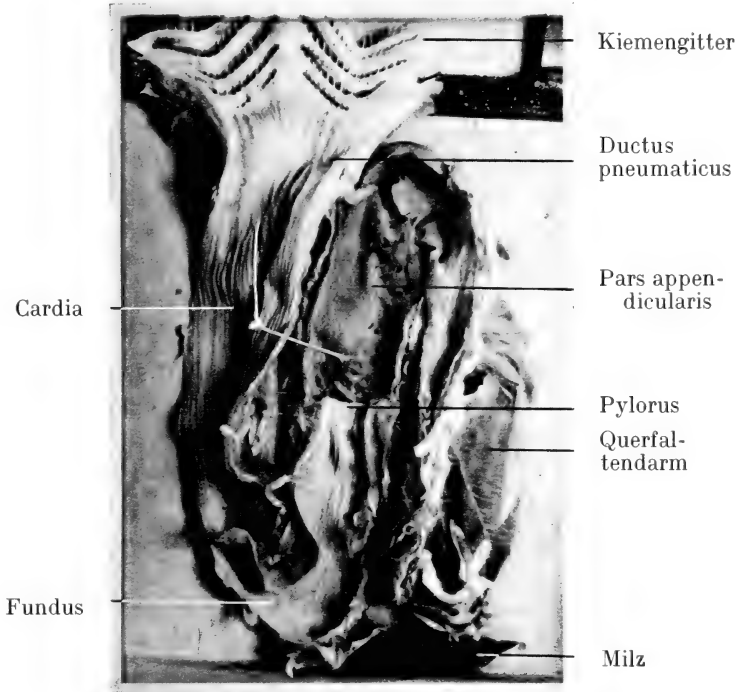


ABB. 9.
Stadium I.

Aufgeschnittener Darmtractus des Fresslachs. Magenfalten im Fundus fast vollständig verstrichen. In Cardia und Pylorusregion stets in grosser Anzahl gleichwertig ausgebildete Falten. Pylorus-sphinkter stark gedehnt.

im Sinne JACOBSHAGENS, welches in einem spitzen Bogen in syphon-artiger Stauchung den absteigenden Magenast mit dem Dünndarm verbindet.

Der Divertikeldarm (*Pars appendicularis*) enthält in seinem stark vergrösserten Lumen einen grossen Teil des Nahrungsbreies

zusammen mit einer charakteristischen Schleimmasse. Der cremeartige, relativ dünnflüssige, dunkle, graugelbe Schleim füllt auch die einzelnen Divertikel aus. Da unmittelbar nach den Pylorusfalten der Gallengang einmündet und da dieser Abschnitt zusammen mit Appendices ein einheitliches Ganzes bildet, haben wir hier ein Hauptzentrum für die Fettverdauung zu sehen. Alle Meerlache zeigten, wie wir bereits ausführten, einen starken Parasitenbefall. In einigen Fällen konnten wir in dieser Darmregion 40 bis 60 Cestoden auszählen, welche bis in die äussersten Divertikelenden verteilt waren. Der Parasitenbefund (Artenzahl), wie er übrigens auch von HEITZ dargestellt worden ist, beweist uns aber, dass die Lachse nicht auf einem einzigen Weidegrund stehen bleiben, sondern dass sie ausgedehnte Nahrungswanderungen unternehmen (Abb. 8).

Der Dünndarm und Quersfaltendarm. Auf den beinahe zum Magendurchmesser ausgeweiteten Divertikeldarm folgt als längster und englumigster Darmabschnitt der eigentliche Dünndarm. Bereits in diesem Darmrohr findet sich der Nahrungsbrei in Einzelbrocken aufgelöst. Die Schleimmasse tritt stark zurück und Parasiten fehlen fast vollständig. Die Cestoden scheinen auf den vorhergehenden Darmabschnitt lokalisiert zu sein. Das quersfaltentragende Darmende setzt nun mit einer starken Lumenbreite ein und enthält wieder reichlichen Darmschleim, der hier ein braunes, dunkles Aussehen hat. Der Kot liegt in Bohnenform zwischen den starken Fächern der Quersfalten. Die Wandung des Darmendes ist hier ausserordentlich dünn und ist stark durchblutet. Das eigentliche präanale Darmende, welches keine Quersfalten trägt, besitzt 6 bis 8 feine, rippenartige Längsfalten, welche in der Gegend des Afters zwischen dem mächtigen Anussphinkter zusammenlaufen und fast vollständig zurücktreten.

Die Leber. Die Leber ist ein massiges, dunkelbraunes, zusammenhängendes Organ, welches kaudal stark verbreitert ist und in 7 bis 9 kleineren, keilartig zugespitzten Lappen endet. Dieselben sind von starken Gefässverzweigungen durchzogen. Der ganze Leberkörper ist dorsal eingeschnitten und umgibt die in seinem unteren Drittel entspringende Gallenblase, welche ihrerseits mit dem Oesophagus, dem Magen und der Dorsalseite des Divertikeldarms mesenterieell verbunden ist.

Die Gallenblase. Sie ist von birnförmiger Gestalt und

stets prall mit Sekret angefüllt. Bei ihrer grossen Dünnwandigkeit ist das Schleimhautrelief stark durchscheinend, wodurch der Eindruck einer Oberflächenstruktur vorgetäuscht wird. In Färbung und Zeichnung erinnert sie stark an eine blaugrüne Gurke.

Die Milz. Dieselbe zeigt von allen Organen die grössten individuellen Unterschiede. Sie ist stets hyperämisch, was für die Milz im Verdauungszustande typisch zu sein scheint. Die Hyperämie der Meerlachsmilz kann oft einen beträchtlichen Umfang annehmen. Wir fanden in einigen Fällen beim Fresslachs um das Doppelte vergrösserte Milzen. In zwei Fällen konnten wir oberflächliche, tumorartige Knötchen feststellen, wie sie erstmals von MIESCHER aber ausschliesslich für das Salmstadium beschrieben und beansprucht worden sind. Wir kommen bei der Behandlung der synchronischen Milzen auf diese merkwürdige Übereinstimmung zwischen Meerlachs und Salm zurück.

Stadium II.

Für die Darstellung dieser Phase benützten wir in erster Linie die Lachse aus dem holländischen Niederrhein und unter diesen besonders die ein Jahr vor der Laichzeit Einwandernden, die sogenannten „grossen Wintersalme“. Bei dieser Lachskategorie die besonders auffallend überernährt war, konnte öfters festgestellt werden, dass die Synchronie erst begonnen haben konnte. Wir bezeichnen das erste Synchroniestadium mit Voll-Lachs.

Biotop. Stand für den Meerlachs der Biotop als trophisches Milieu in einer direkten Entsprechung zum Stadium, so gilt dieser Sachverhalt für das jetzt folgende Stadium nicht mehr.

Wir haben bereits bei der Behandlung der Lachsfänge neun in Harlingen an der Nordseeküste gefangene Lachse erwähnt, welche die Nahrungsaufnahme kaum länger als zwei Wochen eingestellt haben konnten. Die Fische gehören deshalb zweifellos dem ersten Synchroniestadium an (Stadium II) und stammen aus der Ebbe-Flutzzone des Strand. Drei weitere Fische stammten aus Den Helder, in Nordholland, aus einem ebenfalls reinen Salzwaterbiotop. Hingegen erhielten wir das Stadium II selbst aus Woudrichem an der Oberen Merwede, welche nurmehr Süsswasser führt und ausserhalb der Einflussphäre von Ebbe und Flut liegt. Der

Hauptfang für Stadium II war in der eigentlichen Brackregion, was aber einer reinen Zufallsektion entspricht und mit der Übergangsphase der Fische vom Salzwasser in das Süßwasser zusammenhängt, da die Meerlachse sich 6—10 Tage zum Zwecke der Süßwasseranpassung in diesem Biotop befinden.

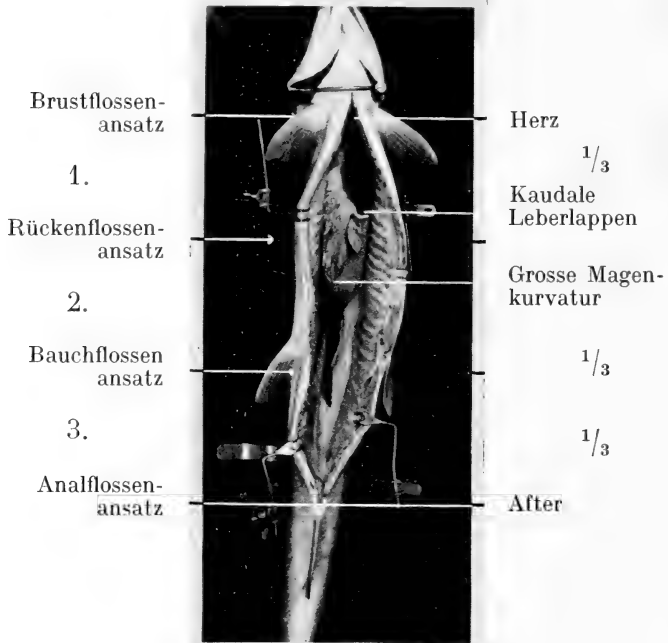


ABB. 10.

Salm ♀. Stadium III.

Der Entfettungszustand ist am beträchtlichen Schwund des Fettkörpers, ferner am stärkeren Hervortreten der Metamerie der Seitenrumpfmuskulatur zu erkennen. Die Abmagerung führt zu einer Versteifung der gesamten Bauchwand. Magen und Divertikel füllen die erste Hälfte des zweiten Leibeshöhlerdrittels aus.

Die äussere Gestalt des Voll-Lachses. Dieselbe lässt sich besonders gut an denjenigen Lachsen beobachten, welche im Dezember, Januar, Februar und auch noch im Monat März in das Flussystem einsteigen. Es handelt sich, wie wir seit den Untersuchungen von MIESCHER und genauer seit HOEK wissen,

um Fische, die bereits 12 bis 15 Monate vor dem Erreichen ihrer Geschlechtsreife ins Süsswasser einwandern. Die Frage, in welchem Verhältnis diese besondere Lachskategorie (grosse Winter- oder Frühjahrssalme) zu den von uns speziell untersuchten, später einwandernden, den sogenannten grossen Sommerlachsen steht, die von uns vor allem im Stadium III untersucht worden sind, soll uns hier nicht näher berühren. Für uns ist die Gruppe der Früheinwanderer deshalb wertvoll, weil es sich hier um die fettesten und noch völlig meerlachsartigen Fische handelt, welche, wie wir nachgewiesen haben, erst eine kurze Synchroniephase hinter sich haben. Die Fische erinnern, wie gesagt, stark an die Spindelform des Meerlachs. Bei ihnen fällt auf, dass der „Laichhaken“ noch nicht merklich vergrössert ist¹.

Die Färbung. Obwohl im ganzen das marine Farbkleid dominiert, was sich besonders stark an der

Silberfärbung der Flanken und des Operkels bemerkbar macht, ist der Rücken bereits dunkler geworden. Das beim Meerlachs noch stark leuchtende Strukturblau verblasst und wird von grün und dunklen Grautönen abgelöst. Das Phänomen des Dunkelwerdens und der Schwarzfärbung bei so genannten „Hungerfischen“ wurde, seit es KNAUTHE (1892) bei Karpfen und Hechten in nahrungsarmen Tümpeln erstmals festgestellt hatte, wiederholt bestätigt. Für den

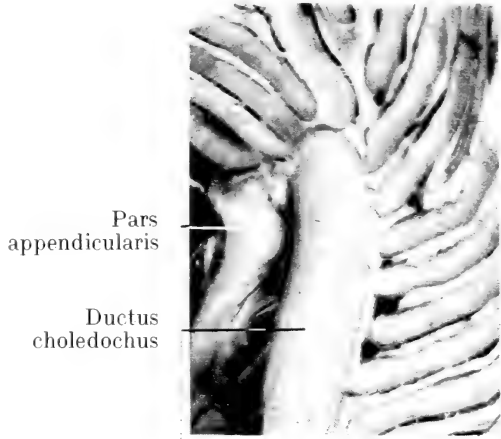


ABB. 11.

Salm. Stadium III.

Insertionsstellen der Divertikel besitzen noch starke Fettanlagerung.

¹ Neuerdings hat TSCHERNAWIN nachgewiesen, dass der Nasen- und Kinnknorpel schon zu wachsen anfängt, ehe man irgend ein Zeichen von Bildungstätigkeit an den Hoden bemerken kann. Wir verweisen für diese Einzelheiten, welche die Schädelveränderung betreffen, auf die neueste Arbeit des russischen Forschers (1938).

Lachs gilt jedenfalls, dass die typische Dunkelfärbung der Rückenseite bereits auf sehr früher Synchroniestufe auftritt.

*Situs viscerum*¹.

Der Fettkörper. Der Fettkomplex der grossen Krümmung ist bereits sichtbar geschwunden. In mehreren Fällen war der der Milz anliegende Fettlappen fast vollständig resorbiert. An zweiter Stelle haben die Fettscheiden der Gefässe eine stärkere Reduktion erfahren. Das Divertikelfett, ebenso wie die Fettbänder des Vordertheiles, sind nur in geringem Masse, aber gleichmässig, abgebaut worden (siehe Tabelle 3, S. 39).

Der Verdauungsschlauch. Bereits erwähnten wir die starke Faltung der Schleimhaut im Vorderdarm. Besonders auffallend ist die starke Verengung der Speiseröhre, während der Cardiateil des Magens verhältnismässig schlaff und leer herunterhängt. Die Wandung des Pylorusmagens ist hingegen versteift, und ein dickflüssiger Schleimpfropf bildet zusammen mit dem verengerten Pylorus den Abschluss gegen den Mitteldarm.

Die Pars appendicularis. Sie ist selbst nur wenig kontrahiert und fällt durch eine reiche Schleimanfüllung auf. Der Parasitenbefall ist in dieser Mitteldarmregion merklich zurückgegangen, eine Feststellung, welcher besondere Bedeutung zukommt, da sie auch für die im Meerwasser gefangenen Nordsee-lachse gilt.

Der Dünndarm und Quersfaltendarm. Der Dünndarm ist in diesem Stadium ebenfalls prall mit gelbem Schleim angefüllt. Es entsteht der Eindruck, dass in diesem Zustande eine starke Ableitung der letzten Nährstoffe der Fressphase durch starke Schleimerzeugung stattfindet. Im letzten Drittel des Dünndarms wie auch im Quersfaltenteil ist in gewissen Fällen noch reichlich Nahrungsbrei nachzuweisen. Die Kotballen liegen im Quersfaltendarm regelmässig hintereinander und sind von gallertiger Konsistenz. Grössere Mengen von Nahrungsresten konnten aber bereits auf diesem von uns untersuchten späteren Stadium II nicht mehr nachgewiesen werden. Es handelt sich also um eine ausgesprochen rasche Darmentleerung.

¹ Da das Situsübersichtsbild beim Voll-Lachs gegenüber dem Fress-Lachs keine auffallenden Unterschiede aufweist, unterlassen wir seine besondere Abbildung.

Die Leber ist auf diesem Stadium gestaltlich unverändert. Die Gallenblase enthält in der Regel nur noch wenig Sekret und zeigt bereits starke Schrumpfungerscheinungen, welche im Spezialabschnitt dargestellt werden.

Die Milz. Sie ist, verglichen mit Stadium I, leicht anämisch geworden und etwas verkleinert. Diese Feststellung gilt aber nur für die frühen Perioden des Stadiums II. Wir fanden zweimal bei männlichen Wintersalmen im März bereits vergrößerte Milzen, welche an Salmzustände erinnerten. Auch erwies sich die Variabilität dieses Organs schon beim Meerlachs als eine beträchtliche, sodass ihr für die Charakterisierung der ersten Stadien nur eine mehr allgemeine Bedeutung zukommen kann.

Stadium III.

Die Salmphase haben wir vor allem an den „grossen und kleinen Sommerlachsen“ in Holland untersucht. Wenige Salme an dem Oberrhein dienten zum Vergleich neben einer Reihe von Loire-salmen und norwegischen Salmen. Das Salmstadium ist sehr wenig an einen bestimmten Lebensraum gebunden.

Biotop. Lachse des Stadiums III kommen wohl an der Küste, im Estuarium und Niederrhein, aber auch auf den späteren Laichplätzen des Oberrheins vor. Entscheidend für die Kennzeichnung des Salmstadiums sind also nicht räumliche Ferne oder Nähe vom Laichplatz, sondern gestaltliche Merkmale, welche ihrerseits vom zeitlichen Abstand von der Laichzeit abhängen.

Die Gestalt des „Salms“. Die Gestalt des Salms ist bereits stark verschieden von der des Meerlachs, wie auch von der Gestalt der frühen Einstieglachse. Die heringsartige Spindelgestalt, welche beim Meerlachs der Ausdruck für eine relativ einfache Ebenmässigkeit darstellte, ist verloren gegangen. Durch die Veränderungen des Schädels und der Seitenrumpfmuskulatur wird eine kompliziertere Gestalt herausgebildet, welche an Forellen, in gewisser Hinsicht auch an Felchen erinnert. Der Kopf verliert seine der Spindelform untergeordnete Stellung und tritt deutlich hervor. Neben dem Rostrum wird besonders auch der Unterkiefer verlängert. Der sattelartig veränderte Schädel kann beim männlichen Lachs bereits eine auffällige Form annehmen. Auch bei den Weibchen zeigen sich Ansätze zu entspre-

chenden Veränderungen. Besonders fällt auch der Schwanz als Ganzes auf, da er sich kaum an den Abbauprozessen beteiligt, welche vor allem die Seitenrumpfmuskulatur und die Bauchflossensmuskulatur betreffen. Er tritt deshalb deutlich abgesetzt, als stangenartige Körperregion hervor. Eine sehr genaue Analyse der Veränderungen am Salmschädel verdanken wir TSCHERNAWIN (1938).

Die Färbung. Der Rücken des Salms besitzt in der Regel schiefergraue, graublau und vor allem dunkle, olivgrüne Farbtöne. Die typische Silberfärbung der Flanken und des Bauchs ist verloren gegangen und ist einer fast weissen Hellfärbung gewichen. Die beim Meerlachs noch blaugraue und silberige Schwanzflosse ist dunkel geworden und kann gelbliche und vor allem olivgrüne Färbungen erhalten, wie wir dies beim Junglachs häufig finden. Die Schwarzflecken nehmen zahlenmässig ab und werden kleiner. Die Haut selbst wird leicht schwartig, so dass die einzelnen Schuppen tiefer in die Schuppentaschen zu liegen kommen.

Situs viscerum (Abb. 10).

Der Fettkörper. Der auf den Magen folgende Fettkörper ist fast völlig geschwunden. Ebenso sind die Fettbänder des Darms und der Speiseröhre auf wenige Restlappen abgebaut. Die Fettdepots des Divertikelsystems sind noch reichlich ausgebildet; hingegen liegen einzelne Appendices nur noch seitlich von Fettscheiden umgeben. (Abb. 10).

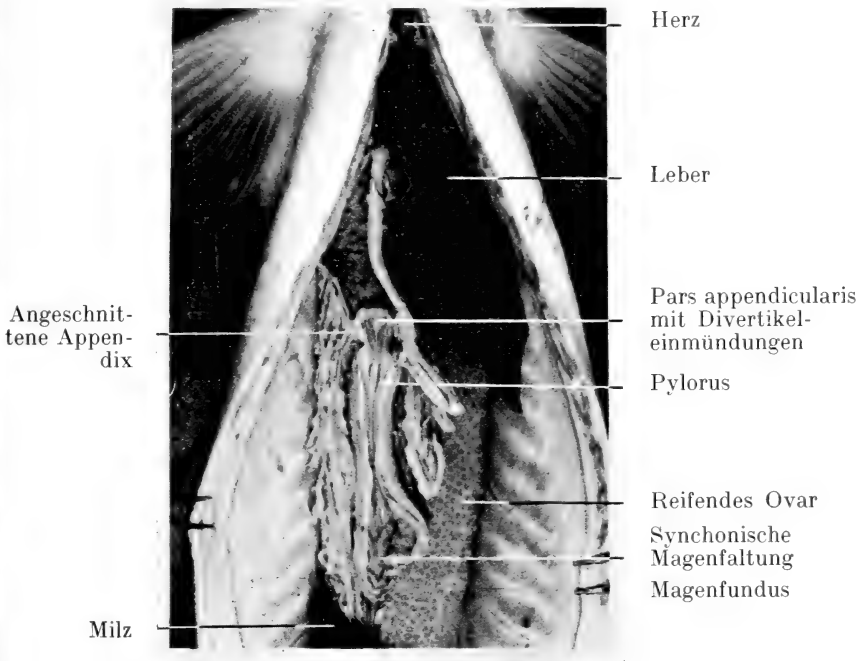
Der Verdauungsschlauch (Abb. 11).

Der Vorderdarm. Die Wandungen des Magens sind auf Stadium III regelmässig versteift. Auch der Cardiateil hat sich dem Schrumpfungsschleimhautcharakter der für das Stadium II typischen Pylorusregion angeglichen. Jedoch müssen wir hervorheben, dass keiner der Magenabschnitte oder der Darmabschnitte völlig lumenlos geworden ist. Im Magensack befindet sich noch reichlich heller Schleim.

Die Pars appendicularis. Bei der Schleimfüllung dieses besonderen Mitteldarmabschnittes handelt es sich beim Stadium III nicht mehr um „Nahrungsbrei“, sondern um einen ausgesprochenen synchronischen Darmsaft. Der Schleim hat häufig eine orangegelbe Farbe und wird sehr bald nach dem Absterben des Fisches zähflüssig und rötlich. Das Schleimhautrelief tritt

stärker hervor. Die Insertionsstellen der Divertikel sind nach innen von höher gewordenen Fältchen umgeben. Ein Beweis, dass auch dieser Darmteil sich stärker an der allgemeinen Atrophie beteiligt.

Der Dünndarm. Gegenüber Stadium II ist er bedeutend strangartiger geworden. Im übrigen enthält auch er nur weniger



• ABB. 12.
Salm ♀. Stadium III.

Spätes Stadium. Darm parasitenfrei und wenig Schleim enthaltend, weshalb die Insertionslöcher der abgehenden Appendices deutlich zu erkennen sind.

Schleim von hellgelber Farbe. Im Querfaltendarm fanden wir auch weniger „Hungerkot“, der sehr dunkel, fast rotschwarz gefärbt war. Neben diesen Kotbildungen ist die starke Schleimfüllung jeweils typisch für das Salmstadium.

Leber und Gallenblase. Die Leber hat sich in der Längsrichtung gestreckt und ist heller geworden. An Stelle der dunkelbraunroten Farbe sind zum Teil gelbe und lila Töne ge-

treten. Die stets glatte Oberfläche des Leberkörpers ist nun auch zudem glänzender.

Die Gallenblase hat eine auffallende gestaltliche Veränderung durchgemacht. Das Sekret ist fast vollständig ausgeflossen und die Blasenwandung zeigt eine gesetzmässige Schrumpfung, indem sie in der Längsachse seitlich glatt zusammentritt. Daneben treten zystige Oberflächenveränderungen auf.

Die Milz. Sie ist das besonders charakteristische Organ der Salmphase. Das Organ kann innerhalb einer verhältnismässig kurzen Zeitspanne auf das mehrfache vergrössert werden. Wir kommen bei der Behandlung der Hyperämie auf diese Verhältnisse zurück.

Stadium IV.

Die Phase des reifen Lachses studierten wir an Fischen aus dem Oberrhein und Hochrhein. Daneben dienten zum Vergleich Laichlachse aus schottischen Flüssen.

Das Stadium des Laichlachses folgt dem Salmstadium etwa nach Ablauf von drei Monaten, dem Zeitraume, der von der gesteigerten Bildungstätigkeit der Gonaden beherrscht ist.

Biotop. Wie beim Stadium I finden wir beim Stadium IV eine direkte Zuordnung zum Biotop. Die Fische dieses Stadiums befinden sich auf den Laichplätzen. Wenn auch fast laichreife Fische aus dem Meere in den Fluss einsteigen können, so wird doch die eigentliche Reife im Laichbiotop erreicht. Zudem ist die optimale Temperatur von 8° C. (5°—6°) Voraussetzung für das Einsetzen des Laichgeschäftes und damit auch ein Beweis, dass die vorher weniger streng milieugebundene Laichwanderung nun im Stadium IV unmittelbar von den Biotopfaktoren geregelt und modifiziert wird.

Die Gestalt des Laichlachses. Der Zustand der Abmagerung lässt die auffallende Kopfveränderung, vor allem der männlichen Lachse, deutlich erkennen. Der knorpelige Laichhaken ist nun ganz ausgewachsen. Die vorderen Enden der Prämaxillarknochen, die schneller gewachsen sind als alle anderen Schädelknochen, stehen weit über die vorderen Enden des Rostrums vor. Die Höhlung, welche zwischen den Rostrumenden entstanden ist, nimmt den Haken auf. Der Fisch ist nun seitlich und dorsoventral abgeplattet. Die Haut der Bauch- und Brustflossenregion ist lose

hängend. Der Schwanz tritt noch deutlicher hervor. Verglichen mit der Gestalt des Meerlaches und seiner Ebenmässigkeit könnte man

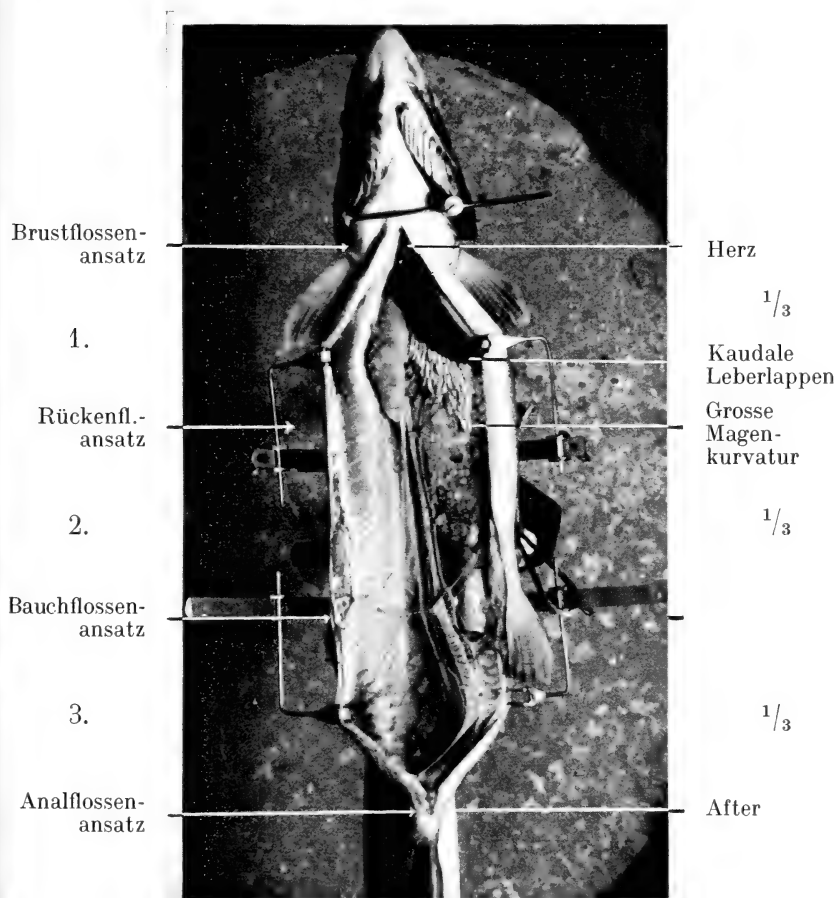


ABB. 13.

Vollreifer Laichlachs ♀ nach Entnahme der Eier.

Der gesteigerte Grad der Entfettung ist an der grossen Sichtbarkeit der durchscheinenden Rippen und am Schwund des Fettkörpers zu erkennen. Magen und Appendiceskomplex auf das erste Drittel der Leibeshöhle beschränkt. Ovar ebenfalls auf diese Region zurückgezogen.

beim Laichlachs von einer disharmonischen Wuchsform sprechen. Wir möchten aber den Nachdruck auf das Gegensatzverhalten der beiden Extremstadien setzen und darauf hinweisen, dass die

„Fettform“ des Meerlaches und die „Magerform“ des Laichlaches zwei Extremformen der „Artgestalt“ verkörpern. Die Gestalt des Laichlaches ist nicht einfach das Resultat des Schwundes von

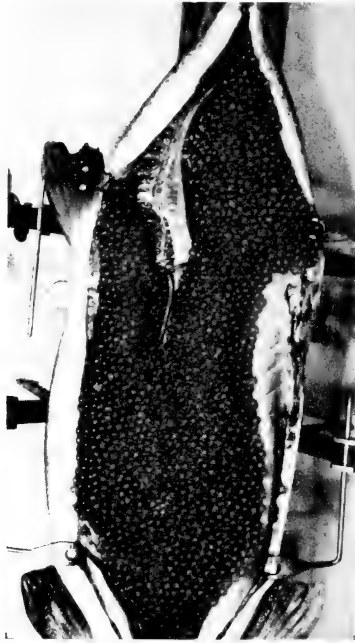


ABB. 14.

♀ Laichlachs unmittelbar nach dem Aufschneiden. Quersfaltendarm wird durch die Eimasse nicht aus seiner Normallage gedrängt.

Reservestoffen und des Kräftezerfalls, sondern im Gegenteil Ausdruck einer besonderen Phase. Es zeigt sich auch darin, dass die schlanke und überaus bewegliche Gestalt des Laichlaches diese Mehrleistungen erlaubt, wie das Überspringen von Hindernissen, die Brunftspiele und Brunftkämpfe, und vor allem das Erwandern der Laichplätze selbst. Dass die Gestalt des Laichlaches eine typische Erscheinung ist, fand auch den Ausdruck darin, dass früher, bevor der Zusammenhang zwischen Meerlachs und Laichlachs festgestellt war, der letztere als besondere Art mit dem Namen *Salmo humatus* bezeichnet worden ist.

Die Färbung. Der Rücken der Laichlachse ist vollständig dunkelolivgrün. Das Strukturblau fehlt, was wir auf die Schuppenveränderungen und die Schwartenbildung der Haut zurückführen

konnten. Die helle Bauchgegend zeigt besonders gegen die Brustflossen hin gelbliche Töne. Zahlreiche orangene Flecken treten an den Flanken und dem Schwanz auf. Die Basis der männlichen Schwanzflosse besitzt häufig eine dunkelkarminrote Färbung. Das eigentliche Hochzeitskleid kann in seiner vollen Ausbildung erst auf den Laichplätzen beobachtet werden.

Situs viscerum (Abb. 13, 14 und 15).

Der Fettkörper. Er ist bis auf Reste resorbiert; deshalb tritt besonders an den Divertikeln und am Magen das bindegewebige Ansatzgerüst der Fettdepots frei zutage. Wenn der

Fettkörper praktisch gleich Null geworden ist, so müssen wir feststellen, dass neben den Pankreasresten stets ebenfalls geringe

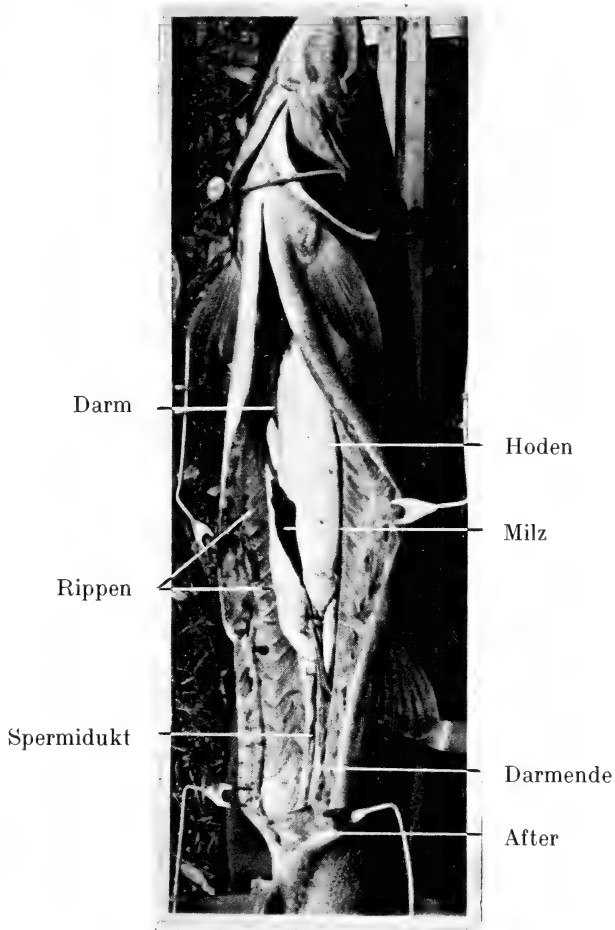


ABB. 15.

Laichlachs ♂. Stadium IV.

Hoher Entfettungsgrad deutlich am Durchscheinen der Rippen zu erkennen.

Fettdepots erhalten bleiben. Die Aufzehrung dieser Reserven ist nie eine totale (Abb. 16 und 17).

Der Verdauungsschlauch. Auch bei der nun maximalen Verengung des Magenumens ist die lichte Weite der



ABB. 16.

Laichlachs. Stadium IV.

Divertikelserie mit stark geschwundenem Fettkörper. Die Abbildung zeigt deutlich die bei der Einschmelzung des Fettkörpers freiwerdenden bindegewebigen Füßchen der Appendices.

Speiseröhre noch deutlich nachweisbar. Es ist deshalb falsch, wie es wiederholt geschehen ist, von einer Verklebung der ösophagialen Schleimhaut zu sprechen. Eine solche ist stets nur als postmortale Erscheinung zu deuten. Der im ganzen Magen vorhandene Schleim ist klar und dünnflüssig (Abb. 18).

Die Pars appendicularis. Dieser Darmabschnitt sowie die aus ihm hervorgehenden Appendices enthalten nurmehr wenig dünnflüssigen, hellgelben Schleim. Das Schleimhautrelief macht den Eindruck einer oberflächlich auffallend gereinigten und erneuerten Struktur, da es ausserordentlich regelmässig liegt. Verglichen mit dem entsprechenden Schleimhautrelief des Stadiums I erscheint es jetzt gleichsam fein gesträubt, als ob es ausgekämmt worden sei.

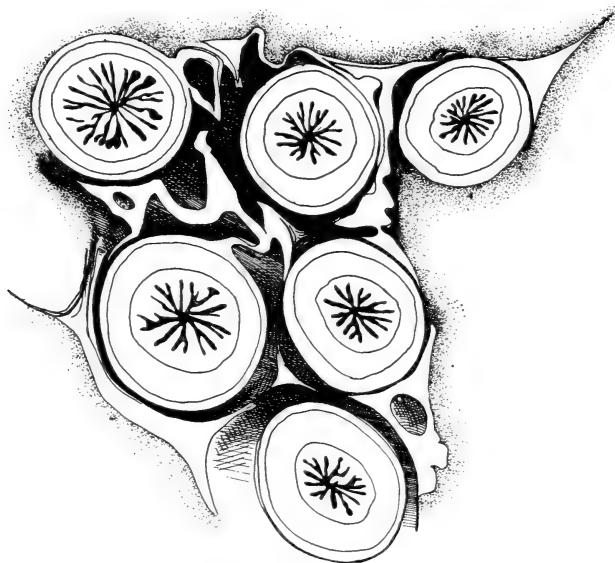


ABB. 17.

Laichlachs. Stadium IV.

Querschnitt durch eine Divertikelserie mit maximal verengten Lumina. Die Fettlappen sind stark geschwunden, behalten aber in den meisten Fällen die Verbindung untereinander und mit dem Darne bei.

Der Dünndarm und Querfaltendarm. Der Dünndarm enthält in seinem Lumen nur noch wenig dünnflüssiges Sekret. Öfters kann man Schleimhaut-Oberflächen antreffen, welche gerade noch schwach angefeuchtet sind. Im letzten Darmabschnitt sind keine Schleimanhäufungen mehr vorhanden; hingegen trifft man zwischen den auffallend versteiften Querfaltenfächern immer wieder gallertige, braunrote Klümpchen des Synchonekotes an.

Die Leber und Gallenblase. Verglichen mit dem Salmstadium hat sich die Leber gestaltlich nicht mehr sehr verändert. Einzig zeigt die Hauptmasse der untersuchten Lebern eine hellere, d. h. gelbere Färbung. Die strangartig geschrumpfte

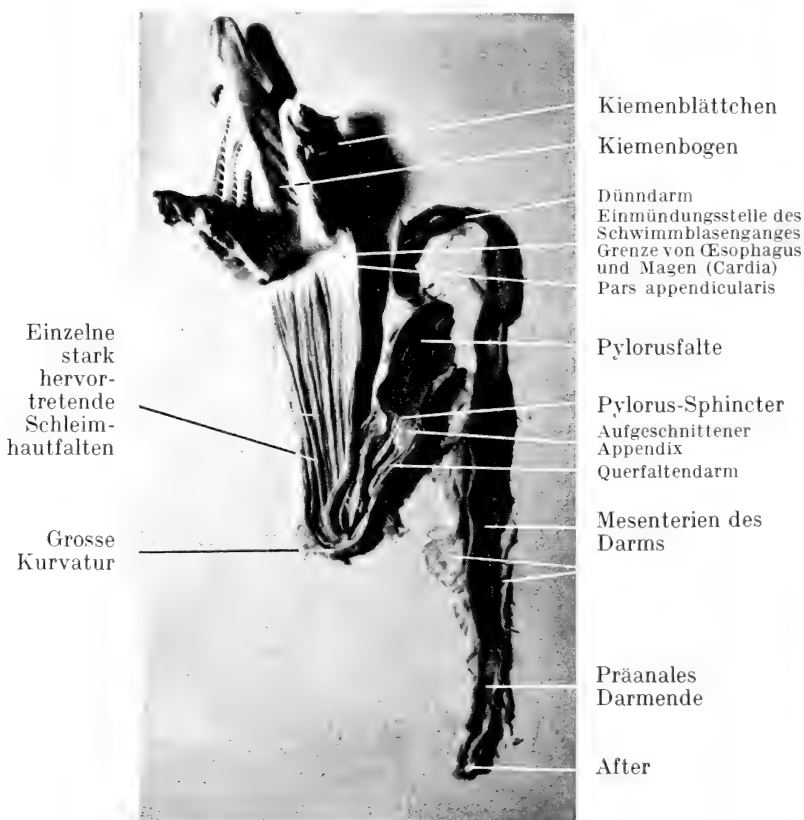


ABB. 18.

Stadium IV.

Aufgeschnittener Verdauungsschlauch des Laichlaches. Die starken synchronischen Magenfaltens besonders deutlich gegen die Kurvatur zu erkennen. Auffallend ebenfalls die starke Kontraktion des Musculus sphincter pylori. Die teils parallel verlaufenden, teils stark anastomosierenden Querfaltens des unteren, absteigenden Darmrohrs sind flachliegend.

Gallenblase trägt besonders an der Oberfläche des Blasenfundus eine verschieden grosse Anzahl von grünen und türkischblauen Zysten. Sie ist stets fast vollständig entleert.

Die Milz. Sie ist bei den Laichlachsen regelmässig anämisch und kompakt und übersteigt im Maximum ihrer Länge niemals 7 cm. Schwankungen im Milzverhalten sind beim Laichlachs nie zu beobachten gewesen. Er ist durch das Merkmal der verkleinerten Milzen eindeutig zu definieren.

Stadium V.

Das Stadium des verlaichten Lachses studierten wir vor allem im Hochrhein, da durch die Stauwehren bei Augst und Rheinfeldern

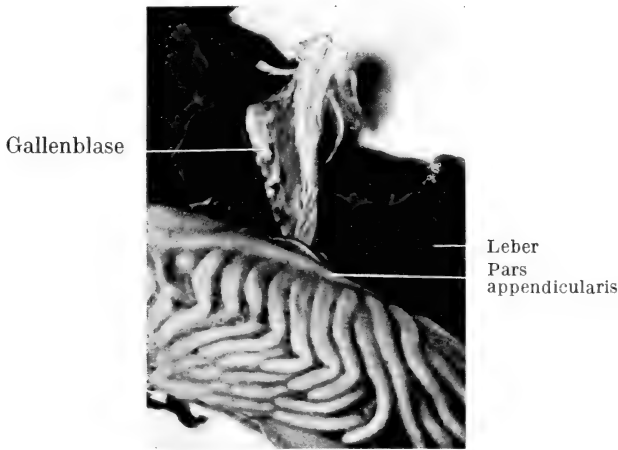


ABB. 19.

Verlaichter Lachs. Stadium V.

Das Divertikelfett ist maximal geschwunden. Die leichte Ausdehnung der Appendices zeigt sich am Schwinden der laichlachstypischen Kontraktionsringe. Gleichzeitiges Regenerieren der Gallenblasenwandung.

öfters Lachse nach der Laichzeit an der Abwanderung gehindert wurden und so im typischen „Regenerationszustand“ gefangen werden konnten. Bekanntlich ist die Rückbildung des Darmes, die monströse, die Nahrungsaufnahme hindernde Laichhakenbildung bei *Oncorhynchus*-Arten irreparabel, das Absterben dieser Formen nach der Laichzeit somit die Norm. Nach bisher unveröffentlichten Untersuchungen der Schuppenveränderungen beim Rheinlachs neigt W. SCHMASSMANN zur Anschauung, dass ein weit grösserer Prozentsatz dieser Fische als man bis jetzt annahm keine

zweite Laichwanderung durchläuft, das Absterben vielleicht eines Viertels der Laichwanderer die Regel sein dürfte. Vom anatomischen Standpunkt aus müssen wir zu diesen Befunden bemerken, dass die von uns in Holland (Boven-Hardinxveld) untersuchten, natürlicherweise abgestorbenen, verlaichten Lachse sich ausnahmslos im regenerierenden Zustande befanden. Im Unterschied zu den *Oncorhynchus*-Arten sind am Körper des Rheinlachs keine irreparablen Veränderungen festzustellen. Der Grund des häufigen Absterbens, der meist mehr gefühlsmässig in „Erschöpfung“, „allzugrosser Abmagerung“ gesehen wird, ist uns nicht einsichtig geworden.

B i o t o p . Die verlaichten Lachse befinden sich in der Regel auf der katadromen Wanderung und werden deshalb häufiger im Niederrhein als in der Region der Laichplätze gefangen. Hingegen haben wir selbst aus obigem Grunde dreimal Gelegenheit gehabt, verlaichte Lachse, welche mindestens zwei Wochen die Laichzeit hinter sich hatten, im Hochrhein zu untersuchen, neben einer Anzahl von Fischen, welche 8 bis 12 Tage nach künstlicher Ab- laichung im Lachsbassin untersucht wurden.

Die Gestalt des verlaichten Lachs. Erst beim Stadium V tritt die extreme Magerform des Laichlachs in einem gewissen Sinne „negativ“ in Erscheinung. Eine Reihe von Merkmalen können wir dafür verantwortlich machen. So vor allem das Einfallen der Flanken und der Bauchwand, welches bei den weiblichen Fischen sehr augenfällig ist. Da die Prämaxillarknochen ebenso wie der Laichhaken sehr rasch zurückgebildet werden, fällt bei den männlichen Lachsen die Verkleinerung des Kopfes auf. Diese gestaltlichen Veränderungen werden überdies noch durch Veränderungen der Färbung hervorgehoben. Die Orangetupfen und die Rotfärbung des Schwanzes gehen rasch verloren, und die gesamte Färbung sowohl des Rückens wie des Bauches ändert in Richtung des Meerlachs ab. Die typische Silberfärbung, welche wir beim Stadium I kennen gelernt haben, erscheint allmählich wieder. Die Schwartenbildungen der Haut verschwinden dieselbe wird wieder salmartig, sodass die Schuppen frei zutage treten und am Rücken bereits wieder Strukturblau zu beobachten ist.

Der Fettkörper ist weitgehend geschwunden (Abb. 19).

Der Vorderdarm. Sowohl Ösophag wie Magen zeigen bereits wieder eine leichte Ausweitung. Dieselbe ist besonders in der Fundusregion am auffallendsten und enthält dort sogar wieder

reichlich neu ausgeschütteten Schleim. Auch zeigt die Schleimhaut selbst wieder eine stärkere Durchblutung.

Die Pars appendicularis. Die Ausweitung der Wandung des Divertikeldarms und der einzelnen Appendices ist ebenfalls deutlich nachzuweisen. Vor allem fällt aber auf, dass gelbes Lebersekret in vermehrter Masse ausgeschüttet worden ist.

Der Dünndarm und Quersfaltendarm. Die Quersfalten des absteigenden Darmrohres sind niedriger geworden und lassen ebenfalls deutlich erkennen, dass sich die Schrumpfung des gesamten Darmtraktes in Rückbildung befindet. Die Wandungen sämtlicher Darmabschnitte sind weniger steif.

Die Leber und die Gallenblase. Die Leber selbst zeigt sich unverändert im äusseren Aspekt. Hingegen sind die Zystenbildungen, welche die Gallenblasen des Laichlachs kennzeichnen, bereits stark zurückgebildet und der Blasenkörper selbst hat eine Streckung in der Längsachse und eine Abplattung nach oben und unten erfahren.

Die Milz. Die Milz ist wieder stark vergrössert, bis auf das doppelte, in einzelnen Fällen sogar auf das dreifache des Laichlachs Zustandes. Der Hyperämiezustand der Milzen verlaichter Lachse erinnert auffällig an das Stadium III. Auch treten an der Oberfläche des Milzkörpers wieder blutgefüllte Erhebungen auf wie bei den Fresslachsen. Bei den weiblichen Fischen konnten wir mehrmals beobachten, dass sich die Resteier in den Ovarien in verschiedenen Resorptionsstadien befanden.

Der Gesamteindruck von Stadium V ist der eines regenerierenden Fisches. Es besteht kein Zweifel darüber, dass das Stadium V das Stadium I vorbereitet und zwar vollkommen unabhängig vom Milieuwechsel. Gelegentliches Einsetzen der äusseren Ernährung kann noch im Fluss stattfinden. Schnappreflex und Schluckakt sind wieder koordiniert. Vergleiche Stadium III und Stadium V (STEINMANN, 1925).

Die hier kurz in den wichtigsten Merkmalen charakterisierten Stadien stehen, wie wir zeigen konnten, in einem streng zyklischen Zusammenhang.

Die Tabelle 5 gibt nochmals einen Überblick über die einzelnen von uns untersuchten Organe und verdeutlicht das Ausgeführte in absoluten Zahlen.

Wir haben ja die Stadienbeschreibung so weit als möglich auf

TABELLE 5.

Stadium	Darm Gewicht gr	Gallenblase Länge cm	Fettkörper Gewicht gr	Milz Länge cm	Leber Gewicht gr
I.	218,5	8,5	63	13	115,4
	187,3	8,7	45	9,5	113,5
	135,2	9,3	34	8	87,2
II.	209,5	5,7	44,5	9	—
	183	6,1	30	7	—
	129	6,8	28,5	6,5	—
III.	201,5	4,6	27,4	20,5	138,3
	163	4,8	16	14	117,4
	128,2	5,1	10,6	9,5	92,2
IV.	174	4,4	8,5	9	123,2
	151,3	5,1	4	6	101
	111,5	5,4	1,4	4	79,6
V.	—	4,1	5	16	—
	—	4,3	3,1	14,5	—
	—	5,4	0,8	12	—

Die drei Zahlen sind jeweils absolute Werte und zeigen den von uns für jedes Stadium gefundenen obersten und untersten Grenzwert, wie auch einen mittleren Fall.

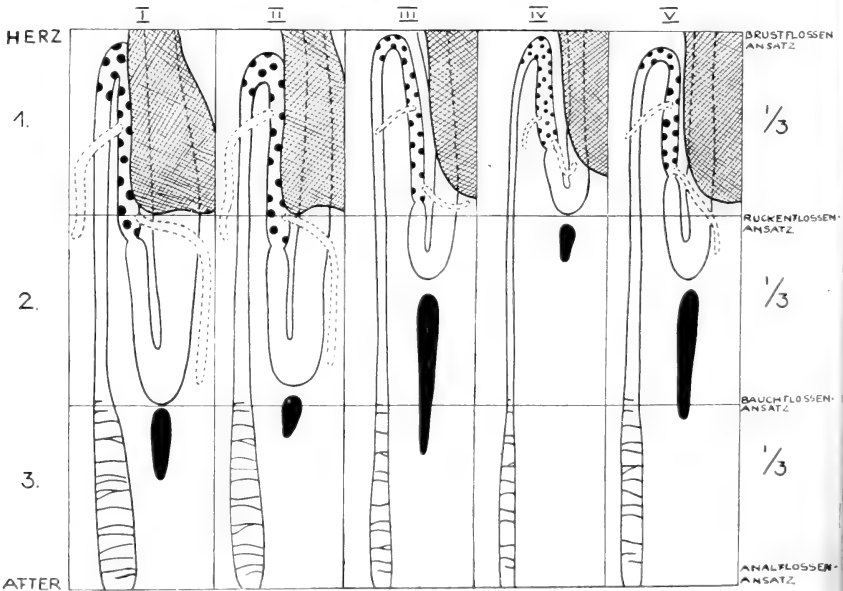


ABB. 20. — Schema.

Schrumpfungs-Verhältnisse des Darmtractus und Milzverhalten.

qualitative Merkmale gestützt, weil eine quantitative Bestimmung der Stadien nicht gelang.

Die Tabelle bestätigt neuerdings das in der Einleitung bereits festgestellte, dass man mit der Darstellung rein quantitativer Merkmale zu keiner konkreten Abgrenzung der Einzelstadien kommen kann. Wenn wir trotzdem einen Überblick über das Organverhalten mittels absoluter Zahlen gebracht haben, so geschah dies nur, um die wirklichen Verhältnisse beim Rheinlachs maximal zu dokumentieren. Besser als die Tabelle 5 zeigt das Schema (Fig. 20), welches in bildlicher Darstellung das stadienrhythmische Verhalten verschiedener Organsysteme in topographischen Vergleich stellt und mit aller Deutlichkeit die morphologischen qualitativen Merkmale heraushebt, dass der von uns beschrittene Weg dem besonderen Material angemessen war. Wenn wir auch gezwungen waren, den qualitativen Merkmalen Primatstellung zuzuerkennen, so haben wir die quantitativen Merkmale als integrierende Bestandteile und in ihrer ergänzenden Bedeutung ausgiebig herangezogen. Das Schema (Fig. 20) versucht geradezu, beide Merkmalsgruppen anschaulich zu vereinen.

B. Die Synchroniephase.

1. Der Verdauungsschlauch.

Der Verdauungsschlauch als das vom Synchroniebeginn zunächst betroffene Organ zeigt, wie wir gesehen haben, im Stadium II bereits ausgedehnte, makroskopisch feststellbare Veränderungen. Es lag somit nahe, durch die Inanition und den Schrumpfungprozess bedingte Veränderungen der Feinstruktur von entsprechend tiefgreifender Tragweite zu erwarten. Dies umso mehr, nachdem englische Forscher beim schottischen Lachs (*Salmo salar* L.) zu widersprechenden Beschreibungen des Strukturverhaltens der Magen- und Darmschleimhaut gekommen sind. Die Auseinandersetzung mit jenen Untersuchungen, welche zum Teil Anlass zur vorliegenden Arbeit gewesen sind, folgt im Abschnitt A des theoretischen Teils.

Bevor wir mit der Beschreibung der Darmverhältnisse im einzelnen beginnen, schicken wir als allgemeinstes Ergebnis der Untersuchungen voraus, dass die Veränderungen, welche bei den verschiedenen Darmschichten auftreten, entgegen der ersten Erwartung, ausserordentlich minim sind und nur als graduelle und

funktionelle Unterschiede zu erfassen waren. Dieser Sachverhalt war besonders erstaunlich, nachdem die amerikanischen Forscher RUTTER und GREENE den pathogenen Zerfall der Magen- und Darmschleimhaut der pazifischen Lachse festgestellt haben.

Ohne dass wir beabsichtigen, eine allgemeine Histologie des Verdauungsapparates beim Rheinlachs zu bringen, wird es öfters notwendig sein, neuere und eigene Beobachtungen über den Salmonidendarm und im speziellen über den Lachsdarm einzufügen.

a) Das Epithel und die Drüsenzellen des Magens.

Das funktionierende Magenepithel besteht beim Lachs aus einem einfachen, hochprismatischen Epithel, dessen Zellen zwei deutlich voneinander geschiedene Zonen aufweisen. Die dem Magenlumen zugekehrte Zellpartie färbt bei Anwendung der Azokarmin-Methode grell hellblau und mit der Färbung nach Prenant (Lichtgrün) dunkelgrün. Da es sich bei beiden Methoden um spezifische Bindegewebsfärbung handelt, die vor allem kollagene Fibrillen und zudem ebenfalls intensiv Mucine anfärben, sind beide Methoden hervorragend geeignet, beim Fischdarm angewandt zu werden. Da es sich bei den Epithelzellen des Lachsmagens ausnahmslos um schleimproduzierende Zellen handelt, die durch einen klar abgesetzten Sekretteil charakterisiert sind, haben wir in diesen Zellen ein geeignetes Strukturelement vor uns, um den funktionellen Zustand der Stadien vergleichend zu prüfen. Betrachten wir zunächst das Stadium I. Das histologische Bild des Magenepithels in der Cardia-, Fundus-, wie in der Pylorusregion beweist die gesteigerte Schleimproduktion beim Fresslachs, welche wir bei der allgemeinen Stadienschilderung bereits makroskopisch festgestellt haben. Auch die Mucikarminfärbung zeigt, dass die langgezogenen Schleimmassen, welche über dem Oberflächenepithel der Faltscheitel besonders reichlich liegen einen dauernden Schleimzustrom aus den tieferen Lagen der Magenrübchen erhalten. Vergleichen wir mit der Art der Schleimausschüttung beim Fresslachs die Verhältnisse, wie sie das extreme Synchroniestadium darbietet. Die oft noch mächtige Schleimmenge, welche wir beim Stadium IV antrafen, ist durchaus nicht auf die Schleimproduktion der funktionellen Phase zurückzuführen, da es gerade auch für die Schleimzellen des Verdauungstraktus typisch ist, dass sie auch nach dem

Tode des Organismus verhältnismässig lange Zeit das Sekret abscheiden. Es gelang uns aber auch in denjenigen Fällen, wo das Magenumen nur noch Schleim in Spuren hatte, den ganzen Sekretteil der Zellen gleichmässig zu färben; ein Beweis dafür, dass im Stadium IV nicht nur der Restschleim ausgestossen wird, sodass die Zellen einfach entleert würden, sondern dass der ganze Sekretteil der Zelle im Zustande der funktionellen Tüchtigkeit bleibt. Häufig kann man beobachten, wie feine Schleimkappen dem oberen Zellende aufliegen, welche in Verbindung mit dem Schleim der Sekretbildungsstelle stehen. Auffallend ist, dass die Zellen der Faltenscheitel mit Mucikarmin stärker färben als die die Magenrübchen auskleidenden Zellen. Beim Fresslachs fanden wir die umgekehrten Verhältnisse.

Eigentümlicher als das Verhalten des Oberflächenepithels ist dasjenige der ungranulierten Zellen der Pylorusregion. Dieselben sind zweifellos Zellen von mucoidem Charakter und sehen gestaltlich den Zellen des Oberflächenepithels ausserordentlich ähnlich, indem auch ihr Sekretteil ein stark verbreitertes distales Zellende aufweist. Bei Mucikarminfärbung gelingt es, die Drüsenschläuche der Pylorusregion beim Stadium I bis in die untersten Zellagen hinab deutlich zu färben. Demgegenüber steht die Tatsache, dass beim Stadium IV nur noch die direkt auf das Epithel folgenden Schläuche stärker zu färben sind. Mit der Azanfärbung gelang aber auch beim Laichlachsstadium ein unterschiedsloses Färben aller Drüsenzellen. Im Gegensatz zur Mucikarminfärbung spielte bei Azanfärbung die besondere Lage der Zelle innerhalb der Schicht keine Rolle, sodass wir annehmen müssen, dass eine bestimmte Schleimkomponente in allen Zellen durchgehend vorhanden ist. In der Tat geben mucoide Zellen je nach ihrem Zustand ausserordentlich verschiedene Bilder. Der allmähliche Stadienübergang vom Fresslachs über den Salm zum Laichlachs zeigt sich nicht einfach in einem entsprechenden allmählichen Rückgang der Schleimproduktion, sondern in der typischen Erscheinung einer anfänglich sogar gesteigerten Schleimausstossung. Schnitte durch den fast chymusleeren Darm des Stadium II zeigen, dass aus den Schleimzellen ganze Schwaden von Schleim neu austreten. Unsere Feststellung, dass sowohl Wintersalm als auch früheste Salmstadien der Sommerlachse besonders mächtige Schleimmassen im Darmkanal haben, ist auf

diese rege Zelltätigkeit zurückzuführen. Möglicherweise hat diese „Verschleimung“ eine positive Bedeutung für die Entleerung des synchronischen Darms.

Wenn beim frühen Stadium II, wie wir gesehen haben, noch Nahrungsreste im Darm vorhanden sein können, so beweist der vollständig nahrungsfreie Darm des folgenden Stadiums, dass kein momentaner Nahrungsreiz verantwortlich zu machen ist für die neue Mucinbildung. Jedenfalls behält die Magenschleimhaut ihren funktionellen Zustand bei, selbst wenn es sich in gewissem Sinne um einen „Leerlauf“ der Schleimerzeugung handeln sollte. Der makroskopische Stadienvergleich ergab für Lachse, welche bereits längere Zeit verlaicht hatten, wieder stärkere Schleimbildung, resp. dessen Ansammlung im Magen und Darm. Die histologische Untersuchung des Stadium V zeigt in diesem Zusammenhange ein interessantes Verhalten. Es fällt auf, dass von den tiefer liegenden Schleimzellen der Pylorusregion aus wieder Schleim in verstärkter Masse gebildet wird. Die Färbung mit Mucikarmin gelang in zwei Fällen fast ebenso gut wie beim Ostseelachs (Fresslachs). Auch die Schleimzellen des Oberflächenepithels, die beim Stadium IV nur noch eine geringe Affinität für den speziellen Schleimfärbestoff besaßen, färbten wieder intensiv. Das Stadium zeigt also deutlich die Umkehr zur neuen Phase. Grosse Übereinstimmung mit dem Verhalten der Schleimzellen des Magens zeigen auch die speziellen Strukturen der Schleimbildung in allen Teilen des Darmkanals, deren Darstellung deshalb anschliessend gegeben wird.

b) Die Becherzellen des Darmkanals.

Die im Darm überall in grosser Zahl vorkommenden schleim-erzeugenden Becherzellen lassen geringfügige, aber stadiotypische Formveränderungen erkennen. Auch die Becherzellen enthalten in allen Stadien Schleim. Ihre Veränderungen sind quantitativer und qualitativer Natur. Zunächst kann zahlenmässig ein Zurücktreten der Becherzellen in den Synchroniestadien festgestellt werden. Während die *Pars appendicularis* und die *Appendices* sowie der Dünndarm bei den verschiedenen Individuen verhältnismässig grosse Schwankungen aufweisen, konnten wir für den Querschnitt feststellen, dass die Zahl der Becherzellen mindestens um einen Drittel zurückgehen kann. Dies ist der einzige

Darmabschnitt mit sicher nachweisbar schwindenden Becherzellen. Der auffallende Reichtum von Becherzellen im Querschnitt scheint salmonidentypisch zu sein, da wir ihn bei den Seeforellen und Felchen ebenfalls nachweisen konnten. Die zweite Veränderung bei den Becherzellen betrifft ihre Form. Ein grosser Teil der Becherzellen zeigt im Stadium IV das obere Zellende verändert. Der Zellapex läuft nach dem Kutikularsaum zu in einer Spitze zusammen, sodass die äussere Gestalt der Becherzelle an die später zu besprechenden Stäbchendrüsenzellen erinnern, welche ebenfalls im Epithel verstreut liegen. Die obere Abrundung und Zuspitzung der Becherzellen beruht zweifellos auf der relativen Entleerung, resp. dem Ruhezustand der Zelle. Es geht dies deutlich daraus hervor, dass solchen Zellen kaum mehr ein Schleimbelag aufsitzt. Die Formunterschiede der Becherzellen der einzelnen Stadien sind aber ausserordentlich geringfügig. Dass sie nur als graduelle Unterschiede zu werten sind, geht aus der Tatsache hervor, dass die Becherzellen während des ganzen Zyklus Schleimbildner bleiben. Der Ruhezustand der Becherzellen wie der übrigen Schleimzellen liegt im Herabsetzen der Funktion auf ihr Minimum, aber nicht in einer degenerativen Veränderung. Die für den Magen und für die hauptsächlichsten Darmteile ausgeführten Schleimverhältnisse gelten auch für die grossen, massiven Schleimzellen des Oesophagus wie für die kleinen, runden Mucoïdzellen, welche in massiger Ansammlung die Schleimhaut der Afterregion auskleiden. Überall, so fassen wir jetzt zusammen, ist während der Synchronie das Phänomen der konstanten Schleimbildung wenn auch mit relativ grossen graduellen Unterschieden zu beobachten.

c) Die Magendrüs en .

Nachdem dieses allgemeinste und typische Verhalten des Oberflächenepithels dargestellt ist, wenden wir uns der Frage des funktionellen Zustandes der Drüsen zu. Vergleichen wir die Schicht der Hauptdrüsenzellen und der Pylorusdrüsenregion von Stadium I und Stadium IV, so fällt die dichtere Lagerung der einzelnen Drüsen im Synchroniezustand auf. Die gesamte Drüsenschicht hat an Mächtigkeit abgenommen. Die Drüsen sind näher zusammengedrückt. Für diese Tatsache sind zwei Prozesse verantwortlich zu machen. Wir können erstens eine Verkleinerung der einzelnen Drüsenzelle feststellen. Die Zellhöhe der Hauptdrüsenzelle beim Fresslachs beträgt

im Mittel 5 bis 6,5 μ , während sie bereits im Stadium III 4—5 μ beträgt und sich im Stadium IV nicht mehr verändert. BROWN (1898) behauptet, dass die Drüsenzellen beim „Flusslachs“ ein körniges Aussehen erhalten. Diese beim schottischen Lachs gemachte Beobachtung scheint uns äusserst zweifelhaft zu sein und trifft jedenfalls für den Rheinlachs nicht zu. Als einzige anfängliche Zellveränderung stellen wir eine Abnahme des P l a s m a s fest.

Wir stellen aber neben der allgemeinen Verkleinerung der Zelle auch eine Verkleinerung des Kernes fest, wodurch die K e r n - P l a s m a r e l a t i o n erhalten bleibt, was wieder für ein normhaftes Verhalten spricht. Für das Stadium I erhielten wir Kernlängen von 4—5 μ , für das Stadium III und IV 3—4 μ . So relativ diese ermittelten Zahlen sind, so können wir doch sagen, dass die untersten Werte des Stadiums I stets über dem untersten Wert der Synchroniestadien liegen.

Die Ausmasse der Zellverkleinerung lassen sich am einfachsten im Epithelium der *Appendices intestinales* nachweisen.

Wir fanden für den Fresslachs durchschnittliche Zellhöhen von 15—20 μ , für das Salmstadium 12—14 μ . Dieselben Werte gelten ebenfalls für den Laichlachs. Die Grössenreduktion, bzw. Längenreduktion der Zelle wird also im Maximum bereits auf dem Salmstadium erreicht.

Als relativ unwesentlich erweist sich die Sekretverteilung. Die einzelne Hauptdrüsenzelle ist beim Fresslachs mit Sekretkörnern stark angefüllt und nach dem Lumen des Drüsenschlauchs ausgeweitet. Das Lumen selbst ist stets gut sichtbar und niemals unbestimmt verwischt, wie BROWN dies beim schottischen Lachs beobachtet haben will. Das Drüsensekret ist, wie wir nachweisen konnten, ebenfalls in sämtlichen untersuchten Stadien reichlich vorhanden. Mit der Azanfärbung gelingt der Sekretnachweis der späteren Synchroniestadien nicht mehr so leicht wie beim Stadium I. Hingegen gelingt der Nachweis ausnehmend gut nach der Fixierung mit dem CHAMPY-Gemisch und der Osmierungsmethode nach KOPSCH-KOLATSCHOFF, bei welcher die Sekretgranula als gelblich durchscheinende Körner sichtbar werden. Auch in Hinsicht des massigen oder verminderten Vorkommens der Sekretgranula besteht zwischen den Extremstadien nur ein gradueller Unterschied.

Die Verteilung des Chromatins kennzeichnet sowohl die Kerne der Drüsenzellen wie die Kerne der Epithelzellen zu allen Zeit-

punkten gleichartig. Ein Chromatinschwund kann nicht beobachtet werden.

Ein weiterer, ebenfalls für alle Stadien unverändert geltender Tatbestand betrifft die Verteilung der Leukozyten, welche im Magen-, Darm- und Gallenblasenepithel regelmässig vorhanden sind und meist zwischen zwei Epithelzellen in der Nähe der Zellbasis liegen. Ihr auffallend reichliches Vorkommen und ihr vor allem unverändertes Verhalten muss besonders hervorgehoben werden, nachdem man lange Zeit geglaubt hat, dass diese Zellen während der Epithelveränderung einen Schutz gegen die Tätigkeit der Bakterien im synchronischen Darm bilden.

Der Vollständigkeit halber erwähnen wir noch den gelungenen Nachweis einer weiteren Zellform, welche im Epithel regelmässig vorkommt, mit unserem Problem zwar in keinem Zusammenhange steht, aber von allgemeinem Interesse sein dürfte. Es handelt sich um die Zellkategorie, die M. PLEHN bei der Forelle nachgewiesen hat. Wir konnten diese beim Lachs, den Felchen und sämtlichen untersuchten *Salmo trutta*-Arten als salmonidentypisches Merkmal feststellen. Es handelt sich um isoliert stehende Drüsenzellen, welche knospenartig zugespitzt unter dem Kutikularsaum endigen und sich im ganzen Mitteldarmepithelium in zufälliger Verteilung finden. Nach dem Darmlumen zu kann man öfters ein aus der Zelle ausgetretenes Sekrettröpfchen erkennen.

Dieser isoliert stehende Zelltyp findet sich auch im Epithel der Gallenblase und ist also nicht auf den Darm im engeren Sinne beschränkt. Über die Bedeutung dieser Zellen war nichts näheres zu ermitteln. Wir konnten nur feststellen, dass auch sie kein stadienverschiedenes Verhalten aufweisen. Färberisch sind sie ausserordentlich schwierig darzustellen, da mit Ausnahme ihres sehr stark färbenden Kernes weder das Cytoplasma noch irgend ein Zellinhalt färbbar ist.

Einzig zu Lichtgrün scheint die Zellbasis eine schwache Affinität zu besitzen. Nach sämtlichen von uns angewandten Fixierungen war der Zellinhalt nur durch Lichtbreungsverhältnisse einigermaßen zu verfolgen. Er scheint aus kristalloiden, nadelartigen Gebilden zu bestehen, welche in der Regel vom basal liegenden Kern an durch die ganze Zelle hindurch laufen, um unmittelbar vor dem Zellapex zu endigen. Die farblosen Gebilde können 2 bis 3,5 μ messen und sind zweifellos länger als die von

PLEHN bei der Forelle vermittelten kurzen « Stäbchen ». Ferner haben wir auch bei Bach- und Seeforellen Zellbilder gefunden, die stärker an den Lachs erinnerten als die von PLEHN gezeichneten « Stäbchendrüsenzellen ».

Überblicken wir nochmals zusammenfassend die auffällig unveränderten Strukturen des Epithels des Magen-Darmkanals und der Magendrüsen, so ergibt sich folgendes Bild:

Unverändert bleibt die Fähigkeit der Schleimproduktion in den Magenepithelzellen. Ebenfalls der Kerntypus sämtlicher Zellen. Unverändert die Leukokystenverteilung wie auch die Chromatinverteilung. Die funktionellen Verschiedenheiten bei den schleimproduzierenden Becherzellen sind nur gradueller Natur. Dasselbe gilt für Verkleinerung der Drüsenzellen.

Aus allem Bisherigen sehen wir, dass die Veränderungen der innersten Darmschicht ausserordentlich gering sind und dass die Untersuchungen über das Epithelverhalten zu einem völlig anderen Ergebnis geführt haben, als man zunächst erwartet hat. Wir werden in einem späteren Kapitel ausführen, dass dieses für die übliche Fragestellung negative Resultat eine positive Bedeutung erhalten hat. Bevor wir aber aus den geschilderten Tatsachen Schlussfolgerungen ziehen dürfen, möchten wir im folgenden diejenigen Verhältnisse betrachten, welche mit dem „Schrumpfungsprozess“ zusammenhängen und welche in erster Linie die Kontraktion der Magen- und der Darmwand betreffen. Die von früheren Forschern hervorgehobenen wichtigen Unterschiede zwischen dem Verdauungskanal von Fresslachs und Laichlachs beruhen im wesentlichen auf den quantitativen Veränderungen der Darmschichten, mit anderen Worten, auf dem funktionellen Spielraum, den die Struktur, d. h. die Architektur der Darmwand, für Kontraktion und Dilatation gewährt.

In neuerer Zeit haben verschiedene Anatomen, so vor allem GOERTLER (1935) die Frage der Darmwandfunktion aufgegriffen, um ihr Strukturgefüge unter einem ganzheitlichen Gesichtspunkte zu analysieren. Ein Darm, bei dem wie beim Lachs extreme Leistungsgegensätze die Norm sind, ist für eine derartige Untersuchung besonders geeignet. Es handelt sich jetzt darum zu untersuchen, in wiefern dieselben strukturell verankert sind.

Der Schichtenaufbau des Salmonidendarmes ist in den groben Zügen hinlänglich bekannt, sodass wir uns auf ergänzende Mitteilungen beschränken können. Hingegen ist der besondere Charakter der Korrelation der einzelnen Schichten niemals gewürdigt worden, wenn sich auch eine Anzahl von Forschern mit einer speziellen bindegewebigen Modifikation, dem sogenannten „*Stratum compactum*“ (OPPEL) befasst hat.

d) Gesamtstruktur und Schrumpfung des Darmes.

Die Schicht des „*Stratum compactum*“ verdient in der Tat unsere besondere Aufmerksamkeit. Sie ist bei allen Salmoniden deutlich ausgebildet, beim Lachs am auffallendsten entwickelt und, wie wir sehen werden, für die Gesamtstruktur des Darmes die eigentliche Grundlage, weshalb wir sie hier ins Zentrum der Betrachtung rücken müssen. Während sie bei sämtlichen von uns ebenfalls untersuchten *Salmo trutta*-Arten als einfaches, gleichmässig verlaufendes Band in der Submucosa liegt und wenige faserige Ausläufer ins unter und über ihr liegende Retikulum entsendet, ist dieselbe Bildung beim Lachs ausserordentlich faserig verzweigt und überdies kompliziert gebaut.

Die Schicht wurde bekanntlich von OPPEL in speziell struktureller Hinsicht als kompakte Schicht bezeichnet. Sie trägt jedoch den Namen „*Stratum compactum*“ nicht ganz zu Recht, da es uns gelungen ist, mit der Färbungsmethode nach FOOD, wie mit der WOLKONSKY-Färbung, eine feine Faserstruktur der ganzen Bildung nachzuweisen (siehe Abb. 21).

Typisch für diese reticuläre Schicht ist die ausserordentliche Armut an Kernen, hingegen nicht die Strukturlosigkeit, wie OPPEL und später GREENE angenommen haben. Die Abbildung macht mit den hauptsächlichsten morphologischen Eigentümlichkeiten dieser Bildung bekannt. Zunächst noch einige Angaben über die chemische Natur dieser Schicht. ARCANGELIS hat (1923) geglaubt, die elastische Natur der Fasern des „*Stratum compactum*“ mit der Orcein-Methode nachgewiesen zu haben. Neuerdings hat nun PLENK im Handbuch für mikroskopische Anatomie die kollagene Fasersubstanz bei Forellen ausser Zweifel gestellt. Wir selber haben mit einer Anzahl sich vorteilhaft ergänzenden Methoden beim Lachs, der Bach- und Seeforelle wie auch bei Felchen

den kollagenen Charakter dieser Bindegewebsfasern nachgewiesen (siehe Abschnitt Technik, ferner R. BAECKER 1940).



ABB. 21.

Struktur des „Stratum compactum“ = Stratum fibrosum. Die parallel verlaufenden, kollagenen Fibrillen zeigen bündelweise eine verschiedene Anordnung.

des stark ausgebildeten, bindegewebigen Gerüsts der Muscularis und Serosa ist ein Beweis dafür, dass der ganze Bindegewebskörper der Darmwand in dieser Schicht sein zentrales Lager besitzt (vergl. Abb. 22).

Interessant ist in dieser Hinsicht ein Vergleich zwischen Magen und Darm. Die Schicht durchzieht ebenfalls die ganze Magenwand in relativ dünner Ausbildung wie bei den Forellendärmen. Da aber eine starke und bindegewebig durchzogene Muscularis mucosae im Magen vorhanden ist, kommt ihr innerhalb der Magenwand eine weniger dominierende Bedeutung zu.

Bekanntlich sind die kollagenen Fasern an und für sich nur wenig dehnbar, eigentlich undehnbar, sodass die enorme Dehnung bezw. Zusammenziehung der ganzen Schicht einzig durch die spezielle Anordnung der Fibrillen erreicht werden kann. Für die Herstellung von einwandfreien Darmschnitten erweist sich diese Schicht nicht

Die Schicht selbst besteht im Mitteldarm aus einem Hauptkörper und aus zwei stark durchbrochenen Lamellen, welche direkt der Muscularis und der Tunica propria anliegen nebst einem System von faserigen Ausläufern, welches mit dem übrigen Retikulum verflochten ist. Die Verankerung dieses verdichteten Bindegewebes einerseits im lockeren Netzwerk des Faltenstromas und andererseits innerhalb

sonderlich geeignet. Selbst in den Fällen, wo sämtliche Darmschichten in lückenlosem Zusammenhang stehen, wo also auch das retikuläre Bindegewebe im vollständigen Zusammenhang mit unserem verdichteten Bindegewebskörper geblieben ist, lässt sich das wellige Band des „Stratum compactum“ nicht ohne weiteres gleichmäßig ausdehnen. Diese Tatsache ist aufschlussreich für das Verhalten dieser Schicht im allgemeinen. Wir konnten nämlich feststellen, dass diese Wellung auf bindegewebiges Überschussmaterial zurückzuführen ist (Abb. 23). Selbst im

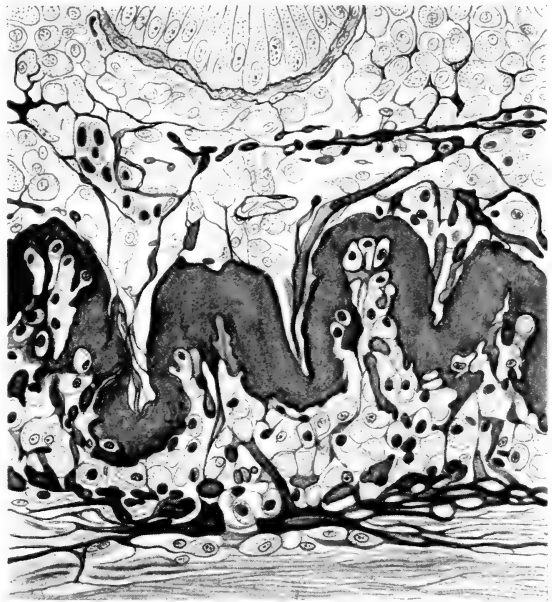


ABB. 22.

Querschnitt durch eine Appendix des Salms. Die Abbildung zeigt die Verankerungsfasern des Retinaculum und die Verteilung der Körnerzellen.

Stadium I, also zu einem Zeitpunkt, wo die Darmwand und die strukturell identischen Appendices oft maximal ausgedehnt sind, verläuft der Hauptkörper dieser Schicht niemals vollständig gestreckt. Der typisch wellige Verlauf kann auf sehr leichte Weise künstlich gesteigert werden durch Fixierungsmittel, welche starke Schrumpfungerscheinungen befördern. Mit dem CHAMPY'schen Gemisch kann das sonst stark gedehnte Bindegewebsband des Fresslachs zur starken welligen Stauchung gezwungen werden, wie dies für die Synchroniestadien typisch ist. Wir sehen aus diesem Versuch, dass die spezielle Struktur eine mechanisch gesetzmässige Kontraktion der Darmwand ermöglicht.

Auf breitester vergleichend histologischer Grundlage hat R. BAECKER (1939), wie wir eben erst zur Zeit der Drucklegung dieser Arbeit zur Kenntnis nehmen können, die in Frage stehende

Grenzschicht analysiert und in struktureller Hinsicht als „*stratum fibrosum*“ neu definiert. Von einer generell gültigen funktionellen Deutung hat BAECKER absehen müssen. Der Autor neigt aber zur Auffassung — die wir hier grundsätzlich teilen — dass die funktionelle Bedeutung dieser Struktur in einer Sicherung gegen zu grosse Dehnung oder sonstige mechanische Beanspruchung des Organs (Schutzfunktion) zu sehen sei. Die Schicht verbindet, wie



ABB. 23.

Querschnitt durch die Laichlachsdivertikel. Das gewellte Band des Retinaculum mit der typischen Verteilung seines Überschussmaterials während der extremen Schrumpfungphase.

wir gezeigt haben, die Mucosa mit der Muscularis und Serosa und stellt also nicht bloss eine verstärkte Basis der Propria dar. Wir schlagen deshalb vor, in Zukunft diesen funktionellen Sachverhalt mit in die Bezeichnung aufzunehmen. Die früher verwendeten Begriffe „*Stratum elasticum*“, „*Stratum compactum*“, sind als unzulänglich aufzugeben, da sie — wie auch BAECKER nachweist — nicht einmal den vorliegenden strukturellen wirklichen Verhältnissen entsprechen. Der neue Begriff von BAECKER „*Stratum fibrosum*“ ist für die Fälle anzuwenden, bei denen auf eine funktionelle Deutung verzichtet werden muss.

Die bandartige Schicht lässt sich beim Lachs in ihren bindegewebigen Ausläufern bis in die Ringmuskulatur und Serosa einerseits und bis zum Epithel andererseits verfolgen. Sie bildet, da sie in der Muscularis verankert ist, ein eigentliches „Halteband“ der Schleimhaut, das mit „Retinaculum mucosae“ vorteilhaft zu bezeichnen ist.

Die Untersuchung des Retinaculum mucosae auf seine funktionelle Bedeutung kann beim Lachs besonders gut durchgeführt werden, da der aktive und passive Darmzustand in dieser Korrelationsstruktur deutlich sichtbar wird. Während des Schrumpfungsprozesses der Darmwand ist die Struktur dieses Bindegewebe-körpers von uns am klarsten erfasst worden. Wir versuchen deshalb, ihre Bedeutung für den Synchroniezustand darzustellen.

Die Schicht setzt der stark kontrahierten Muscularis, dadurch dass sie diese zunächst in einer dünnen Lage nach der Submucosa hin abschliesst, einen gewissen Widerstand entgegen, der durch den nach innen sehr bald folgenden Hauptkörper des eigentlichen Retinaculums verstärkt wird. Dieser Sachverhalt ist ohne weiteres aus der Tatsache der regelmässig eingezogenen Falten des Retinaculums und vor allem auch durch die Beibehaltung eines restlichen Darmlumens zu ersehen. Das Lumen schwindet selbst in den maximal kontrahierten Divertikeln nie vollständig, sodass die Epithelien nicht einfach miteinander verkleben, wie dies für den synchronischen Aaldarm, dem ein Retinaculum fehlt, von SCHNACKENBECK (1934) beschrieben worden ist. Das Kontraktionsbild der Darmwand ist weitgehend durch die regelmässige Wellung des Retinaculums zu kennzeichnen. Tunica propria und Submucosa können sich nicht einfach ineinander schieben, sondern werden in im Querschnitt konzentrischer Verschiebung des Retinaculums in regelmässiger Anordnung zusammengerückt. Die Korrelationsarbeit des Retinaculum mucosae kann aber noch weiter im einzelnen nachgewiesen werden.

Der sogenannte Schrumpfungszustand des Stadiums IV ist verglichen mit demjenigen des Stadiums III nicht mehr auffallend gesteigert, d. h. die wellige Ineinanderraffung des Retinaculums wird nicht unbegrenzt fortgesetzt, sondern erreicht bald denjenigen Stabilitätszustand, von dem aus die spätere Dilatation wieder vollzogen wird. Die Kontraktion des Retinaculums erfolgt auffallend gesetzmässig, indem die Schicht einen Mäanderverlauf

zeigt, und zwar so, dass die alternierenden „Wellenberge“ und „Wellentäler“ selber wieder unter sich leicht gefaltet sind. Das ganze Band wird durch diese sekundären kleineren Wellungen ausserordentlich zusammengezogen, ohne aber ganz zusammengepresst zu werden. Dieser komplizierte Schrumpfungstyp wird überdies unterstützt durch die Anordnung der kollagenen Fibrillen, die, wie die Abbildung 24 zeigt, nur teilweise parallel verlaufen. In der Regel kreuzen sie in verschiedenen Richtungen und sind selbst in welliger Anordnung im Retinaculum verteilt.

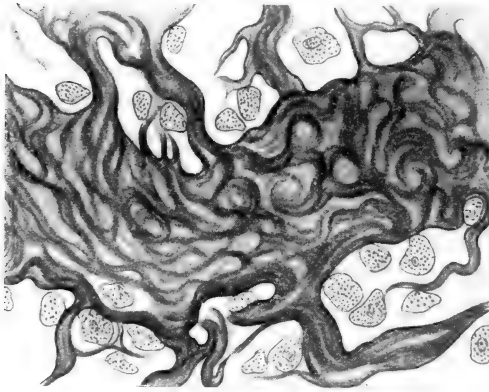


ABB. 24.

Schnitt durch eine Retinaculumpartie mit wellig und spiralg verlaufenden kollagenen Fibrillen.

Die folgende halbschematische Abbildung 25 zeigt noch eine weitere Tatsache, die den Korrelationscharakter unserer Schicht verdeutlicht. Wir haben bereits darauf hingewiesen, dass das Retinaculum selbst in sich gegliedert ist. Die Abbildung zeigt deutlich, dass zwei dem massigen Hauptkörper der Schicht vergleichbare und ihm ähnliche Bindegewebsverdichtungen ausgebildet sind. Das gegen die Tunica propria liegende Schichtniveau wie auch das an die Muscularis heranreichende Niveau des Retinaculums sind in ihrer Mächtigkeit ausserordentlichen Schwankungen unterworfen. Immer aber, selbst wenn sie kaum mehr als zusammenhängendes Niveau auftreten, kann in diesen Stellen konsolidiertes Bindegewebe beobachtet werden. Von besonderem Interesse ist hier der Vergleich mit dem Querfaltendarm und mit der Bildungsform des Retinaculums innerhalb der Wand des Darmendes. Die Schicht hat dort nicht nur neben dem Hauptkörper schwächere „Nebenbänder“ ausgebildet, sondern sie ist in mehrere, fast gleichmässige Lamellen von dichter Anordnung aufgespalten. Der in diesem Darmabschnitt vorkommende Typus des Retinaculums erinnert an die entsprechende Schicht, wie sie bei *Barbus plebeius* durch ARCANGELIS beschrieben worden ist.

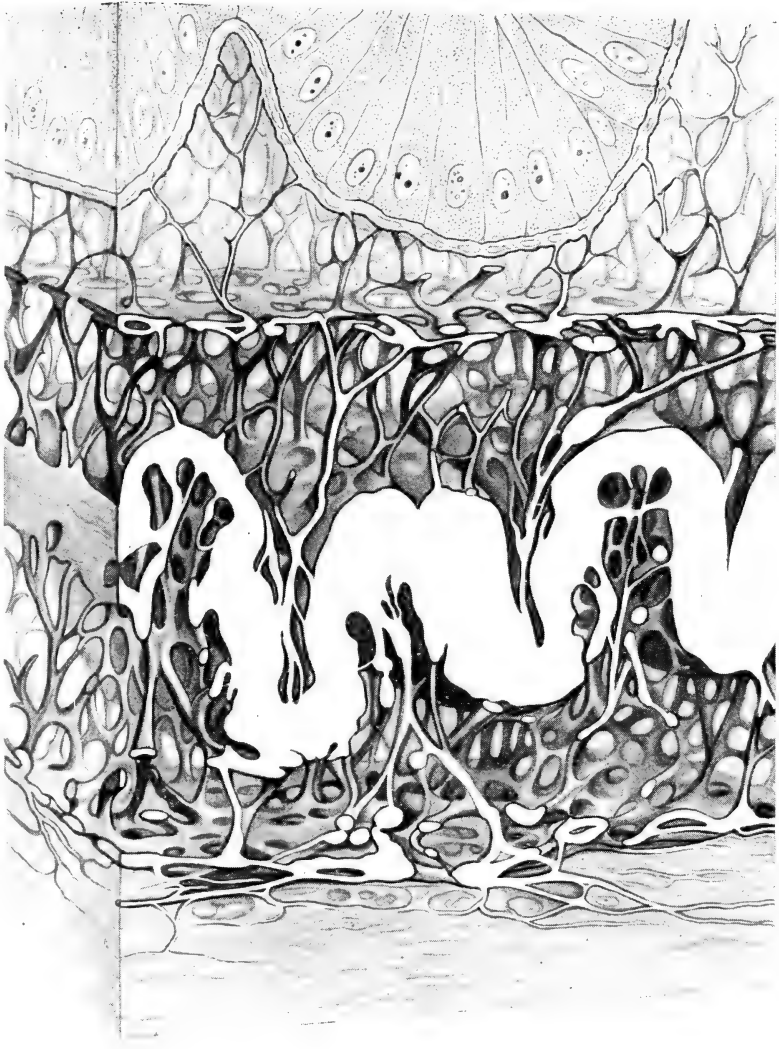


ABB. 25.

Blockdiagramm des Retinaculum mucosae. Über und unter dem eigentlichen Retinaculum sind die zwei Verdichtungs- und Verankerungsniveaux zu erkennen. Subepithelial ist das feine Bindegeweberetinaculum typisch und supramuskulär die enge Verflechtung von Retinaculumniveau und Ringmuskulatur zu sehen.

(Neuere Beispiele siehe BAECKER). Die Neigung des Retinaculums, in parallel verlaufende Lamellen aufzuspalten, spricht für den Grundcharakter dieser Bildung, nämlich innerhalb des einfachen

Retinaculum verschiedene Verdichtungs-niveaus herauszubilden. Auffallend ist der mannigfaltige Wechsel des Schichtcharakters je nach der besonderen Region des Magendarmkanals beim Lachs (vergl. Abb. 26 und 27).

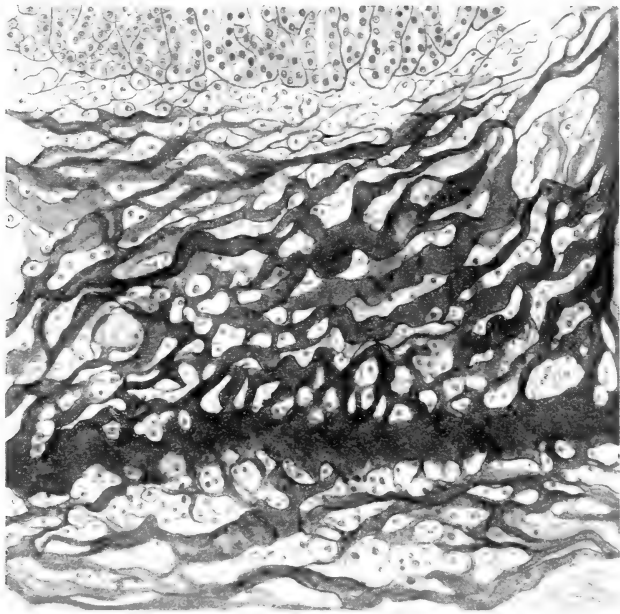


ABB. 26.

Querschnitt durch den Magen. Die stark entfaltete Magenschleimhaut, wie auch die durch die Querfalten ausgezeichnete Schleimhaut des Darmes erfordern eine Verstärkung der Tunica propria und der Submucosa. Das Retinaculum mucosae zeigt an solchen Stellen Aufspaltung in mehr oder weniger parallel verlaufende Lamellen.

Sehr deutlich zeigt sich der Zusammenhang von Struktur und Funktion im Querfaltenteil des Mitteldarmes, dessen Darmwand eine besondere bindegewebige Verstärkung enthält. Gegenüber der Pars appendicularis und dem Dünndarm ist der letzte grössere Darmabschnitt durch 9--12 mächtige Querfalten, welche zum Teil besonders in der mittleren Region dieses Darmabschnittes Anastomosen bilden, ausgezeichnet. Diese Querfalten verlangen, um den besonderen Anforderungen des Darmendes entsprechen zu können, eine massivere bindegewebige Grundlage, d. h. ein verstärkteres

und solideres Bindegewebegerüst. Wir haben bereits festgestellt, dass sich zwischen den einzelnen Fächern der Querfalten auf den früheren Stadien andauernd grosse Kotmengen befinden und dass ferner gerade dieser Querfaltendarm von allen Darmabschnitten am längsten seinen Ausdehnungszustand beibehält. Während nun in den Querfalten der freien Darmregionen das Retinaculum in die mittlere Hauptlamelle und die beiden nach dem Epithel und der Muscularis hinziehenden Nebenlamellen gegliedert ist, so ist das

Retinaculum des Querfaltendarms auffallend verändert. Über der Hauptlamelle, dem Retinaculum im engeren Sinne, also zwischen ihrer Ausbildung und dem Epithel, liegen nun 2—3 oft gleichwertige Nebenlamellen, die stark an die „mehrschichtigen Stratumbildungen“ erinnern, wie sie bei Hechten beschrieben

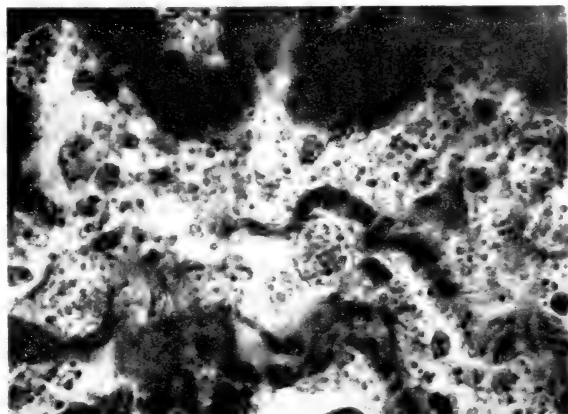


ABB. 27.

Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes des Darmendes mit für diese Region typischer Gliederung des Retinaculums.

worden sind. Die grossen, von Muskulatur freien Querfalten, welche äusserst stabile Strukturen darstellen, erheben sich auf einer submukösen Grundlage von besonders konsolidiertem Bindegewebe. Verglichen mit dem übrigen Darm, ist das Retinaculum des Querfaltendarms verstärkt, d. h. versteift entsprechend der besonderen Leistung des „Kotdarmes“. Auch innerhalb der Magenwand sehen wir eine entsprechende lokale Umkonstruktion des Retinaculums. Dasselbe ist dort fast vollständig auf die Mittellamelle beschränkt, da in dieser Region eine Muscularis mucosae ausgebildet ist von hohem Korrelationswert zwischen Muskulatur und Mucosa, wodurch eine weitere Gliederung des Retinaculums überflüssig wird.

Die Verdickung des Retinaculum mucosae während der Synchroniestadien hat folgenden zahlenmässigen Ausdruck gefunden: die

Schicht welche in den Appendices des Statiums I in mittlerer Breite 11—12,5 μ misst, erhält auf Stadium III und IV 13—14,5 μ . Auch hier kann der äusserste Grenzwert des Verhaltens der Darmwand bereits auf dem Salmstadium erreicht werden. Ein Beweis dafür, dass die Darmwand eine gewisse Kontraktionsgrenze, die vor dem Endzustand der Laichlachs-Synchronie erreicht wird, beibehält.

Besonders instruktiv ist für die Einsicht in den Zusammenhang von Struktur und Leistung der Vergleich von Gallenblase und Darm. Die Wand der Gallenblase stimmt in Hinsicht der Mannigfaltigkeit der Strukturelemente mit der Darmwand überein, nicht aber in der Art der Verteilung und Ausbildung der entsprechenden Strukturen selbst, sodass ein Vergleich zwischen beiden Organen aufschlussreich ist für die Bedeutung unserer bindegewebigen Modifikation, da in der Gallenblasenwand kein Retinaculum ausgebildet ist.

Es zeigt sich nun auch, dass in ihr typische Unregelmässigkeiten im Kontraktionsablauf auftreten, die nur zum Teil mit der speziellen Form der Blase erklärt werden können. Die Mucosa der Gallenblase ist mit der Muscularis durch einen unregelmässigen Bindegewebskörper verbunden. Da die Gallenblasenmuskulatur selbst nicht in regelmässige Muskellagen von rings und längs verlaufenden Fasern gegliedert ist, sondern aus einer locker angeordneten Muskulatur besteht, welche von bindegewebigen Strängen durchzogen ist, so ist auch ihre Kontraktion eine unregelmässige. Das kollagene Bindegewebe dieser Fibromuscularis macht den Eindruck eines vollkommen aufgelösten und diffus verteilten „Retinaculums“. Die Wand der Gallenblase ist somit fast gar nicht in deutliche Schichten geordnet, da Muskulatur und Bindegewebe in der Mitte der Blasenwandung vollständig verflochten sind. Die Kontraktion der Muskulatur zieht deshalb auch den Bindegewebskörper direkt in Mitleidenschaft, ohne dass feinere Übergänge und Korrelationen dieser Strukturen stattfinden. Dies zeigt sich deutlich daran, dass die Epithelfalten zufällig und unregelmässig sind. Wir kommen in einem Spezialkapitel nochmals auf die besonderen Verhältnisse der Gallenblase zu sprechen, wenn der Schrumpfungsprozess der Gallenblase im Stadienzusammenhange dargestellt wird. Hier kommt es uns nur auf den Vergleich von Darmwand und Gallenblasenwand an.

Die Schrumpfung der Darmwand erweist sich als ein Prozess von feinsten Korreliertheiten der einzelnen Schichten. Der komplizierte Bau des bindegewebigen Gerüsts der Darmwand gestattet eine gesetzmässige Schrumpfung. Die Muskulatur, welche, wie unsere Messungen ergeben haben, einen beträchtlichen Anteil an der Kontraktion der ganzen Darmwand hat, wirkt über das Bindegewebe hinweg im besonders feiner Abgestimmtheit. Wir heben nochmals hervor, dass die Darmwand als Ganzes betrachtet werden muss. Es hat sich gezeigt, dass das Bindegewebe auch ausserhalb der Muscularis, in der eigentlichen Subserosa die Neigung zu ähnlichen Verdichtungen hat, wie wir sie vor allem in der Submucosa kennen gelernt haben. Auch diese äusserste Bindegewebseinrichtung steht mittels starker strangartiger Ausläufer mit dem inneren Muscularisniveau des Retinaculum in Verbindung.

Das Retinaculum mucosae ist letzten Endes, wie wir sehen, keine isolierte Struktur innerhalb der Darmwand, sondern stellt das Zentrum des gesamten Bindegewebssystems dar. Diese Einrichtung gewährt dem Darmkanal die Möglichkeit, auch bei andauernder maximaler Kontraktion während der Synchronie einen Zustand beizubehalten, von dem aus der Fresszustand unschwer und auf direkte Weise wieder erlangt werden kann. Wir wollen selbstverständlich nicht behaupten, dass in dieser Einrichtung die einzige Voraussetzung für das Synchronieverhalten des Darmkanals liege; doch darf nochmals hervorgehoben werden, dass das Retinaculum mucosae mithilft, eine Normalversteifung der Darmwand zu garantieren.

e) Die Darmmuskulatur.

Die besondere Struktur des Bindegewebskörpers beim Lachs rechtfertigte die ausführliche Behandlung dieser Schicht und in gewissem Sinne deren Bevorzugung vor der Tunica muscularis, obwohl ja diese selbstverständlich durch starke Kontraktion den Schrumpfungszustand der Darmwand entscheidend bestimmt. Die Beobachtungen E. JACOBSHAGEN's, die er auch neuerdings (1937) wieder betont hat, dass nämlich durch Anpassung an die verschiedenen tonisierte Längs- und Ringmuskulatur des Darmes bei den Fischen die netzartig verbundenen und verstreichbaren Falten der meist dünnen Schleimhaut entstehen, konnten wir öfters bestätigen. Vor allem auch, dass durch starke Kontraktion der

Längsmuskulatur auch die Ringmuskulatur mit der Schleimhaut gestaucht und emporgefaltet wird. Aber wir legen Wert darauf, hervorzuheben, dass neben der aktiven Einrichtung der Muscularis das Bindegewebe ebenfalls gestaltende Eigenstrukturen enthält und nicht bloss solche der passiven Anpassung.

Wir haben bereits gesehen, dass die Muscularis stark kontrahiert ist, sobald keine äussere Nahrung mehr aufgenommen wird. Das von vielen Forschern erwähnte glasig-hyaline Aussehen der Darmwand beruht nun im wesentlichen auf der Verdichtung der Muskelfaser und ihres bindegewebigen Mediums. Es ist für den Lachsdarm, wie wir bereits erwähnt haben, eigentümlich, dass zwischen Rings- und Längsmuskulatur starke Bindegewebslager ausgebreitet sind, deren Fasern vorwiegend diagonal gekreuzt verlaufen. Die ebenfalls vorhin dargestellte verdichtete Bindegewebsstruktur der Subserosa erhöht den Eindruck der Kompaktheit der äusseren Darmschichten. Da zudem nur wenige Kerne innerhalb der kollagenen Fasern liegen, ist es möglich, von einem gequollenen hyalinen Charakter der Wandung zu sprechen, wie das sowohl von den amerikanischen, wie auch von den schottischen Forschern öfters geschehen ist. Diese Versteifung und Verdichtung der bindegewebigen Einrichtungen und der Muskulatur, neben der Tatsache der vollständigen Kotleere des Darmlumens und der hochgradigen Anämie der ganzen Darmwand sind Schuld, dass dieselbe ein aufgehelltes und glasig-durchscheinendes Aussehen erhalten hat. Möglicherweise erhöht auch die sehr gleichmässige Fettverteilung durch die ganze Darmwand hindurch diesen Eindruck. Die Darmmuskulatur zeigt aber in allen Stadien ein normales Verhalten. Besonders fällt auf, dass die peristaltischen Bewegungen auch im Stadium IV beim frisch getöteten Lachs deutlich zu verfolgen sind. Am stärksten zeigen sie sich am Quersfaltendarm. Die nachweisbare Welle beginnt etwa in der Mitte zwischen der Pars appendicularis und den ersten Quersfalten. Sie verläuft deutlich sichtbar bis zum Sphinkter der Anusmuskulatur.

f) Die Körnerzellen.

Eine Tatsache, die von allen Lachsforschern besonders hervorgehoben worden ist, betrifft die Wanderzellen innerhalb der Darmwand. Es zeigte sich nämlich, dass sämtliche Stadien der Atlantischen und Pazifischen Lachse besonders in der Gegend des

Retinaculum innerhalb der Submucosa eine starke Anhäufung von Körnerzellen („Mastzellen“) enthalten, die von BOLTON (1934) als histogene, basophil granulierte Wanderzellen erkannt worden sind. Wir selber konnten für den Rheinlachs den Nachweis erbringen, dass es sich bei diesen Zellen um dieselben Elemente handelt, wie bei den *Oncorhynchus*-Arten, eine Tatsache, welche für sämtliche von uns untersuchten Salmoniden ebenfalls gilt, so vor allem für Bachforellen, Seeforellen und Felchen. Für unsere spezielle Untersuchung ist eine Feststellung von Wichtigkeit: Wir haben, soweit es möglich war, genauere Schätzungen der Körnerzellen in allen Stadien vorgenommen und konnten feststellen, dass die scheinbare Zunahme dieser Zellen innerhalb einer beschränkten Zone einzig und allein auf die Kontraktion der Darmwand zurückzuführen ist.

Die Zellen selbst sind aber auch nicht auf die Region des Retinaculum im engeren Sinne beschränkt, sodass der Vorschlag von GREENE, von einem „Stratum granulosum“ zu sprechen, unpassend ist. Die Körnerzellen liegen innerhalb des ganzen Faltenstromas wie auch innerhalb der Submucosa und finden sich auch überall da, wo bedeutendere Bindegewebszüge die Muskulatur durchziehen. Wenige dieser Zellen konnten wir auch innerhalb der Subserosa feststellen. Hingegen sind sie gar nicht auf den Darm und Magen beschränkt, sondern finden sich, wie wir zeigen konnten, auch innerhalb der Wand der Gallenblase und im Schwimmblasengang. Auch in diesen Partien des Darmtraktes im weitesten Sinne zeigen sie dasselbe Bild. Sowohl die Körnerzellenverteilung wie auch das Strukturbild der Lymphozyten sind nicht geeignet, das Verständnis für das Phänomen der Synchronie irgendwie weiter zu fördern.

g) Die allgemeine Fettverteilung in der Darmwand.

Eine ähnliche Allgemeinerscheinung betrifft auch die Verteilung des Fettes innerhalb der Darmwand. Schon REDEKE (1900), VAN HERVERDEN (1908) und endlich GREENE (1912) haben im Oberflächenepithel des Magen-Darmkanals das Auftreten von Fettröpfchen nachgewiesen.

DAWES hat nun 1930 bei *Pleuronectes platessa* eine weit üppigere Verteilung des Fettes nachweisen können, indem er sowohl

im Oberflächenepithel selbst, wie auch in den Halszellen und Hauptdrüsenzellen feinere und grössere Fettröpfchen beobachten konnte. Dasselbe Phänomen hat BROWN beim schottischen Lachs erwähnt.

Unsere Fettfärbung mit Sudan III wie auch die durchgeführten Osmierungen beweisen, dass nicht nur das Epithel des Magens und des Darms, sondern auch die übrigen Schichten der Darmwand feinste Fettröpfchen-Infiltrationen enthalten. Besonders reichlich findet sich das Fett innerhalb der Tunica propria in der Nähe des Retinaculums und ferner im subepithelialen Bindegewebe der Falten. Hier liegen relativ regelmässig zerstreute, kleinere und grössere Fettzellen. Dieselben befinden sich aber auch direkt innerhalb der Muscularis. Das Retinaculum wird nur an denjenigen Stellen, wo es sehr verdünnt ist, von feinen Fettröpfchenreihen durchzogen. Es bildet also keineswegs eine unüberwindliche Schranke für das Fett, was übrigens auch, wie wir hier nachholen, gleicherweise für die Körnerzellen gilt. Die überaus feinen Fettröpfchen, welche in den Epithelzellen liegen, erschweren oft die Beurteilung der Verteilung von Fettzellen, Mitochondrien und Golgisubstanz. Interessanterweise infiltriert das Fett in feinsten Verteilung auch die Muskulatur und liegt dort den Muskelfibrillen direkt an. Auch diese letztere Tatsache gilt sowohl für das Stadium I wie für sämtliche Synchroniestadien. Bei Fixierung mit dem CHAMPY'schen Gemisch und bei nur viertägiger Osmierung nach KOPSCH-KOLATSCHJEFF, also nach einer Osmiumeinwirkung, bei der der Golgikörper noch nicht dargestellt wird, finden wir bereits regelmässig einige Granula der Körnerzellen selbst geschwärzt. Ein Beweis dafür, dass auch bei den Granula der histogenen Mastzellen Lipoide vorhanden sind.

Der genaue Transport des Fettes konnte nicht verfolgt werden. Für unseren Stadienvergleich ist zunächst nur die eine Tatsache wichtig, dass beim Stadium I innerhalb des Zytoplasmas der Epithelzellen reiche Fettröpfchenansammlungen vorhanden sind, während beim Stadium III und vor allem beim Stadium IV im Epithel nur noch wenige Fettröpfchen nachweisbar sind. Hingegen konnten wir für das Bindegewebe und die übrigen Darmschichten keinen bemerkenswerten Unterschied der Fettverteilung feststellen. Ein Vergleich mit den Verhältnissen der Felchen und Forellen zeigte, dass wir es hier mit einem salmonidentypischen Verhalten

zu tun haben. Möglicherweise handelt es sich hier sogar um ein gruppentypisches Verhalten, das für alle diejenigen Formen gilt, welche eine starke Fettnahrung aufnehmen. Weiter gelang uns der Nachweis, dass auch die Gallenblase in ihrer gesamten Wandung von Fettröpfchen infiltriert ist. Die Beteiligung der Gallenblase an der Fettablagerung ist von besonderem Interesse, weil ja das Fett in diesem Organ nicht auf dem direkten Nahrungswege eindringt. Die Tatsache dieses Fettvorkommens beweist wiederum die enge strukturelle und funktionelle Zusammengehörigkeit von Gallenblase und Darm.

h) Besondere Epithelveränderungen.

Das Kapitel des histologischen Bildes des Darmkanals während des Phasenwechsels kann nun noch abschliessend durch einige wenige Angaben über Veränderungen pathogener Art ergänzt werden. Diese liegen aber sämtliche ausserhalb der Norm, sodass ihnen nur ein rein akzidenteller Charakter zukommt.

In vier Fällen haben wir sowohl bei weiblichen wie bei männlichen Laichlachsen stark gerötete Afterregionen angetroffen. Die Abbildung 28 zeigt den Fall eines männlichen Lachses. Wir sehen einen Längsschnitt durch die Afterregion und können feststellen, dass das Epithel streckenweise fehlt. Die Abscheuerung der Zellen steht hier zweifellos im Zusammenhang mit der maximalen Konsolidierung der Bindegewebslamellen (Retinaculum-Schichtung), welche bis zur Basalmembran heranreichen und das darüberliegende Epithel am Ausweichen oder an einer regelmässigen Faltung verhindert. Es ist sehr wohl möglich, dass die Versteifung der festgewachsenen und an sich nur wenig beweglichen Afterzone solche Epitheldefekte begünstigt. Auch SCHEURING und GASCHOTT berichten in ihrer kurzen Mitteilung, über das Verhalten des Darms beim laichenden Rheinlachs, von einem ähnlichen Fall. Auch bei diesem Exemplar war das Epithel des äussersten „Enddarms“ (präanales Darmende!) teilweise abgeschiefert. Die Epitheldefekte waren bei allen Exemplaren nur auf streng umschriebene Stellen beschränkt und in der Umgebung der „degenerativen“ Zone fand sich nie eine Entzündung. Die etwas verallgemeinerte Behauptung SCHEURING's, fast jeder Darm zeige an verschiedenen Stellen eng umschriebene Gewebsnekrosen, kann in diesem Umfange jedenfalls nicht aufrecht gehalten werden. Wir fanden bei unserem reichen

Material nur höchst selten solche Veränderungen und verweisen auf deren Besprechung im Kapitel über die bisherigen Auffassungen des Darmverhaltens.

Hingegen zeigten sich in drei Fällen, bei zwei weiblichen und einem männlichen Laichlachs am präanaln Darmende 1—2,5 cm lange und 0,5 cm breite ovale Schleimhautpolster, welche 0,3—0,5 cm hoch über das sonst in dieser Region glatt verstreichende Relief der Mucosa hinausragten (siehe Abb. 29).

Ein Schnitt durch diese Bildung zeigt eine enorme Wucherung des Epithels, welche aber aus völlig normalen Zellen besteht. Neben den Epithelzellen waren hier auch Becherzellen vertreten, und zwar in der Häufigkeit, wie sie dieser Region auch normalerweise zukommt. Die Epithelwucherungen erinnerten an verwandte Bildungen bei der Gallenblase, die später besprochen werden und ebenfalls durchaus normale Neubildungen darstellen.

2. Die Wandlungen des Golgikörpers.

Da der Golgi-Körper in gewissen Sekretionsstadien der Epithelzellen der Magenschleimhaut in typischer Weise auftritt, war es anzunehmen, dass die betreffende Bildung beim Lachs Aufschluss bringen könnte über den eigentlichen funktionellen Zustand des Verdauungskanalns. Zudem setzen uns ja der extreme Phasenwechsel und die Stadienfolge in die Lage, einen möglichen aktiven von einem entsprechend passiven Zustand des Golgi-Körpers und des Golgi-Feldes besser zu unterscheiden. Die Resultate, welche häufig bei experimentellen Hungertieren gewonnen worden sind, dürfen vielleicht nicht restlos für den typischen Gestaltwandel des Golgikörpers während eines völlig normalen Lebensprozesses genommen werden. So stellt denn der Lachs ein einzigartiges Material dar zur Entscheidung des natürlichen Golgikörperverhaltens in räumlicher und in zeitlicher Hinsicht. Der folgende dieser Frage gewidmete Abschnitt beschränkt sich in der Hauptsache auf die gestaltliche Beschreibung des Golgikörpers selbst und berührt die Frage der Sekretbildung, welche begreiflicherweise die meisten Spezialisten beschäftigt, nicht näher. Verteilung und Vorkommen der Sekretgranula wird ebenfalls nicht dargestellt. Im Zentrum der Untersuchung steht einzig die typische Erscheinung und Veränderung des Golgikörpers während des Phasenwechsels. Die Golgi-Substanz liegt, wie wir vorausschicken möchten, bei allen



ABB. 28.

Mikrophotographie eines Längsschnitts durch die Afterregion bei einem ♀ Laichlachs. Oben links ist ein isoliertstehender Epithelkomplex zu erkennen. Das übrige Epithel ist abgeschilfert über den ausserordentlich dicht liegenden Bindegewebslamellen des Retinaculum. Unten links sind eingekapselte Nematoden zu sehen.

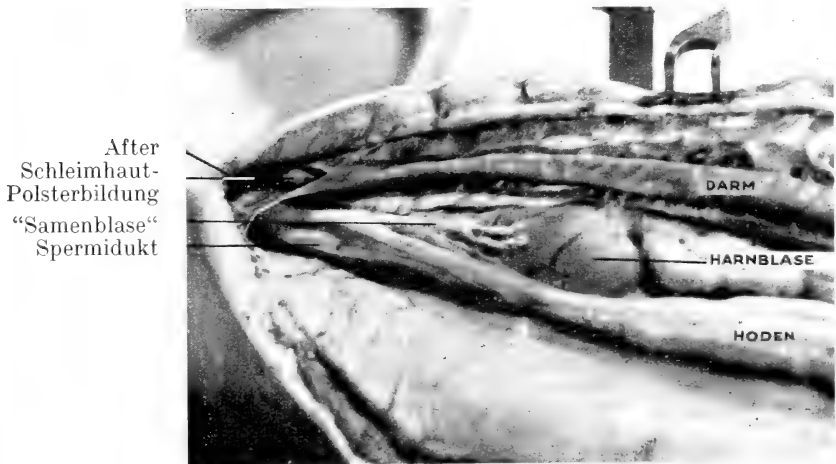


ABB. 29.

Stadium IV.

Situs der kaudalen Leibeshöhle beim ♀ Laichlachs. Im angeschnittenen, präanaln Darmende ist eine Epithelwucherung als erbsengrosses Gebilde zu erkennen.

untersuchten Stadien über dem Kern und behält in ihrer hauptsächlichsten Partie, die dem Zellkern nahe liegt, zu allen Zeiten dieselbe Stelle inne.

Die Form des Golgi-Körpers variiert je nach der Lage der Zellen manchmal ganz beträchtlich. Es scheint sich dabei um allgemein fischtypische Verhältnisse zu handeln, da M. ROGOSINA bei *Acipenser ruthenus*, einem Ganoiden, zu fast übereinstimmenden Resultaten gekommen ist. Der Golgi-Körper zeigte in den tieferliegenden Zellen der Pylorus-Krypten ein kompakteres Aussehen und war ein schleifenartig verschlungenes Fadengebilde. In den höher liegenden Zellen der sekundären Seitenfalten und des Falten-scheitels war die Golgi-Substanz bedeutend weniger dicht und länglich ausgezogen, ein Sachverhalt, der bei Stör und Lachs grosse Übereinstimmung zeigt.

Auf Seite 355 bildet ROGOSINA eine Epithelzelle des Kryptenbodens ab mit sehr kompakten und vollständig ringförmig geschlossener Golgi-Substanz. ROGOSINA vermutet, das betreffende Golgibild stelle den typischen Ruhezustand der Zelle dar. Wir werden später sehen, dass diese Auffassung zu Recht besteht und auf Grund der beim Lachs gefundenen Verhältnisse unschwer zu begründen ist. Beginnen wir mit dem Anblick, welchen der Golgi-Körper auf Stadium I bietet. Abgesehen von den oben erwähnten örtlichen Verschiedenheiten, die uns nicht weiter interessieren, da nur das Stadiotypische des Golgi-Körpers hervorgehoben wird, zeigen alle Zellen der Fressphase die osmiophile Substanz in der Längsachse der Zellen ausgezogen. Die Verteilung der geschwärzten Granula im gesamten Golgi-Felde und am Zellapex ist, wie die Abbildung 30 zeigt, nur im Zusammenhange mit den Fadenbildungen der Golgi-Struktur zu verstehen. Der Golgi-Körper ist stellenweise vollständig in feine Tröpfchen und Stäbchen aufgelöst, welche in längeren und kürzeren Kettenbildungen offenbar der Zellwandung anliegen und gegen das innere Zellende hinziehen, indem sie einen becherartigen, im Inneren der Zelle liegenden Raum zu umgeben scheinen. Es zeigte sich, dass die durch Osmiumsäure geschwärzten Bildungen der Zelle von überaus verschiedener Form sind und nicht ohne weiteres auf Grund der Imprägnierung zum eigentlichen Golgi-Körper gezählt werden dürfen. Die Substanz des Golgi-Körpers kann in vielen Fällen den obersten Abschnitt der Zelle vollständig ausfüllen und dann den Eindruck einer zufällig

verstreuten Tröpfcheninfiltration verursachen. Auch ROGOSINA hat beobachtet, dass in den Epithelzellen der oberen Hälfte der sekundären Falten, der Faden, welcher ihren sogenannten „Golgi-Apparat“ bildet, immer dünner werde und stellenweise einzelne knotenartige Verdickungen zeige, die zum Teil den Eindruck von freiliegenden Körnchen machen. Ähnliche Verdickungen sind ebenfalls typisch für den Lachs und finden sich auf allen Stadien des nachweisbaren Golgi-Körpers.

Abbildung 31 stellt die Epithelzelle einer hochliegenden sekundären Pylorusfalte dar und verdeutlicht den Zusammenhang von Golgi-Faden und Golgi-Granula. In der Nähe des Zellkerns liegt in horizontaler Lage eine Schleife von osmiophiler Substanz, die spiralig geringelt ist und einen auffallend in sich geschlossenen Charakter hat. Gegen die Zellwandung hin und bis zum Zellapex verlaufend finden wir aber eine Anzahl solcher Tropfenfäden, welche nicht eingerollt sind, sondern offen in der Zellachse ausgerichtet liegen.

In Fortsetzung der typischen Golgi-Struktur, die zusammenhängend ist, treten Granula auf, welche direkt daraus hervorgehen scheinen. Im Unterschied zu den Epithelien von *Acipenser ruthenus* zeigen die betreffenden Zellen beim Lachs nur wenig stäbchenförmige Zellstrukturen, welche von ROGOSINA als Chondriosomen erkannt worden sind. In unserem Falle sind die betreffenden Zellstrukturen in der Regel tröpfchenförmig und bedeutend spärlicher vorhanden. Mit der Form des Golgi-Körpers wechselt



ABB. 30.

Stadium I.

Epithelzellenserie der Pylorusregion beim Fresslachs mit der Golgisubstanz im Ausbreitungszustand.

je nach dem Abschnitt seines Vorkommens die Zahl der übrigen osmiophilen Komponenten ebenfalls. Dieselben finden sich in vielen Fällen auch reichlich unterhalb des Zellkerns als schwarze Granulanhäufungen oder aber in gleichmässig loser Verteilung von der Zellbasis bis an den Kern heranreichend.



ABB. 31.
Stadium I.

Einzelne Epithelzelle der Pylorusregion beim Fresslachs; sie zeigt den Zusammenhang von Golgikörper und übriger osmiophiler Substanz.

Besonders im Stadium I ist derselbe von den erwähnten Fadenstrukturen und Tröpfchenreihen umgeben. Das Golgi-Feld erwies sich beim Lachs besonders in der Kernzone ausserordentlich variabel, da öfters um den Zellkern herum eine helle Zone festzustellen war, welche überhaupt keine Schwärzung aufwies. Auffallend ist beim Golgi-Körper des Stadiums I, dass der Körper selbst in jenen Fällen, wo seine fadigen Bildungen vielfach verschlungene Schleifen darstellten, trotzdem aber regelmässig offen ausgezogene Fäden besass, mit von diesem deutlich abgesetzten Stäbchen- oder tröpfchenförmiger Granula.

Die Schlingen der Golgi-Substanz bleiben nie auf das zentrale und engere Golgi-Feld beschränkt, sondern ziehen sich, wie Abbildung 31 zeigt, bis zur äussersten Plasmazone der Zelle hinauf. Dass die geschwärzten Tröpfchenbildungen nicht einfach isoliert und selbständige „Splitter“ des Golgi-Körpers sind, steht ausser jedem Zweifel, denn es gelang uns, in 12-tägig osmierten Präparaten selbst nach intensiver Bleichung mit der Kalium-Bichromatlösung die zusammenhängende Fadenstruktur der ganzen Bildung nachzuweisen. Es besteht beim Lachs zwischen allen eigentlichen Golgi-Substanzen ein direkter Zusammenhang.

M. ROGOSINA hat bei *Acipenser ruthenus* niemals eine entsprechende Kompaktheit des Golgi-Körpers nachweisen können. Während aber bei den Stören die osmiophile Struktur immer deutliche Fadenbildungen zeigt, auch in den

Fällen, wo diese bis an das obere Zellende ausgebreitet waren, zeigten sie doch nie die so stark ausgebildeten Tröpfchenreihen, wie wir sie beim Ostseelachs nachweisen konnten. Abgesehen von diesem graduellen Unterschied zeigten die Bildungen der funktionellen Phasen grösste Übereinstimmung.

Verglichen wird diese für den fressenden Lachs typischen Verhältnisse des Golgi-Körpers mit den Bildungen, wie wir sie beim laichreifen Rheinlachs finden. Abbildungen 32 und 33 zeigen, dass die stets supranuklear gelagerte Golgi-Substanz zum Teil geschwunden ist. Dieselbe ist auffallend auf den inneren Zellraum beschränkt und dort zusammengedrängt und lässt nur in wenigen Fällen noch ihren früheren fadig aufgelösten Charakter erkennen. Bei

den meisten Zellen gelingt eine einwandfreie Darstellung der Golgi-Substanz mit der Osmium-Methode nur noch schwer. Es scheint, dass das späte Synchronie-Stadium die Golgi-Substanz so wesentlich verändert hat, dass eine osmiophile Komponente (Lipoid) fehlt. Die von verschiedenen Autoren vertretene Auffassung, der eigentliche Golgi-Körper sei nur einer ganz bestimmten Anzahl von Sekretionsstadien in seiner typischen Erscheinung zugeordnet, gewinnt durch unsere Befunde am extremen Synchroniefall sehr an Wahrscheinlichkeit. Mussten wir die Gestalt des Golgi-Körpers und den Zustand des Golgi-Feldes beim Stadium I als deutlich aufgelockert und in Richtung der Zellachse verstreut charakterisieren, so müssen wir im Vergleich dazu die Form des

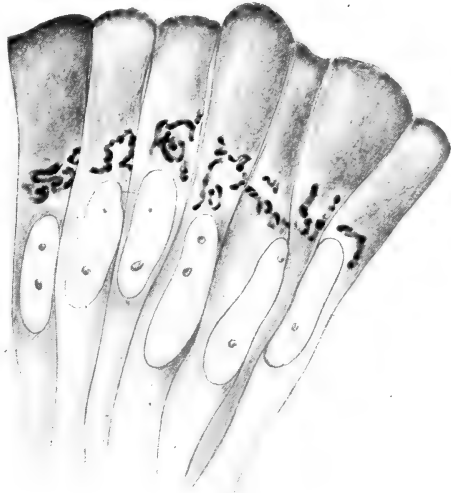


ABB. 32.

Stadium IV.

Epithelzellen der Pylorusregion beim Laichlachs mit dem deutlich isolierten Golgikörper.

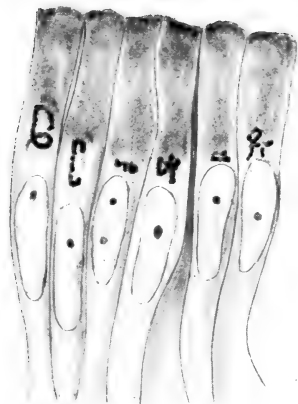


ABB. 33.
Stadium IV.

Epithelzellen durch die Fundusregion beim Laichlachs. In der dritten und fünften Zelle von links ist die Golgisubstanz maximal geschwunden.

zyklus, wie wir wissen, zeitlich besonders günstig gelegenen Stadium III ausserordentlich gut. Die folgende Abbildung 34 zeigt eine Serie von Epithelzellen aus der Pylorusregion mit den ersten auffallenden Gestaltveränderungen des Golgi-Körpers. Das hervorragendste Merkmal der Golgi-Struktur bei den Salmen ist ihre fast restlose Beschränkung auf das hauptsächlichste Golgi-Feld, d. h. auf die Zone, welche vom Kern an etwa die Hälfte des letzten Zellabschnittes einnimmt. Als Golgi-Feld im weiteren Sinne

Golgi-Körpers auf Stadium IV als extrem zusammengezogen und konzentriert bezeichnen. Das Golgi-Feld selbst hat sich aus dem sekretorischen Abschnitt der Zelle zurückgezogen und fällt mit dem Golgi-Restkörper zusammen.

Verfolgen wir nun, nachdem die Verhältnisse der beiden Extremphasen dargestellt sind, die Gestaltveränderungen des Golgi-Körpers zu einem Zeitpunkt, wo die Synchronie noch nicht so weit vorgeschritten ist. Leider gelang uns die Fixierung des Voll-Lachses (Wintersalm) im CHAMPY'schen Gemisch nicht, sodass die Behandlung nach KOPPSCH-KOLATSCHEFF für das relativ früheste Synchroniestadium unterbleiben musste. Hingegen gelang die Osmierung des im Lachszyklus, wie wir wissen, zeitlich besonders günstig gelegenen Stadium III ausserordentlich gut. Die folgende Abbildung 34 zeigt

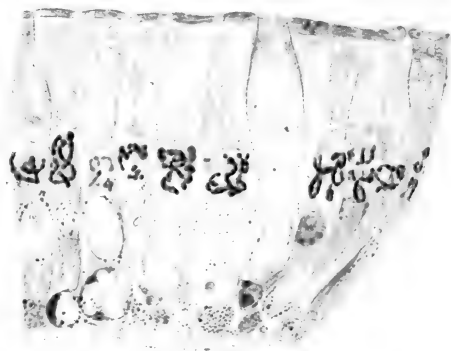


ABB. 34.
Stadium III.

Epithelzellen der Pylorusregion beim Salm. Die typischen Schlingenbildungen des mittleren synchronischen Golgikörpers. Die subnuklear osmierte Substanz ist vor allem Fett.

müssen wir ja den gesamten supranukleären Abschnitt der Zelle benennen, da der Feldbegriff sich ja selbstverständlich nach der Verteilungszone der Golgi-Substanz zu richten hat.

Die Dimension des Golgi-Körpers, wie sie sich beim Stadium III vorfindet, erlaubt uns, das Golgi-Feld leichter nachzuweisen. Der im Stadium I als Hauptteil aufgefasste Golgi-Körper bleibt beim Salmstadium einzig auf die Region beschränkt, welche auch von der übrigen osmiophilen Substanz eingenommen wird. Die Zellen der Abbildung 34 zeigen, wie die fadenartigen und auch hakenförmigen Golgi-Gebilde nicht mehr ausschliesslich in der Längsachse der Zelle liegen, wie dies für das erste Stadium gegolten hatte, sondern, dass sie teilweise sogar horizontal verlaufen können und überdies zu schraubig und spiralg eingezogenen Schleifen verändert sind. Die einzelnen, beim Stadium I beschriebenen Verdickungen sind massiger und gröber geworden, sodass der ganze Golgi-Körper ein verdichtetes, substanziiell konzentrierteres Aussehen erhalten hat.

Nicht selten sind auf diesem Stadium vollständig geschlossene „Golgi-Spiralen“, wie die mittlere Zelle der Abbildung 34 es veranschaulicht, ausgebildet. Diese neuen Befunde der Gestalt des Golgi-Körpers erinnern an den einen Fall jener von ROGOSINA abgebildeten Epithelzelle des Störmagens, bei welchem die russische Forscherin den Ruhezustand der Zelle bzw. des Golgi-Körpers vermutet hat. Auf Grund der klar erkennbaren Funktionsverhältnisse des Verdauungsapparates beim Rheinlachs kann nun die Deutung ROGOSINAS als evident erwiesen werden.

Auffallender als bei den eben beschriebenen frühen Salmstadien zeigte sich das Golgi-Körperbild bei denjenigen Lachsen, welche auf Grund des Abmagerungs- und Reifezustandes mit dem Übergangsstadium III-IV zu bezeichnen wären. Abbildung 35 lässt erkennen, wie der Golgi-Körper nicht mehr deutlich in der Längsachse der Zelle angeordnet ist. Die schraubig gedrehten Schleifen, wie sie unsere Abbildung zur Darstellung bringt, sind immer mehr zu geschlosseneren Spiralen geworden, bei denen nurmehr die einander überkreuzenden Enden frei liegen. Besonders typisch für die Golgi-Körperformen dieses „Zwischenstadiums“ sind die oft auffallend stark verdickten knotigen Schleifenenden. Während beim Stadium III früh noch einzelne feintropfige Bildungen, die unschwer als Abkömmlinge des Golgi-Körpers zu erkennen waren,

in Erscheinung traten, so verschwanden jetzt auch diese Bildungen sukzessive, sodass die osmierten Spiralgebilde schon sehr nahe an die entsprechenden Bildungen des Stadiums IV herankamen.

Abbildung 35 legt uns die Vermutung nahe, dass sich die osmierbare Substanz um einen zentral gelagerten Körper herumlegt,

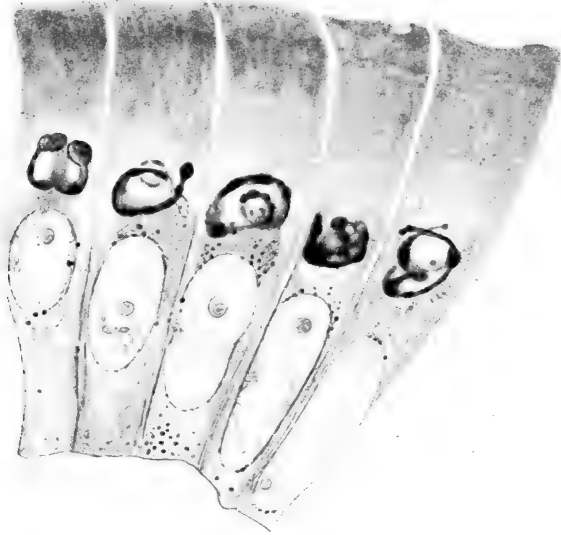


ABB. 35.
Stadium III—IV.

Epithelzellen durch die Cardiaregion eines späten Salmstadiums. Die dichtere Verschlingung des Golgikörpers ist bereits weit vorgeschritten.

dessen nicht schwärzbare Substanz wohl mit der fortschreitenden Synchronie in ihrer räumlichen Ausdehnung reduziert wird. Auf diese Weise wird die geschwärzte Substanz stark zusammengerückt. Dadurch würde auch verständlich, warum beim Stadium IV auch an den Stellen, wo auf den früheren Stadien niemals osmiophile Substanz angetroffen worden ist, nachträglich ebenfalls Schwärzungen auftreten können. Dieselben stellen natürlich nur Reste der von uns beschriebenen kompakt gelagerten schwärzbaren Golgi-Substanz dar.

Die von HIRSCH neuerdings herausgearbeitete und vertretene System-Theorie des Golgikörpers steht unter anderem auf dem

Standpunkt, dass nicht der eigentliche Golgikörper selbst, sondern nur dessen dünnwandige äusserste Hülle osmiert werde. Die Deutung der gestaltlichen Veränderung des Golgi-Körpers, wie wir sie für den Lachs zu geben versucht haben, erklärt die Einziehung und Englagerung der Golgi-Substanz mit der „Aufzehrung“ und dem Schwinden des eigentlichen Golgi-Körpers. Wir glauben, dass unsere Untersuchungen eine weitere Stütze für die System-Theorie darstellen. Zusammenfassend können wir über die



ABB. 36.
Golgikörper-Stadien. Schema.

Golgi-Körper im Magenepithel des Rheinlaches sagen, dass der ausgedehnte Zustand des Golgi-Körpers die Fressphase, der kontrahierte Zustand die Synchonie eindeutig bestimmen lässt.

Die stadien-typischen Gestaltsveränderungen des Golgi-Körpers lassen neben dem jeweiligen Zustand der einzelnen Epithelzelle auch den physiologischen Gesamtzustand des Organs erkennen.

Der Wechsel im Bilde der Golgi-Substanz kann dank der extremen Phasen (Phasenwechsel) unzweideutig in den grossen Etappen festgelegt werden. Wenn die vorliegende Untersuchung unsere Kenntnis der Systemnatur des Golgi-Körpers auch nicht wesentlich gefördert hat, so liegt ihr eigentliches Resultat doch in Richtung der funktionalen Auffassung dieser Zellstruktur. Die eindeutige Feststellung der extremen Aktivform und der extremen Ruheform des Golgi-Körpers wie auch der Zwischenformen ist gelungen.

Das obige Schema (Fig. 36) versucht noch einmal, die Stadienreihenfolge sowie den extremen Phasenwechsel bildlich zusammen-

zufassen und eindrucklich zu veranschaulichen. Das Schema sieht von einer einseitigen Deutung der einzelnen Verhältnisse ab und muss deshalb lediglich als eine übersichtliche Zusammenfassung der darstellbaren Verhältnisse genommen werden.

3. Die Gallenblase und ihre Veränderungen.

Die Gallenblase zeigt von allen Hohlorganen des Verdauungsapparates die stärksten und auffallendsten Formveränderungen. Überdies treten im Verlaufe der Synchroniephase Veränderungen der Gallenblasenschleimhaut auf.

Die weitere Tatsache, dass die Galle selbst in ihrer Zusammensetzung phasisch wechselt, wie auch die Tatsache, dass die Füllung bzw. Entleerung der Gallenblase beim Rheinlachs gerade das umgekehrte Verhalten zeigt als bei allen übrigen bis heute bekannten „Hungerfischen“, inklusive sämtlicher *Salmo trutta*-Arten, rechtfertigt eine besonders eingehende Darstellung dieser Verhältnisse im Hinblick auf die von uns betonte Besonderheit des synchronischen Verhaltens.

Eigentümlicherweise fand die Gallenblase des Lachses bis jetzt keine ihren auffälligen Erscheinungen angemessene Würdigung. Selbst im Sammelband von Noël PATON (1898), der eine eigentliche „Physiologie des Lachses“ anstrebte, wird sie nur cursorisch und zudem, wie wir sehen werden, in missverständlicher Weise behandelt.

GULLAND spricht dort auf Seite 20 von den beiden Zustandsmöglichkeiten der „distended bladder“ und der „collapsed bladder“. Wir haben selber das schottische Lachsmaterial nachgeprüft bei Fischen aus dem River Dee bei Edinburgh und nie eine Gallenblase gefunden, die einfach in sich zusammengefallen wäre. Auch bei diesen Lachsen verläuft die im folgenden zu beschreibende Atrophie der Gallenblase in bestimmter progressiver Gesetzmässigkeit. Dasselbe gilt, wie wir ebenfalls feststellen konnten, für sämtliche skandinavischen Lachse. Leider wissen wir nichts näheres über die Veränderung der Blase bei den pazifischen Lachsarten. Was die *Oncorhynchus*-Arten anbelangt, so wiederholen die Autoren bis zum heutigen Tage die bereits formelhafte Aussage, es fände bei den pazifischen Laichlachsen eine allgemeine Schleimhautdegeneration des gesamten Verdauungsschlauches statt, an der auch die Gallenblase teilhabe. Wir können diese bis heute im einzelnen

noch völlig unbelegte katarrhalische Desquamation der Mucosa vorläufig nur mit allem Vorbehalt zur Kenntnis nehmen und kommen an späterer Stelle eingehend auf diesen Sachverhalt zurück.

Der erste und einzige Forscher der eine Gallenblase abgebildet hat, ist A. FRITSCH (1894), beim Elbelachs (S. 98). Bei der Abbildung, die keine nähere Stadienbestimmung enthält, handelt es sich um einen typischen Fall des Stadiums V. FRITSCH hatte ein grosses Material verlaichter Lachse zur Verfügung und hatte nicht klar zwischen Stadium IV und Stadium V unterschieden, so dass er zur Darstellung der Laichlachsverhältnisse glaubte auch das letzte Stadium wählen zu dürfen. Im übrigen deutet auch das ganze Situsbild, zu dem diese Gallenblase gehört, auf das Stadium des verlaichten Lachses. Besonders klar geht es aus dem Ausdehnungszustand der Darmdivertikel, wie auch aus der länglichen und ebenmässigen Form der Gallenblase selbst hervor.

Zudem bemerkt FRITSCH — allerdings ohne Bezugnahme auf seine Abbildung — dass bei den abgelaideten Lachsen die Galle sich wieder in grösserer Masse in der Gallenblase ansammle. Diese Tatsache, welche mit unseren eigenen Erfahrungen übereinstimmt, spiegelt sich ebenfalls deutlich in der Abbildung von FRITSCH als Fall eines verlaichten Lachses.

Die Gallenblase des Rheinlachs zeigt nun im Hinblick auf Füllungs- bzw. Entleerungsphase ein ganz extremes Verhalten und nimmt damit eine ausgesprochene Sonderstellung ein.

Entgegen den nächstverwandten Salmoniden, den Forellen, hat der Lachs im Zustande fortgeschrittenerer innerer Ernährung regelmässig eine leere Gallenblase. Stets haben wir es selber bei laichreifen Forellen festgestellt und H. GNUSCHKE hat 1936 in ihrer Veröffentlichung über Stoffwechselforgänge im Zusammenhang mit der Gonadentätigkeit bei Forellen mit Nachdruck betont, dass diese Fische normaler Weise einige Zeit vor dem Reifwerden der Geschlechtsprodukte die Nahrungsaufnahme ganz oder doch fast ganz einstellen und in weitaus den meisten Fällen dann prall gefüllte Gallenblasen haben.

GNUSCHKE führte weiter aus, dass die Forellen bei Magenfüllung in der Regel leere Gallenblasen haben. Zwischen der Füllung der Gallenblase und der Füllung des Magen-Darmkanals besteht bei den Forellen die allergrösste Konstanz des Alternierens.

Dieser auffallende Unterschied zwischen Lachs und Forelle ist ein Beweis mehr für die Ansicht, dass die Synchronie nicht einfach ein quantitativ gesteigertes sogenanntes „Laichzeitfasten“ der *Trutta*-Arten ist, sondern dass trotz der nahen Verwandtschaft ein wesentlicher Unterschied besteht, den wir im theoretischen Abschnitt ausführen werden.

Die maximale Blasenfüllung kann nur bei den ausgesprochenen Meerfischen des Stadiums I beobachtet werden, während der Zustand der maximalen Blasenleere regelmässig bei den vollreifen Lachsen des Stadiums IV erreicht wird. Wenn auch die spät synchronische Gallenblase praktisch kein Sekret mehr enthält, so darf doch von einer vollständig entleerten Gallenblase im strengsten Wortsinne nicht gesprochen werden. Immer sind deutlich nachweisbare Reste des Sekretes vorhanden.

Auch ist es vorsichtiger, bei der Behandlung der Gallenblase nicht einfach von den Lachsen im allgemeinen zu sprechen, da die Fische der Gattung *Salmo salar* aus verschiedenen Stromgebieten ein ausserordentlich verschiedenes Verhalten und eigentlich nur im Stadium I, vor allem aber im Stadium IV vollständige Übereinstimmung zeigen. Dies beweist bereits ein Blick auf die Tabelle GULLANDS, welche das Verhältnis der vollen und leeren Gallenblasen in schottischen Flussunter- und Flussoberläufen vergleicht. Trotz des relativ spärlichen Zahlenmaterials geht aus den GULLAND'schen Angaben mit Deutlichkeit hervor, dass die schottischen Lachse im Fluss noch ausserordentlich lange Zeit ausgedehnte Gallenblasen besitzen. So finden sich die in allen Fällen leeren Blasen bei diesen Lachsen eigentlich erst zur Laichzeit im November. Vom Mai an bis in den Monat Oktober hinein fand GULLAND volle und leere Gallenblasen nebeneinander, sowohl bei Lachsen aus dem Unterlauf, wie bei solchen aus dem Oberlauf des Flusses.

Dazu im Gegensatz steht nun die auffallende Gesetzmässigkeit beim Rheinlachs, die darin gipfelt, dass im Fluss selbst überhaupt nie maximal ausgedehnte und gefüllte Gallenblasen auftreten. Wohl fanden wir deutlich unterschiedene Stadien und bei den grossen Wintersalmen im Niederrhein, welche bekanntlich, wie wir bereits gezeigt haben, erst eine kurze Synchroniephase hinter sich haben, noch verhältnismässig reichliches Sekret innerhalb der dünnwandigen und ziemlich ausgedehnten Blase; aber auch in diesen Fällen

hatte der Schrumpfungsprozess bereits eingesetzt. Vergleichen wir die verschiedenen Stadien der Gallenblase beim Rheinlachs, so sehen wir eine Erscheinung, welche gleichmässig für sämtliche Lachskategorien gilt, sowohl für die grossen Wintersalme, die

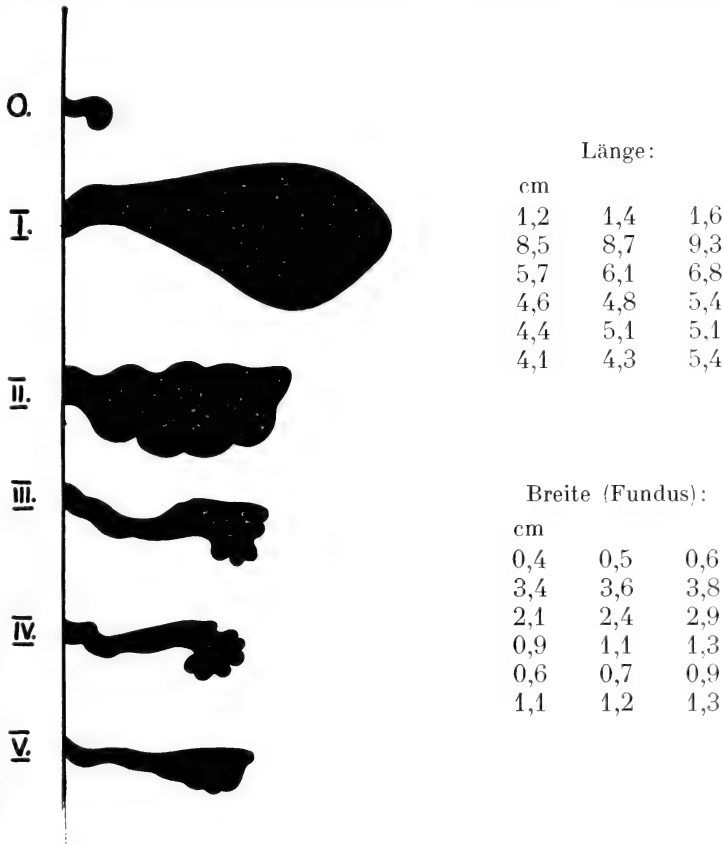


ABB. 37.

Die Gallenblasen-Stadien. Schema.

grossen und kleinen Sommerlachse, wie auch für die Jakobslachse: die Erscheinung nämlich, dass die Schrumpfung der Gallenblasenwand und die Entleerung des Sekretes in einer deutlichen Beziehung zur herannahenden Laichzeit stehen. Diese Verhältnisse werden durch das folgende Schema III veranschaulicht (siehe Schema Fig. 37).

Das Schema der Gallenblasenstadien bringt zweierlei zum Aus-

druck. Erstens einmal die Art des Schrumpfungsprozesses selbst, zweitens aber auch die Tatsache, dass die jugendliche Blase und die Gallenblase des Reifestadiums (Stadium IV), wenn wir absehen von der Oberflächenveränderung dieses Stadiums, gestaltlich ähnlich sind. So ist für das Jugendstadium eine deutliche Knickung vor dem Fundusteil der Blase typisch. Genau dasselbe gilt auch für die synchronische Gallenblase der Stadien III und IV. Wir haben bereits bei der Schilderung der Ernährungsstadien darauf hinweisen können, dass die Topographie des synchronischen Darmtraktus in mancher Hinsicht dem Jugendstadium näher steht als dem marinen Fresstadium. Die jugendliche Gallenblase ist ausgezeichnet durch eine auffällige Versteifung der Wandung; nie kommt es zu einer typischen Stauungsgallenblase, wie wir dies bei den Meerlachsen meistens antrafen.

Wir treten nun ein in die Behandlung des uns in erster Linie beschäftigenden Phasenwechsels, der in den einzelnen Stadien auffallend zum Ausdruck kommt.

S t a d i u m I.

Die Gallenblase des Fresslaches ist, wie die Abbildung 38 zeigt, von birnförmiger Gestalt. Die oft ins Bläuliche gehende Grünfärbung gibt dem Organ mit maximal ausgedehnter Blasenwandung ein gurkenartiges Aussehen, besonders da die Reliefstruktur der Schleimhaut durch die dünne Gallenblasenhaut deutlich hindurchscheint. Häufig, ja fast in der Regel, fanden wir bei den Ostseelachsen prall gefüllte Gallenblasen. Da aber bereits im Mitteldarm reichlich Lebersekret vorhanden war, lässt dieses Verhalten auf eine gesteigerte Verdauungstätigkeit schliessen. Bei Fischen der Grössenordnung 90 cm bis 1.10 m betrug die Längenausdehnung der Gallenblase 7—12 cm. Bei nahezu praller Blasenfüllung betrug das Gewicht der Gallenmenge 18—21 g. Die Zahlen illustrieren recht gut den hohen Aktivitätsgrad der Verdauungsdrüse im Stadium I. Sekretarme oder gar leere Gallenblasen fanden sich niemals bei den untersuchten Meerlachsen, sodass wir, wenn wir diese Verhältnisse mit denjenigen bei den Forellen vergleichen, wo stets alle Grade der Füllung, resp. der Entleerung vorkommen, mit vollem Recht das Verhalten der Gallenblase im marinen Stadium als ein extremes bezeichnen dürfen.

Da die Schwankungen im Dehnungs- bzw. Kontraktionszustand nur sehr gering sind, und in der Längsachse der Blasen höchstens 2 cm betragen können, muss man annehmen, dass das Lebersekret ständig produziert wird und in der Gallenblase, wie unsere Sekretanalysen ergeben haben, durch Gallensäuren stark

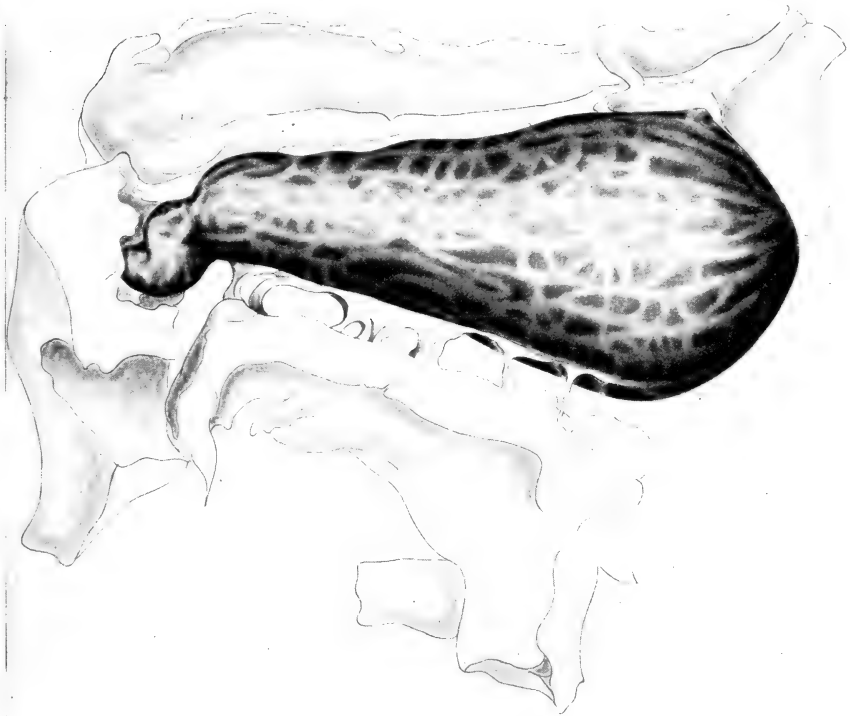


ABB. 38.
Stadium I.

Die ausgedehnte Gallenblase des Fresslachs. Mit Ausnahme eines Teils des Fundus ist sie vollständig von Leberlappen umgeben, mit denen sie mesenterieell verbunden ist. Durch die verdünnte Wandung durchscheinendes Schleimhautrelief.

angereichert wird. Als auffallendstes Analysenergebnis zeigte sich dieser ganz beträchtliche Reichtum an Gallensäuren beim Meerlachs, wo sie ja besonders wesentlich sind für die Emulgierung der Fette im Mitteldarm (Pars appendicularis und Dünndarm). Weil nun die Nahrung des Lachses in ausserordentlich hohem Masse fetthaltig

ist, und da sie, wie wir gesehen haben, andauernd in bedeutendem Grade aufgenommen wird, kann der Reichtum an Gallensäure als physiologischer Gradmesser der vorliegenden *Überernährung* genommen werden. Die Gallensäureanreicherung während der Fressphase ist umso auffallender, da das Gallensekret der Synchroniestadien III und IV praktisch frei von Gallensäuren ist. Wir konnten weiter den Nachweis erbringen, dass bereits im frühesten Stadium III nur noch Spuren von Gallensäuren vorhanden waren.

Die Feststellung des Überganges vom Stadium I zum Stadium II ist uns bekanntlich nicht gelungen. Für den Rheinlachs hängt dies von Zufallsfängen ab, da die Synchronie ja ausschliesslich im Meere ihren Anfang nimmt und die Rheinlachs an der holländischen und deutschen Nordseeküste nicht gefangen werden. Im Hinblick auf den Prozess der beginnenden Gallenblasenentleerung ist diese Sachlage sehr zu bedauern, da unsere untersuchten Exemplare nicht den Synchroniebeginn, sondern bereits ein fortgeschrittenes Stadium davon verkörpern, wenn auch immer noch zum Stadium II zu zählen. Vergleiche hier Fig. 3, Stadium II *a* und Stadium II *b*.

Spätes Stadium II.

Deutlich zeigt auch das späte Stadium der Voll-Lachse den typischen Verlauf der Schrumpfung und damit auch des Entleerungsmodus. Der Schrumpfungsprozess betrifft die ganze Blasenwand, d. h. sämtliche Teile der Gallenblase inklusive der extrahepatischen Gallengänge, und ist nicht auf den Fundus allein beschränkt. Dadurch entsteht eine wellige Unterteilung des Blaskörpers mit ziehharmonikaartigen Knickungen in der Längsachse, welche verhältnismässig gleich verteilt sind. Siehe Abbildung 39. Die wellig ausgeprägten Blasenbildungen unserer Abbildung sind nicht zu verwechseln mit den höckerigen Erhebungen der Gallenblasenoberfläche, welche das nächstfolgende Stadium auszeichnen. Die Schrumpfungshöcker des ersten Synchroniestadiums schwinden sehr bald und sind auf späten Voll-Lachsstadien nur noch in der Nähe des Ductus cysticus zu erkennen.

Die Atrophie der Blasenwandung ist im vorderen Blasendrittel stärker als in der Fundusregion, was mit der Schrumpfung des Ductus hepaticus zusammenhängt, wodurch verständlich wird, dass der sackartige letzte Abschnitt der Gallenblase besonders im ersten

Stadium weniger kontrahiert wird. Er hinkt gleichsam der übrigen Blase nach und enthält zudem die meiste Residualgalle. Kann man das Stadium II noch weitgehend von der rein äusseren Formveränderung aus verstehen, so gelingt dies auf keinen Fall beim nun



ABB. 39.
Stadium II.

Schrumpfungszustand der Gallenblase des Voll-Lachses. Die einzelnen höckerartigen Erhebungen dieses Stadiums schwinden später vollständig.

folgenden Stadium, welches sich bei den stark entfetteten Lachsen findet.

Stadium III.

I

Im Salmstadium fallen eigenartige Neubildungen auf, welche an der Oberfläche der Gallenblasenwand erscheinen. Es zeigt sich nämlich, dass besonders äusserlich am Fundus kleine

höckerige Erhebungen auftreten. Diese Erhebungen können äusserst geringfügig sein und manchmal nur als kleine papillenartige Aufrauhung oder als leichte Ausweitung der Blasenoberfläche auffallen (siehe Abbildung 40). Häufig haben diese Ausbuchtungen einen zystigen Charakter. Vereinzelt solcher Zysten

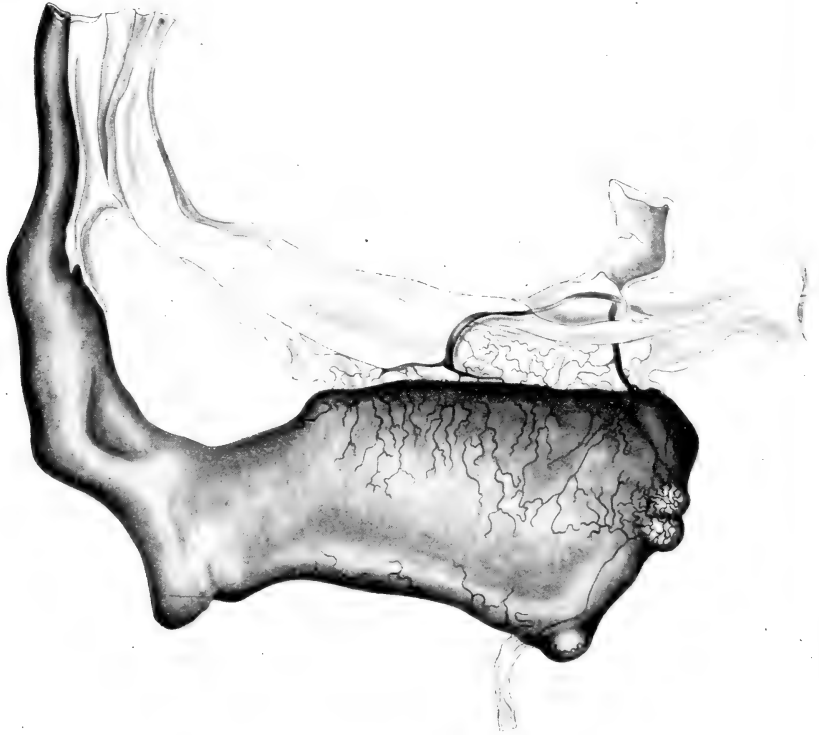


ABB. 40.
Stadium III.

Gallenblase des Salms. Man erkennt stark hyperämische Gefässe an der Oberfläche, welche sich besonders reich verzweigt bei den Zysten der Fundusregion finden.

konnten wir auch am Ductus choledochus nachweisen, wenn auch da jeweils nur in schwacher Ausbildung. Diese eigenartigen Verhältnisse, welche bis jetzt nicht beobachtet worden sind, gehören, wie wir betonen möchten, zu den regelmässigen Erscheinungen der synchronischen Gallenblase beim Rheinlachs. Im

Gegensatz zu den rasch verstreichenden Schrumpfungshöckern der Voll-Lachsgallenblase (vergl. Abb. 39 u. 40) sind die Neubildungen der „Synchroniezysten“ versorgt mit stark blutgefüllten Gefäßen und erweisen sich auch in dieser Hinsicht als besondere Bildungen, deren Natur im folgenden durch eine Anzahl von Längs- und Querschnitten durch Gallenblasen verschiedener Stadien erwiesen werden soll.

Stadium IV.

Die folgenden, abgebildeten Längsschnitte durch Gallenblasen des Stadiums III und IV (siehe Abbildungen 41 und 42) zeigen, dass die „Zysten“ mit dem Lumen der Gallenblase komunizieren

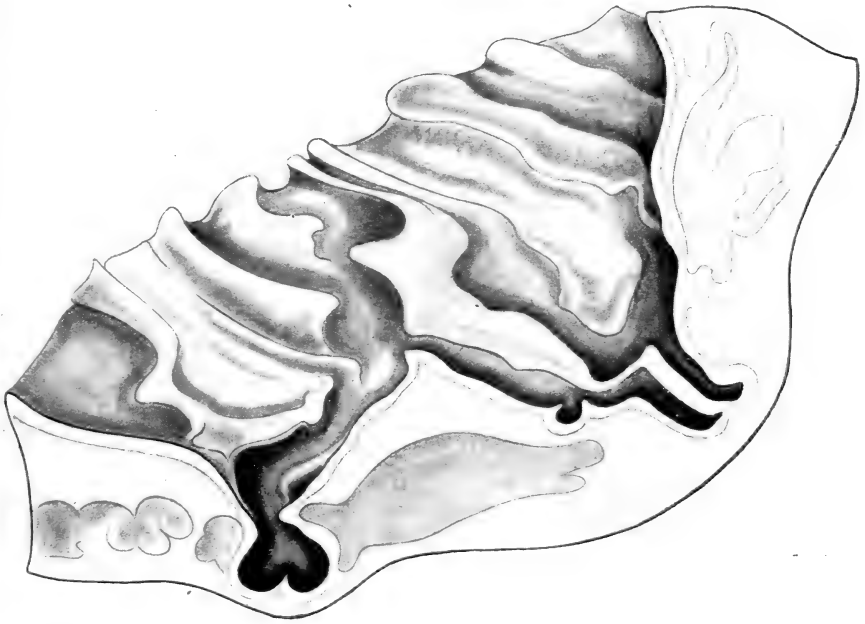


Abb. 41.
Stadium III.

Fundusstück einer Salmgallenblasenwand. Links unten eine von der Innenseite gesehene, stärker ausgebildete Zyste. Weiter rechts das Vordringen des Blasenlumens in die Fibromuscularis hinein (Bildungsherd einer Zyste).

und von normalem Gallenblasenepithel vollständig ausgekleidet sind. Vergleichen wir mit unserem letzten Synchroniestadium (Laichlachs) das Stadium II im Schnittbild (siehe Abbildung 43) so ist unschwer zu erkennen, dass die Zystenbildungen dort angelegt worden sind, wo auch von aussen eine stärkere Oberflächenerhebung festzustellen ist. Es gelang uns nun, eine fast lückenlose Entwicklungsreihe der Zystenbildungen nachzuweisen. Die Frage nach der Genese dieser Bildungen, die sich angesichts der verschiedenen Entwicklungsstadien von selbst aufdrängt, lässt sich nun weit-

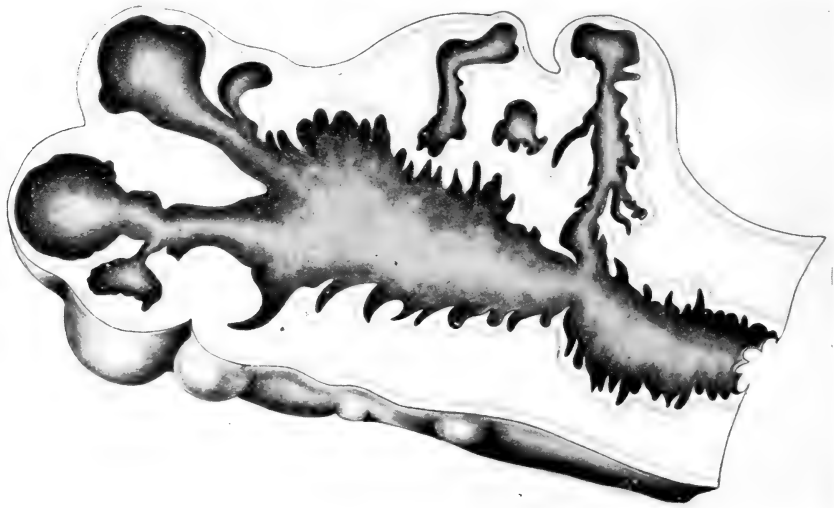


ABB. 42.

Stadium IV.

Sagittal durchschnittenen Gallenblase eines Laichlaches. Rechts drei maximal ausgebildete Zysten mit ausserordentlich verdünnten Wandungen. Sämtliche Zysten kommunizieren mit dem Lumen der Blase.

gehend beantworten. Dieser Beantwortung hat nun allerdings zunächst die Untersuchung voranzugehen, ob diese „Zysten“ überhaupt normale oder aber pathologische Veränderungen der Gallenblasenwand darstellen.

In allen untersuchten Fällen konnten wir feststellen, dass die Schleimhaut normal strukturiert war und dass auch keinerlei entzündliche Schleimhautstellen vorkamen, die event. verantwort-

lich gemacht werden müssten für Schleimhautwucherungen und bruchartige Ausbuchtungen, wie sie von der menschlichen Pathologie bekannt sind. Zur Klärung der heiklen Frage, ob es sich bei den Lachszysten um sogenannte LUSCHKASCH-ASCHOFF'sche Gänge und Räume handelt, legten wir das gesamte Material der Autorität des Pathologen Prof. Dr. L. ASCHOFF in Freiburg i/Br.

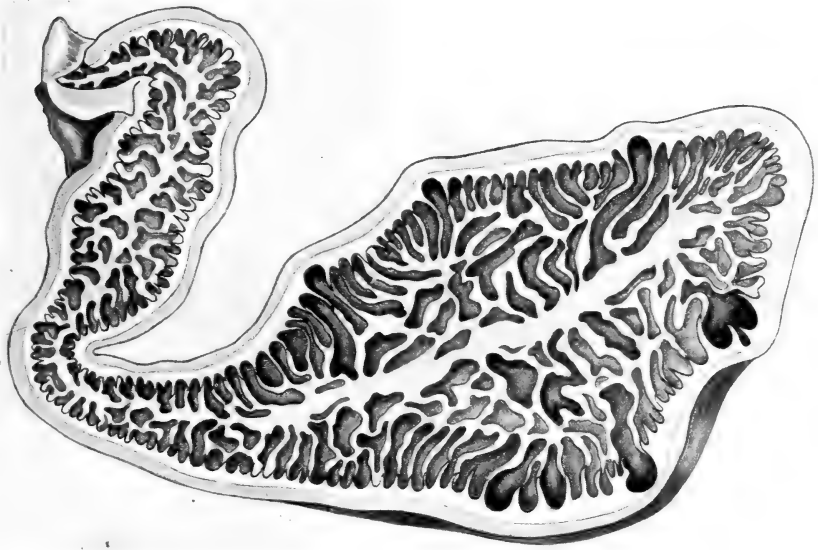


ABB. 43.

Stadium II.

Längsschnitt durch die Gallenblase eines Voll-Lachses. Man erkennt eine Anzahl von stärker ausgebildeten Schleimhautbuchten. Auf der Fundusregion rechts ist bereits eine typische weiterentwickelte Zystenanlage zu erkennen.

zur Begutachtung vor, der uns nach anfänglich grösstem Bedenken nun doch endgültig zugestimmt hat in der Deutung der „Zysten“ als Normalbildungen. Die Zystenbildung bei der Lachsgallenblase ist nicht von der Atrophie der Gallenblasenwandung aus selbst zu verstehen, da gerade das Stadium IV, bei dem die Atrophie ihren Grenzwert erreicht hat, eine gesteigerte Bildung der Zysten aufweist. In vielen Fällen fanden wir auf dem verhältnismässig

kleinen Räume des nun ebenfalls stark geschrumpften Gallenblasenfundus 10—15 solcher typischer traubigen Abkugelungen (siehe Abbildung 44). Wir sehen daraus, dass es sich bei diesen Bildungen um das Ergebnis eines höchst aktiven Prozesses handelt, der von einer anderen Eigenschaft der Gallenblase aus verstanden und beurteilt werden muss als nur von der Art und Weise der Kontraktion der Blasenmuskulatur und der Atrophie der Wandung.

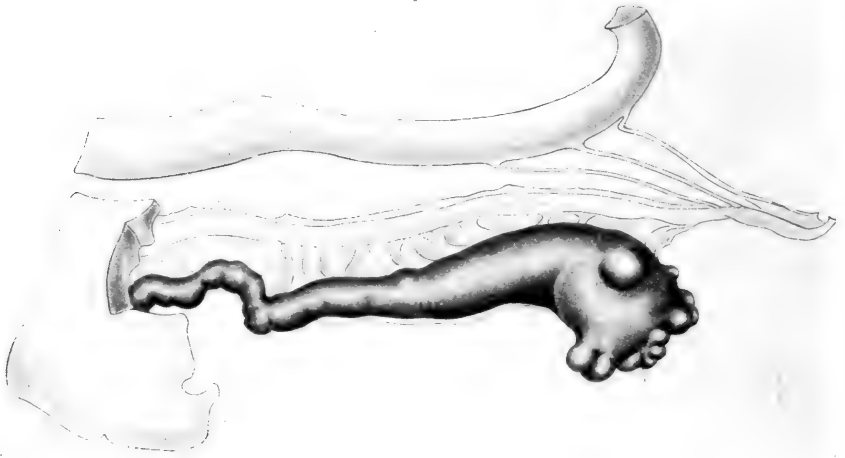


ABB. 44.

Stadium IV.

Gallenblase des Laichlachs. Die Blasenwandung ist maximal kontrahiert. Blasenfundus mit traubenartigen Zysten. Ductus cysticus, der in der Zeichnung sichtbar wird, durch wegpräparierten Leberlappen (links) ebenfalls zystig verändert.

Selbstverständlich muss in erster Instanz die Beschaffenheit der Galle selbst zur Beurteilung dieser Verhältnisse mithergezogen werden, falls nicht überhaupt in ihrem veränderten Synchronie-zustand die eigentliche primäre Ursache der Zystenbildung zu sehen ist. Das sehr allmähliche Entstehen der Zysten und die Tatsache, dass bereits die ersten äusserlich nachweisbaren Ansätze zu diesen Bildungen oft an ähnlichen Stellen der Blasenoberflächen auftreten, deutet darauf hin, dass die Wandung der Gallenblase präformierte Lokalitäten für diese Bildungen besitze. In der Tat

konnten wir auch den Nachweis erbringen, dass gewisse Schleimhautnischen dafür verantwortlich gemacht werden müssen. Schneidet man die Gallenblasen des Voll-Lachses auf einem späten Stadium auf, so findet man regelmässig einzelne Schleimhautbuchten, die ausgeprägter sind als die benachbarten Falten (siehe Abb. 45), während die entsprechenden Schleimhautfalten, wie die Abbildung 46 zeigt, bereits tiefer ausgeprägt sind. Bei

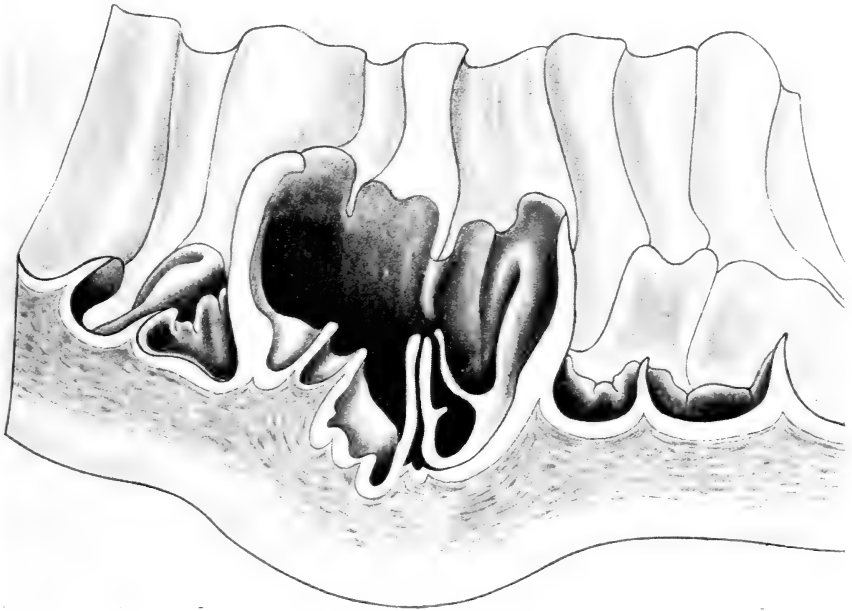


ABB. 45.
Stadium II.

Ausschnitt einer Gallenblasenwandung beim Voll-Lachs. In der Mitte eine im Auswachsen begriffene Zystenanlage.

Abbildung 46 handelt es sich um ein Salmstadium. Wir konnten nun häufig feststellen, dass gerade in diesen „Nischen“ jeweils reichlich Residualgalle angesammelt ist; dieselbe ist von dunkelgrüner Färbung und stark kondensiert. Beim Gallenfarbstoff handelt es sich in der Hauptsache um Biliverdin, wie Untersuchungen mit dem Augenphotometer ergeben haben.

Die Eindickung der Galle scheint ausserordentlich rasch vor sich

zu gehen. Denn bereits Stadium II fiel durch eine Konsistenz des Sekretes auf, welches ölig und zähflüssiger war als bei den Fresslachsen. Die Farbe dieser Galle wurde schwarz-grün; bisweilen ging sie sogar ins blau-schwarze. Diese nun immer stärker eingedickte Galle lagert sich vornehmlich in den zurückbleibenden

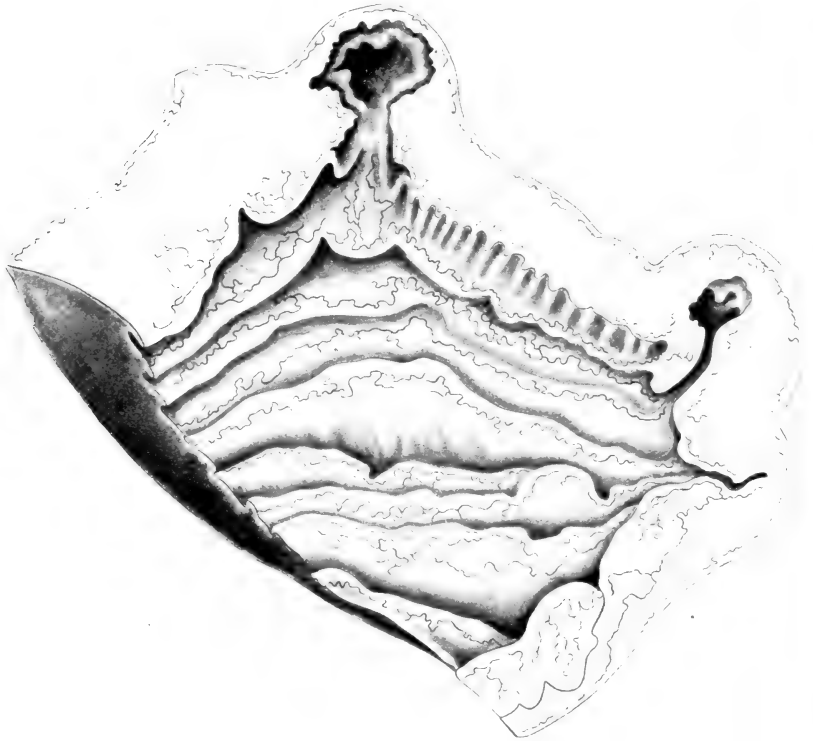


Abb. 46.

Stadium III.

Stück einer hyperämischen Gallenblasenwand beim Salm. Die an sich schon auffallend hervorstehenden Zysten enthalten noch eine verhältnismässig dicke Wandung.

Hohlräumen der Einschnürungsstellen ein und mazeriert bezw. imprägniert stellenweise das Epithelium, wie wir auf ungefärbten und unfixierten Gefrierschnitten beobachten konnten, welche unmittelbar nach dem Töten des Lachses im Laboratorium hergestellt

worden sind. Wir müssen deshalb annehmen, dass im Zusammenhang mit der verminderten Schleimproduktion der Gallengänge und der Gallenblase die Mazerierung besser wirken konnte und dass deshalb starke Reizwirkungen auf das Epithel ausgeübt werden können, wofür in erster Linie das Biliverdin, wie wir sehen werden, verantwortlich gemacht werden muss. Von besonderer Bedeutung scheint uns die Tatsache, dass solche gleichsam natürliche Vitalfärbung (Epithelimpregnationen) nur im Zustande der fortgeschrittenen Synchonie vorkommt und nie während der normalen oder auch gesteigerten Funktionsphase (siehe Abb. 47). Auch bei den prall gefüllten Gallenblasen haben wir niemals ähnliche Verhältnisse angetroffen. Das Epithel scheint demzufolge gegenüber Biliverdin das Verhalten geändert zu haben. Da nun im späten Synchoniestadium und sogar im Salmstadium bereits

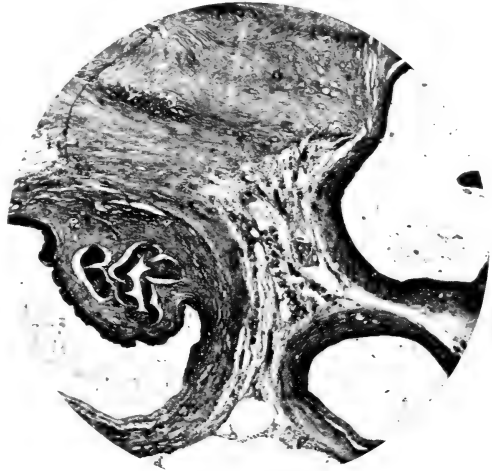


ABB. 47.

Stadium IV.

Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes durch die Zysten des Laichlachs. Das im Bilde schwarz erscheinende Epithel ist auf die Selbstimpregnation durch Biliverdin zurückzuführen. Die Zystenlumen enthalten noch wenig Residualgalle.

keine Gallensäuren mehr vorhanden sind, so ist die gallige Verfärbung der Schleimhaut einzig auf das Biliverdin zurückzuführen, welches, wie wir annehmen müssen, auf Grund der fehlenden und stärkeren Schleimproduktion und auf Grund seiner langen Einlagerung in den Faltennischen wirken kann. Ähnliche Verhältnisse trafen wir auch im Querfaltendarm, welcher der Galle und dem reinen Lebersekret ebenfalls Nischen zur Einlagerung darbietet, wodurch dasselbe Phänomen einer Vitalfärbung der Schleimhaut bzw. des Epithels zustande kommt. Dass hier identische Verhältnisse vorliegen, geht auch aus dem Verhalten des funktionellen Darmes hervor, der ebenfalls nie eine Impragnation durch Sekret zeigt.

Betrachten wir im Anschluss an die geschilderten Veränderungen, welche das Stadium IV zeigt, den Zustand der Gallenblasen bei den verlaichten Lachsen.



Abb. 48.

Gallenblase des verlaichten Lachses. Ductus cysticus und Blase befinden sich im rückläufigen Prozess der Streckung. Die Zysten sind bereits stark zurückgebildet.

Stadium V.

Wie die Abbildung 48 zeigt, befindet sich die Gallenblase augenscheinlich wieder im Zustande der Regeneration bzw. Reparation, was am vollständigen Verstreichen der Zystenbildungen deutlich wird. Die Blase beginnt sich wieder zu strecken und auch der Fundus verliert seine frühere Knickung. Dass auch in diesen Fällen eine gewisse Beziehung zwischen Zystenrückbildung und dem Gallensekret besteht, dürfte aus der Verflüssigung der Residualgalle hervorgehen. Die Fälle der verlaichten Lachse, welche wir zu Gesicht bekamen, sind zu selten und zu zufällig gewesen, um eine genaue Analyse der wieder dünnflüssigen Galle durchzuführen. Immerhin konnten wir beobachten, dass die Verflüssigung der Blasengalle in dem Zeitpunkt erfolgt, wo auch wieder Lebergalle direkt in den Darm ausgeschüttet wird und zwar in einem Augenblick, in welchem noch keinerlei äussere Ernährung eingesetzt hat, wo also im Gegenteil der besondere Prozess der reinen Selbstzehrung über die eigentliche Synchronie hinaus weiter abläuft. Interessant ist der Nachweis, dass die Galle des Stadiums V wieder deutliche

Spuren von Gallensäure enthält und auch mit dieser Tatsache auf die bevorstehende Fressphase hinweist. Bevor wir das Ergebnis dieser speziellen Untersuchungen zusammenfassen, erwähnen wir noch zwei Fälle, welche von der Norm abgewichen sind. Im ersten

Falle handelt es sich um einen weiblichen, vierjährigen Lachs, welcher am 25. November 1936 vollreif bei Märkt unterhalb des Kembser Staus gefangen wurde (siehe Abb. 49).

Die Art des Entfettungszustandes des Darmes, die maximal anämische Milz, wie auch die übrigen Merkmale des Fisches stimmten mit der mittleren Norm der Laichfische überein. Jedoch war

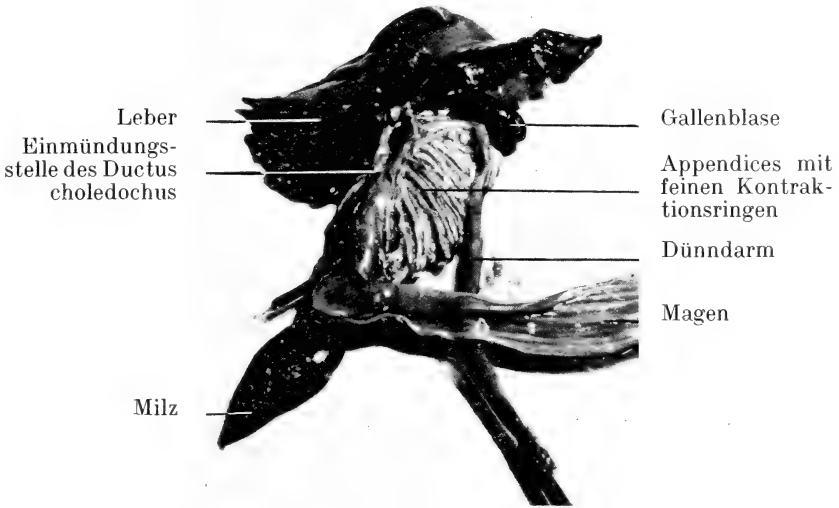


ABB. 49.
Stadium IV.

Darmtractus mit Anhangdrüsen eines Laichlaches. Die Gallenblase ist prall mit Sekret gefüllt, aber stark verkleinert.

die Gallenblase nicht typisch geschrumpft. Wohl war sie gleichmässig verkleinert, etwa auf einen Drittel ihres Funktionsvolumens, welches auf Grund der Vergleichsfische leicht ermittelt werden konnte. In der Blase befand sich nun auffallend reichlich angesammeltes Gallensekret. Gallensäuren waren nur in Spuren vorhanden und die Galle selbst noch verhältnismässig dünnflüssig. Das Fehlen der Gallensäuren gehört, wie wir auch an diesem Falle sehen können, zu den Gesetzmässigkeiten der Synchroniephase. Der Allgemeinzustand der Gallenblase erinnert an den 1934 untersuchten „Hungerlachs“ aus dem Helgoländer Aquarium,

der ebenfalls eine verkleinerte, aber prall gefüllte Gallenblase hatte.

Der zweite Ausnahmefisch, ebenfalls ein weiblicher Fisch, wurde direkt auf seiner Laichgrube unterhalb von Kleinkembs am 12. Dezember 1936 gefangen und hatte erst zur Hälfte abgelaicht. Dieser sehr späte Laichfisch hatte eine verkleinerte Gallenblase von Himbeergrösse, die vollständig schwarz-grün war. Der Gallenblasenhals, wie auch ihr Korpus, waren total atrophiert, sodass nurmehr der Fundusteil ein prall gefülltes Bläschen darstellte. Der äussere Aspekt erinnerte wiederum an die Gallenblasen der „Hungersalmoniden“, mit dem wesentlichen Unterschied jedoch, dass auch im Falle dieses Lachses nur der Fundusteil der Blase gefüllt war, während der übrige Körper der Gallenblase zu einem unwegsamen Gange atrophiert war.

Auch diese letzteren Fälle zeigen deutlich, dass das Phänomen der Schrumpfung ausnahmslos für alle Rheinlachs gilt und dass es sich selbst in den Fällen, wo aus irgend einem Grunde das Gallensekret zum Teil in der Blase zurückgehalten wird, um eine ausgesprochene gesetzmässig verlaufende Atrophie handelt.

Das Verhalten der Gallenblase zeigt besonders schön den r h y t h m i s c h e n P h a s e n w e c h s e l des Lachses. Die beiden Extremzustände der Gallenblase gehen weit über das Mass gewöhnlicher Ausdehnungs- und entsprechender Kontraktionslagen hinaus. Auch die sogenannte Ruhephase der synchronischen Gallenblase stellt eine aktive Form dar. Die Zystenbildungen sind normale Erscheinungen, da sie wieder vollständig rückgängig gemacht werden. Sie sind der Ausdruck dafür, dass die Atrophie der Blasenwand nicht unbeschränkt weitergehen kann, sondern dass die Schleimhaut funktionell zu gewissen beschränkten Ausdehnungen fähig ist. Dieselben werden gleichsam als Widerstand gegen eine disharmonische Atrophie in örtlichen Schleimhautwucherungen hervorgerufen. Wenn man nicht gänzlich auf eine Deutung dieser eigenartigen Synchronieveränderung verzichten will, so können wir in ihnen kompensatorische Einrichtungen des Schrumpfungsprozesses sehen, die den entgegengesetzten „Normalzustand“ vorbereiten, eine Deutung, der L. ASCHOFF ebenfalls in vollem Umfange beigestimmt hat.

TABELLE 6.

Analyse des Gallensekretes.

Stadium	Stickstoff in mgr %	Stickstoff in mgr % nach Ent- eiweissen	Differenz berechnet als Eiweiss in %	Gallen- säure (Petten- kofer)	Chole- sterin (Lieberm.- Butchard)	Gallen- farbstoffe (Biliver- din)
I.	585-632	516-578	0,32-0,41	+++—++++	+ —	+++
II.	570-602	480-512	0,3-0,35	++	+ —	+++
III.	518-540	465-473	0,37	+ —	—	+++
IV.	509-532	?	?	—	—	+++
V.	?	?	?	++	+ —	+++

Die von Dr. A. ZELLER an der Physiologisch-Chemischen Anstalt der Universität Basel durchgeführte Untersuchung des Gallensekretes ergab, dass es sich beim Gallenfarbstoff des Lachses zur Hauptsache um Biliverdin handelt. Mit Sicherheit konnte das sogenannte grüne Hämin ausgeschlossen werden. Das Absorptionsspektrum wurde in wässriger Lösung im Sichtbaren mit dem Augenphotometer gemessen (Cuvette $\frac{1}{2}$ cm). Es zeigte sich eine Zunahme der Extinktion von Rot zu Violett. Ein scharfer Knick befand sich bei logarithmischer Auftragung zwischen 500 und 550 μ .

4. *Die synchronische Hyperämie und Anämie.*

F. MIESCHER hat nachgewiesen, dass die Milz des Rheinlaches zur Laichzeit ausserordentlich verkleinert ist und vollständig anämisch wird, während dasselbe Organ beim Salmstadium gewaltig anschwillt und nicht selten das 20-fache der kleinsten Milzvolumen erreichen kann. Dies Extremverhalten gilt vor allem, wie wir hier ergänzend bemerken müssen, für die männlichen Lachse, bei welchen sich die Milz im ganzen als variabler und in ihrem Hyperämie- und Anämie-Verhalten weit unregelmässiger erwiesen hat als bei den weiblichen Lachsen. Aber auch bei den letzteren fand schon MIESCHER im Juli und August mit ziemlicher Regelmässigkeit vergrösserte und hyperämische Milzen. Jedoch hat bereits MIESCHER nachweisen können, dass schon zu Anfang Mai starke Hyperämiemilzen auftreten können und dass auch manchmal Lachse, welche Anfang August gefangen wurden, nur

gering durchblutete Organe besitzen können. Bevor wir unsere ergänzenden Befunde vorlegen wollen, müssen wir zunächst die Voraussetzungen kennen lernen, welche notwendig sind, damit an der Milz überhaupt solch tiefgreifende äussere Veränderungen ablaufen können, die den Eindruck relativ ungebundener oder wie wir sehen werden, sogar krankhafter Entwicklung machen. Die Veränderungen der Milzstruktur, das wollen wir bereits hier feststellen, beschränken sich auf die allgemeinen anatomischen Elemente und zeigen eine durchaus normale Erscheinung.

Die Histologie hat in der Milz des Lachses ein Organ ermittelt, welches gegenüber der Milz der meisten Poikilothermen und vor allem der Homoiothermen nicht nur als ein einfacheres Organ angesprochen werden kann, sondern als das typisch reine Milzgebilde. Fehlen doch vor allem die Lymphknoten, die akzessorischen Malpighi'schen Follikel, ferner muskulöse Balkeneinrichtungen und ebenfalls sämtliche komplizierten Gefässeinrichtungen. Somit besteht die Lachsmilz aus einem einheitlich gebauten System von Scheidewänden, von Bindegewebsfächern, in welchen das eigentliche Milzgewebe eingeschlossen ist. Dieses ist ein verhältnismässig grobes Retikulum mit zahlreichen Rundzellen. Die bindegewebige Kapsel, die das ganze Gewebe umschliesst, ist ausserordentlich dünnwandig und wird uns später noch zu beschäftigen haben. Das Bindegewebe der Lachsmilz besteht, wie wir nachweisen konnten, aus kollagenen Fasern. Auffallend sind besonders mächtig entwickelte Gefässwandungen der Arterien, was besonders deutlich hervortritt, da neben diesen Muskelfibrillen sowohl in der Milzkapsel, wie auch in den Zwischenwänden der Milzlappchen alle übrigen Muskelemente, wie gesagt, fehlen. Häufig trifft man auch in hochgradig blutleeren Milzen einzelne Fächer prall mit roten Blutkörperchen angefüllt. So fanden wir mehrmals auch bei den kleinsten anämischen Milzen winzige und tief dunkle Knötchen, welche an der Milzoberfläche hervortreten, und die jeweils einem einzelnen Milzfache entsprechen, dessen feines Netzwerk dann prall mit Erythrozyten angefüllt ist. Durch diese auffallende Tatsache, wird eine territorial verschiedene Blutverteilung innerhalb des Milzkörpers wahrscheinlich gemacht.

Diese allgemeinen Feststellungen, die sich mit der ersten Darstellung, die MIESCHER gegeben hat, decken, zeigen vor allem, dass die Milz des Lachses in struktureller Hinsicht ein typisches

Speicherorgan für grosse Blutmengen darstellt. Sie ist in hohem Masse geeignet, als eigentlicher Blutschwamm zu dienen, ohne dass eine starke Zunahme von Milzgewebeelementen notwendig wäre. Dass aber eine solche Zunahme doch stattfindet, werden wir im Zusammenhang mit der sogenannten „Auflösung“ der Salmmilz darlegen. Wir werden auch sehen, dass auf die maximal anämischen Laichlachsmilzen wieder erneut vergrösserte Hyperämiemilzen folgen können und zwar in einem Zeitraum von nur wenigen Wochen, was für die enorme Leistungsfähigkeit dieses Organs spricht. Dass es sich bei diesen Verhältnissen nicht um bloss individuelle Verschiedenheiten des betreffenden Organs handelt, zeigt am deutlichsten die abweichende Struktur der hyperämischen Milz, deren Merkmal besonders schwach oder stark blutgefüllte, knötchenartige Erhebungen sind, wie sie regelmässig in Form einer perlschnurartigen Reihe die ganze Konvexeite der Milz besetzt halten. Ausser dieser Längsreihe von Knötchenbildungen kommen grössere und kleinere davon auch an den kantigen Rändern des gesamten Organs vor. Mit ihnen zusammen sind aber auch blättchenartige Erhebungen in kleinen Gruppen über den grössten Teil der Milzoberfläche verstreut. Typisch sind besonders für die stärksten Hyperämiemilzen zusammengedrückte Anhäufungen von schwarz glänzenden Anschwellungen. MIESCHER glaubte nachgewiesen zu haben, dass die „Milzknoten“ nur dann auftreten, wenn das ganze Milzgewebe stark mit Blut überfüllt ist. Wir selber haben aber auch bei den Meerlachsen mit nur schwach durchbluteten Organen dieselben Bildungen mehrfach beobachten können, was zwar nicht ausschliesst, dass die Blutspeicherung die eigentliche Veranlassung zu diesen Bildungen ist. In den Fällen, wo diese „Milztumoren“ am stärksten ausgebildet sind, d.h. beim Vorhandensein einer maximalen Milzanschwellung, konnten wir auch regelmässig eine Hyperämie des Enddarms nachweisen. Die strenge Gleichzeitigkeit von Milzhyperämie und Darmhyperämie konnte vor allem bei den grössten und schwersten Salmen beobachtet werden.

Die Beziehung, die zwischen beiden Hyperämiezentren besteht, wird durch den Vergleich des Stadiums I und Stadiums IV klar werden. Eröffnet man einen Fresslachs, so findet man die Milz als ein dunkelrotes, relativ stark hyperämisches Organ dem Mitteldarm im letzten Leibeshöhlendrittel anliegend. Der Darm selbst

erscheint im Querfaltenabschnitt besonders stark gerötet und erweist sich auch auf Schnitten stark durchblutet, was im Vergleich mit einem funktionellen Forellendarm besonders auffällt, bei welchem man bei einer ähnlichen Blutfüllung und Rötung auf eine Entzündung schliessen müsste. Diese Darmhyperämie, welche sowohl die inneren wie auch die äusseren Gefässe des Darmtraktes

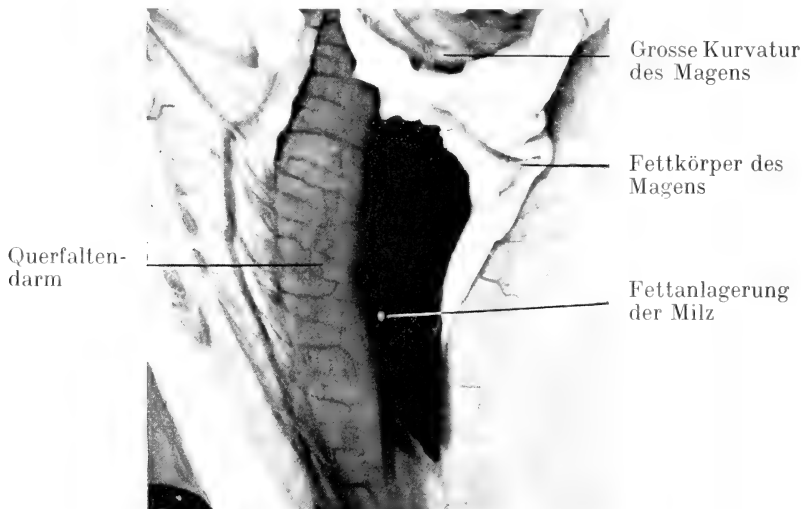


ABB. 50.
Stadium I.

Die stark ausgeprägten Darmgefässe sowie die Vergrösserung der Milz sind Merkmale für die besondere Hyperämie beim Fresslachs.

betrifft, scheint zusammen mit der stärkeren Milzdurchblutung ebenfalls auf eine gesteigerte Verdauungstätigkeit hinzuweisen (vgl. Abb. 50).

DOBSON (1831) hat zum ersten Mal Milzanschwellungen während der Verdauungsphase beschrieben, die gleichfalls auf vermehrter Blutfüllung beruhten. Im Gegensatz zum Milzzustand von Stadium I und in gewissem Sinne auch von Stadium IV, der sicher zum Teil auch einen Ausdruck für die Verdauungstätigkeit darstellt, muss aber der Zustand der Hyperämiemilz in der Synchroniephase zu einem anderen Organsystem in Beziehung gesetzt werden, da ja irgend welche Verdauung hier ganz ausser Betracht fällt. Diesen Sachverhalt hat ja eben MIESCHER eingesehen und deshalb

die Volumenveränderung der Milz mit dem Wachstum der Gonaden auf Kosten der Seitenrumpfmuskulatur in Beziehung gesetzt. Nun haben wir aber gewichtige Tatsachen, welche uns nötigen, sowohl die Bedeutung der Milzhyperämie wie auch der intestinalen Hyperämie als über die Sexualfunktion hinausreichend zu sehen, während MIESCHER dieselbe vielleicht doch etwas einseitig als den beherrschenden Faktor herausgehoben hat.

Wir konnten bereits bei der Behandlung der Gallenblasenveränderung auf die Phase hinweisen, wo schon am Ende der eigentlichen Synchronie die Periode der äusseren Ernährung wieder vorbereitet wird. Für die Milz gilt nun ein ganz ähnliches Verhalten, indem sie nach der maximalen Anämie wieder erneut hyperämisch wird und zwar zusammen mit dem Darm. Die Milz dieser fast reinen Selbstzehrungsphase kann, wie die Abbildung 51 zeigt, weit über die Hyperämie des Fresslachs hinausgehen. Diese Verhältnisse, welche von MIESCHER selbst nie verfolgt



AB B. 51.
Stadium V.

Fall einer hyperämischen Milz beim verlaichten Lachs in halber natürlicher Grösse.

worden sind, müssen aber ganz besonders gewürdigt werden, da das Organ unseres Stadiums V nicht mehr im Dienste des Gonadenaufbaues steht. Zugleich liefert Stadium V den Beweis, dass die Milz- und Darmhyperämie nicht bloss die Fressphase wieder vorbereitet, so wie das etwa die Sekretion der Galle tut, sondern dass sie darüber hinaus wieder in einem neuen Sinne funktionell ist und zwar rein in Richtung der inneren Ernährung.

Die Variationsbreite des Blutfüllungszustandes der Milz zwischen Stadium I und Stadium IV ist so gross, dass man zunächst geneigt ist, zu zögern, auch hier die strenge Stadiengliederung durchzu-

führen. Wenn wir uns aber bewusst bleiben, dass die Stadieneinteilung einfach ein Hilfsmittel ist, um einen typischen und hervorstechenden Komplex von Merkmalen, die einen Funktionszusammenhang besitzen, darzustellen, so lassen sich auch die Abweichungen von der Norm des Milzverhaltens unschwer in den einzelnen Stadien unterbringen.

Betrachten wir, nachdem wir mit den auffälligsten Einzelheiten der Milzveränderung vertraut sind, dieselben nochmals im Zusammenhang mit den morphologisch erfassbaren Erscheinungen des Phasenwechsels, die uns besonders beschäftigt haben. Auf die, wie wir gesehen haben, stets vergrösserte „Verdauungsmilz“ folgt beim Stadium II, welches wir an 19 Wintersalmen, die in den Monaten Januar, Februar und März in Hardinxveld gefangen wurden, beobachteten, eine auffällige Verkleinerung des Organs. Das Zurückgehen des Milzvolumens um ein Drittel konnten wir als regelmässige Erscheinung festhalten. Selbst in einem einzigen Fall, bei dem die Milz wohl um die Hälfte verkleinert war, konnte keine Anämie beobachtet werden, welche an den Anämiezustand des extremen Synchroniestadiums erinnert hätte. Immerhin sind die blutarmen Milzen in der ersten Synchroniephase den Milzen der vollreifen Lachse bereits vergleichbar. Das Stadium II ist ferner durch eine weitere Tatsachenreihe ausgezeichnet. So fällt das Andauern der Schleimhauthyperämie im Querfaltendarm auf. Trotz des starken Rückgangs der Blutfüllung in der Milz besteht die intestinale Hyperämie weiter, ein Zeichen dafür, dass beide Hyperämiezentren weitgehend unabhängig voneinander sind. Ferner können wir beim Stadium II besonders gut sehen, dass die Hyperämien nicht strikte abdominal sind, wie MIESCHER geglaubt hat, sondern dass es Zentren der Blutfüllung gibt, welche wandern können und unter sich in einem funktionalen Zusammenhang stehen. MIESCHER beobachtete, dass bei weiblichen Lachsen, welche in der Gegend von Basel zwischen Mitte September und Mitte Oktober gefangen wurden, eine starke Blutfüllung der zuführenden Ovarialgefässe stattfindet. Wir heben hervor, dass dieser Zustand, welcher recht eigentlich den Übergang vom Salmstadium zum Laichlachsstadium repräsentiert, charakterisiert ist durch den rapid voranschreitenden Anämieprozess der Milz. Das Ovar stellt während der letzten Phase der Ausreifung ebenfalls ein Zentrum der Blutfüllung dar, welches gleichwertig ist mit der linealen und

intestinalen Hyperämie. Auffallenderweise liegt das erste synchronische Hyperämiezentrum beim Stadium II im Gebiet der Leber. Die Pfortader und ihr spezialisiertes Venensystem, welches innerhalb des Appendiceskomplexes liegt, fällt durch starke Blutfüllung auf. Wenn wir die Blutansammlung in der Wand des letzten Rumpfdarmabschnittes als einen nachwirkenden Zustand der Fressphase auffassen können, so muss zweifellos die jetzt vermehrte Durchblutung des Leberkreislaufes als etwas Neues und Besonderes aufgefasst werden, wenn wir das erste Synchroniestadium mit dem Stadium I vergleichen. Ohne dass wir die Bedeutung dieses Verhaltens mit unserer morphologischen Methode erklären können — da man hier nur von der physiologischen Seite her weiterkommen kann —, begnügen wir uns mit der Feststellung eines ersten Hyperämiezentrum im Portalkreislauf. Der Kreislauf des Verdauungsschlauchs zeigt ebenfalls ein stadienrhythmisches Verhalten.

Die Tatsache der Verschiebung der Hyperämiezentren beleuchtet sehr deutlich die ihr übergeordnete Tatsache des Phasenwechsels. Zwischen den Milzen bei den männlichen und weiblichen Lachsen bestehen, was den Zeitpunkt und die Häufigkeit des An- und Anschwellens des Organs anbelangt, verhältnismässig beträchtliche Unterschiede. Zunächst sind die Milzen bei den männlichen Lachsen öfters in geringerem Masse vergrössert als bei den weiblichen Fischen und zudem tritt die Milzhyperämie bei ihnen zuweilen schon am Ende des Stadiums II auf und bleibt bis an das Ende des Salmstadiums bestehen, oder aber sie tritt nach einer kurzen anämischen Zwischenperiode am Ende des Salmstadiums ein zweites Mal und dann in verstärktem Umfange auf. Man ist leicht geneigt, bei der Betrachtung des männlichen Milzverhaltens an regelwidrige Verhältnisse zu denken. Bei den weiblichen Lachsen wird die Milz sicher nur ein einziges Mal hyperämisch. Nun müssen wir aber bedenken, dass Wachstum und Reifung der Ovarien bei weitem den grösseren und gewichtigeren Stofftransport darstellt als die Bildung und Reifung der Hoden. Wir wissen auch, dass das Wachstum des Ovars beim Lachs gleichmässig und konstant vor sich geht, was, wie wir glauben, sich auch in entsprechendem Verhalten der Milz widerspiegelt. Während die männlichen Lachse, hinsichtlich der Gonaden quantitativ zweifellos eine geringere physiologische Leistung vollbringen als die weiblichen Lachse, so dürften doch einige Leistungen des männlichen Lachs-

körpers die Hilfseinrichtungen der Milzhyperämie bzw. -Anämie extremer, weil öfters, spontan beanspruchen, als jene der Weibchen. Diese Leistungen, von denen wir im folgenden zu berichten haben, betreffen in erster Linie den Bewegungsapparat und das Orientierungssystem.

Die spezifisch männliche und gesteigerte Leistung fällt in die Brunstperiode. Am dritten und 4. September 1936, also zu einem Zeitpunkt, wo die Ausbildung der Geschlechtsprodukte in die letzte Phase der Reifung eingetreten ist, konnten wir unterhalb von Istein männliche Lachse beobachten, die hochgradig brünstig waren und sich während $1\frac{1}{2}$ Stunden fortgesetzt im Kreise jagten und dabei mehrmals sprangen. Zufälligerweise konnten wir in der Nacht vom 4. auf den 5. September einen sechsjährigen männlichen Lachs von 93 cm Körperlänge und 6,5 kg Gewicht in Istein fangen, der eine hyperämische Milz mit besonders reichlicher Knötchenbildung besass. MIESCHER hatte seinerzeit rein intuitiv und beiläufig die Vermutung ausgesprochen, dass zwischen dem Brunstzustand und der Milzknötchenbildung möglicherweise ein Zusammenhang bestehe. Die zur Untersuchung gelangten männlichen Milzen des späten Salmstadiums, die sich also unmittelbar vor der Vollreife des Lachses befanden, waren durch vermehrte Knötchenbildung ausgezeichnet. Die Frage bedarf aber noch weiterer sorgfältiger Prüfung, besonders nachdem wir bei Fresslachsen der Frühjahrsfangperiode 1938 in der Ostsee ebenfalls Milzen fanden, welche auf ihrer Konvexseite in Reihen angeordnete Milzknoten aufwiesen. Immerhin zeigten diese Milzen, und zwar nur bei männlichen Lachsen, ausser einer Hauptreihe von Knoten, keine anderen über den Milzkörper wahllos verstreuten MIESCHER'schen Tumoren, wie sie für das späte Stadium III so typisch sind. Auch bei den in unserem Lachsbassin im Rhein gehaltenen männlichen Lachsen, die der Brunstphase angehörten, konnten wir neben stark ausgebildeten Tumoren solche von fast verschwindender Grösse beobachten, sodass die Möglichkeit einer Beziehung zwischen sexueller Erregung und Milztumoren tatsächlich eine offene Frage bleibt. Der Wechsel von Erregung und Ruhe der männlichen Lachse ist uns immer aufgefallen. Jedenfalls zeigte das Instinktverhalten ebenso wie das Organverhalten Schwankungen, welche bei den weiblichen Lachsen nicht in ähnlichem Masse in Erscheinung traten. Dass hier eine Gesetzmässigkeit vorliegt und keine Zufällig-

keit, geht ebenfalls aus den Veränderungen des männlichen Schädels hervor, denen bei den weiblichen Lachsen nur geringfügige Veränderungen entsprechen, wie TCHERNAVIN nachgewiesen hat. Auch in dieser Hinsicht zeigen die Männchen ein bedeutend labileres Organverhalten als die physiologisch-quantitativ stärker beanspruchten und in dem Geschlechtszyklus vielleicht gleichmässiger eingespannten weiblichen Lachse.

Will man nicht von vornherein darauf verzichten, die häufigen Divergenzen, welche wir bei den männlichen Lachsen gefunden haben, im Zusammenhang der beiden Geschlechtern zukommenden Synchronie zu beurteilen, so sind wir vorderhand einfach gezwungen, solche typischen Sonderheiten eines Organs mit entsprechenden Sonderheiten des Verhaltens in Beziehung zu bringen.

Wenn wir mit Nachdruck die Abweichungen des Milzverhaltens der späten männlichen Salmstadien hervorhoben, so geschah es vor allem um der Gefahr der Simplifikation unserer Stadien zu entgehen und um die wirklichen Verhältnisse in ihrer Mannigfaltigkeit zu erfassen.

Der Geschlechtsdimorphismus der Milz beweist vor allem die eine Tatsache, dass zwischen den Gonaden und der Hyperämie eine strenge Korrelation besteht.

Was nun die Funktionsdauer der einzelnen Hyperämiezentren anbelangt, so konnten wir zu ihrer Bestimmung nur wenige Anhaltspunkte ermitteln. Besonders gilt dies für das Hyperämiezentrum des Portalkreislaufes. Bei einem weiblichen Salm, der am 15. April 1934 bei Basel gefangen wurde, waren das Gefässsystem der Leber und die Gefässe zwischen den Divertikeln nicht mehr hyperämisch. Der vierjährige Fisch hatte eine Körperlänge von 83 cm und ein Körpergewicht von 8,5 kg. Er war, wie aus diesen Zahlen hervorgeht, noch ausserordentlich fett. Auch hatte er nur gering entwickelte Eierstöcke: Reifegrad I bis II. Auffallend war die starke Blutführung der Vena subintestinalis und der quer anastomosierenden Gefässe, welche über den Quersfaltendarm verlaufen. Die Blutgefässe, welche die Beckenregion versorgen, waren ebenfalls stark hyperämisch, sodass beim Durchschneiden der Beckenregion ein ganz enormer Blutaustritt zu beobachten war. Es schien, dass auch diese Blutverteilung ein weiteres Hyperämiezentrum verwirklichte. Demzufolge wäre das portale Hyperämiezentrum aufgehoben worden und hätte sich abdominal

verschoben, um ein weiteres Hyperämiezentrum auszubilden. Es war uns unmöglich, diese Verhältnisse genauer zu prüfen. Erstens einmal aus Mangel an Material und zweitens aber auch, weil die



ABB. 52.
Stadium IV.

Querfaltendarm mit Mesenterien und Gefässen beim Laichlach in seiner typischen Verspannung. Die Abbildung zeigt deutlich, dass diese Region mit ihren reichverzweigten und anastomosierenden Gefässen eine geeignete strukturelle Grundlage für Hyperämieprozesse bildet.

Gefässe der frühen Synchroniestadien zum grössten Teil vollständig von Fettgewebe umscheidet sind. Die strukturellen Grundlagen für die intestinale Hyperämie sind deshalb, wie die Abbildung 52 zeigt, vor allem im Stadium IV nachzuweisen. Es handelt sich

bei der Abbildung um die Gefässversorgung des Quersfaltendarms. Wir sehen deutlich, dass die Gefässe durch eine Anzahl stark ausgeprägter Queranastomosen und durch ihre reiche Verzweigung ein zusammenhängendes Netz bilden, welches ein besonders geeignetes Reservoir für grössere Blutmengen ist.

F. MIESCHER hatte wiederholt auf die auffällige Rötung der Darmwand bei den Salmen hingewiesen, ohne aber diesem Sachverhalt eine grössere Bedeutung zuerkennen zu wollen. Betrachten wir aber die folgenden Abbildungen 53 und 54, so scheint es uns im Gegenteil geboten, die starke Durchblutung der Darmwand selbst entsprechend zu würdigen. Wir sehen, dass besonders die Gefässe zwischen Muscularis und Tunica propria die stärkste Füllung aufweisen zu einem Zeitpunkt, wie wir nochmals betonen, wo die Schleimhaut nicht mehr funktionell ist. Die Darmwand dient also mit dieser Blutfüllung einer vollständig neuen Funktion, die derjenigen der Milz in Hinsicht der Blutspeicherung absolut gleichzustellen ist. Schnitte durch den aktiven Darm lassen einen wesentlich anderen Typus der Durchblutung erkennen. In der Darmwand des Fresslachs sind es vor allem die kleinsten Gefässe im subepithelialen Bindegewebe, welche prall mit roten Blutkörperchen gefüllt sind. In der Darmwand des Salmstadiums hingegen sind es jeweils die grösseren Gefässe und dann auch vor allem, wie wir auf den Abbildungen deutlich sehen können, die Gefässe zwischen Ring- und Längsmuskulatur und namentlich auch innerhalb der Subserosa. Die Art der Blutverteilung innerhalb der Darmwand beweist die Sonderstellung der synchronischen Darmhyperämie.

Unsere bisherige Darstellung bliebe äusserst lückenhaft, wenn wir nicht noch anschliessend den Vorgang der Anämie, der ja streng mit der Hyperämie gekoppelt ist (Kompensationsmechanismus), berücksichtigen wollten. Vergleichen wir Darmquerschnitte des Stadiums III und IV, Abbildungen 53, 54, 55 mit 56, so sehen wir, dass die einander direkt folgenden Extremzustände gleichsam wie Systole und Diastole zusammenwirken. Die Blutfüllung der Milz kann, wie besonders deutlich bei den männlichen Lachsen beobachtet werden konnte, vorübergehend maximale Ausmasse annehmen und scheint gerade dadurch besonders zu intensiveren Leistungen befähigt. Der Prozess der wechselnden Blutverteilung ist nicht von mechanisch abgemessener

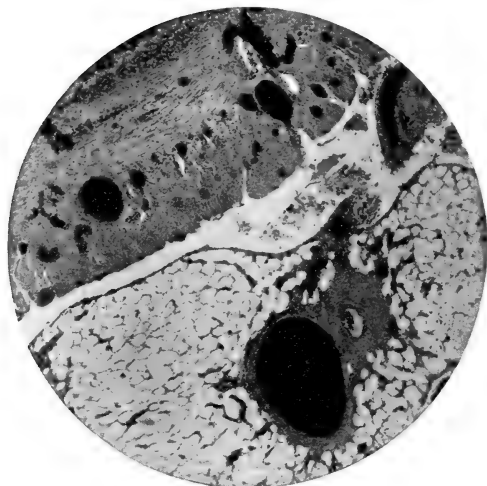


ABB. 53.
Stadium III.

Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes durch den Darm und das Fett-Pankreasgewebe. Man erkennt die auffallende Blutfüllung der Gefäße zwischen Ring- und Längsmuskulatur, wie auch innerhalb des Fettkörpers.

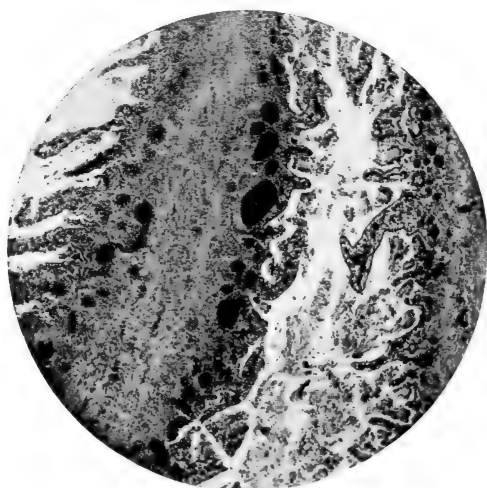


ABB. 54.
Stadium III.

Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes durch den Querfalten-
darm. Besonders innerhalb der Submucosa befinden sich die stärksten
blutgefüllten Gefäße. (Das Fehlen des Epithels auf unserer Abbildung ist
ein Kunstprodukt.)

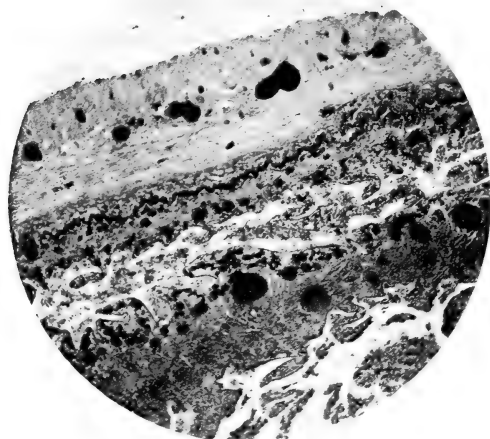


ABB. 55.
Stadium III.

Mikrophotographische Aufnahme eines Längsschnittes durch das Darmende des Salm. Man sieht deutlich die starke Blutfüllung innerhalb der Submucosa und Muscularis.



ABB. 56.
Stadium IV.

Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes durch den entsprechenden Darmabschnitt beim Laichlachs. Die blutleeren Gefäße zeigen die hochgradige Anämie der Darmwand an.

Gleichmässigkeit, sondern zeigt starke Schwankungen bei sämtlichen Lachskategorien, wie auch bei den einzelnen Individuen. Die enormen Blutmengen, welche in den „Schwammsystemen“ von Milz und Darm gespeichert werden, können keine andere Bedeutung haben als die Erzwingung kompensatorischer Anämien in anderen

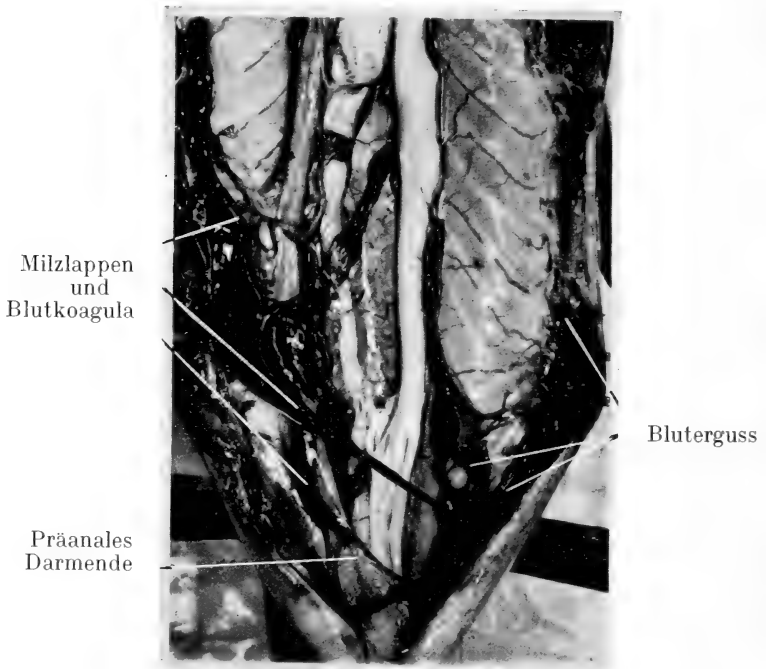


ABB. 57.

Stadium IV. ♂ Laichlachs-Situs.

Geronnenes Blut und aufgelöste Milzlappen bilden einen zusammenhängenden Komplex.

Organen. Noch einmal stellen wir ausdrücklich fest, dass das synchronische Verhalten des Lachses auch hinsichtlich der Milz unsere Vorstellung vom normalen und nicht pathologischen „Hungerprozess“ bestätigt. F. MIESCHER hat in diesem Punkte bereits richtig gesehen, wenn ihm auch folgende bedeutsame Beobachtung entgangen ist.

Bei der Eröffnung der Laichlachse, vor allem der männlichen Fische, stösst man regelmässig auf gewaltige Ansammlungen von

Blutkoagula, welche im hinteren Abschnitt der Leibeshöhle frei dem Darm und den Gonaden entlang liegen. Es handelt sich um 3—4 cm breite, häufig bis zu 1 cm hohen und öfters sogar bis zu 30 cm langen, kantigen und bandartigen Gebilden, welche durch ihre typisch geformte Gestalt auffallen (vgl. Abb. 57 u. 58). Die

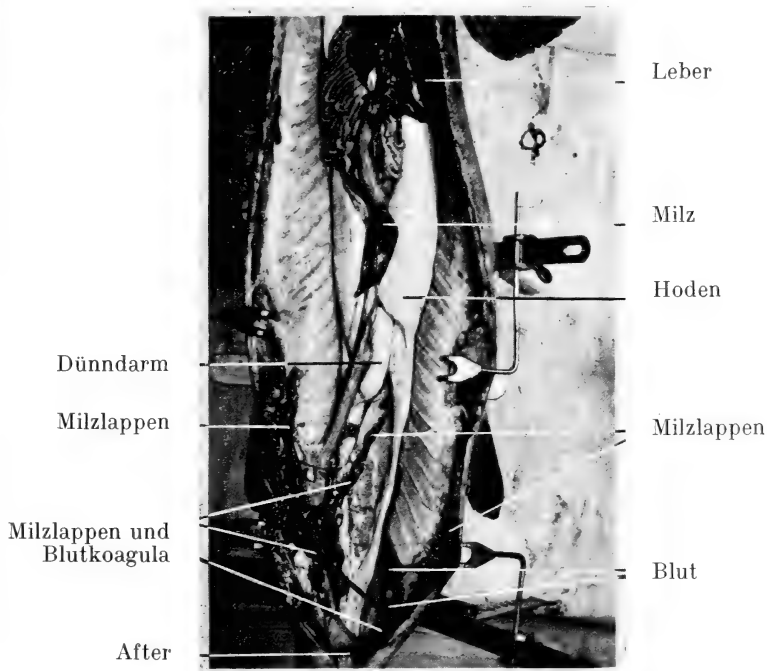


ABB. 58.

Stadium IV. Situs des ♂ Laichlachs.

Zwischen den Spermidukten ist deutlich ein von der Milz losgelöster, länglicher Lappen zu erkennen, der kaudalwärts mit dem übrigen abgestossenen Milzgewebe zusammenhängt. Das beim Aufschneiden des Fisches geronnene Blut ist deutlich an der matten Tönung zu erkennen.

folgende Abbildung 59 zeigt den Schnitt durch einen solchen „Blutlappen“, der sofort nach dem Töten des Lachs fixiert worden ist. Bei der Eröffnung der Leibeshöhle strömte jeweils, besonders nachdem die Beckenregion durchschnitten war, reichlich Blut aus, welches auffällig rasch gerinnen konnte. Während nun aber die Milz sich im Zustande scheinbar beschleunigter Verkleinerung befand, und somit, verglichen mit den stark durchbluteten

Salmmilzen, verhältnismässig stark anämisch geworden war, fiel es auf, dass einige der freileigenden Blutbänder auffallend schön in gewisse lappige Einkerbungen des Milzkörpers passten. Unsere Abbildung zeigt nun auch deutlich, dass es sich bei einem Teil dieser Bänder um regelrechtes Milzgewebe handelt. Die Milz hat die Fähigkeit, ganze Körperlappen frei in die Leibeshöhle abzustossen, zusammen mit beträchtlichen Blutmengen. Ein Milzverhalten, welches in nichts mehr einen Vergleich mit Homoiothermen aushalten kann, offenbar ein Unikum darstellt, und das

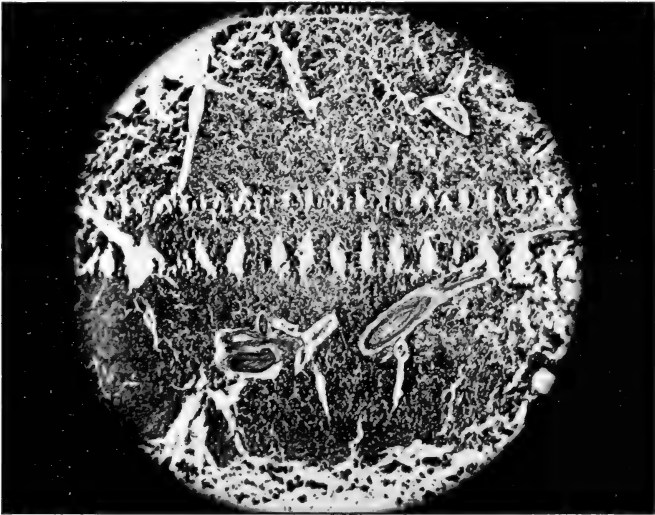


ABB. 59.

Stadium III—IV.

Mikroskopische Aufnahme eines Schnittes durch die „Blutkoagula“. Die Bildung zeigt das Vorhandensein von Blutgefässen und zerfallendem Milzgewebe.

von uns nun tatsächlich nur noch unter dem Gesichtspunkte des Phasenwechsels als normal beurteilt werden kann.

Die Deutung dieser eigenartigen Erscheinung ist uns gelungen, nachdem wir die späten Hyperämie milzen der Salme genau kannten. Wir fanden bei Lachsen des Stadiums III, bei denen die Milz die gesamte Mitte, also einen Drittel der Leibeshöhle ausfüllte, bei denen ferner der extreme Blutfüllungszustand bereits überschritten war, einen eigenartigen Auflösungszustand des Organs. Viele

Buchten, Furchen und Spalten griffen tief in den Milzkörper ein, sodass es vollständig unmöglich war, dass diese brüchigen und mit dünnen Brücken verhängten Milzlappen nochmals resorbiert und in den Hauptteil des Milzkörpers eingezogen werden konnten. Sobald wir diese anhängenden Lappen nur leicht berührten, fielen sie ab und lagen dann genau so wie die sogenannten „Blutklumpen“ mit ihren zum Teil scharfen Milzkanten frei in der Leibeshöhle (Abb. 60). Weiter heben wir hervor, dass die Salmmilz auf dem späteren Stadium III regelmässig einen brüchigeren Charakter hat als zu Beginn der Hyperämie. Damit zeigt sich nun, dass die Milz beträchtliche Teile ihres Speicherblutes aus sich entlassen kann, indem sie einige ihrer losen Lappen abstösst, und dass so nicht mehr alles Blut in den Kreislauf zurückströmen kann. MIESCHER, der diese Verhältnisse nicht beobachtet hat, war wohl als Mediziner gar nie auf ein derartig eigenartiges Verhalten gekommen und zudem durch den Widerstand, der seiner Darlegung des Milzverhaltens auf dem Berliner Physiologenkongress 1897 entgegengebracht worden ist, selbst zur äussersten Skepsis gestimmt worden.

Die gallertige und äusserst schwammig-brüchige Hyperämiemilz steht in krassem Gegensatz zu den kompakten und

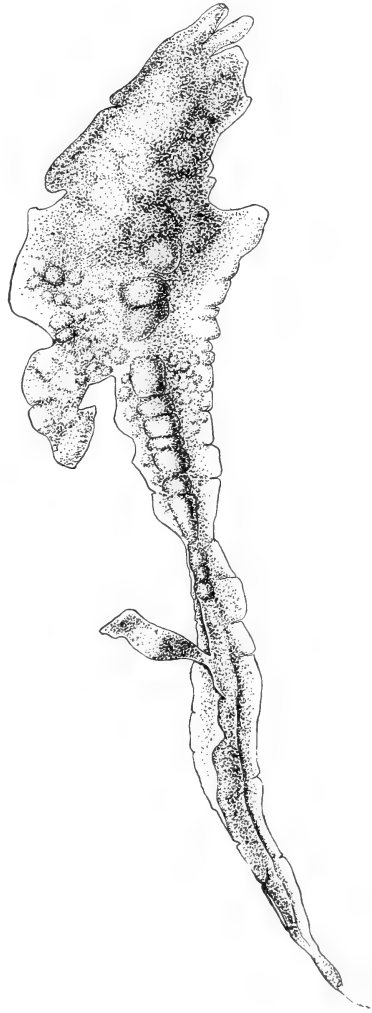


ABB. 60.

Stadium III—IV.

Dorsalansicht einer späten Salmmilz. Der Auflösungszustand des Organs ist deutlich bemerkbar an den beiden linkshängenden Milzlappen, wie auch an der starken Durchschnürung in der mittleren Region des Milzkörpers. Die Milztumoren sind teilweise bereits zurückgebildet.

elastischen Organen, welche wir bei den Laichlachsen finden. Dieselben erinnern wenigstens in ihren äusseren Proportionen vollständig an die jugendlichen Milzen bei den Salmlingen. Auch in dieser Hinsicht stellen wir eine gewisse morphologische Ähnlichkeit von Stadium 0 und Stadium IV fest.

Wir betonen, am Ende der Darstellung der Milzverhältnisse angelangt, dass wir hier nicht die Physiologie der Milz in einigen Phasen zu klären versucht haben, sondern dass wir damit einzig beabsichtigt haben, das stadienrhythmische Verhalten dieses Organs klar aufzuzeigen.

5. *Das Pankreas.*

G. L. GULLAND hat bei seinen schottischen Lachsuntersuchungen das synchronische Verhalten des Pankreas beschrieben. Er betonte, dass die Bauchspeicheldrüse bei den verschiedenen Individuen grosse Schwankungen hinsichtlich ihrer Ausdehnung aufweise und dass sie vor allem bei vielen Laichlachsen überhaupt nicht mehr nachzuweisen sei. In den Fällen, wo sie aber gefunden worden war, sollen die Zellen zusammengeschrumpft gewesen sein und keine Sekretgranula mehr enthalten haben.

Wir müssen nun GULLAND gegenüber feststellen, dass das Pankreas des Lachses in allen Stadien des Lebenszyklus vorhanden ist; nur muss man zur sicheren Bestimmung der Ausdehnung dieses Organs den gesamten Darmtraktus zerlegen, da der diffuse Charakter des Lachspankreas ausserordentlich gesteigert ist und da zudem die Pankreassubstanz nur in den späteren Synchroniephasen makroskopisch sichtbar ist, indem sie vollständig vom Fettgewebe umgeben wird. Dieser Sachverhalt, der bereits für das Stadium 0 gilt, ist mit schuld, dass man den Lachsen wiederholt ein echtes Pankreas abgesprochen hat. Bekanntlich haben bis in die neuere Zeit hinein verschiedene Autoren, gestützt auf das „Fehlen des Pankreas“, den Appendices intestinales Pankreasfunktion zuschreiben wollen.

Die Muscularis der Divertikel wird an einzelnen Stellen von bindegewebigen Zügen durchbrochen, innerhalb deren Gefässe und Pankreassubstanz liegen. Die Serosa des Darmes zieht sich in ihrer typischen, einschichtigen Lage über den gesamten Komplex von Fett- und Pankreasgewebe hinweg.

Die stadienmässige Schilderung des Pankreas muss im Zusammenhang mit der Histologie des Fettkörpers behandelt werden.

Wir haben es vorgezogen, den Fettkörper selbst rein morphologisch zu erfassen, da er oberflächlich genügend sichtbar ist und im Merkmal der Massigkeit einen klaren Aufschluss für das stadienrhythmische Verhalten darbietet. Unsere Analyse hat nun ergeben, dass das gesamte Pankreas topographisch in drei mehr oder weniger zusammenhängende Regionen zerfällt, die sich weitgehend mit den einzelnen Komplexen des Fettkörpers decken. Nur der am Fundus anhängende Fettlappen ist vollkommen frei von Pankreasgewebe. Die diffus verteilte Drüsensubstanz liegt in den fetterfüllten Mesenterien und längs den Wurzeln, bzw. Zweigen der Portalgefäße und der Vena subintestinalis ausgebreitet. Wir unterscheiden eine erste Pankreasregion, welche sich zwischen dem absteigenden und aufsteigenden Magenschenkel ausdehnt. Die zweite und stärkste Ansammlung von Pankreasgewebe liegt zwischen den Insertionsstellen der Divertikel und zwar vor allem innerhalb der tiefer liegenden Blindsäcke. Wir nehmen deshalb an, dass GULLAND für seine Untersuchungen nur die oberflächlich sichtbaren Divertikel geschnitten hat und dass ihm somit ein wesentlicher Komplex der Bauchspeicheldrüse entgangen ist. Auf diesen Umstand ist wohl auch die Behauptung GULLANDS zurückzuführen, das Pankreas sei beim Lachs teilweise ein fakultatives Organ. Die dritte Hauptregion des diffusen Pankreas verteilt sich über den absteigenden Darmtraktus. Die Zweiggefäße der Vena subintestinalis sind von einer eigentlichen Pankreasscheide umgeben. Dasselbe gilt auch für die starken Mesenterialbänder bis etwa zum letzten Drittel des Quersfaltendarmes. In der Analogie selbst fehlt die Pankreassubstanz.

Für unseren Stadienvergleich wählen wir die Region des Systems der Appendices intestinales, weil hier die reichste Ansammlung aller Pankreasbestandteile nachzuweisen ist. Die einzelnen Darmdivertikel stehen miteinander durch ein Gerüst von Mesenterien und Filamenten in Verbindung, welche das Pankreasgewebe in sich einschliessen. Die Behauptung, dass die Appendices selbst nur durch Pankreasgewebe zusammengehalten sind, muss im obigen Sinne berichtigt werden.

Ein Querschnitt durch eine Serie miteinander verbundener Appendices des Stadiums I zeigt, dass der grösste Teil des exokrinen Pankreas, das die Hauptmasse des Organs darstellt, innerhalb der Aussenschicht der dreieckigen Fettlappen liegt und von der

Peripherie aus in sehr verschiedenen langen Bändern das ganze Organ durchzieht. Innerhalb der zentralen Partie finden sich jeweils grössere Anhäufungen von Pankreassubstanz. Vor allem liegen hier auch die Ausführgänge der Drüse, zahlreiche Blutgefässe und die Insulae selbst, welche 0,5 bis 3,5 mm betragen können. Nie findet man LANGERHANS'sche Inseln innerhalb des peripheren Pankreasfeldes. Das bindegewebige Reticulum ist auf dem Stadium I prall mit Fett gefüllt, sodass die Zellen selbst stark abgerundete Wandungen aufweisen, wodurch der Eindruck eines schwammig-blasigen Körpers entsteht. Durch diese besonders grossen Fettzellen wird auch das mehr zusammenhängende Pankreasgewebe der Randzone dieser Fettlappen deutlich von den zentralen und zerstreut gelegenen Pankreaskomplexen abgehoben. Die Färbbarkeit des exokrinen Pankreas ist in der extremen Fressphase auffallend intensiv (Eisenchlorid-Hämatoxylinfärbung erwies sich als besonders geeignet). Sekretgranula, welche die Drüsenzelle eben verlassen hatten, zeigten noch eine typische Kugelgestalt, die sie aber beim Zusammenfliessen sehr schnell verlieren. Mit dem REGAUD'schen Fixiergemisch lassen sich diese Verhältnisse klar verfolgen. Das homogen zusammengeflossene Exkret hatte eine andere Färbbarkeit angenommen. Wir fanden die Tatsache, dass die Sekretgranula der Pankreaszellen färberisch eine weitgehende Übereinstimmung zeigen mit dem Sekret der Magendrüsen, wie auch mit der Granula der histogenen „Mastzellen“. Mit dem REGAUD'schen Hämatoxylin wie auch mit Azanfärbung und Äthylviolett erhielten wir sozusagen identische Färbreaktionen. BOLTON (1931) erhielt bei seinen *Oncorrhynchus*-Untersuchungen ebenfalls ähnliche Resultate. Die Deutung dieser färberisch übereinstimmenden Verhältnisse bei an sich fernstehenden Zellbildungen ist leider auch uns nicht gelungen und muss mit anderen Methoden in Angriff genommen werden. Bedeutungsvoll für die Charakterisierung des Stadiums I ist die Tatsache, dass neben der stets dunkleren, basalen Partie der Drüsenzellen, welche aus dichtem Zytoplasma besteht, auch die dem Lumen der Drüse zugekehrte, hellere Zellpartie, in welcher die kugelig gestalteten Zymogenkörner vorhanden sind, verhältnismässig intensiv anfärbt und eine feine Strichelung erkennen lässt. Der kugelige Zellkern, welcher in der basalen Zellpartie liegt, zeigt ein grobkörniges Chromatin, dessen einzelne Schollen öfters miteinander verbunden sind.

Die LANGERHANS'schen Inseln, welche öfters vollständig innerhalb des exokrinen Drüsenteils liegen, in vielen Fällen aber nur einseitig von Pankreassubstanz umgeben sind, oder aber vollständig frei im Fettkörper verteilt liegen, lassen sich stets nur sehr schwer färben und fallen, besonders innerhalb der stark gefärbten exokrinen Drüsensubstanz, als helle, ovale Bezirke auf. Der Kontrast von dunkelgefärbter eigentlicher Pankreasdrüsensubstanz und den hellen endokrinen Zellinseln ist in dieser Stärke besonders typisch für das Stadium des Fresslacheses.

Im Stadium des Voll-Lacheses (Stadium II) sind keine Veränderungen der Pankreaszellen nachzuweisen. Einzig die lumen-seitige Hälfte der Epithelzellen der Ausführungsgänge zeigte gegenüber dem Stadium I eine schwächere Mucoidreaktion der dort sich befindenden Körnchenbildungen. Ferner konnten wir feststellen, dass der im Stadium I auffällig ins Lumen der Ausführungsgänge hineinragende Stäbchensaum der Gangepithelien weniger ausgeprägt war.

Erst nachdem der Fettkörper wesentlich angegriffen war, liess sich eine räumliche Verschiebung der Pankreassubstanz nachweisen. Das randständige Pankreasgewebe gelangte näher zu den zentraler gelegenen Drüsenkomplexen heran. Der Vorgang ist aber ein rein mechanischer und lässt sich mit dem Auspressen eines Schwammsystems vergleichen. Das Schwinden des Fettkörpers vollzieht sich gleichmässig an seinem ganzen Volumen, sodass die Maschen des bindegewebigen Netzes eingeknickt werden und die totale Oberfläche der Fettzellen beträchtlich verkleinert wird. Das „Schrumpfen“ betrifft also keineswegs die Pankreaszellen, wie GULLAND geglaubt hat, sondern hängt nur mit dem eigentlichen Fettschwund zusammen.

Auch im Stadium III sind nur innerhalb des Fettkörpers auffallende Erscheinungen zu verzeichnen. Das eigentliche Pankreasgewebe wird davon nicht näher betroffen. Unser Salmstadium, bei welchem wir die Hyperämieverhältnisse im einzelnen bereits dargestellt haben, ist nun auffallend charakterisiert durch eine starke Blutfüllung der Gefässe, welche innerhalb des Fettkörpers verlaufen. Vor allem sind die Gefässe, welche zwischen den Divertikeln des Darmes liegen, stark hyperämisch geworden, sodass sie in räumlicher Ausdehnung weit über die Pankreassubstanz dominieren können. Die Färbbarkeit des exokrinen Pankreasgewebes ist im Salmstadium herabgesetzt, sodass der Gegensatz, der in dieser

Hinsicht beim Stadium I zwischen exokrinen und endokrinen Drüsenzellen hervorgehoben werden musste, weniger deutlich in Erscheinung tritt. Auch beim folgenden Stadium IV (Laichlachs) sind sämtliche Elemente des Pankreas mit allen angewandten Färbemethoden nachzuweisen gewesen. Wohl sind nun die exokrinen Drüsen bedeutend schwächer färbbar; aber sie zeigen keine eigentliche Strukturveränderung. Die LANGERHANS'schen Inseln lassen, da sie sich färberisch in allen Stadien gleich verhalten, überhaupt keine Unterschiede erkennen. Unverändert erwies sich auch die Kerngrösse. Die ovalen Inselkerne massen bei Fresslachsen und Synchronielachsen in der Länge 0,6 bis 1,2 μ und in der Breite 0,4 bis 0,5 μ . Von einer Minderung der Kerngrösse kann auch bei den runden Kernen des exokrinen Pankreas nicht die Rede sein. Der Kerndurchmesser liegt stets zwischen 0,5 und 1,3 μ .

Die Untersuchung des Pankreas des Stadium V konnte nur an zwei weiblichen Exemplaren durchgeführt werden. Da wir aber über ein grosses Vergleichsmaterial des Laichlachsstadiums verfügten, konnte das an sich dürftige Material des regenerierenden Lachses dennoch erfolgreich ausgewertet werden. Die gefärbten Pankreasschnitte ergaben eine deutliche Zunahme der Färbbarkeit der basalen Zellpartie der exokrinen Drüsenzellen. Während bei den Laichlachsen eine eigentliche Überfärbung jener Zellregion einfach unmöglich war, gelang dieselbe in beiden Fällen der untersuchten weiblichen verlaichten Fische ohne weiteres.

Der wesentliche Ertrag dieses Stadienvergleichs ist der neu gewonnene Beweis für das Normalverhalten des synchronischen Pankreas. Gerade der auffallende Schwund des Fettkörpers, in welchem das Pankreas eingeschlossen liegt, und der sich, wie wir gesehen haben, in einem besonderen Verhalten der Bindegewebszellen bemerkbar macht, hat auch GULLAND dazu verleitet, die Bauchspeicheldrüse „atrophisch“ zu sehen. Zur Veranschaulichung des aktiven und passiven Pankreaszustands des Lachses hat GULLAND in voreiliger Identifizierung das betreffende Organ bei den Forellen abgebildet. Für „Hungerforellen“ ist es nun typisch, dass die Drüsenzellen mit Zymogenkörnern prall angefüllt sind, während das Fress-Stadium durch eine starke Ausschüttung des Sekretes auffällt. Beim Lachs konnten wir in den frühen Synchroniestadien niemals die für die Forellen typische Stauung der Zymogen-

körner beobachten. Selbst im Stadium IV, wo wir öfters eine reichlichere Sekretansammlung feststellen konnten, stiessen wir niemals auf Stauungsbilder im GULLAND'schen Sinne. Hingegen war es für die Pankreaszellen ebenso typisch, wenn nur wenig Zymogenkörner vorhanden waren. Die Tatsache, dass in einem Fall des Stadiums V, bei dem die Fixierung des Drüsensekretes gelungen war, Anreicherung des Zymogens nachzuweisen war, zusammen mit der Tatsache der weiter oben erwähnten Zunahme der Färbbarkeit des Zellplasmas, scheint darauf hinzuweisen, dass auch das Stadium V dieses Organs das extreme Fresstadium wieder vorbereitet.

Zusammenfassend stellen wir fest, dass auch das Pankreas ein stadienrhythmisches Verhalten zeigt, welches im Rahmen der besonderen, von uns nachgewiesenen Lachsnorm abläuft.

IV. THEORETISCHER TEIL.

A. Die bisherigen Auffassungen über das Darmverhalten beim Rheinlachs.

I. KONTROVERSE GULLAND-BARTON.

L. SCHEURING und O. GASCHOTT (1928) betonten, dass der desquamatische Darmkatarrh, den GULLAND 1898 für den schottischen Lachs beschrieben hat, nicht zu den normalen Veränderungen des Lachskörpers während seiner Flusswanderung gehöre. Die Untersuchungen von SCHEURING und GASCHOTT basierten auf einem Material von zehn Lachsen unserer Stadien IV und V, deren Verdauungskanäle lebendfrisch fixiert wurden. Die beiden Forscher versuchten, die Kontroverse, welche zwischen GULLAND und BARTON (1898 bis 1903) bestand, zu klären. Bekanntlich hat GULLAND behauptet, dass das gesamte Epithel des Verdauungsschlauches im Laichlachsstadium vollkommen degeneriert sei, sodass das unbedeckte Faltenstroma frei ins Darmlumen hineinrage. Ferner stellte GULLAND fest, dass die katarrhalischen Veränderungen, wenn nicht bereits schon unmittelbar vor dem Einstieg der Fische in den Fluss, so doch ohne Zweifel zur Zeit des frühen Aufenthaltes im Flussunterlaufe jeweils einsetzen.

GULLAND behauptete festgestellt zu haben, dass das Magenepithel erst bei denjenigen Lachsen angegriffen werde, welche sich in den Flussoberläufen bzw. in den Laichregionen eingefunden hätten. Es scheine, dass der Zerfall des Epithels im Enddarm beginne, über den Dünndarm und die Appendices hinweg sich auch auf den Vorderdarm fortsetze. GULLAND, dessen Untersuchungsmaterial im ganzen 118 Lachse, welche sich auf alle möglichen Stadien verteilten, umfasst hat, kam zum Ergebnis, dass der Darm des Meerlaches ein ganz anderes Verhalten als der Darm des Flusslaches aufweise. Es soll sich nämlich gezeigt haben, dass Meerlache selbst einige Stunden nach dem Tode keinen Epithelzerfall aufweisen. GULLAND führt den Fall eines 36 Stunden nach dem Tode untersuchten Meerlaches an, der ausser geringfügigen (leider nicht näher beschriebenen) Epithelveränderungen postmortaler Natur keine Abschuppung der Oberflächenzellen feststellen liess. Gleichzeitig untersuchte GULLAND in Zusammenarbeit mit Noel PATTON (1898) die Verdauungsorgane von Forellen. Einige Magen- und Darmstücke wurden jeweils lebendfrisch, andere in Zwischenräumen von zehn Minuten und endlich eine Reihe in Abständen von 1, 2, 3 und 6 Stunden nach dem Tode fixiert. GULLAND betont nun, es sei vollständig unmöglich gewesen, die auf so mannigfache Weise hergestellten Präparate vom sofort fixierten Forellenmaterial zu unterscheiden. Alle untersuchten Verdauungsapparate der Forellen befanden sich im aktiven Stadium, bei welchem nach Ansicht GULLANDS postmortale Selbstverdauung zu erwarten gewesen wäre. Somit standen sich die Ergebnisse, welche einerseits bei den Forellen und den Meerlachsen und andererseits bei den Synchronielachsen gewonnen wurden, deutlich gegenüber. GULLAND vermutete nun, dass der von ihm nachgewiesene „Darmkatarrh“ wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem allgemeinen Ernährungszustand stünde. Er vertrat auch die Auffassung, dass das Darmverhalten von bestimmten Stadien abhängig sei und dass man im Salmstadium eine besonders „kritische“ Phase zu sehen habe.

Ihm gegenüber kommt Kingston BARTON zu einem völlig anderen Resultat. Er behauptet, dass die GULLAND'schen Ergebnisse ausnahmslos auf eine falsche Methodik zurückzuführen seien, da der betreffende Forscher postmortale Veränderungen fixiert und beschrieben habe; eine Auffassung, zu der auch A. BROWN ungefähr

gleichzeitig mit BARTON und neuerdings, wie gesagt, SCHEURING und GASCHOTT ebenfalls gekommen sind. BARTON hat seine Untersuchungen im Unterschied zu GULLAND nicht im Verlaufe von mehreren Jahren durchgeführt, sondern diese auf eine einzige Wintersaison beschränkt. Sein Untersuchungsmaterial umfasst ausschliesslich Laichlachse. Immerhin hat er sich ein günstiges Material von 200 Exemplaren des Stadiums IV beschaffen können. BARTON hatte sehr bald die grosse Bedeutung einer einwandfreien Methode erkannt und so das lebendfrisch fixierte Material in den Mittelpunkt seiner Untersuchungen gestellt. Daneben hatte er aber auch Versuche über postmortale Veränderungen selbst angestellt, indem er Lachsdärme 1, 2 und mehr Stunden nach dem Tode fixiert hat. Auf Grund dieser vergleichenden Untersuchungen kam BARTON zum Ergebnis, dass der Magen-Darmkanal keine degenerativen Veränderungen aufweist, ein Resultat welches für den Rheinlachs durch L. SCHEURING und O. GASCHOTT bestätigt wurde.

Unsere eigenen Untersuchungen haben den allgemeinen Befund des nicht pathologischen Darmverhaltens ebenfalls erhärtet, darüber hinaus aber eine eigene Auffassung von „normal“ zur Diskussion gestellt.

Die Darstellung der Kontroverse GULLAND-BARTON würde sich nun selbstverständlich erübrigen, wenn wir nicht selbst die Gelegenheit gehabt hätten, an einem grossen Material von 250 Ostsee- und Rheinlachsen besondere Untersuchungsschwierigkeiten kennen zu lernen und dadurch zu einem vertiefteren Verständnis der oben ausgeführten Streitfrage zu kommen.

Fassen wir die beiden bisher entwickelten Auffassungen des Darmverhaltens zusammen, so sehen wir auf der einen Seite die Auffassung GULLANDS, welche als bleibenden Beitrag zur Lösung des besonderen Darmverhaltens den ersten Ansatz zu einem Stadienvergleich in unserem Sinne geliefert hat. Überdies hat GULLAND auch das Darmverhalten des Lachses als einen besonderen Ausdruck für seinen veränderten Ernährungszustand werten wollen.

BARTONS Auffassung beruht auf der Behauptung, der Darmkanal zeige während der Laichwanderung (zur Laichzeit) ein normales und durchgehend uniformes histologisches Bild. Er hatte überdies die Ansicht vertreten, der Lachs sei jederzeit imstande,

Nahrung aufzunehmen und würde dies auch besonders noch in der ersten Zeit des „physiologischen Hungers“ in kleinen Mengen vornehmen. GULLAND wendete deshalb in einer späteren Publikation mit Recht gegen BARTON ein, dass dieser nur Lachse aus Flüssen mit kurzem Unterlauf untersucht habe, sodass er kein Kriterium über Beginn und Umfang des „physiologischen Hungers“ gewinnen konnte.

Da nun auch später Forscher wie CALDERWOOD, MENZIES und NORDQUIST, SCHEURING und GASCHOTT keine zusammenfassende Auffassung des Phänomens zu entwickeln versucht haben, ist unser eigener Versuch gerechtfertigt, über die Kontroverse „postmortal oder pathologisch“ hinaus eine Vorstellung zu vertreten, welche geeignet ist, das Darmverhalten als einen besonderen Prozess zu erfassen und den von GULLAND angeregten Stadienvergleich aufzugreifen und im einzelnen zu analysieren.

Als wir 1930 die ersten wenigen Darmfixierungen des Stadiums IV durchgeführt hatten, schien es durchaus, als ob GULLAND recht behalten sollte. Die von MIESCHER 1880 erstmals aufgestellte Behauptung, Abschuppung des Darmepithels gehöre beim Laichlachs (Rheinlachs) zu den regelmässigen Erscheinungen, schien bestätigt werden zu können. Dies umso mehr, als unser gesamtes Material ausnahmslos lebendfrisch gewonnen und bearbeitet wurde. Die Fixierung von sogenannten postmortalen Veränderungen durfte also vollkommen ausgeschlossen sein. Das histologisch Bild bei dem in folgenden Wintern in den verschiedensten Fixiergemischen (siehe Technik) behandelten Material zeigte einen ausserordentlich verschiedenen Zustand. Wir fanden neben vollständig normalen Epithelien abgeschilferte Zellkomplexe in allen Stadien des Verfalls und zwar bei den verschiedenen Fischen, sodass an ein individuell verschiedenes Verhalten zu denken war. Dadurch schienen dann auch die krassen und fast unverständlichen Widersprüche, welche zwischen GULLAND und seinen Gegnern bestanden haben, abgeschwächt, ja vielleicht sogar erklärbar gemacht.

Im besonderen kam unserer so entstandenen Auffassung eines individuellen Darmverhaltens die auffällige Tatsache aus der Lachsbiologie entgegen, dass nämlich ein bestimmter Prozentsatz (10—30%) der atlantischen Lachse unmittelbar nach dem Laichgeschäft oder aber während der katadromen Wanderung absterben. Wir sehen jedenfalls aus diesem Sachverhalt, dass die Laichlachse

in vergleichbare Nähe zu den pazifischen Lachsen zu rücken sind, welche ja bekanntlich nach der Laichzeit zugrunde gehen und bei denen RUTTER 1902 und C. W. GREENE 1912 die Desquamation des Epithels des Magen-Darmkanals nachgewiesen haben. Die Vermutung, es handle sich bei unseren „Desquamationsfällen“ gerade um die Kategorie der absterbenden Lachse, war nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Wir entschlossen uns deshalb zur Untersuchung des Salmstadiums, um die beobachteten Verhältnisse des Laichlachsstadiums genauer beurteilen zu können. Beim Stadium III hatte ja auch GULLAND den Beginn des Darmkatarrhs angenommen, und es lag überdies nahe, bei den Salmen, bei denen MIESCHER die Milzhyperämie nachgewiesen hatte, besondere Zustände zu vermuten. Vor allem aber wollten wir den ganzen Lachszyklus im Zusammenhang behandeln. Zweifellos nehmen die Lachse aus dem Estuarium eine wichtige Stelle im Zyklus ein, da sie sich möglicherweise zwischen dem extremen Fress- und dem extremen Synchroniestadium befinden.

Im Ober- wie im Hochrhein wurden im letzten Jahrzehnt nur noch ganz zufällig und dann nur vereinzelte Salme gefangen, sodass wir darauf angewiesen waren, uns das entsprechende Stadium ausschliesslich im holländischen Niederrhein resp. im Mündungsgebiet des Rheins selbst zu beschaffen.

Das Salmmaterial rekrutierte sich aus zwei Lachskategorien hinsichtlich des Fanges. Erstens aus solchen, welche wir am Ufer der Meerwede bei Dortrecht unmittelbar nach Fang bearbeiten konnten, und zweitens aus Fischen, welche in der Nacht oder am frühen Morgen im Flusse mit Treibnetzen gefangen wurden und um 6 Uhr in der Salmhalle in Kralingsche Veer bei Rotterdam zur Untersuchung bereit lagen. Da tagsüber zur Zeit der Untersuchungen ausserordentliche Hitze herrschte, versuchten wir mit Eiskühlung des frisch getöteten Fisches die Fixierung zu garantieren. Das Resultat war wiederum auffallend verschieden, indem sowohl bei den Meerwedosalmen wie bei den Kralingsche Veer-Salmen Epithel-Abschuppung vorkam. Immerhin zeigten die letzteren ausnahmslos ein vollständig verfallenes Epithel (GULLAND'sche Bilder), während die unter besonderen Vorsichtsmassnahmen fixierten, eisgekühlten Darm- und Magenstückchen sowohl intakte Epithelverbände wie auch vom Strom abgehobene aufwiesen. Die isoliert liegenden Epithelzellen resp. Zellkomplexe

zeigten aber an und für sich ein vollständig normales Aussehen. Auffallenderweise gelang es uns, die Abhebung der Epithelien von der Basalmembran im letzten Darmabschnitt (Enddarm nach GULLAND) regelmässig zu verhindern, wenn wir mit einer Einlaufspritze die betreffende Region vor der Fixierung gründlich ausgespült hatten. Es war deshalb zu vermuten, dass dem besonderen synchronischen Darmschleim (Darmsaft) eine spezielle Eigenschaft zukomme, welche sofort nach Eintritt des Todes ihre Wirkung auf das Epithel ausüben könne. Dass dabei die Aussentemperatur nicht die ausschlaggebende Rolle spielt, zeigte sich bei den von uns untersuchten Ostseelachsen, welche zum Teil auf offenen Motorkuttern bei stärkster Sonne und ohne die vorher erwähnten Ausspülungen behandelt worden sind und bei denen wir nie eine entsprechende Veränderung beobachten konnten.

II. Der „synchronische Darmschleim“.

Die starke Schleimproduktion im Verdauungsschlauch und die auffallenden Veränderungen, die der Schleim selbst während der verschiedenen Stadien durchmacht, ist allen Lachsforschern immer wieder aufgefallen.

Besonders die Gelbfärbung des Darmschleims hat manche Untersucher zu gewagten Hypothesen verleitet. So hat auch A. BROWN, welcher 1898 der GULLAND'schen Auffassung eines desquamativen Darmkatarrhs entgegentrat, betont, dass der cremeartige, gelbe und eitrige Darmschleim die Hauptschuld an der postmortalen Selbstverdauung trage. Ähnliche Ansichten vertraten FRITSCH (1894) beim Elbelachs und MIESCHER beim Rheinlachs. Alle Forscher weisen darauf hin, dass dieser „Schleim“ von zähflüssiger, gallertiger Beschaffenheit sei. Wir konnten nun feststellen, dass der ganz frisch angeschnittene Mitteldarm mit den Appendices in keinem Fall den behaupteten eiterigen Charakter des Darmsaftes aufwies. Der Schleim war im frischen Zustand klar und relativ dünnflüssig. Erst beim Verreiben in der Hand wurde er seifig und klebriger. Bei einem frisch gefangenen Lachs hatte der Darmschleim einen relativ beträchtlichen Flüssigkeitsgrad, ohne indessen je wässerig zu sein.

Die Analyse des synchronischen Darmsaftes ergab das Vorhandensein von Mucin und Fett in reichlicher Menge, ebenfalls in relativ

starker Ansammlung Leucinkristalle neben Karbonatkristallen. Ferner fanden sich Cholesterine und in reichlicher Menge Biliverdin, der spezifische Gallenfarbstoff des Lachses, welcher die eigentliche Gelbfärbung des Darmschleims verursacht. Daneben fanden wir wenige Zellkerne und Zelltrümmer von abgenützten Epithelzellen, doch keine degenerativen Strukturen und Substanzen.

Es handelt sich beim frisch gewonnenen Darmsaft nie um eine eiterige Substanz, sondern um einen eindeutig bestimmbar synchronischen Darminhalt, dem jedenfalls keine pathogene Wirkung zugesprochen werden kann, solange das Tier selbst lebt. Diesen letzteren Punkt betonen wir mit besonderem Nachdruck, da selbst die meisten Befürworter des Normalverhaltens der Darmschleimhaut an der degenerativen Natur des Darmsaftes festgehalten haben. Dieser ist nun, wie wir sehen konnten, ausserordentlich raschen Veränderungen unterworfen und zwar sobald der Tod des Lachses eingetreten ist. Schon nach Ablauf einer Viertelstunde war der Schleim stark verändert. Diese Verhältnisse stehen im krassen Unterschied zu den Forellen, bei welchen wir selbst mehrere Stunden nach dem Tode den Schleim sozusagen unverändert vorfanden. Das Schleimverhalten des Lachses ist also ein ganz besonderes, was vor allem beim Stadium III deutlich wird, wo die Pars appendicularis und die Divertikel selbst oft vollständig mit Schleim angeschoppt sein können. Diese massige Schleimabsonderung geht nun auch postmortal längere Zeit weiter (eine halbe bis dreiviertel Stunden) und ist gefolgt von einer Zustandsänderung des ganzen Darminhaltes. Derselbe wird, wie gesagt, zähflüssiger und ist von fadenziehender Konsistenz.

Bei den Laichlachsen fanden wir in der Regel im ganzen Darmtraktus nur wenig Schleim. Nie aber kam es zu den sogenannten „trockenen Lumen“, welche RUTTER (1902) bei *Oncorhynchus nerka* beschrieben hat. Trotz der grossen Schwankungen, welche der Menge nach zwischen synchronischem Darmschleim des Stadiums III und des Stadiums IV bestehen, betonen wir das normale Verhalten des betreffenden Substanzgemenges zu allen Zeitpunkten. Der Darmschleim als solcher führt uns indessen nicht zu einem Verständnis des Epithelverhaltens und damit zu keiner Lösung der zur Frage stehenden Kontroverse. Da nun aber der Darmschleim bei allen Stadien regelmässig vorhanden ist und gerade in

den Stadien des Voll-Lachses und des Salmis oft so reichlich, dass älteste Forscher geradezu von einer „Schleimnahrung“ gesprochen haben, kann er immer wieder als Ursache für eine vermutete Desquamation des Epithels angeführt werden. Daher ist eine diesbezügliche einwandfreie Argumentation nur dann möglich, wenn wir einen „Darmabschnitt“ zum Vergleich heranziehen, bei dem der Synchronieschleim keine Rolle spielen kann.

Diesen besonderen Abschnitt des Verdauungsapparates finden wir nun auf klare Weise in der Gallenblase. Dem Vergleich von Gallenblase mit Darm kommt, wie wir sehen werden, geradezu der Wert eines Experimentes zu.

III. Das Verhalten des Gallenblasenepithels.

Die Gallenblase erweist sich aus verschiedenen Gründen, wie wir sehen werden, als besonders geeignetes Untersuchungsobjekt. Zunächst bereitet das Gallenblasenepithel bei sämtlichen Wirbeltieren der Fixierung und Konservierung die grössten Schwierigkeiten. Bekanntlich gelang es bei den Homiothermen bis heute nicht, eine deutlich ausgeprägte und abgrenzbare Basalmembran des Gallenblasenepithels nachzuweisen. Dasselbe gilt, wie wir zeigen konnten, auch für die Teleostier, welcher Umstand die Gallenblase für die Prüfung eventuell desquamativer Verhältnisse besonders geeignet macht. In den Fällen, wo das proximale Zellende mit dem Stroma durch einen besonders differenzierten Bindegewebszug verbunden ist, zeigte es sich häufig, dass das Epithel bei Verletzung und Veränderung durch die technischen Methoden nicht zusammenhängend von seiner Unterlage abgehoben wird. Die einzelnen Zellen bleiben durch die Basalmembran verkittet am Stroma haften, und das Epithel fällt dann in einzelne Zellen auseinander. Die Basalmembran scheint tatsächlich eine mechanisch innigere Verbindung von Epithel und Bindegewebe herzustellen. Anders nun bei fehlender Basalmembran. Hier ist der Zusammenhang zwischen den einzelnen Epithelzellen selbst offenbar stärker als zwischen Epithelschicht und Stroma, und deshalb hebt sich das Epithel bedeutend leichter im Zusammenhange von seiner Grundlage ab. Zudem zerfallen ja bei Degeneration die einzelnen Zellen selbst, und gerade dieser Vorgang müsste

sich dann besonders deutlich an unserem Gallenblasenepithel zeigen.

Vergleichen wir das Verhalten des Gallenblasenepithels während der fortgeschritteneren Synchroniephasen: Für das histologisch untersuchte Synchroniestadium III früh, konnten wir feststellen, dass bereits fünf Minuten nach dem Tode die Darstellung einer normalen Gallenblasenschleimhaut unmöglich war. Auffallenderweise gelang es uns aber beim Stadium IV noch nach zehn und fünfzehn Minuten intakte Schichtverbände der Gallenblase darzustellen. Beim Fresslachs waren normale Bilder nur dann zu erhalten, wenn die Gallenblase sofort entleert worden war. Dann aber war es möglich, selbst nach fünfzehn Minuten vollständig erhaltene Schleimhautstrukturen zu ermitteln. In diesem verschiedenen Verhalten der Schleimhaut der Gallenblase können wir unzweifelhaft Schwankungen im Verhalten der Blasenwandung sehen. Da dieselbe hinsichtlich des Epithels und der Tunica propria weitgehend mit der entsprechenden Struktur der eigentlichen Darmwand übereinstimmt, ist ein Vergleich beider Wandungen geboten, besonders deshalb, weil der Schrumpfungsprozess der Gallenblase, wie wir nachgewiesen haben, einen bedeutend stärkeren Grad erreicht als der des Darmkanals. Eine Desquamation der Epithelien als Folge des Schrumpfungsprozesses des gesamten Verdauungsschlauches dürfte deshalb in erster Linie an der Gallenblase zu erkennen sein. Vor allem auch sind „Desquamationsbilder“, bzw. „Degenerationsbilder“, die postmortal entstanden sind, am Gallenblasenepithel leichter zu deuten als am übrigen Verdauungsschlauch, da das Blasenepithel, wie bereits ausgeführt wurde, keine typische Basalmembran als Verbindungsgewebe zur Submucosa ausgebildet hat. Auf diesen Sachverhalt ist ja auch die Tatsache zurückzuführen, dass bei entsprechend behandelter Darm- und Gallenblasenschleimhaut das Epithel der ersteren in zusammenhängenden Verbänden abgehoben wird, während das Epithel des Darmes bereits in die einzelnen Zellen zerfallen ist, die dann oft mit dem Propriagewebe in Verbindung bleiben.

Während beim Darm das auf das Epithel folgende Bindegewebe ein lockeres und sehr gleichmässig feinstrukturiertes Reticulum darstellt, so ist dieses Bindegewebe bei der Gallenblase bedeutend dichter und massiger ausgebildet, so dass das Epithel der fein abgestuften Übergänge von Basalmembran, lockerem Propriareticulum.

in dichtere und tieferliegende Mucosalagen hinein entbehrt. Das Epithel der Gallenblase ist mit seinem Stroma geringer korreliert als das Darmepithel.

Die Gallenblase ist, da sie als einziger Abschnitt des Verdauungstraktus keinen Synchronieschleim enthält, geeignet zu einem Vergleich mit dem Darmkanal. Ihre mit der Darmwand verwandte Struktur dient uns deshalb als „Kontrolleinrichtung“ zur Ermittlung der spezifischen Wirkung des Darmschleims auf das Epithel.

Zudem fehlt auch der Gallenblase die eigentliche intestinale Bakterienflora, wie sie im Darm vorkommt und nach den Untersuchungen von GILLESPIE und LOCKART (1898) während des Salmstadiums des Lachses beträchtlich ansteigt. Wir dürfen wohl annehmen, dass diese Fäulniserreger bei den von uns nachgewiesenen allgemeinen Veränderungen des Darmschleims dieser Phase eine wesentliche Rolle spielen. Nun nimmt man ja heute mit Sicherheit an, dass die Gallenblase gar keine Bakterienflora enthält und bei den Homoiothermen im Normalzustande auch das Duodenum wahrscheinlich nicht. Die Darmflora scheint in der normalen Galle nicht leben zu können. Wir erwähnen deshalb in diesem Zusammenhang die Tatsache, dass beim Lachs während der Synchronie die Galle (Lebersekret) direkt in den Darm ausgeschüttet wird, wodurch vielleicht das Überhandnehmen der Fäulniserreger verhütet wird, oder sogar eine Art vorübergehender „Sterilität des Darmes“ erreicht wird. Wir selber konnten diese Frage nicht entscheiden, glauben aber auf die Notwendigkeit der Prüfung dieses Sachverhalts nachdrücklichst hinweisen zu sollen, besonders da die Untersuchungen von GILLESPIE in der Hauptsache am frühen Salmstadium durchgeführt wurden, wo noch enorme Schleimmassen, bis zu 10 g, im Darm angeschoppt sind. Erst mit fortschreitender Synchronie tritt auch die intensive gallige Verfärbung des Darmschleims deutlich hervor. Die Frage ist nun, ob auch die gallensäurearme Galle einen entsprechenden Einfluss auf die Bakterien ausüben kann. Jedenfalls fanden wir auch bei der schleimlosen Gallenblase, genau wie beim Darm, das entsprechende Epithelverhalten, sodass der Darmschleim keine entscheidende Rolle für dasselbe spielen kann. Bei der Gallenblase wie beim Darm waren die verwendeten Fixierungsflüssigkeiten für das histologische Ergebnis völlig belanglos.

IV. Künstliche Gewebsveränderungen.

Wir müssen im folgenden noch eine Reihe technischer Versuche anführen, welche geeignet sind, einige aufgetretene Gewebsveränderungen zu erklären. Es hat sich gezeigt, dass ein Aufenthalt der Gewebe in den höherprozentigen Alkoholen, der länger als 4—5 Tage dauerte, ungünstige Folgen hatte, indem Mucosa und Muscularis verschieden stark schrumpften, wodurch auch das Epithel, welches durch das Retinaculum mucosae mit der Muscularis korreliert ist, zerrissen wurde. Wenn aber die Mucosa von der Muscularis sorgfältig abgelöst worden war und also beide Teile getrennt fixiert wurden, unterblieben diese Veränderungen. Auch konnten wir feststellen, dass erst nach dem Überführen der Objekte aus dem 95%igen Alkohol und aus dem absoluten Alkohol in Toluol oder Xylol Bilder zustande kamen, welche vollständig mit den GULLANDSchen Abbildungen der degenerierten Schleimhaut übereinstimmten. Diese Ergebnisse sind aber, wie wir nochmals betonen möchten, an lebendfrisch fixiertem Material gewonnen worden, bei welchem die übrigen Manipulationen wie Fixierungsdauer, Wässerung und Entwässerung durch die Alkoholreihen nach strengster Befolgung der Vorschriften gehandhabt wurden. Dass dennoch Artefakte und Zellzerstörungen zustande kamen, ist ein Beweis dafür, wie ausserordentlich heikel das Untersuchungsmaterial gewesen ist. Dies zeigte sich auch ganz besonders bei der verwendeten Paraffin-einbettungsmethode. Von einer gewissen Bedeutung schien die Verbleibdauer des Materials im Paraffin. Schon bei zweistündiger Behandlung erhielten wir regelmässig „Desquamationsbilder“. So konnten wir dabei auch nachweisen, dass besondere postmortale Veränderungen auftreten können, trotzdem lebendfrisch fixiert worden war.

V. Das stadienrhythmische Darmverhalten.

Wir wurden anfänglich in unserer Auffassung bestärkt, es handle sich beim synchronischen Darmverhalten ausschliesslich um individuelle Schwankungen innerhalb der Art selbst, durch gleichzeitige Fixierung verschiedener Fischdärme mit denselben Fixierungsmitteln. Erst von dem Moment an, wo wir ein- und dieselbe Darmregion zerlegten und die einzelnen Teile verschieden behan-

delten, wie bereits ausgeführt wurde, konnte der Nachweis der Norm beim Lachs erbracht werden. Neben dieser Feststellung des Normalverhaltens des Verdauungsapparates gelang nun auch der Nachweis präzise erfassbarer Stadien. Die fünf Stadien, welche wir als die Hauptetappen des Lachszyklus hervorgehoben haben, sind, was den Zustand der Darmwand anbelangt, deutlich voneinander geschieden.

Das Stadium I zeigt einen besonderen Ausdehnungszustand der Darmwand. Neben der Muskulatur ist es der auffallend ausge dehnte Bindegewebskörper, welcher für die Wand des funktionellen Darmes bezeichnend ist. Wir haben zeigen können, dass die Gefässe innerhalb der Darmwand eine relativ starke Blutfüllung aufweisen, Verhältnisse, welche am Querfaltendarm besonders gut zu verfolgen waren. Die teilweise sogar hyperämischen Regionen verteilen sich aber gleichmässig innerhalb der Tunica propria und der Submucosa. Der Darmkanal des Stadium II zeigt bereits einen veränderten Zustand des subepithelialen Bindegewebes, da dasselbe auffällige Anämiestellen einschliesst, die vor allem in der Region des Retinaculum auftreten und eigenartiger Weise weniger deutlich im Stroma der Falten.

Das Stadium III zeigt, wie wir gesehen haben, einen sehr dicht gewordenen Bindegewebskörper. In den Fällen, wo die Darmhyperämie ihren Höhepunkt erreicht hat, kommt durch die starke Blutfüllung der Gefässe innerhalb der Submucosa und zwischen den beiden Muskelschichten, wie auch innerhalb der Subserosa ein eigentlicher Schwellkörper (Blutschwamm) zustande. Auf diesen Umstand ist es zum Teil zurückzuführen, wenn gerade auf diesem Stadium das Epithel eine grössere Neigung zeigt, postmortal abzuschilfern. Es scheint, dass die Basalmembran einerseits durch die starke Schrumpfung des übrigen Retinaculum und andererseits durch die diesem Prozess entgegenwirkende Tatsache der Blutfüllung ebenfalls ihren Zustand verändert hat. Das von GULLAND als „kritisch“ bezeichnete Salmstadium besteht tatsächlich, wenn auch in einem anderen Sinne „kritisch“, als der englische Forscher angenommen hatte. Die blutleere Darmwand der Laichlachse unterscheidet sich eindeutig von der Darmwand der Salmstadien.

Während bei den Salmonen, schon durch die starke Blutfüllung der Gefässe innerhalb der Submucosa, der Schrumpfungszustand des Bindegewebekörpers nicht maximal wird, so kann aber der

Schrumpfungszustand der Darmwand beim Laichlachs, unterstützt durch die vollständige Entleerung der Blutgefäße, seinen Höhepunkt erreichen. Im Stadium V befindet sich der Spannungszustand des Verdauungsschlauchs wieder auf dem Wege zum Stadium I, was deutlich aus der neu einsetzenden Ausdehnung der Darmwand hervorgeht. Wir betonen, dass dieselbe anfänglich noch bei vollkommen anämischer Struktur angebahnt wird.

Alle Phasen lassen in erster Linie einen für das jeweilige Stadium typisch veränderten Zustand des gesamten Bindegewebekörpers erkennen.

Unsere endgültige Auffassung über das Darmverhalten beim Rheinlachs wird von einer wichtigen und sorgfältigen Einzeluntersuchung wesentlich gestützt, die in diesem Zusammenhange noch erwähnt werden muss. So hat F. A. HEITZ (1918), eine Anregung von F. ZSCHOKKE aufgreifend, nachgewiesen, dass die Darmparasiten den Verdauungsschlauch des Lachses teilweise bereits vor der Einwanderung in den Fluss verlassen, da die spät einwandernden Laichlachse schon einen ausserordentlichen Rückgang der Parasitenfauna an Arten wie an Individuen gegenüber den typischen Meerlachsen zeigen. Die diesbezüglichen Beobachtungen von HEITZ haben wir selbst immer bestätigen können. HEITZ folgerte, dass die „Hungerperiode“ von der Dauer der Geschlechtsperiode abhängig sei. Auch aus dem Parasitenbefund geht wiederum klar hervor, dass die Synchroniephase mit dem Mediumwechsel nicht in direktem Zusammenhange steht.

Wir sehen auch, dass die Parasitenfauna für das Darmverhalten der späteren Stadien jedenfalls nicht verantwortlich gemacht werden kann. Auch die Vermutung von SCHEURING und GASCHOTT, dass seltene nekrobiotische Stellen der Mucosa eventuell auf die Einwirkung früher dort festsitzender Parasiten zurückzuführen seien, können wir nicht unterstützen. Ein Zusammenhang von synchronischem Darmsaft und Mucosaveränderungen konnte nicht ermittelt werden; hingegen können wir die Tatsache, dass der sauer reagierende Schleim des Stadiums IV nach der Laichzeit im mittleren Stadium V leicht alkalisch wird, als funktionelle Präadaptation für die Fressphase deuten.

Alle die erwähnten Erscheinungen stützen unsere Auffassung des normalen Phasenwechsels und einer ihr entsprechenden rhythmischen Folge von typischen Stadien.

Was nun den speziell behandelten Abschnitt des Darmverhaltens anbetrifft, so ergeben sich daraus eine Reihe von Feststellungen und Problemen grösserer Tragweite.

Zunächst halten wir fest, dass die sehr starken, äusserlich sichtbaren gestaltlichen Veränderungen des gesamten Verdauungsapparates histologisch-zytologisch fast spurlos vorübergehen. Dem auffälligen Geschehen der Darmschrumpfung steht kein entsprechend auffälliges Geschehen in den Zellstrukturen gegenüber. Die zwischen Funktion und Struktur bestehende Einheit, welche wir annehmen müssen, findet also im zellulären Geschehen, soweit es den Verdauungsapparat des Lachses betrifft, gerade nicht ihren entsprechenden Ausdruck.

Die Struktur-Funktionseinheit haben wir also nicht in der zytologischen Basis zu suchen, sondern in den übergeordneten anatomischen Strukturen. Für den Darm kann festgestellt werden, dass Schichten wie das Epithel, die Serosa oder in gewissem Sinne auch die Muscularis, viel zu einseitig differenzierte Strukturen sind, als dass sie einzeln in Frage kommen könnten, die Darmwand als einheitliches Gefüge von sich aus, aus einem Extremzustand in den andern allmählich und gleichmässig überzuleiten.

Auch die Muskulatur, die ja selbstverständlich die Haupteinrichtung zur Dehnung der Darmwand ist, würde ohne den ihr übergeordneten retikulären Bindegewebskörper ungeeignet sein für eine Extremleistung im Sinne des hier dargestellten Normverhaltens.

Das Bindegewebe der Darmwand ist natürlich ebenfalls durch streng differenzierte Strukturen charakterisiert; dieselben sind aber nicht zusammengefasst in einem in sich weitgehend geschlossenen Struktursystem, wie etwa in einem Epithel. Der einzelnen Reticulum-Zelle kommt eine mehrfache funktionelle Bedeutung zu; stets aber ist ihre Aufgabe von übergeordneter Natur.

Wir haben schon früher darauf hingewiesen, dass es irrtümlich ist und eine unzulängliche Vorstellung erweckt, wenn man die bindegewebigen Verdichtungen innerhalb der Submucosa einfach mit „Stratum compactum“ bezeichnet. Wir schlugen ja deshalb vor, die betreffende Bindegewebsmodifikation im funktionellen Sinne mit „Retinaculum mucosae“ zu bezeichnen. Wir wollen an dieser Stelle das im Spezialabschnitt Ausgeführte nicht wiederholen, sondern nur abschliessend darauf hinweisen, dass das Binde-

gewebe dadurch, dass es überall und in allen Schichten vorhanden ist, und ferner dadurch, dass es die ganze Darmwand als räumliches Gitterwerk durchzieht, die ideale Struktur verkörpert, um die extremen gestaltlichen Veränderungen der Darmteile zu ermöglichen. Dass das bindegewebige Raumgitter im Sinne GOERTLERS nicht nur innerhalb der Darmwand diese Aufgabe erfüllt, beweisen uns eindeutig die Verhältnisse, welche wir bei der Milz vorgefunden haben. Die Milz stellt beim Lachs ein auffallend einfach strukturiertes Organ dar. Sie ist merkwürdigerweise sogar befähigt, wie wir zeigen konnten, während oder unmittelbar nach dem Hyperämiezustande einzelne Lappen abzustossen. Da nun das Bindegewebe in einem regelmässigen Faltennetzwerk den homogenen Milzkörper durchzieht und somit bei Verletzung, Auflappung und Durchschnürung den Milzkörper gleichmässig stützt und nach aussen weiterhin abschliesst, erweist sich auch hier diese Struktur zu Extremleistungen geeignet. Es ist nicht die einzelne Milzgewebezelle als solche, welche die entscheidenden Veränderungen durchmacht, sondern es ist die allgemein-anatomische Struktur des Bindegewebskörpers, die das Substrat für die tiefgehenden Form- und Volumenveränderungen der Milz darstellt.

B. Die Hierarchie der Organsysteme und das Dominanzproblem.

Die vorausgegangene Beschreibung des Phasenwechsels des Rheinlachs und die genaue Ermittlung der Reihenfolge der einzelnen Ernährungsstadien führten uns zur Tatsache, dass die Organsysteme in einem ganz bestimmten, rangmässigen Verhältnis zueinander stehen. Die Tatsache, dass in der Fressphase das Verdauungssystem, in der Synchroniephase aber das Fortpflanzungssystem in ausgesprochener Dominanz auftritt, verlangte nach einer Analyse dieser Rangordnung der Organsysteme. Schon aus der MIESCHER'schen Beschreibung des Milzverhaltens beim Rheinlachs geht, nachdem wir den ergänzenden Beitrag erbracht haben, deutlich hervor, dass ein einzelnes Organsystem je nach dem Ernährungszustand seine Rangordnung wechseln, d.h. in eine neue Beziehung zu den andern Organsystemen treten kann. MIESCHER selbst stellte lediglich die physiologische Bedeutung der Milzhyperämie resp. Anämie für den Stofftransport (Liquidation) fest, ohne aber weiter das Problem dieses Kompensationsmechanismus

im Zusammenhang mit der Rangordnung des Organs weiter zu verfolgen. Der rein physiologischen Deutung MIESCHERS verdanken wir die Einsicht in das Beziehungssystem der einzelnen Organe und somit auch die Voraussetzung einer von uns nachgewiesenen Rangordnung.

Da es uns leider nicht gelungen ist, das „kritische“ Stadium II, d. h. den eigentlichen Beginn der Synchronie und dessen organmässigen Ausdruck zu erfassen, waren wir in der Hauptsache auf den Vergleich mit eigentlichen Hungerfischen angewiesen. Unsere ursprüngliche Absicht, mit Meerlachs experimentell zu arbeiten, konnte aus praktischen Gründen nicht verwirklicht werden. Der angestrebte Versuch, den Fresslachs experimentell hungern zu lassen, hat nachträglich durch zwei wichtige Zufallsfänge zu einem relativ befriedigenden Ergebnis geführt, welches geeignet ist, neben der Aufweisung des Unterschieds zwischen reiner Selbstzehrung (Hungerzustand) und Synchronie auch den Charakter der Hierarchie der Organsysteme klarzumachen.

Im ersten Fall handelt es sich um einen im März 1933 beim Helgoländer Sandstrand gefangenen, weiblichen, vierjährigen Lachs. Derselbe befand sich, bevor wir ihn entdeckt haben, bereits neun Monate im grossen Rundlaufaquarium der staatlich-biologischen Anstalt. Wir haben mit der Direktion des Aquariums vereinbaren können, dass, sobald sich Erschöpfungsanzeichen bei diesem Lachs, der jede Nahrungsaufnahme verweigerte, bemerkbar machten, die Eingeweide lebendfrisch im BOUIN'schen Gemisch fixiert wurden. Das Resultat kann im folgenden dargestellt werden.

Äusserlich war bei diesem Lachs auffallend, dass das typisch marine Silberkleid fehlte. Der Rücken war dunkel, jedoch bedeutend heller als bei den Laichlachsen. Die Flanken zeigten eine olivgrüne und gelbliche Tönung, sodass dieser Lachs im Farbkleid an einen Junglachs der oberen Flussregion erinnerte. Die schwarzen Seitenflecken fehlten hingegen vollkommen, und die Bauchseite war zudem meerlachsartig aufgehellt. In Hinsicht der Färbung könnte man von einem Mischtypus aus Flusslachs und Meerlachs sprechen. Dieser Eindruck wurde noch verstärkt durch die schlanke Körpergestalt, die aber keinerlei Anzeichen für eine maximale Abmagerung, welche unserem Stadium IV entsprochen hätte, aufwies. Der ganze Habitus dieses Fisches liesse sich am ehesten mit einer Forelle vergleichen, sodass wir zunächst an eine Seeforelle dachten.

Dagegen sprachen nun allerdings eindeutig der lachstypische Vomer und die Zahnverhältnisse.

Aufschlussreicher als der äussere Aspekt erwies sich der Situs viscerum. Die Gonaden waren unentwickelt. Die flachen und schmalen, orange-grauen, kleinen Ovarien stimmten mit dem entsprechenden Fresslachsstadium überein, woraus hervorging, dass es sich bei diesem Lachs nicht um einen verlaichten, frisch abgewanderten Laichfisch handeln konnte, sondern einzig um einen in der Gefangenschaft hungernden Meerlachs, der nach unseren Schuppenbefunden noch keine Laichzeit hinter sich hatte. Abgesehen von diesen letztgenannten und mehr logischen Ableitungen sprach für die Richtigkeit unserer Vermutung auch die Tatsache, dass die intensive Dunkelfärbung des Rückens erst im Verlaufe der Gefangenschaft resp. der Hungerphase aufgetreten war. Es handelt sich somit zweifellos um das bei Hungertieren, genauer bei reinen Selbstzehrungstieren, bekannte Phänomen des Dunkelwerdens.

Wir erhielten den Verdauungstraktus, der stark geschrumpft war und ein blutleeres Aussehen zeigte, fast genau nachdem der Lachs ein volles Jahr gehungert hatte. Morphologisch waren einige Übereinstimmungen mit einem synchronischen Lachsdarm festzustellen. So vor allem die glasig anzusehende Versteifung der Darmwand, welche bekanntlich in erster Linie das Resultat der Bindegewebsverdichtung ist. Ferner auch die Schrumpfung der Divertikel, besonders deren Verkürzung in der Längsachse. Die Darmdivertikel behielten aber, wie auf Schnitten zu sehen war, ein verhältnismässig weites Lumen bei. Auch war die Verkürzung der Schläuche weniger ausgesprochen als bei den Synchroniestadien, da ihre letzten blind endigenden Abschnitte niemals rückläufig abgknickt, wie dies regelmässig beim Laichlachs, aber auch häufig beim frühen Salmstadium bereits der Fall ist. Die Muskulatur war weniger kontrahiert, was auch an der Serosa festzustellen war, deren Zellen deutlich ausgedehnt waren. Das Retinaculum mucosae zeigte eine Dickenzunahme von 1,7 mm auf 2 mm. Wir erinnern uns, dass die entsprechende Bindegewebsbildung beim synchronischen Lachs regelmässig auf 2,5 mm und 3,5 mm anstieg. Entsprechend diesen Strukturen waren auch die Darmfalten teilweise noch vollständig ausgestreckt, als ob sie sich im funktionellen Zustande befinden würden. Auch fiel es auf, dass die Becherzellen zahlen-

mässig unverändert verteilt waren und dadurch ebenfalls den funktionellen Zustand des Epithels vortäuschten.

Der Pankreas-Fett- und Bindegewebskörper um die Appendices, der ebenfalls stark geschwunden war, erinnerte in seiner übriggebliebenen Ausdehnung an spätere Salmstadien. Hingegen war die Ausbreitung des exokrinen Pankreas gut doppelt so stark als bei unseren Synchroniestadien. Auch färbte die Pankreassubstanz mit Azokarmin auffallend intensiver als beim Flusslachs. Die Bilder, die wir von diesem Organ erhielten, sind deshalb grundsätzlich anders zu bewerten als entsprechend lang dauernde Synchroniephasen beim Rheinlachs (siehe Pankreaskapitel).

Die Gallenblase war prall mit Sekret gefüllt, wie dies für Forellen im Hungerzustande typisch ist. H. GNUSCHKE hat, wie wir in anderem Zusammenhange bereits erwähnten, 1933 ausgeführt, dass die Gallenblasenfüllung auch bei sämtlichen Forellen vorkommt, welche das sogenannte „Laichzeitfasten“ durchmachen. Wir sehen also, dass in der kleinen Phase der periodisch wiederkehrenden „Brunstsynchronie“ der Forellen gewissermassen ein gewöhnlicher Hungerzustand vorhanden ist, der sich kaum organologisch vom experimentellen Hunger unterscheiden lässt.

Vergleichen wir nun den Fall von „experimentellem Hunger“ des Helgoländer Lachses mit unseren Synchroniestadien, so ergibt die Analyse einen wesentlich anderen Vorgang. Der Darmkanal scheint beim Helgoländer Lachs seine Dominanzstellung beizubehalten, obgleich er nicht funktionell ist. Er verharrt also in einem scheinbar funktionellen Zustande. In dieser Hinsicht herrscht weitgehende Übereinstimmung mit den Verdauungsschläuchen aller von uns untersuchten „Hungerforellen“. Bereits haben wir erwähnt, dass der Darm auffallend anämisch war. Die Milz erwies sich zudem als ausgesprochen blutarm, wenn auch nicht in dem extremen Masse wie bei den Laichlachsen. Am meisten Ähnlichkeit zeigte sie mit Milzen unseres späten Stadiums II, wo wir in der Regel eine geringere Organdurchblutung als beim Fresslachsstadium festgestellt haben. Während nun beim Synchronielachs (Salmstadium) die Dominanz des Fortpflanzungssystems sich auch darin manifestiert, dass die Darmwand als Hilfseinrichtung im Sinne eines Blutschwamms (Hyperämiephase) herangezogen wird, so fehlen beim Helgoländer Lachs wie auch bei den „Hungerforellen“ alle Anzeichen für eine synchronische Aktivierung der passiven

Darmwand. Bevor wir das Helgoländer Ergebnis zusammenfassen können, bringen wir noch den zweiten Fall eines experimentell hungernden Meerlachs, bei dem die Ursache des „Hungers“ leichter zu entscheiden ist als beim Aquariumlachs, wo sie ja zweifellos auf den Faktorenkomplex der Gefangenhaltung, also weitgehend auf eine psychische Situation zurückzuführen ist.

WILLER und QUEDNAU, in Königsberg, berichteten 1931 über einen bei Bornholm geangelten, weiblichen Lachs, von 1,10 m Länge und 8,5 kg Gewicht, der mit dem Angelhaken abriss und nach einer Wanderung von mindestens 500 km vor der nördlichen Samlandküste im Treibnetz gefangen wurde. Der Angelhaken, der sehr tief hinter der Zunge steckte, hinderte den Lachs an jeder äusseren Ernährung, sodass sein Abmagerungszustand etwa dem eines noch nicht verlaichten Laichlachs entsprach. Dieser Lachs hatte auf Grund unseres Stadienvergleichs nur zur Selbstzehrung 5—6 kg Körpersubstanz verbraucht und zwar in zweifellos weit kürzerer Zeit als dies bei einem Synchronlachs der Fall wäre. Leider konnten WILLER und QUEDNAU den Zustand der Eingeweide nicht beurteilen, sodass wir in unserer Diagnose ausschliesslich auf die äussere Gestalt angewiesen sind. Die Färbung war am Rücken und an den Flanken auffallend dunkel, wurde aber mehrfach durchbrochen von hellen Flecken, sodass der ganze Fisch gescheckt aussah. Die Seitenlinie trat ganz auffallend deutlich als hellpunktierte Linie hervor. Die scheinbar zufällige und unharmonische Pigmentierung scheint ein Ausdrucksmerkmal für eine tiefgehende innere Störung zu sein.

Die Dimension des Körperumfanges unmittelbar vor der Anal-flosse hatte in dorso-ventraler Richtung eine stärkere Reduktion erfahren. Leider wurden keine Muskelwägungen angestellt, sodass wir über das proportionale Verhalten der einzelnen Muskelregionen nichts genaueres wissen. Hingegen können wir die eine Tatsache als gesichert festhalten, dass der Verlauf des „Hungers“ bei diesem Lachs unregelmäßiger war als bei den Flusslachsen. Bei den letzteren wissen wir seit den Untersuchungen von MIESCHER, PATON und GREENE, dass die Schwanzmuskulatur vom allgemeinen Muskelschwund nicht merklich betroffen wird. Dasselbe gilt auch für die Kiefern-muskulatur und etwas weniger ausgesprochen auch für die Brus-flossenmuskulatur. Gerade die Tatsache, dass bei diesem Angelhakenlachs die Schwanzmuskulatur in der Region der Anal-

flosse auffallend durch Selbstzehrung abgebaut worden war, sodass sie ihre Sonderstellung innerhalb der Rangordnung des übrigen Muskelsystems aufgeben musste, beweist, dass zwischen einem reinen Selbstzehrungslachs und einem Synchronielachs ein morphologisch erfassbarer Unterschied besteht.

Fassen wir die Tatsachen zusammen, welche den Vorgang der Synchronie vom Vorgange der beim gewöhnlichen „Hunger“ auftretenden Selbstzehrung unterscheidet, so kommen wir zu folgendem Ergebnis :

Gemeinsam ist beiden Prozessen der Zustand der Unterernährung; nur ist diese in einem Falle sowohl in Auslösung als im Ablauf erblich festgelegt und periodisch, während sie bei der Selbstzehrung, die wir untersucht haben, durch äussere Umstände aufgezwungen, also unfreiwillig ist. Auch der Vorgang der Synchronie ist, wie wir wissen, ausgezeichnet durch den Prozess der Selbstzehrung; nur ist dieser bei der Synchronie ein einzelnes Glied einer Funktionskette, während er bei der experimentellen Unterernährung den gesamten Vorgang ausmacht. Der Ablauf der Vorgänge ist in beiden Fällen sehr verschieden. Da beide Vorgänge so verschiedene Prozesse der Selbstzehrung aufweisen, haben wir zunächst die Merkmale zu bestimmen, welche diese Selbstzehrung selbst kennzeichnen.

Allgemein ist bekannt, dass ein Organismus, sobald er an der Nahrungsaufnahme gehindert wird, die Vorräte aufgespeicherter Nährstoffe mobilisiert und für den Betriebsstoffwechsel benützt. Die Existenz eines Organismus ist selbstverständlich deshalb nicht ohne weiteres durch Nahrungsmangel gefährdet. Die „Hungerfähigkeit“ ist, wie wir hier feststellen wollen, geradezu ein spezifisches Merkmal aller Lebewesen. Wir haben auch bereits ausgeführt, dass der „Hunger“ eine bestimmte Form der Ernährung ist. In diesem Zusammenhange interessiert uns nun vor allem die Gesetzmässigkeit dieser Ernährungsform, wie sie sich in der Art und Weise des Organabbaues und Substanzverbrauchs zeigt.

Die grosse Zahl von Untersuchungen an experimentellen Hungertieren, wie auch die kleine Reihe von sorgfältigen Untersuchungen von sogenannten „physiologisch hungernden Tieren“ in der freien Natur, haben eine gesetzmässige Reihenfolge der Stoffe festgestellt, welche der Selbstzehrung sukzessive verfallen. Immer wird

zuerst das Fett (Heizfett) abgebaut. Dann folgen Glykogen und die Kohlehydrate und erst hernach die Eiweisse.

Ebenso konnte eine gesetzmässige Reihenfolge der abgebauten Organe nachgewiesen werden. Die Teilnahme der Organe an der Atrophie ist auffallend verschieden, eine Tatsache, die in der Regel viel zu wenig differenziert gesehen wird. Am weitaus geringsten ist der Gewichtsverlust des Gehirns. Er betrug bei unseren experimentellen Hungerforellen 0,5–1,5%, niemals über 2%, während er bei den vielfach untersuchten Homiothermen höchstens 4% betragen kann. Die Organreihenfolge von den stark und rasch abbaubaren Organen zu den nur langsam und gering verbrauchbaren Organen ist in Tabelle 7 dargestellt. Der Abbau der Hormondrüsen, deren Rangordnung und besondere Stufe nicht in unserer Reihe aufgenommen worden ist, erfolgt aber, wie es scheint, relativ spät, d. h. etwa zwischen dem stärkeren Schwund der Gonaden und dem ersten Abbau des Gehirns. Wir beschränken uns aber auf die Organskala der reinen Selbstzehrung, die wir zum Vergleich neben die entsprechende Organskala der Synchronie in der Tabelle 7 gestellt haben. Die Tabelle will zunächst nur eine allgemeine Orientierung über das gesamte Phänomen geben.

Bei der Synchronie nun, wo die Abbauprozesse zum Teil andere sind und auch bedeutend weiter gehen als bei der gewöhnlichen Selbstzehrung, sind, wie wir wissen, nicht alle Organe der Zehrung unterworfen. Da einige Organe sich dem allgemeinen Schwunde widersetzen können, müssen wir in dieser Hinsicht eine vollständig neuartige Rangordnung beschreiben. Diese besondere Rangordnung wird durch den Vergleich der Abbaureihenfolgen in Tabelle 7 verdeutlicht. Vor allem tritt aus der Tabelle mit grosser Deutlichkeit die Tatsache hervor, dass im Fall der Synchronie die Reihenfolge der abgebauten Organe im Zusammenhang steht mit Aufbau und Umbau bestimmter Organe. Soweit heute feststeht, betrifft dies: Veränderungen (Wachstum) der Schädelknochen bei ♂ und ♀ und Aufbau des Unterkieferknorpels beim ♂ durch Umbau im Skelettsystem. Neubildung von Zähnen, ebenfalls im Zusammenhang mit den Umlagerungen im Skelettsystem und durch Ca- und P-Stofftransport aus den Schuppen. Vor allem aber auch: Aufbau der Gonaden, durch Stofftransport aus der Seitenrumpfmuskulatur und der Bauchflossenmuskulatur.

Vergleichen wir die beiden Organskalen, dann sehen wir, dass

TABELLE 7.

	Selbstzehrung	Synchronie
Rangfolge der abgebauten Organe	<ol style="list-style-type: none"> 1. Fettkörper (bis 95%) 2. Milz 3. Leber 4. Seltener gebrauchte Muskulatur 5. Übrige Muskulatur 6. Pankreas 7. Herz 8. Gonaden 9. Nieren 10. Skelettsystem 11. Gehirn 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Fettkörper (bis 85%) 2. Seitenrumpfmuskulatur 3. Pankreasgewebe 4. Bauchflossmuskulatur 5. Teile des Skelettsystems und Schuppen 6. Brustflossmuskulatur 7. Leber 8. Milz 9. Schwanzflossmuskulatur 10. Herz 11. Gehirn
Aufbau resp. Umbau von Organen	—	Schädelknochen Unterkieferknorpel Zähne Schuppen Gonaden Milz

die Stellung des Fettkörpers und des Gehirns beiden gemeinsam ist, während die meisten übrigen Organe einen auffallenden Stellungswechsel ihrer Rangordnung vollzogen haben. Vor allem hat ja die Milz, die bei der gewöhnlichen Selbstzehrung sehr früh abgebaut wird, während der Synchronie nicht nur einen länger dauernden Widerstand gegen die allgemeine Atrophie, sondern im Gegenteil eine höchst aktive Funktion und wird erst in der allerletzten Phase der Synchronie, aber auch nur vorübergehend, abgebaut.

Das gleiche gilt von der Leber, die sogar eine Gewichtszunahme erfährt. Die Gonaden, welche beim experimentellen Hunger häufig mehr oder weniger starke Schädigungen erleiden, entwickeln sich während der Synchronie bekanntlich sehr schnell auf Kosten anderer Organe.

Die Gegenüberstellung dieser beiden so auffallend verschiedenen Organreihen dürfte den Unterschied, der zwischen beiden Prozessen besteht, klar verdeutlicht haben. Andererseits aber können wir gewisse allgemeine charakteristische Merkmale erkennen, die jeden

Vorgang, bei dem Selbstzehrung beteiligt ist, auszeichnen: Vor allem der Fettabbau als erster Unterernährungseffekt, ferner die Tatsache, dass das Skelettsystem, das Herz und das Gehirn Organe sind, welche ihre besondere Rangordnung stets weitgehend behaupten können.

Um aber die reine Selbstzehrung mit der Synchronie endgültig vergleichen zu können, müssen wir die Endphasen beider Unterernährungsformen einander gegenüberstellen. Hier zeigt sich nun, dass der reine Selbstzehrungsprozess in seiner letzten Phase durch pathologische Erscheinungen ausgezeichnet ist. Die Veränderungen, welche im völlig abgezehrten Zustand des Organismus auftreten, sind praktisch identisch mit denen, die allgemein bei jedem pathologischen Zustand gefunden werden. Wir nennen von zellulären Phänomenen: Vakuolisierung der Zellperipherie, Verlust der Färbbarkeit des Zytoplasmas, ferner Granulabildung, fettige Degeneration und Pigmentbildung, hie und da auch hyaline oder wachsige Veränderung des Protoplasmas. Die Geschwindigkeit, die notwendig ist, damit Unterernährungsercheinungen so ausgesprochen werden, dass sie zu deutlich erkennbaren pathologischen Erscheinungen führen, hängt aber vollkommen von der Natur der speziellen Unterernährung ab. Wir heben hervor, dass ein Teil der morphologischen Vorgänge bei der experimentellen Unterernährung regelmässig destruktiver Art ist.

Wir haben im Laufe dieser Arbeit im Einzelnen näher ausgeführt, dass das zelluläre Geschehen während der Synchronie keine typischen Veränderungen zeigt. Selbst die von MIESCHER noch als fettige Degeneration der Fibrillen beschriebene „Verflüssigung“ des Muskeleiweisses wurde in neuerer Zeit von GREENE als Normalgeschehen aufgedeckt. GREENE betont: „Nicht eine einzige Muskelfibrille fällt dem Untergange anheim“. Wir selber haben die GREENE'schen Befunde für das zelluläre Geschehen einer Reihe weiterer Organsysteme bestätigen können. Unser Nachweis atrophieartiger Verkleinerungen der Zellen und der Zellkerne im Darmepithel ist wohl einfach bedingt durch das allmähliche Verschwinden der plasmatischen Einschlüsse, die die besonderen Nahrungsreserven der einzelnen Zellen darstellen und ist demzufolge keine pathologische Erscheinung.

Wie unsere Ableitung zeigt, ist der typisch experimentelle Hunger zu dem von uns als Synchronie gezeigten Verhalten in auf-

fallendem Gegensatz: andererseits aber sind Phänomene wie der Winterschlaf so ähnlich, dass eine genauere Abgrenzung der beiden Phänomene als geboten erscheint. Trotz der Ähnlichkeit möchten wir den Vorgang der Selbstzehrung, wie er im Winterschlaf und bei verwandten Erscheinungen auftritt, mit Absicht nicht zum Vergleich mit der Unterernährung des Lachses heranziehen. Im Zustande des Winterschlafes, der Winterstarre oder des Trockenschlafes sind die Lebewesen bei herabgesetzter Lebenstätigkeit unbeweglich, während aber der Lachs gerade umgekehrt sich in einem mehr oder weniger ununterbrochenen Zustand gesteigerter Lebenstätigkeit befindet. Neben den Unterernährungszuständen, welche im Zusammenhang mit Brunftperioden und Sexualfunktion auftreten, wäre der Vorgang der inneren Ernährung beim Lachs am ehesten noch mit Zuständen totaler Unterernährung zu vergleichen, wie sie bei der Metamorphose auftreten.

Metamorphosierende Tiere stellen während einer physiologischen „Krisis“ die äussere Ernährung ein. Durch Autolyse und Resorption gewisser Organe und durch die Bildung anderer und neuer Organe gehen diese Tiere aus einer Krisis in eine neue Daseinsform ein, welche nur durch Synchronie, also eine komplizierte innere Ernährung, erreicht werden kann.

Es lag aber nicht in unserer Absicht, eine vergleichende Darstellung der Phänomene der inneren Ernährung zu geben, weshalb die letztgenannten Erscheinungen nur beiläufig im Zusammenhang mit dem Synchroniephänomen genannt wurden, zur Visierung des allgemeinen Problems.

Unser Begriff der *Synchronie* umfasst, wie wir an dieser Stelle nochmals hervorheben wollen, zusammen mit dem Merkmal der reinen inneren Ernährung auch das Merkmal des Organaufbaus. Während der typische *Hunger* den gesamten Organbestand des Organismus zwar in bestimmter Rangfolge, aber doch gleichmässig angreift, so beobachten wir im synchronischen Stoffwechsel eine durch höhere Zentren gegensätzlich gerichtete Beeinflussung.

Es wurde von physiologischer Seite betont, dass im Selbstzehrungsabbau der Organe eine Auslese auf Grund ihrer Lebenswichtigkeit oder Entbehrlichkeit stattfindet. Mit dieser Fragestellung kommen wir aber der Natur der Synchronie im Besonderen nicht näher, es sei denn, wir entschliessen uns, auch die Begriffe „Lebenswichtigkeit und Entbehrlichkeit“ im Zusammenhang mit

der Synchronie anders zu fassen als bei der reinen Selbstzehrung. Beim Vergleich der beiden Organskalen wurde uns deutlich, dass z. B. die Milz während der Synchroniephase zu einem Organ höchster Lebenswichtigkeit wird, bei der reinen Selbstzehrung aber weitgehend abgebaut werden kann. Die sogenannte „Lebenswichtigkeit“ ist also keine absolute starre Grösse, sondern sie unterliegt dem gesetzmässigen Wechsel der Rangordnung von Organsystemen.

Unter denselben Gesichtspunkt fällt auch die Frage nach dem Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe. Man neigt leicht dazu, sich bei Beurteilung eines Organschwundes mit der Festhaltung zu begnügen, das betreffende Organ sei verhältnismässig überflüssig, bereits dadurch, dass es weniger für sichtbare Funktionen gebraucht wird. MIESCHER hat nachgewiesen, dass die Seitenrumpfmuskulatur neben der Bauchflossenmuskulatur das eigentliche Nährorgan der Synchroniephase darstelle. MIESCHER entwickelte die Vorstellung, dass der Gefässonus beim Rheinlachs so lange sinken müsse, bis in irgend einem Organ wegen allzu ungenügender Durchblutung die Gewebeatmung verschlechtert werde und das Gewebe selbst sich dann zur Stoffabgabe an das Blut den neuen Verhältnissen anzupassen versuche. Diesen Vorgang nannte MIESCHER: Liquidation. Selbstverständlich müsste der Tod des Organismus sehr bald eintreten, wenn infolge der Gefässeinrichtungen lebenswichtige Organe ebenfalls in diesen Zustand der „Unteratmung“ kommen würden. Nun haben wir aber im Seitenrumpfmuskel und in der Bauchflossenmuskulatur des Lachses ein relativ entbehrliches Organ zu sehen, welches zudem ausgesprochen massiv und gefässarm ist. Weiterhin ist die Seitenrumpfmuskulatur ein grosses Fettdepot und ausserordentlich reich an lebendem Eiweiss. Soweit im wesentlichen die Anschauung MIESCHERS über die spezielle Bedeutung dieser Struktur. Vom rein zoologischen Standpunkt aus muss diese Auffassung nochmals stärker unterbaut werden. Die Seitenrumpfmuskulatur ist nicht nur entbehrlich wie irgend ein gewöhnliches Depotorgan, etwa der Fettkörper des Darmes, der an sich ja ein völlig einseitig organisiertes Gebilde darstellt. Die relative Entbehrlichkeit der Seitenrumpfmuskulatur beruht auf ihrem besonderen Bau. Sie ist weitgehend gleichmässig strukturiert und metamer gegliedert und somit nicht im Sinne einer hochspezialisierten Leistungsform ausgebildet. Die Tatsache, dass dieses Organ dem Grundbauplan der Art nahesteht, ist deshalb

von so hoher Bedeutung, weil gerade dadurch das Organ für weitere Leistungen (Mehrleistungen) verfügbar ist. Erst wenn wir diese besondere Organpotenz mitberücksichtigen, haben die von MIESCHER nachgewiesenen Eigenschaften die Voraussetzung für eine vollwertige innere Ernährung und zugleich für den Stofftransport, d. h. für die Synchronie.

Die Seitenrumpfmuskulatur weist als Organ von geringer Differenziertheit relativ vielseitige Potenzen auf. Das ist schon daran zu erkennen, dass die im Muskelkörper des Lachses diffus verteilten Reservestoffe besonders in dieser Muskelregion angehäuft sind. Das Fett liegt, wie wir durch die Untersuchungen von MAHALANOBIS und GREENE sehr genau wissen, in den Muskeln sowohl inter- als intrafibrillär, und besonders reich ist die Fettbeladung der oberflächlichen Muskeln (GREENE 1913). Die Körpermuskulatur hat keine Spezialisierung in irgend einer einseitigen Struktur oder Funktionsrichtung erfahren und scheint demzufolge prädestiniert, um für neue Aufgaben herangezogen zu werden. Da die Reservestoffe im ausgedehnten Muskelsystem verteilt sind, können sie nur durch ein ebenfalls entsprechend ausgebreitetes Gefäßsystem dem allgemeinen Stoffwechsel zugeführt werden. Wir verdanken MIESCHER den Nachweis, dass die Einschmelzung der Proteine aus der Muskulatur, welche zum Aufbau der Gonaden verwendet werden, durch den Wechsel von, wie wir sagen, Hyperämie- und Anämiezentren zustande kommt. Der Eiweissbestand einer Muskelregion wird den Durchblutungsverhältnissen bzw. den Sauerstoffverhältnissen des Organs angeglichen. Die Kontraktion und Drosselung der Gefäße, welche zur Anämie einer Muskelregion führt, kann nur erreicht werden, durch eine entsprechend kompensierende Hyperämie an einer anderen Stelle. Die Milz und, wie wir vor allem gezeigt haben, auch der Darm, bilden das Hyperämiezentrum mit mehr oder weniger grösseren Schwankungen. Dies gilt mit Ausnahme der Laichlachsphase im engeren Sinne, wo das Hyperämiezentrum zur Gonade verlegt erscheint, um nachher wieder auf die Milz zurückzuwandern.

Wir haben im Antagonismus von Anämie und Hyperämie eine synchronische Einrichtung vor uns, welche in strenger Beziehung steht zum dominanten Organsystem.

Der Phasenwechsel ist für die Hauptstadien durch die Tatsache gekennzeichnet, dass jeweils das hauptsächlich aktive Organ-

system, kurz das Dominanzsystem, sich die übrigen Organsysteme in nachweisbarer Abstufung dienstbar macht. So steht in der Fressphase das synchronisierende Zentrum des Darms in besonderem Zusammenhang mit Fettkörper, Leber und endlich der mässig hyperämischen Milz. Eine entsprechende Beziehung, freilich zu ganz anderen Organen, kann auch während der Synchroniephase beobachtet werden, so vor allem im Zeitpunkt, wo die Hyperämie der Milz und des Darms von der Hyperämie der Gonade abgelöst wird, welche Verhältnisse bei den Ovarien am deutlichsten in Erscheinung treten.

Gerade in der Synchroniephase wird dieser Sachverhalt in den Hyperämieverhältnissen deutlich. Wir haben ja gezeigt, dass die Hyperämie nicht auf die Milz beschränkt bleibt, sondern dass der Darm in seiner passiven Phase mit in diesen Vorgang einbezogen wird. Neben den Hauptgefässen sind die reichen Gefässverzweigungen innerhalb der Darmwand ausserordentlich gut geeignet, um mehr oder weniger lokalisierte Blutansammlungen zu ermöglichen. Das Kreislaufsystem erhält in der Synchronie eine zusätzliche Aufgabe, die auf der Umstimmung der Organsysteme, resp. dem Wechsel der Organhierarchie basiert ist. Die milieunabhängige Auslösung des Phasenwechsels ist sehr wohl zu unterscheiden von der Milieubezogenheit der einzelnen Phase selbst. Das gesteigerte Wachstum und die enorme Zunahme der Körpersubstanz steht zweifellos in strengem Zusammenhange mit dem marinen Milieu. Die Untersuchungen mit Bachforellen, Meerforellen und Lachsen, welche WILLER im Königsberger Fischereiinstitut durchgeführt hat, beweisen wie unsere eigenen Beobachtungen an zweijährigen Aquariumslächslingen, dass der Raumfaktor neben der Wasser- und Nahrungsbeschaffenheit eine entscheidende Rolle für die Grösse und das Gewicht des Fisches spielt. Aber es wäre falsch, über den Aussenfaktoren die Innenfaktoren, zu denen der dargestellte Dominanzwechsel der Organsysteme gehört, zu vergessen.

Jedes von uns untersuchte Stadium war in erster Linie durch die Dominanz eines Organsystems charakterisiert.

A u s n a h m e l a c h s e .

Wir haben schon öfters darauf hingewiesen, dass trotz der verschiedenen Verhaltensweisen die einzelnen Lachskategorien hin-

sichtlich der Synchronie grösste Übereinstimmung zeigen. Die einzelnen Synchroniestadien treten bei allen Lachsen in gleicher Weise auf. Auf Grund dieses Nachweises sind wir auch berechtigt gewesen, für unsere Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungsschlauches die einzelnen Gruppen wie Wintersalme, Sommersalme und Jakobslachse ohne Betonung der spezifischen Gruppenmerkmale miteinander zu vergleichen.

Neben diesen geringfügigen Gruppenunterschieden haben wir uns noch mit einer Reihe von abweichenden Fällen zu befassen. Es handelt sich dabei um Lachse, welche bisher mehr oder weniger als Kuriosa in der Literatur aufgetaucht sind. Im folgenden soll nun der Versuch einer Einordnung derselben unternommen werden.

A. WILLER und W. QUEDNAU (1931) berichten über einzelne Ostseelachse, welche ein krasses Missverhältnis zwischen Länge und Gewicht aufwiesen, also gerade den Merkmalen, welche beim Lachs ein relativ konstantes Verhältnis haben. Es handelt sich um Lachse, welche bei Körperlänge von 93 und 101 cm, Körpergewichte von 3,5 und 5,7 kg statt 5,5 und 6,5 oder 7 kg hatten. Diese Lachse befanden sich damit teilweise unter dem Gewichtsniveau der Laichlachse. Die Forscher glauben, dass es sich hier um Lachse handle (sog. „Jäger“), welche sich nach dem Laichgeschäft zwar erholt hätten, ohne aber die erlittene Entkräftigung durch die Unterernährung trotz des optimalen trophischen Milieus wieder ausgleichen zu können.

Wenn wir die Vorstellung des Organ-Dominanzwechsels auf diese Fälle anwenden, so sehen wir, dass bei diesen abgemagerten Lachsen die Dominanz der Gonade noch nachweisbar ist. Bei einem weiblichen Lachs vom 5. April 1936, der 95 cm lang und 5,1 kg schwer war, somit einen verhältnismässig lange nachwirkenden Abmagerungszustand erkennen liess, konnten wir feststellen, dass der Fettkörper des Darmes nur die Hälfte seines möglichen Ausbildungsgrades erreicht hatte. In bezug auf das Dominanzphänomen bestand bei diesem Lachs noch ein verhältnismässig gut nachweisbarer „Synchroniezustand“. Übrige Merkmale, welche dem eigentlichen Synchroniestadium entsprechen hätten, fehlten. Drei weitere weibliche Lachse derselben Grössenordnung fielen uns dadurch besonders auf, dass die Region des Fettkörpers am absteigenden Darmrohr nicht mehr ausgebildet worden und das Divertikelfett

ebenfalls nur zur Hälfte angelagert war. Um diese Fälle deuten zu können, müssen wir uns noch einmal das wesentliche Charakteristikum des Phasenwechsels vergegenwärtigen. Wir sehen es darin, dass die Fressphase und die Synchroniephase jeweils durch eine ganz besondere Umstimmungsphase verbunden sind. Der Dominanzwechsel braucht zu seinem Normalablauf gewisse Umleitungsphänomene, welche entweder zur Fressphase oder zur Synchroniephase überleiten. Wir konnten in einigen Fällen typische Merkmale der Umstimmungsphase vom Synchroniestadium zum Fressstadium beobachten, so die Tatsache, dass die Lachsweibchen die nicht ausgestossenen Resteier in den Ovarien wieder resorbieren. Auch die Reihe der Erscheinungen, welche wir unter dem Begriff der Rückbildung des Verdauungsschlauches zusammenfassen können, gehören hierher, wie auch die teilweise Resorption der freien Milzlapfen und Blutkoagula in der Leibeshöhle. Alle diese Merkmale treten noch innerhalb der Phasen der inneren Ernährung auf und scheinen das Gleichgewicht der beiden Extremphasen zu garantieren. Es scheint nun, dass bei unseren abgemagerten Meerlachsen, welche nicht mehr auf den vollen Status devorans gekommen sind, bestimmte Umleitungsvorgänge ausgeblieben sind, wodurch dann die normale Phase des Fresslachs nicht eintreten konnte.

Zu diesen Ausnahmefällen bei Meerlachsen gesellen sich nun auch ebenso auffallende Ausnahmen bei Flusslachsen. Seit von SIEBOLD (1863) über sogenannte „sterile Lachse“ berichtet hat, tauchten ähnliche Meldungen bis in die neueste Zeit immer wieder auf, obwohl niemals eine richtige Sterilität nachgewiesen worden ist. Es ist wohl richtig, wenn L. SCHEURING (1929) bemerkt, dass der Erklärungsversuch von SIEBOLDS, der Lachs sei im Meer zu fett geworden, um dort selbst die Geschlechtsprodukte bilden zu können, bloss eine Umschreibung von Tatsachen sei. Aber wir können uns der weiteren Tatsache nicht verschliessen, dass der Ernährungszustand in einer Beziehung steht mit dem Phasenwechsel, d. h. mit dem Dominanzwechsel selbst. Alle Versuche, den Ernährungszustand an und für sich für Milieuwechsel und Synchronie verantwortlich zu machen, sind erfolglos geblieben. So ist ja auch die Behauptung TAYLORS (1928), der Lachs müsse das Meerwasser verlassen, da er infolge seines hohen Fettgehaltes für das Salzwasser zu leicht sei, absolut unhaltbar, wie bereits aus

einem Vergleich der Nordsee- und der Ostseelachse hervorgehen dürfte; denn der Salzgehalt der Nordsee ist 35% und derjenige der Ostsee in der Zone des Danziger Tief, wo die Hauptweidegründe der Ostseelachse sein dürften, beträgt nur 6—10%. Wir beobachten aber in vielen Flüssen, dass Lachse von ausserordentlich verschiedenem Fettgehalt einwandern. Die im Rhein bekannten grossen Wintersalme oder Frühjahrssalme haben durchwegs unentwickelte Gonaden und sind in den meisten Fällen ausserordentlich fett. Es ist dann auch die Regel, dass der Fettkörper den Darm auch in seinem absteigenden Teil fast vollständig umgibt und auch die Gefässe, Arteria mesenterica und Vena intestinalis, im Fett verborgen liegen. Eigentümlicherweise zog sich in diesen Fällen das Darmfett auch zu den Gonaden, was selbst bei den vollfetten Meerlachsen nie beobachtet werden konnte. Ohne dass wir hier die Frage erörtern wollen, um welche Rassen es sich bei dieser besonderen Lachskategorie handelt, beschäftigt uns vielmehr die allgemeine Tatsache, dass diese Lachse in vielen Fällen bereits ein Jahr und mehr vor der Laichzeit einwandern und so, verglichen mit den spät Einwanderern, tatsächlich vorübergehend steril sind.

Erst von einem gewissen Zeitpunkt der Synchronie an kann das eigentliche Wachstum der Gonade beginnen. Es setzt also erst zu dem Zeitpunkt ein, wo bereits wieder ein eigentlicher Unterernährungszustand eingetreten ist, eine Tatsache, die, abgesehen von den allgemeinen Erfahrungen der Tierzüchter, neuerdings auch von H. GNUSCHKE (1936) bei Zuchtforellen bestätigt werden konnte. STIEVE (1934) beschrieb bei Mastgänsen ebenfalls eine vorübergehende Sterilität.

Von dem Zeitpunkt an, wo durch Selbstzehrung ein entsprechender Entfettungszustand erreicht ist, wird die neue Organominanz, in diesem Falle die Dominanz der Gonade, wirksam. Wir sahen, dass die Dominanz des Darmes weit über dessen eigentliche Funktionsphase hinaus wirkte. Wir sprechen auch deshalb nicht von einer Ambivalenz zwischen Gonade und Darm, da für den Phasenwechsel die Umstimmungsperiode ebenfalls typisch ist.

Bei unseren „Ausnahmelachsen“ handelt es sich also um Fälle, wo die lachstypische Norm des Phasenwechsels überschritten worden ist. Ob diese Fälle einmal eine noch vertieftere Deutung

erhalten können, wird sich erst zeigen, wenn es einmal gelingen wird, den Faktorenkomplex, welcher die Norm des Phasenwechsels entstehen liess, zu fassen.

Dasselbe ist zu sagen von jenen Rheinlachsen, welche nach der Laichzeit zugrunde gehen. Es handelt sich nach W. SCHMASSMANN zweifellos um einen beträchtlichen Prozentsatz, der bei den heutigen Lachsverhältnissen im Rhein leider nicht mehr genauer zu bestimmen ist. Die Zahl der absterbenden Lachse dürfte im Rhein zwischen 10 und 30% zu suchen sein. Da wir wissen, dass die *Oncorhynchus*-Arten des Pazifik regelmässig nach der Laichzeit absterben, wäre von einem vom entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkt aus durchgeführten Vergleich beider Gattungen eine bedeutende Förderung unseres Problems zu erwarten. Heute können wir nur feststellen, dass die in vieler Hinsicht plastische Gruppe der Salmoniden auch in den Merkmalen der Mortalität und Periodizität ausserordentlich labil geblieben ist.

Es ist nicht unsere Aufgabe gewesen, den Normalablauf der Synchronie an sämtlichen Organsystemen nachzuweisen. Nachdem die Tatsache des Phasenwechsels festgestellt war, haben wir auf die weitere Tatsache hinweisen wollen, dass auch das Extremverhalten, der Dominanzwechsel zwischen Gonade und Darm, ein besonderes Glied dieses Phasenwechsels darstellt. Wir haben weiter oben bei der Behandlung unserer Ausnahmелachse bereits die typische Norm des Verhaltens beim Rheinlachs hervorgehoben. Nun hält ja der Physiologe im allgemeinen bei der Beurteilung einzelner Individuen an der Annahme einer mittleren Verhaltensweise fest, die er in vielen Fällen etwas unbekümmert als die Norm nimmt. Es ist deshalb zwangsläufig, dass in bezug auf eine solch enggefasste Normvorstellung extrem abweichende Verhaltensarten, wie wir sie beim Lachs mehrfach als „normal“ aufgewiesen haben, als pathologisch bezeichnet worden sind.

Durch die Auffassung der Phasen und ihrer wechselbezüglichen und ergänzenden Zusammengehörigkeit glauben wir gezeigt zu haben, dass für den Lachs ein sehr viel weiterer Rahmen gespannt werden muss, in dem seine typischen Lebenserscheinungen als „normal“ erfasst werden können.

Es zeigte sich, dass auch ein auf den ersten Blick disharmonisches Organverhalten, nämlich starke Abweichungen von der angenommenen Norm eines mittleren Verhaltens, unter dem Gesichtspunkte

des Stadienablaufs betrachtet, wiederum als Teil eines funktionellen Gefüges höherer Ordnung zu verstehen sind.

Die Bezeichnung „Phasenwechsel“ darf aber unter keinen Umständen, trotz der für die einzelnen Lachskategorien strengen Regelung im Umfang und Ablauf der Phänomene, als Ausdruck für die Wirkung eines bestimmten Faktors genommen werden. Wir haben deshalb eine streng beschreibende Haltung vorgezogen. Der Status devorans musste, genau wie der Status prolificus, zunächst in seinem Eigenwerte erfasst werden, bevor der ganze Lachszyklus auf Grund der gegenseitigen Beziehungen einheitlich gesehen werden konnte.

Dass der nachgewiesene Phasenwechsel nicht bloss eine vorteilhafte Annahme ist, geeignet einzelne auffälligste Tatsachen des Lachsverhaltens deutlich zu machen, sondern geradezu das ausgezeichnetste Merkmal des ganzen Lachslebens darstellt, hoffen wir gezeigt zu haben. Für die Richtigkeit unseres Standpunktes sprechen auch diejenigen Tatsachen, welche sich bis jetzt einer Deutung widersetzt haben. So die immer wieder auftretenden physiologisch sterilen Lachse, die abgemagerten marinen Lachse, ebenso wie die fast laichreifen, spät einwandernden Lachse.

Wir sind durch diese Auffassung, wie wir betonen möchten, auch davon verschont geblieben, die Synchroniephase zu überwerten. Die Theorienbildung über das „Lachsphänomen“ krankt bis heute fast allgemein daran, dass eine einzige Phase als die übergeordnete genommen wird, je nachdem der betreffende Forscher davon überzeugt ist, die Urheimat der Lachse sei das Meer oder aber das Süßwasser.

Das Wesen des Lachszyklus müssen wir zunächst in seiner besonderen gegenwärtigen Erscheinungsform erfassen, und diese zeigt eben einen strengen Wechsel von Fressphase und Synchroniephase, mit nicht einfachen, sondern mannigfachen Beziehungen zum Milieuwechsel.

Gerade der Eindruck der Verborgenheit der Ursachengruppe, die zum Phasenwechsel geführt hat, führt uns zur Auffassung, dass die vertiefte physiologische Analyse zwar wohl die Kettenglieder dieses funktionellen Zusammenhangs im einzelnen erschliessen, nicht aber eines dieser Glieder als die Ursache auszeigen wird.

Uns scheint, dass der Phasenwechsel im Leben des Lachses einen Grundsachverhalt darstellt, dessen Entstehung und

Ausbildung dem phylogenetisch-erdgeschichtlichen Bereiche angehört, also in der Gegenwart erblich festgelegt ist und dessen ursprünglichste „Ursachen“ mit unserer Methode nicht weiter geklärt werden können.

V. ZUSAMMENFASSUNG DER UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE.

1. Der Lebenszyklus des Lachses ist gekennzeichnet durch zwei extreme Lebensphasen mit zwei entsprechenden Ernährungsformen. Die äussere Ernährung des Meerlaches ist maximal gesteigert („Status devorans“), die innere Ernährung des zu den Laichplätzen wandernden Lachses ist eine totale („Status prolificus“). Der sogenannte „physiologische Hungerzustand“ wird als besondere Ernährungsform (Selbstzehrungsform) mit Organneuaufbau verstanden und mit *Synchonie* bezeichnet, die eine von fünf unterscheidbaren Haupternährungsformen im Tierreich darstellt.

2. Es werden sechs Hauptstadien des Lebenszyklus unterschieden, die von ausgesprochenem Eigenwerte sind. Die Jugendphase (Stadium 0) steht der Spätphase deutlich gegenüber. Der Junglachs zeigt eine Reihe von Merkmalen, welche in den Stadien der Spätphase in entwickelter Form nachgewiesen wurden. Die periodischen Schwankungen in der Ernährungslage des Junglaches erweisen sich als genau so milieunabhängig wie das Auftreten der *Synchonie* in der Spätphase.

3. Die Stadien werden jeweils durch die typischen Zustände der Gonaden (Reifegrad) und der Körpergestalt und Darmausbildung (Füllegrad) unterschieden. Die Spätphase des Lachses umfasst fünf Stadien:

- Stadium I: Fresslachs (Meerlachs),
- Stadium II: Voll-Lachs (*Synchonie*beginn),
- Stadium III: Salm (starke Reifung und starke Abmagerung),
- Stadium IV: Laichlachs (vollreifer Lachs),
- Stadium V: Verlaichter Lachs (regenerierender Lachs).

4. Der Vergleich von experimentellen Hungertieren mit den synchronischen Lachsen zeigt die Tatsache der verschiedenen Rangordnung der Organsysteme. Die Dominanz des Verdauungssystems während der Fressphase und die Dominanz des Fortpflanzungssystems während der Synchroniephase bestimmen jeweils die Rangordnung der Organsysteme.

5. Die Beziehungen der Organsysteme im Dominanzwechsel zeigen, dass beim Lachs nicht ein einziges mittleres Normalverhalten vorliegt, sondern dass Norm beim Lachs der Phasenwechsel selber ist.

6. Die synchronischen Schrumpfungerscheinungen des Verdauungsschlauches sind Ausdruck für ein stadienrhythmisches Normalgeschehen. Der auffällige Prozess der Darmschrumpfung findet im zytologischen Bilde keinen entsprechenden Ausdruck.

7. Das aus kollagenen Fibrillen bestehende „Stratum compactum“ (OPPEL) ist ein kompliziert-strukturierter Bindegewebskörper = „Stratum fibrosum“ (BAECKER) von bestimmter haltebandartiger Funktion zwischen Epithel und Muscularis und musste demzufolge mit dem Begriff „Retinaculum mucosae“ neu gefasst werden. Dieser Bindegewebskörper erweist sich als eine besonders geeignete Struktur, den Schrumpfungsprozess des Verdauungstraktus zu normalisieren. Er erweist sich damit als ein typisch ausgesprochenes „Organ des Phasenwechsels“.

8. Die mucoiden Epithelzellen des Magens behalten die Fähigkeit der Schleimproduktion in allen Stadien der Synchronie bei. Ebenso die Becherzellen des Darmes. Die in den ersten Synchroniestadien gesteigerte Schleimproduktion ist für das Normalverhalten des synchronischen Verdauungsschlauches typisch.

9. Die einzelnen Magendrüsenzellen erfahren eine geringfügige Verkleinerung an Kern und Plasma, wobei die Kern-Plasma-relation erhalten bleibt. Sekretgranula ist auf sämtlichen Stadien deutlich nachzuweisen.

10. Im Epithel des Darmes und der Gallenblase konnten regelmässig die von PLEHN bei der Forelle erstmals nachgewiesenen „Stäbchendrüsenzellen“ festgestellt werden.

11. Die histogenen, basophil granulierten Mastzellen konnten in sämtlichen Schichten der Darmwand mit Ausnahme des Epithels nachgewiesen werden. Überdies stellten wir das massige Vorkommen derselben Körnerzellen in der Wandung der Gallenblase, des Gallenblasenganges und im Gang der Schwimmblase fest. Die granulierten Zellen zeigen in allen Stadien einen unveränderten Zustand.

12. Sämtliche Schichten der Darmwand enthalten feinste Fetttropfchen-Infiltrationen, die besonders zahlreich innerhalb der Ring- und Längsmuskulatur nachgewiesen wurden.

13. Der Golgikörper in den Epithelzellen des Magens zeigt zwei typische Extremzustände. Der Ausdehnungszustand der Golgisubstanz kennzeichnet die Fressphase, der Kontraktionszustand die Synchronie.

14. Die Gallenblase ist während der Synchronie stets entleert. Die Blasenwandung durchläuft einen dem Darmtraktus ähnlichen Schrumpfungsprozess. Die Gallenblase des Salms und ganz besonders aber die des Laichlaches zeigt normale Zystenbildungen an ihrer Oberfläche, die im Stadium V im Zusammenhang mit der Blasenausdehnung und Wiederausdehnung des gesamten Verdauungsschlauchs rückgängig gemacht werden. Die synchronisch eingedickte Galle enthält keine Gallensäure mehr, während im Stadium V wieder von neuem Gallensäure produziert wird. Die Färbung des synchronischen Darmschleims beruht zum Teil auf Biliverdin, dem einzigen nachweisbaren Gallenfarbstoff.

15. Neben der Milzhyperämie tritt im Stadium des Salms auch eine Darmhyperämie auf, welche vor allem in der Region des Querfaltendarmes ihr Zentrum hat. Der synchronische Darm des Salms ist nur verdauungsphysiologisch inaktiv, erhält aber durch die Blutfüllung der Gefäße innerhalb von Submucosa, Muscularis und Serosa eine neue Aktivitätsform. Die Hyperämie der Milz ist nicht auf das Salmstadium beschränkt, sondern ist, wenn auch in geringerem Ausmasse, für das Fresstadium typisch, vor allem aber auch in extremen Umfange für das Stadium des verlaichten Laches. Die Milz des Laches besitzt die auffallende Fähigkeit, am Ende des Salmstadiums mittels Abstossung und Loslösung einzelner

blutgefüllter Lappen auf ein anämisches Minimalvolumen zurückzugehen.

16. Das Pankreas zeigt zusammen mit den übrigen Organen ebenfalls ein stadienrhythmisches Verhalten. Abgesehen von der herabgesetzten Färbbarkeit des exokrinen Pankreasgewebes im Salmstadium und im Laichlachsstadium konnten nur Veränderungen in der räumlichen Ausdehnung der diffusen Pankreaszellen festgestellt werden, die im Zusammenhang mit dem Schwund des Fettkörpers stehen.

17. Der Fettkörper selbst zeigt in allen Stadien ein verschiedenes und typisches Aussehen und ermöglicht eine genaue Bestimmung des Füllegrades.

VI. LITERATURVERZEICHNIS.

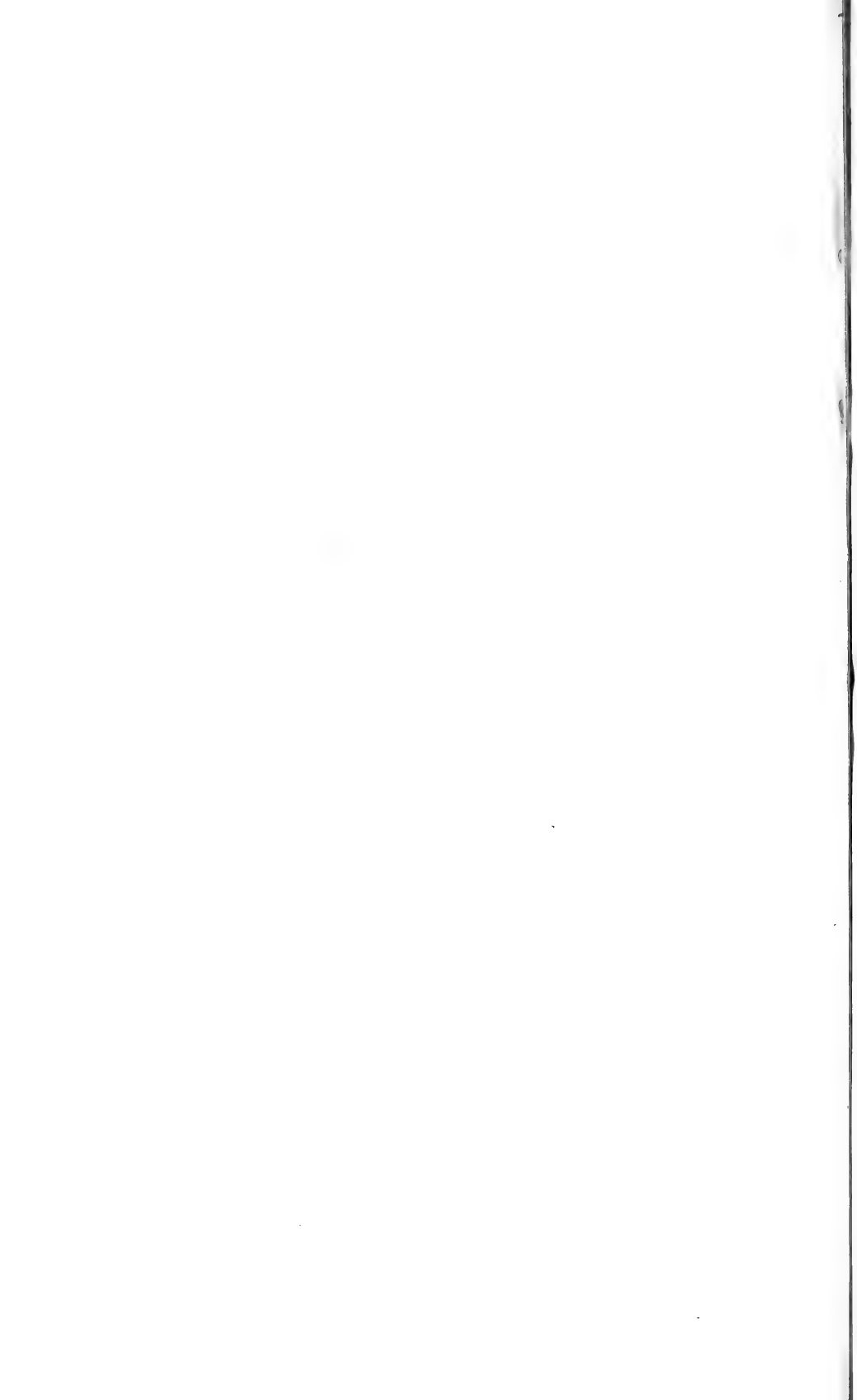
Vollständige Verzeichnisse der einschlägigen Literatur finden sich bei v. MÖLLENDORF (1932-1935), MORGULIS (1923), SCHEURING (1929/30), NERESHEIMER (1937).

1928. ALM, G. *Der Lachs (Salmo salar L.) und die Lachszucht in verschiedenen Ländern.* Arch. f. Hydrobiol. Bd. 19. 1928.
1921. ARCANGELIS, A. *Lo stratum compactum di Oppel nel tubo digerente dei Vertibrati ed in particolare nei Pesci.* Arch. ital. Anat. 18. 1921.
1925. ASCHOFF, L. *Handbuch der Pathologie.* Springer, Berlin.
1931. ATHANASSOPOULOS, G. *La Propria durant l'inanition.* Bull. Soc. zool. France 55.
1874. BARFURTH, D. *Ueber Nahrung und Lebensweise der Salme, Forellen und Maifische.* Diss. Bonn und Arch. F. Naturgesch. I.
1887. — *Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur.* Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 29.
1939. BAECKER, R. *Ueber die als stratum fibrosum (compactum) bezeichnete Grenzschicht im Verdauungskanal der Wirbeltiere.* Zeitschr. f. mikroskop. u. anat. Forschung Bd. 47/1, 1940.
- 1900/01. BARTON, J. K. *A contribution to the anatomy of the digestive tract in Salmo salar.* Journ. of Anat. Physiol. 34/35.
1900. — *The digestive tract in Kelts.* Journ. of Anat. Physiol. Norm. Pathol. 16.
1903. — *Notes on the digestive tract of Salmon and Sea Trout kelts from River Tweed.* 20. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland.

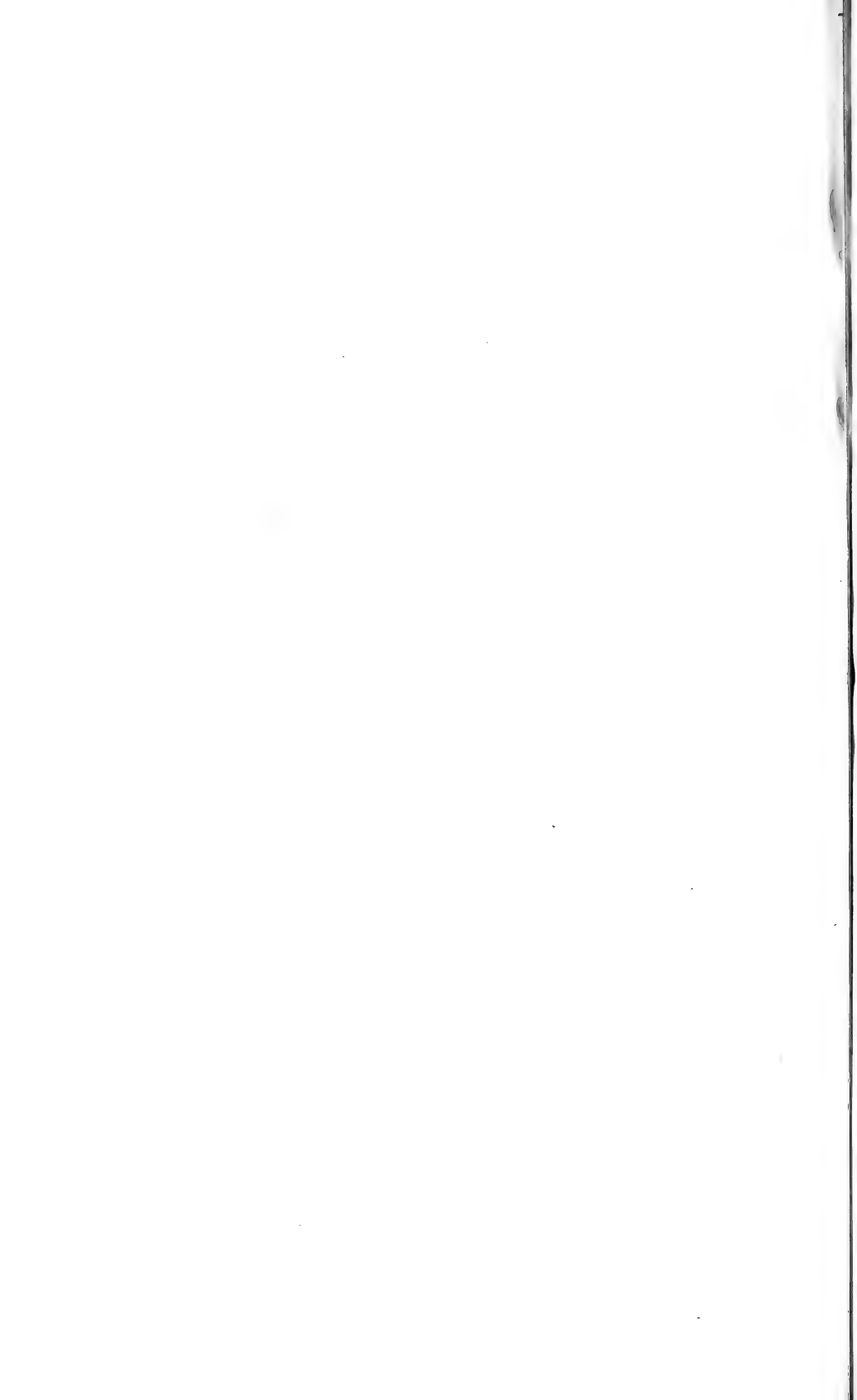
1937. BÖKER, H. *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere*. 2. Bd., *Biologische Anat. d. Ernährung*. G. Fischer, Jena.
1933. BOLTON, L. *Basophile (mast) cells in the alimentary canal of salmonoid fishes*. J. of Morph. 54, 1933.
1917. BOULANGER, G. A. *Sur l'origine marine du genre Salmo*. C. R. Acad. sc. Paris, Bd. 165.
1898. BROWN, A. *Do Salmon feed in fresh water?* Zool. Anz. Bd. 21.
- 1913/20. CALDERWOOD, W. L. *Salmon research*. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland. 31-38.
1925. — *The relation of sea-growth and spawning frequency in Salmo salar*. Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh 45.
1927. FOLLMANN, J. *Ueber den Bau der Magenschleimhaut der Forelle*. Diss. Bern.
1894. FRITSCH, A. *Der Elbelachs*. Prag, Selbstverlag.
1908. GERHARTZ, H. *Geschlechtsorgane und Hunger*. Biochem. Zeitschr. 2.
1898. GELLESPIE, A. L. and LOCKART. *Change in the digestive activity of the secretions of the alimentary canal of the Salmon in different conditions*. Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh 7, und 18 Rep. Fish. Bd. Scotland.
1900. — *Bacteriology of the alimentary canal of the Salmon in different conditions*. Ebenda.
1936. GNUSCHKE, H. *Untersuchungen über den Stoffwechsel während des Aufbaus der Fischgonade*. 1936. Dissertation München.
1932. GOERTLER, K. *Der konstruktive Bau der menschlichen Darmwand*. Morph. Jahrb. Bd. 69.
1912. GREENE, C. W. *Anatomy and histology of the alimentary tract of the King Salmon*. Bull. U.S. Bur. Fish. 32.
1914. — *The storage of fat in the muscular tissue of the King Salmon and its resorption during the fast of the spawning migration*. Ebenda 33.
1889. GULLAND, G. *The minute structure of the digestive tract of the Salmon, and the changes which occur in it in fresh water*. 18. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland und Anat. Anz. 14.
1900. — Dasselbe in: Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh 7.
1900. — *The anatomy of the digestive tract in the Salmon*. Journ. of Anat. a. Physiol. 15.
1917. HEITZ, F. A. *Salmo salar L., seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Süßwasser*. Diss. Basel (Schweizerbarth, Stuttgart).

1937. HIRSCH, G. Ch. *Grundlinien einer Theorie der Goltkörpers*. Proceedings Vol. XL, Nr. 8, 1937.
1909. HOEK, P. P. C. *Over den groei van den Zalmen in de eerste levensjaren*. Mededel. ov. Visscherij.
- 1911/15. JACOBSHAGEN, E. *Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer*. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 47 und 49.
1937. — *Mittel und Endarm*. Handb. vergl. anat. Bd. III. p. 563.
1925. LAUTERBORN, R. *Die Giessen des Oberrheins als Aufwuchsgewässer für den Lachs*. Schw. F. Z.
1905. LEONHARDT, E. E. *Der Lachs*. Fischerei-Zeitg. 8.
1915. LIPSCHÜTZ, A. *Zur allgemeinen Physiologie des Hungers*. Sammlung Vieweg, Heft 20, Braunschweig.
1926. MENZIES, W. J. M. *The Salmon, its life-history*. London.
1879. MIESCHER-RUESCH, F. *Über die Veränderungen, welche im Körper des Rheintlachs vor sich gehen während seines bis zu einem Jahr dauernden Aufenthaltes im Süßwasser*. Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Ges.
1880. — *Statistische und biologische Beiträge zur Kenntnis vom Leben des Rheintlachs im Süßwasser*. Mitt. d. internat. Fischereiausstellung, Berlin.
1897. — *Histochemische und physiologische Arbeiten* (Briefe). Leipzig.
1923. MORGULIS, S. *Hunger und Unterernährung*, J. Springer, Berlin.
- 1932/36. v. MÖLLENDORF. *Handbuch der mikroskopischen Anatomie*. Springer, Berlin.
1937. NERESHEIMER, E. *Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas*. Bd. 3, L. 5. *Die Lachsartigen*.
1924. NORDQUIST, O. *Times of entering of the Atlantic Salmon (Salmo salar L.) in the rivers*. Cons. perm. intern. pour l'explor. de la mer. Rapp. et proc. verb. Vol. XXXIII.
1900. OPPEL, A. *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*. 3 Teile.
1938. ORTON, J. H., JONES, J. W., KING, G. M. *The sexual stage in salmon parr (Salmo salar L. juv.)*. Proceedings of the Royal Society Biol. Sciences V. 125, 1938.
1898. PATON, N. D. *Report of investigations on the life-history of the salmon in fresh water*. Glasgow, Fishery Board of Scotland.
1900. — & NEWBEGIN. *Further investigations*. Rep. of Roy. Coll. Physic. 7.
1906. PLEHN, M. *Ueber eigentümliche Drüsenzellen im Gefäßsystem und in anderen Organen bei Fischen*. Anat. Anz. Bd. XXVIII, 1906.

1911. PÜTTER, A. *Die Ernährung der Wassertiere durch gelöste organische Verbindungen.* Pflügers Arch. Bd. 137.
1922. — *Die Frage der parenteralen Ernährung der Wassertiere.* Biol. Zentralbl. Bd. 42.
1932. QUEDNAU, W. *Untersuchungen über den Lachs. II. Die Angelhakenmethode.* Z.f.F. Bd. 30.
1911. REIBISCH, L. s. LIPSCHÜTZ.
- 1928/30. ROGOSINA, M. *Beiträge zur Kenntnis des Verdauungskanals der Fische I. und II.* Zeitschr. mikrosk. anat. Forschung 14 und 20.
1904. RUTTER, C. M. *Natural history of the Quinnat Salmon.* Bull. U.S. Fish. Comm.
1928. SCHEURING, L. und GASCHOTT, O. *Das Verhalten des Darms beim laichenden Lachs.* Allg. F. Z.
1929. SCHEURING, L. *Die Wanderungen der Fische.* Erster Teil. Ergebnisse der Biologie Bd. 5.
1934. SCHNAKENBECK, W. *Veränderungen im Verdauungstraktus bei Blankaalen.* Zoolog. Anzeiger, Bd. 108, ¾.
1925. STEINMANN, P. *Vom Schicksal der abgelaichten Rheinlachse.* Schweiz. Fischerei Zeitg., 23.
1938. TCHERNAVIN, V. V. *Changes in the Salmon Skull.* Transactions of the Zoological Society of London, Vol. XXIV, Part 2.
1931. WILLER, A. und QUEDNAU, W. *Untersuchungen über den Lachs (Salmo salar L.).* Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 29.
1936. WUNDER, W. *Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas.* Schweizerbart, Stuttgart.
1899. YUNG, E. *Recherches sur la digestion des poissons.* Arch. de Zoolog. expérimentale et générale, 3^{me} série, t. VII.
1905. ZSCHOKKE, F. *Der Lachs und seine Wanderungen.* Stuttgart.
-



BUCHDRUCKEREI KUNDIG
GENÈVE



BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 48)

Août 1941

Generalversammlung

der

Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

abgehalten in Bern am 5. und 6. April 1941

unter dem Vorsitz von

Prof. Dr. F. E. LEHMANN

Samstag, den 5. April 1941

Ab 16 Uhr: F. BAUMANN: Führung durch das neue Heimatmuseum.

I. GESCHÄFTSSITZUNG

im Hörsaal des Naturhistorischen Museums.

Beginn 16 Uhr 45. Anwesend 35 Mitglieder.

1. BERICHT DES PRÄSIDENTEN, PROF. F. E. LEHMANN, ÜBER DIE TÄTIGKEIT DER SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT FÜR DIE PERIODE 1940—1941.

a) *Sitzungen.*

Es fanden zwei Sitzungen statt: 1. unter dem Vorsitz von Prof. J. G. BAER die Jahresversammlung am 9. und 10. März 1940 in Neuenburg, über die im Bulletin-Annexe der *Revue Suisse de Zoologie*, Bd. 47, berichtet wurde; 2. eine Sitzung, gemeinsam mit der Schweiz. Entomologischen Gesellschaft, an der Jahresversamm-

lung der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft in Locarno am 29. September 1940. Mitteilungen machten: J. KÄLIN, H. HEDIGER, S. BLOCH, F. BALTZER, R. MENZEL, M. HOLZAPFEL, F. E. LEHMANN und H. WOKER. Die Mitteilungen sind im Auszug in den Verhandlungen der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft 1940 abgedruckt.

b) *Eidg. Subvention für die „Revue Suisse de Zoologie“.*

Dem Zentralvorstand der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft ist es nach intensiven Bemühungen gelungen, die Bundesbehörden davon zu überzeugen, dass die Bundessubventionen für die schweizerische naturwissenschaftliche Forschung eine Sonderbehandlung verdienen und deshalb nicht gekürzt werden sollten. So ist der Betrag, der im Budget der Eidgenossenschaft für 1941 für unsere Gesellschaft vorgesehen wurde, unverändert auf Fr. 2500.— belassen worden. Die *Revue Suisse* wird demnach auch 1941 eine Subvention von Fr. 2500.— erhalten. Der Jahresvorstand möchte ebenfalls an dieser Stelle dem Eidg. Departement des Innern für seine Unterstützung aufrichtig danken. Sie ermöglicht uns, auch für dieses Jahr die Publikation der *Revue Suisse de Zoologie* und damit die Veröffentlichung der Arbeiten zahlreicher Schweizer Zoologen. So kann die schweizerische zoologische Forschung einen Beitrag an die geistigen Leistungen unseres Landes liefern.

c) *„Revue Suisse de Zoologie“.*

Im Berichtsjahr erschien der 47. Band der *Revue*. Er ist 470 Seiten stark und enthält 21 Arbeiten mit einer Tafel, 150 Abbildungen und 25 Tabellen im Text. Unsere einzige schweizerische zoologische Fachzeitschrift gibt auch dieses Jahr ein gutes Bild von der Vielseitigkeit der zoologischen Forschung in der Schweiz. Morphologie, Ökologie, Parasitologie, Systematik, experimentelle Embryologie, Genetik und Tierpsychologie sind darin vertreten.

Dem Redaktionskomitee gebührt der Dank der Gesellschaft für seine selbstlose und umsichtige Arbeit.

Wenn wir uns auch für 1940/41 des guten Gedeihens der *Revue* freuen können, so dürfen wir doch nicht die Augen vor verschiedenen

Schwierigkeiten verschliessen, mit denen in der nächsten Zeit gerechnet werden muss. Die zunehmende Teuerung dürfte den Umfang der Zeitschrift beschränken. Die Aufnahme von Dissertationen wird voraussichtlich auch weiterhin erheblichen Raum beanspruchen. Da die Publikationsmöglichkeiten im Ausland zurückgehen, sind Arbeiten von Autoren zu erwarten, die bisher vorzugsweise in ausländischen Zeitschriften publiziert haben.

Es liegt im Interesse unserer Gesellschaft und der Revue, dass die genannten Schwierigkeiten möglichst reibungslos und in Zusammenarbeit aller Beteiligten überwunden werden. Es kann nicht Sache des Jahresvorstandes sein, dem es an der nötigen Kontinuität fehlt, die schon bestehende Zusammenarbeit zwischen den Hauptzentren der zoologischen Produktion, d. h. den zoologischen Instituten, und dem Redaktionskomitee der Revue zu pflegen und auszubauen. Er kann es höchstens als erwünscht betrachten, wenn unsere Gesellschaft als Subvenientin der Revue ein ständiges Organ schafft, das gemeinsam mit dem Redaktionskomitee alle die Revue betreffenden Fragen und Schwierigkeiten in Kontinuität behandeln und lösen kann.

d) *Arbeitsplätze an den zoologischen Stationen Neapel und Roscoff.*

In Neapel arbeiteten: vom 15. Februar bis 15. April 1940, Dr. H. ZELLER aus Zürich, über die Physiologie von *Cerata*; von Ende März bis Mitte Mai, Priv. Doz. Dr. J. v. RIES, Bern, über biologische Lichtwirkungen, und zehn Tage im April 1940, Herr Prof. H. R. SCHINZ, Zürich, über Röntgenbestrahlung an Seescheiden.

e) *Zoologische Erforschung des Nationalparks.*

Im Jahre 1940 waren die Herren Prof. DUERST, Prof. HANDSCHIN, Dr. PICTET, Dr. STÖCKLI und Dr. THOMANN tätig, während insgesamt 127 Tagen. Dr. THOMANN orientierte sich über die Mikrolepidopteren. Dr. PICTET besuchte die Region von Ova d'Spin und um Santa Maria. Dr. STÖCKLI führte Arbeiten über Bodenfauna am Plan del Possa aus. Prof. HANDSCHIN wurde bei seinem Besuch von *Nebria*-Fundstellen durch ungünstiges Wetter behindert und Prof. DUERST verfolgte die Korrelation zwischen Reh- und Fuchsbestand, ferner das Verhalten der Hirsche. Abgeschlossen wurde

der Katalog der Lepidopteren von Dr. PICTET, ebenso die Arbeit von Dr. NADIG über die Quellen des Fuorngebietes.

f) *Mitglieder.*

Am 1. April beging Prof. Dr. O. FUHRMANN seinen 70. Geburtstag, zu dem ihm der Vorstand seine herzlichen Glückwünsche darbrachte.

Zwei Mitglieder sind uns durch den Tod entrissen worden. Am 25. Juni 1940 starb im 53. Altersjahr Prof. MAX KÜPFER in Zürich. Ein Schüler Arnold LANGS, wandte er sich in seinen späteren Arbeiten vor allem der Erforschung unserer Haussäugetiere zu. Seit 1921 Privatdozent, lehrte er seit 1928 als Professor an der Eidg. Technischen Hochschule. Seine Beiträge zur Morphologie der weiblichen Geschlechtsorgane der Säugetiere, seine röntgenologischen Untersuchungen über die Verknöcherungsvorgänge am Extremitätenskelett der Equiden und des Rindes und schliesslich seine Studien über Bau und Entwicklung der Backenzähne des Rindes und der Pferdeartigen seien genannt. Sie sind in ihrer Gründlichkeit und in der Reichhaltigkeit ihres Bildermaterials eine Fundgrube an praktisch wie wissenschaftlich gleich wertvollem Forschungsgut. Sein Hinscheiden bedeutet für die schweizerische Haustierforschung einen schweren Verlust.

Mit Prof. K. HESCHELER, der am 11. Oktober 1940 in Zürich verschied, verliert unsere Gesellschaft einen Zoologen, der, stark in dem morphologischen Ideenkreise Arnold LANGS verwurzelt, ein undogmatischer Forscher und anregender Lehrer der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen und der Paläontologie vor allem der Haustiere gewesen ist. Seit 1898 Privatdozent und seit 1914 Nachfolger A. LANGS, gehörte er den beiden Hochschulen Zürichs an. Sein stilles, unaufdringliches Beispiel führte seine Schüler unmerklich zu sorgfältiger und kritischer Arbeit und sein Verständnis für die grossen Probleme der vergleichenden Morphologie und Embryologie eröffnete dem Lernenden Gebiete, deren Bedeutung gerade heute wieder in ein ganz neues Licht rückt. Dabei bewahrte seine skeptische Art ihn selbst wie auch seine Schüler vor allzu weitgehenden Folgerungen. Er lehrte das Sehen von Zusammenhängen, aber er erzog auch dazu, trennende Verschiedenheiten zu fassen und sie nicht zu unterschätzen. Mit dieser vorzüglichen verglei-

chend-morphologischen Schulung hat er seine Schüler zu bleibendem Dank verpflichtet.

An der Trauerfeier für Prof. KÜPPER liess sich unsere Gesellschaft durch Prof. SEILER vertreten, an derjenigen für Prof. HESCHELER nahm der Jahrespräsident teil.

Ausgetreten sind die Herren: C. BADER, Basel, und E. PERRET, La Chaux-de-Fonds.

Wir werden neun Neuaufnahmen vorschlagen können, so dass unsere Mitgliederzahl 163 erreichen wird.

2. KASSABERICHT.

In Abwesenheit des Zentralsekretärs wird der Kassabericht vom Jahrespräsidenten verlesen.

Einnahmen:

Saldo 1939	Fr. 1 228.51
Mitgliederbeiträge	» 883.35
Kapitalzinsen	» 228.75
Bundessubvention	» 2 500.—
Total der Einnahmen	Fr. 4 840.61

Ausgaben:

Allgemeine Unkosten	Fr. 313.08
Bewilligte Subventionen	» 892.10
Bundessubvention, überwiesen an die <i>Revue Suisse de Zoologie</i>	» 2 500.—
Saldo auf neue Rechnung	» 1 135.43
Total der Ausgaben	Fr. 4 840.61

Vermögen auf 1. Dezember 1940:

Fr. 4000.— Oblig. Ville de Genève 1937	Fr. 3 720.—
3 feuilles coupons 3% Ch. f. lombards	» —
10 Oblig. Danube-Save-Adriatique	» 50.—
Forderung gegen Banque d'Escompte Suisse in Liquidation	» 101.—
Sparheft S.B.G.	» 1 292.—
Total	Fr. 5 163.—

Der Bericht der Rechnungsrevisoren, der Herren J. DE BEAUMONT und P. BOVEY, wird verlesen. Die Versammlung genehmigt den Bericht und die Rechnung 1940 unter bester Verdankung der Arbeit der Revisoren und des Zentralsekretärs.

3. SUBVENTIONEN UND BUDGET.

Für 1941 werden vom Zentralsekretär folgende Posten vorgeschlagen und von der Versammlung einstimmig bewilligt:

Allgemeine Unkosten	Fr. 235.43
Sonderabdrucke Revue	» 150.—
Ornithologische Station Sempach	» 150.—
<i>Revue Suisse de Zoologie</i>	» 600.—

Im Hinblick darauf, dass die Revue in der nächsten Zeit stark beansprucht werden wird, regt der Jahrespräsident an, die Frage der Beschaffung weiterer Mittel und diejenige der Raumbeschränkung der Dissertationen durch die beteiligten Fachvertreter der zoologischen Institute in Zusammenarbeit mit der Redaktion der Revue prüfen zu lassen. Im Laufe der Diskussion betont Herr REVILLIOD dass in Redaktionsangelegenheiten der Redaktor allein entscheiden soll und in diesem Sinne eine Kommission nicht wünschenswert wäre. Dagegen würde er es begrüßen, wenn die Direktoren der zoologischen Institute unter sich einen bestimmten Höchstumfang für die Dissertationen festsetzen sowie für die Beschaffung weiterer Subventionen für die Revue sorgen wollten. Die weitere Diskussion ergibt, dass in dieser Angelegenheit jetzt keine Beschlüsse gefasst werden können, jedoch werden keine Einwendungen gegen den Vorschlag von Professor PORTMANN erhoben, wonach im Laufe dieses Jahres Fachvertreter der schweizerischen zoologischen Institute gemeinsam in freier Weise mit der Redaktion der *Revue Suisse* die aufgeworfenen Fragen vorberaten und sich an der nächsten Jahresversammlung darüber äussern sollten. Dies wäre auf die Traktandenliste der Geschäftsitzung zu setzen.

4. NEUE MITGLIEDER.

Folgende neue Mitglieder werden zur Aufnahme vorgeschlagen und einstimmig aufgenommen:

M. Serge NEUKOMM, cand. med., Lab. de Zoologie, Lausanne.

M^{lle} Huguette DE STOUTZ, Laboratoire de Zoologie, Genève.

M. E. BINDER, Laboratoire de Zoologie, Genève.

Herr Erwin STAUFFER, Gymnasiallehrer, Schweizersbodenweg 15,
Biel.

Herr Hanspeter WOKER, cand. phil., Falkenhöheweg 19, Bern.

Herr W. HUBER, cand. phil., Reiserstrasse 59, Olten.

Frl. Therese LEUENBERGER, cand. phil., Dürrenast-Thun.

Frl. Dr. Käthe SCHÄFFER, Zoolog. Institut E.T.H. Zürich.

Herr W. KREBSER, Seegarten, Hilterfingen-Thun.

5. WAHL DES JAHRESVORSTANDES 1941/42.

Turnusgemäss kommt Freiburg an die Reihe. Es werden für das Jahreskomitee 1941/42 bestimmt:

Prof. Dr. J. KÄLIN, Präsident,

Dr. O. BÜCHI, Vizepräsident,

Dr. H. GÜNTERT, Sekretär.

Herr Dr. R. DE LESSERT wird mit Akklamation als Zentralsekretär bestätigt.

6. WAHL DER RECHNUNGSREVISOREN.

Als Rechnungsrevisoren werden wieder gewählt die Herren J. DE BEAUMONT und P. BOVEY, Lausanne.

7. STELLUNGNAHME ZUR GRÜNDUNG DER SCHWEIZERISCHEN GENETISCHEN GESELLSCHAFT.

Nach dem Bericht von Prof. BALTZER, der den Jahresvorstand an der Gründungsversammlung vertrat, nimmt die Versammlung mit Befriedigung Kenntnis von der Gründung der Schweiz. Genetischen Gesellschaft, da die Notwendigkeit einer Zusammenfassung

der theoretisch und auch praktisch wichtigen Vererbungsforschung der Zoologen, Botaniker und Mediziner anerkannt wird. Zugleich aber erwartet die Zoologische Gesellschaft von ihren Mitgliedern, die dem Vorstand der Genetischen Gesellschaft angehören, dass sie für ein gedeihliches Zusammenarbeiten der neugegründeten Genetischen Gesellschaft mit der Zoologischen Gesellschaft besorgt sind.

8. VARIA.

Prof. PORTMANN schlägt vor, versuchsweise den abtretenden Jahrespräsidenten als Beisitzer im Jahresvorstand zu belassen und falls sich diese Einrichtung bewähren sollte, später einen definitiven Beschluss zu fassen. Dieser Anregung wird zugestimmt.

I. WISSENSCHAFTLICHE SITZUNG im Naturhistorischen Museum.

Beginn 17 Uhr 50. Anwesend 62 Personen.

Diskussionsthema:

Aktuelle Fragen der tierischen Metamorphose.

R. GEIGY, Basel: *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.*

E. HADORN, Zürich: *Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose.*

20 Uhr: Das gemeinsame Nachtessen im Hotel Bären, den Mitgliedern dargeboten dank der freundlichen Unterstützung durch die kantonale Erziehungsdirektion, den Gemeinderat und den Burgerrat der Stadt Bern, vereinigte 55 Mitglieder und Gäste. Der Jahresvorstand dankt den genannten Behörden auch an dieser Stelle herzlich dafür.

Im Anschluss an das Nachtessen führte Herr K. W. FISCHER (Dottikon, Aargau) seinen selbstaufgenommenen Tonfilm vor: *Aus dem Leben der Bienen.*

II. WISSENSCHAFTLICHE SITZUNG

im Zoologischen Institut.

Beginn 8 Uhr 15. Anwesend ca. 55 Mitglieder.

1. MITTEILUNGEN.

- J. KÄLIN, Freiburg (Schweiz): *Über den Coracoscapularwinkel und die Beziehungen der Rumpfform zum Lokomotionstypus der Vögel.*
- H. MISLIN, Basel: *Über die Venenperistaltik der Chiropteren (mit Demonstrationen).*
- R. MATTHEY, Lausanne: *La cytologie de la parthénogénèse chez *Sagapedo Pallas* (Orthopt. Tettig).*
- P. STEINMANN, Aarau: *Neueste Probleme der Coregonensystematik.*
- J. SEILER und Käthe SCHÄFFER, Zürich: *Der Chromosomenzyklus einer diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*.*
- J. SEILER, Zürich: *Warum treten in F_1 der Kreuzung tetraploid parthenogenetischer Solenobien mit Männchen bisexueller Rassen alle Zwischenstufen zwischen den reinen Geschlechtern auf?*

10.30—11 Uhr: Erfrischungspause. Demonstrationen (HADORN, BALTZER, LEHMANN, siehe unten).

- Kitty PONSE, Genève: *Sur l'ectromélie bithoracique et diverses anomalies présentées par les descendants issus d'une ponte biddérienne d'un Crapaud femelle.*
- Kitty PONSE, Genève: *La proportion sexuelle dans la descendance issue des œufs de l'organe de Bidder des femelles de Crapaud.*
- S. NEUKOMM, Lausanne: *Le centre organisateur dans la régénération des Amphibiens.*
- A. PORTMANN, Basel: *Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Embryologie.*
- Monika MEYER-HOLZAPFEL, Bern: *Das Territorium als Grundlage der sozialen Organisation bei einer Gruppe von Schwanzbandsamlern (*Hemigrammus caudovittatus*).*

2. DEMONSTRATIONEN.

E. HADORN, Zürich: Demonstration letaler Mutanten von *Drosophila melanogaster*.

F. BALTZER, Bern: Demonstration von *Hyla*-Urodel-Chimären.

F. E. LEHMANN, Bern: Die Züchtung von *Tubifex* für Laboratoriumszwecke.

Schluss der Sitzung 12 Uhr 45.

Um 13 Uhr 15 vereinigten sich 34 Teilnehmer zum gemeinsamen Mittagessen im Restaurant Schwellenmätteli.

15 Uhr: H. HEDIGER, Bern: Führung durch den Tierpark Dählhölzli.

Der Jahresvorstand:

F. E. LEHMANN, O. MORGENTHALER,
Präsident. *Vize-Präsident.*

M. MEYER-HOLZAPFEL,
Sekretärin.

LISTE DES MEMBRES
DE LA
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

5 avril 1941

Président d'honneur :

*PENARD, Eugène, D^r ès Sc., rue Töpffer, 3, Genève.

A. Membre à vie :

*NAEF, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires :

- *ALTHERR, E., D^r, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).
ANDRÉ, E., Prof. D^r, rue Samuel-Constant, 4, Genève.
BAER, J. G., Prof. D^r, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
BALTZER, F., Prof. D^r, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
BARBEY, Aug., D^r, Expert-Forestier, Montcherand s/Orbe (Vaud).
BÄSCHLIN, C., D^r, Seminarlehrer, Aarau.
*BAUDIN, L., D^r, chemin de la Rosière, Lausanne.
BAUMANN, F., Prof. D^r, Naturhist. Museum, Bern.
BAUMEISTER, L., D^r, St. Gallerring 87, Basel.
BEAUMONT (de), J., Prof. D^r, Labor. de Zoologie, Université, Lausanne.
*BEYER, R., Frl. D^r, Deutsches Landerziehungsheim, Gaienhofen bei Radolfzell (Bodensee).
*BINDER, E., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*BISCHLER, V., M^{lle}, D^r, Avenue de Champel, 19 a, Genève.
BLANC, M., lic. sc., Pierre qui roule, 9, Neuchâtel.
BLOCH, J., Prof. D^r, Burgunderstrasse 331, Solothurn.
BLOCH-WEIL, S., Frau D^r, Steinering 19, Basel.
BLUME, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
BLUNTSCHLI, H., Prof. D^r, Anatomisches Institut der Universität, Bern.
*BÖSIGER, E., cand. phil., Hardstrasse 95, Basel.
*BOVET, D., Institut Pasteur, Paris.
BOVEY, P., D^r, Entomologiste stat. féd. essais vit., Lausanne.
*BROCHER, J.-E.-W., D^r, place Claparède 5, Genève.
BÜCHI, Otmar, D^r, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 52, Fribourg.

- BURCKHARDT, Gottl., Dr, Hirzbodenweg 98, Basel.
- CARL, J., Dr, Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- CHAPPUIS, P.-A., Dr phil., Université, Cluj (Roumanie) (p. a. MM. A. Sarasin & Cie, case postale 1, Basel).
- *CONINX-GIRARDET, B., Frau Dr, Heuelstrasse 32, Zürich.
- CUONY, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
- *CURRY, H. A., Dr, Blumenstrasse 12, München 55 (Bayern).
- DELACHAUX, Th., Dr, Prof. au Gymnase, St-Nicolas 6, Neuchâtel.
- DOHRN, R., Prof. Dr, Via Crispi 92, Naples (Italie).
- *DOTTRENS, E., lic. sc., quai Ecole de Médecine, 6, Genève.
- DU BOIS, A.-M., M^{lle}, Dr, Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
- DUBOIS, G., Dr, avenue Rousseau 5, Neuchâtel.
- DUERST, J. Ulr., Prof. Dr, Tierspital, Bern.
- *EDER, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
- ENGEL, A., Champ-fleuri, avenue de Cour, 63, Lausanne.
- ERHARD, H., Prof. Dr, Zoolog. Institut, Luisenstr. 14, München.
- ESCHER, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
- FAES, H., Dr, Directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
- FANKHAUSER, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
- FAVRE, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- FERRIERE, Ch., Dr, Imp. Institut of Entomol., British Museum, Cromwell Road, London S.W.7.
- FORCART, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.
- *FREI-GOESSLER, Frau Dr, Im Sesselacker 69, Basel.
- FUHRMANN, O., Prof. Dr, Université, Neuchâtel.
- *GASCHE, P., Dr, Gesellschaft für Chemische Industrie « Ciba », Basel.
- GEIGY, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 394, Basel.
- GERBER, A., cand. phil., Niederholzstr. 65, Riehen (Basel).
- GISI, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin an der Töchterschule, Burgunderstr. 40, Basel.
- *GISIN, H., cand. phil., Zool. Institut, Universität, Basel.
- *GÜNTERT, H., Dr, Institut Zoologique, Université, Fribourg.
- GUYÉNOT, E., Prof. Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
- *HABERBOSCH, P., Dr, Bezirkslehrer, Gstühl 9, Baden.
- HADORN, E., Prof. Dr phil., Zool. Inst. Université, Zürich.
- HÄMMERLI-BOVERI, Victoire, Frau Dr, Chur.
- HANDSCHIN, Ed., Prof. Dr, Missionsstr. 9, Basel.
- HEDIGER, H., Dr phil., Tierpark Dählhölzli, Bern.
- *HOFMANN, Felix, Direktor des Zool. Gartens, Allmend Fluntern, Zürich.
- HOFMÄNNER, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
- *HUBER, O., Dr, Hoheletten 20, Basel.
- *HUBER, W., cand. phil., Reiserstrasse 59, Olten.

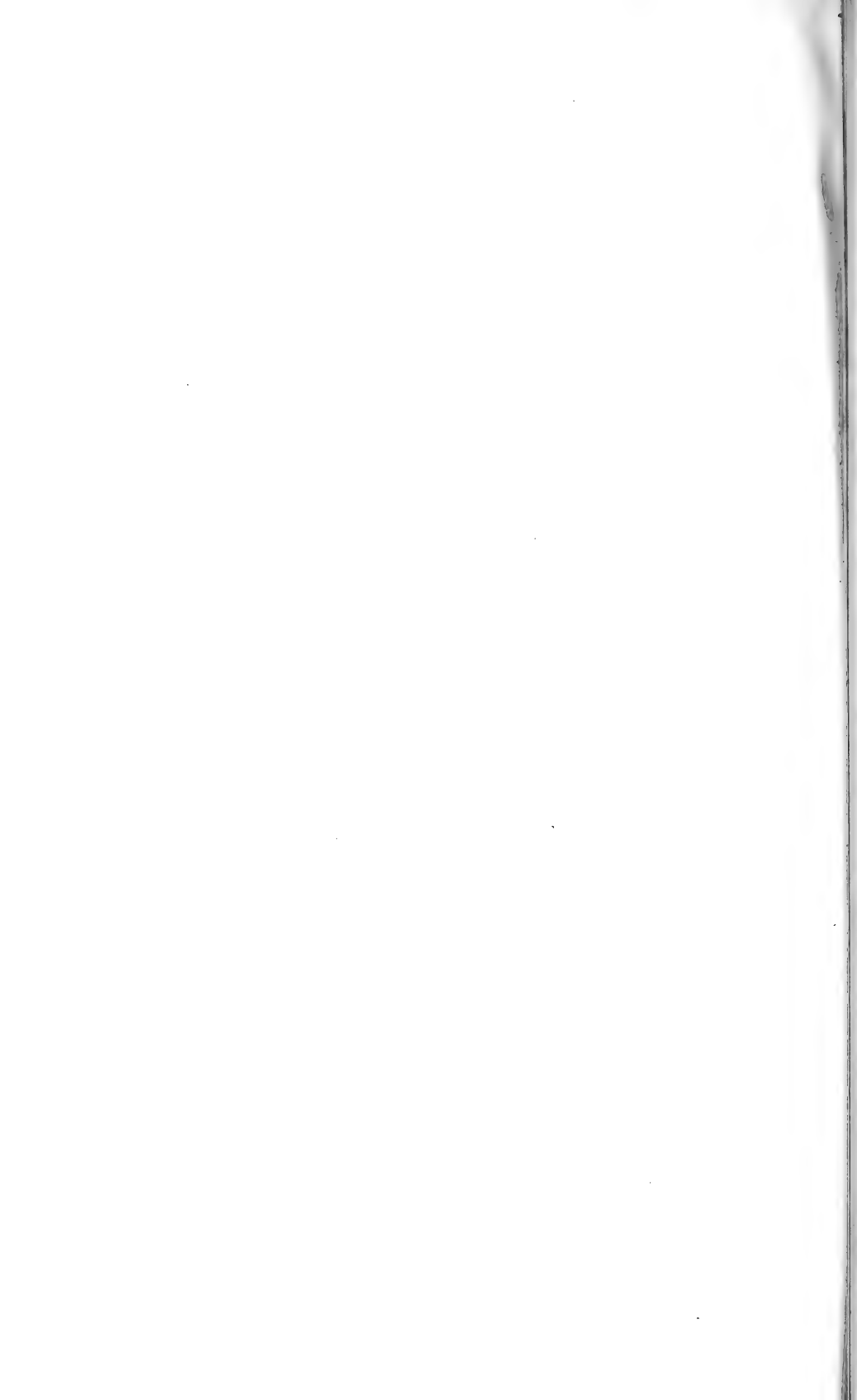
- *HÜBSCHER, H., Neuhausen (Schaffhausen).
HÜRZELER, J., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
*JAQUEROD-RIVIER, O., Dr M^{me}, Hauterive (Neuchâtel).
KAELIN, J., Prof. Dr, Pérolles 24, Fribourg.
KEISER, Fred., Dr, Kluserstrasse 2, Basel.
KNOPFLI, W., Dr, Stauffacherstrasse 9, Zürich.
*KREBSER, W., Buchhändler, Thun.
KÜENZI, W., Dr, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
LEHMANN, F. E., Prof. Dr, Willadingweg 32, Bern.
LESSERT (de), R., Dr, Buchillon (Vaud).
*LEUENBERGER, Therese, Frl., Pfarrhaus, Dürrenast-Thun.
LINDER, C., anc. prof., Dr, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
LÜSCHER, M., cand. phil., Zool. Anst. Universität, Basel.
LUTZ, H., cand. phil., Zool. Inst, Universität, Zurich.
MATTHEY, R., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
MERMOD, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*METTETAL, G., lic. ès sc., Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
MEYER, Frieda, Fräul., Dr, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
MEYER-HOLZAPFEL, M., Frau Dr, Reutigenweg 3, Muri, Bern.
MICHEL, F., Dr, Karl Kochstrasse 8, Thun.
MISLIN, H., Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
MONARD, A., Prof. Dr, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
MONTET, Gabrielle, M^{lle}, Dr, Naturhist. Museum, Bern.
MORGENHALER, O., Dr, Landwirtsch. Versuchsanstalt, Bienenabteilung, Bern-Liebefeld.
MÜLLER, R., Dr, Lehrer, Helvetiastrasse 21, Bern.
MURISIER, P., Dr, Lab. de Zool. de l'Université. Lausanne.
NADIG, A., Dr jur., Haldenhof, Chur.
NADIG, Ad., cand. phil., Splügenstrasse 10, Chur.
NAEF, A., Prof., Dr, rue Pasteur 8, Héliopolis (Egypte).
NEERACHER, F., Dr, Florastrasse 6, Basel.
*NEESER, J., M^{lle}, station de zoologie expériment. Univ., route de Malagnou, 154, Genève.
*NEUKOMM, Serge, cand. med., Laboratoire de Zoologie, Université, Lausanne.
*NOLL, H., Dr, Paradiesenhofstrasse 103, Basel.
*NÜESCH, H., cand. rer. nat., Zool. Institut der landwirtsch. Abt. der Eidg. Techn. Hochschule, Zürich.
*OCHSÉ, W., cand. phil., Zoolog. Anst. Universität, Basel.
*PERROT, J.-L., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*PERROT, M., Dr, Zoolog. Department Missouri University, Columbia (Miss.), U.S.A.
PEYER, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
PICTET, Arnold, Dr, route de Lausanne 102, Genève.
*PLATTNER, W., Dr, 4, Crêts-de-Champel, Genève.

- *PONSE, Kitty, M^{lle}, Dr, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
- POPOFF, N., Prof. Dr, Ecole de Médecine, Lausanne.
- *PORTE, O., M^{lle}, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
- PORTMANN, Ad., Prof. Dr, Zool. Inst., Universität, Basel.
- *PRUVOT-FOL, M^{me}, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).
- REICHENSPERGER, Aug., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität, Bonn a/Rhein.
- *REINHARDT, H., cand. phil., Oeristeig 1, Zürich.
- REVILLIOD, Pierre, Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- ROBERT, Henri, Prof. Dr, Fleurier (Neuchâtel).
- *ROCHE (de), V., Dr, Frutigstrasse 32, Thun.
- ROSIN, S., cand. phil., Zool. Institut Universität, Bern.
- *SANDREUTER, Fr. H., cand. phil. Aeschenstrasse 20, Basel.
- SARASIN, Fritz, Dr, Spitalstrasse 22, Basel.
- *SCHÄFFER, Käthe, Fr. Dr, Zoologisches Institut E.T.H., Zürich.
- SCHÄPPI, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.
- SCHAUB, S., Dr, Kleinhünigerstr. 188, Basel.
- SCHENKEL, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.
- SCHMASSMANN, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.
- SCHMELZ, O., médecin-dentiste, rue du Bassin, Neuchâtel.
- *SCHMID, H., Dr med., Biel.
- SCHNEIDER, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.
- SCHNEIDER-ORELLI, O., Prof., Dr, Entomolog. Institut der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich.
- SCHOPFER, W. H., Prof. Dr, Jubiläumstr. 57, Bern.
- SCHOTTÉ, O., z. Z. Amherst College, Mass. (U.S.A.).
- *SCHREYER, O., Dr, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
- *SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof., Dr, Zoologisches Institut, E.T.H., Zürich.
- *STAUFFER, Erwin, Gymnasiallehrer, Schweizersbodenweg 15, Biel.
- STEHLIN, H. G., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
- STEINER-BALTZER, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
- STEINER, G., Dr, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
- STEINER, H., Prof. Dr, Heilighüsli 10, Zürich 7.
- STEINMANN, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
- STOHLER, R., Dr, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
- *STOLL, Eva, Fr. l., Dr, Blümlisalpstrasse 19, Zürich 7.
- STROHL, J., Prof. Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.
- *STOUTZ (de), Huguette, M^{lle}, Laborat. de Zoologie, Université, Genève.
- *SUTTER, E., cand. phil., Lenzgasse 6, Basel.
- *SZEPSENWOL, Dr J., Istituto di Anatomia, Univ., Calle Cangallo 2447, Buenos Aires, Rep. Argentina.
- THEILER, A., Prof. Dr, Kantonsschule, Luzern.
- *TÖNDURY, G., Prof. Dr, Anatomisches Institut, Universität, Gloriastrasse 19, Zürich.

- *ULRICH, H., Dr, Zool. Institut, Universität, Göttingen (Allemagne).
VALLETTE, M., M^{lle}, Dr, boulevard de la Tour, 14, Genève.
VONWILLER, P., Dr, route de Chêne, 45, Genève.
WALTER, Ch., Dr, Lehrer, Wenkenhaldenweg 5, Riehen/Basel.
WEBER, H., Dr, Signalstrasse 47, Rorschach.
WEBER, Maurice, Dr, Grandchamp-Areuse (Neuchâtel).
WELTI, E., M^{me}, Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
*WENDNAGEL, A., Direktor des Zoolog. Gartens, Basel.
WERDER, O., Dr, Tannenstrasse 13, St. Gallen C.
WETTSTEIN, E., Prof. Dr, Hadlaubstrasse 51, Zürich 6.
*WEYRAUCH, W., Dr, Steubenstrasse 16, Wiesbaden.
*WIESMANN, R., Dr, Versuchsanst. für Obst- und Weinbau, Wädenswil.
WILDHABER, M., pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
WOKER, Hanspeter, cand. phil., Falkenhöheweg 19, Bern.
ZEHTNER, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).
*ZINKERNAGEL, R., Dr, Peter Rotstrasse 100, Basel.
*ZURBUCHEN, K., Frl., Dr, Zoologisches Institut der E.T.H., Zürich.

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr Roger de LESSERT, Buchillon, Vaud.



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL

Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT

Secrétaire général de la Société zoologique suisse

TOME 48

Avec 11 planches

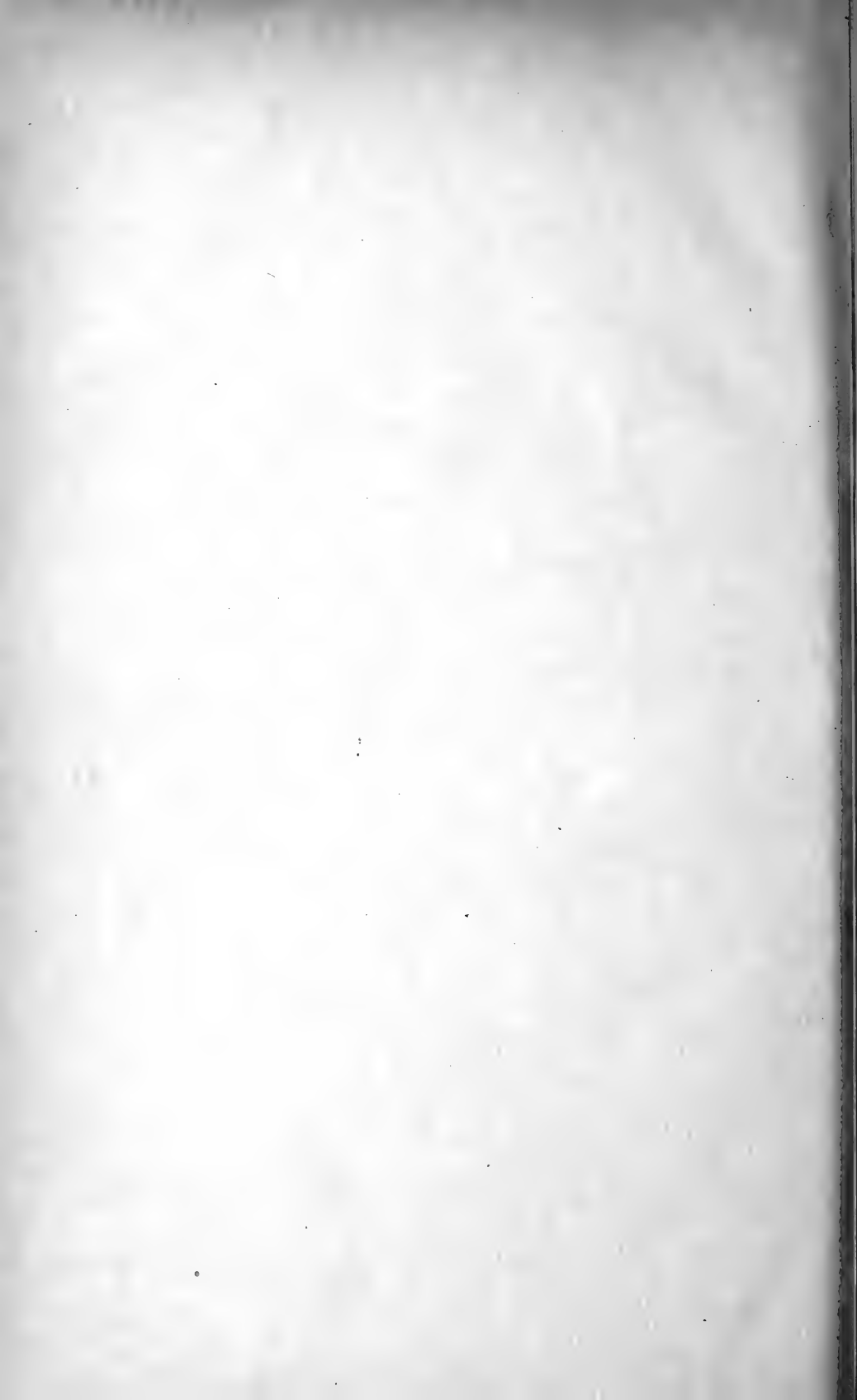
et

Fascicule supplémentaire

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1941



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL

Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT

Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1941

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 48. En cours de publication.

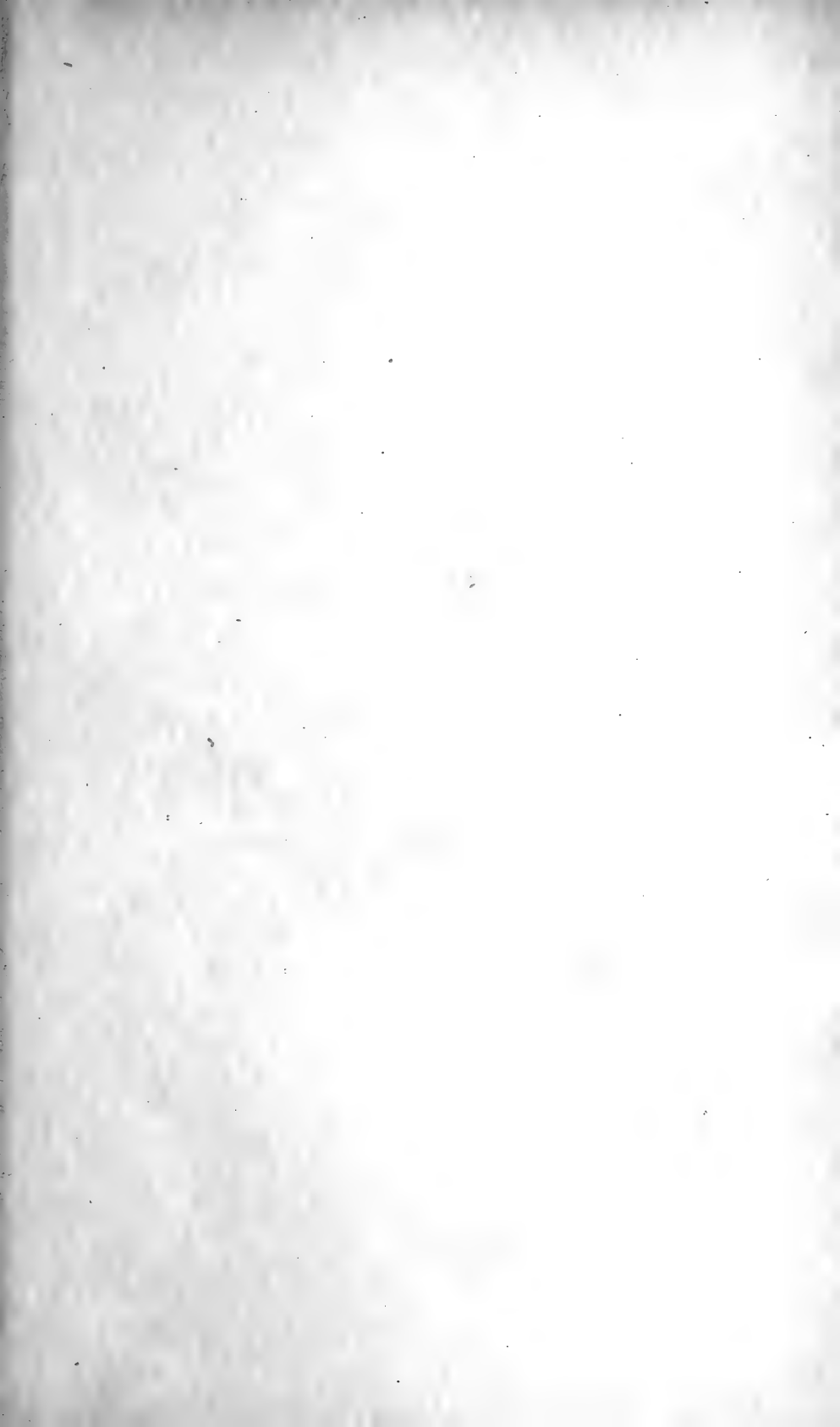
	Pages
N° 1. Paul BOVEY. Contribution à l'étude génétique et biogéographique de <i>Zygaena ephialtes</i> L. Avec la planche 1, une carte, 16 figures et 17 tableaux dans le texte	1
N° 2. Robert MATTHEY. Etude biologique et cytologique de <i>Saga pedo</i> Pallas (Orthoptères- <i>Tettigoniidae</i>). Avec les planches 2, 3, 4 et 17 figures dans le texte . . .	91
N° 3. O. SCHMELZ. Quelques Cestodes nouveaux d'Oiseaux d'Asie. Avec 43 figures et 7 tableaux dans le texte	143

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.—

Union postale Fr. 53.—
(en francs suisses)

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



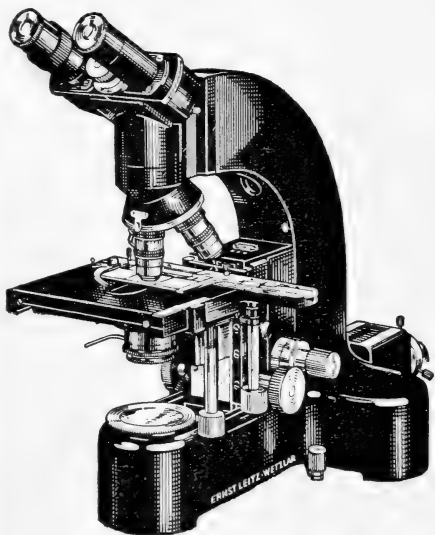
Leitz

Microscopes

— de tous genres, monoculaires et binoculaires —

Accessoires pour la microscopie

(Condensateurs à fond noir. Platines chauffantes. Chambres claires.)



Microtomes

Loupes binoculaires

Ultropak

appareil pour la microscopie
« in vivo et in situ »

Appareil
microphotographique

EPIDIASCOPE LEICA

l'appareil photographique universel

ERNST LEITZ WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL

Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT

Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—
1941

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 48. En cours de publication.

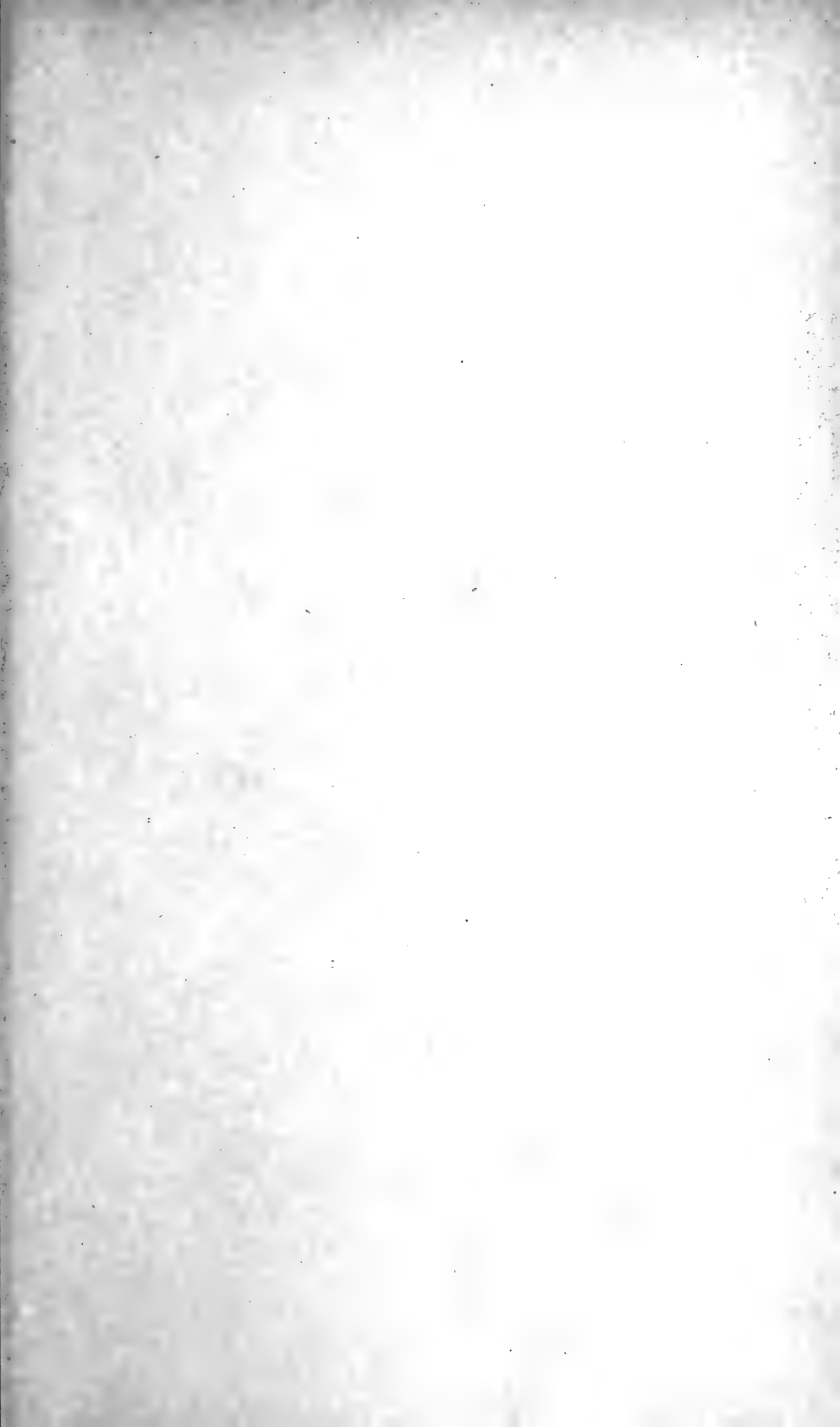
	Pages
N° 1. Paul BOVEY. Contribution à l'étude génétique et biogéographique de <i>Zygaena ephialtes</i> L. Avec la planche 1, une carte, 16 figures et 17 tableaux dans le texte	1
N° 2. Robert MATHEY. Etude biologique et cytologique de <i>Saga pedo</i> Pallas (Orthoptères- <i>Tettigoniidae</i>). Avec les planches 2, 3, 4 et 17 figures dans le texte . . .	91
N° 3. O. SCHMELZ. Quelques Cestodes nouveaux d'Oiseaux d'Asie. Avec 43 figures et 7 tableaux dans le texte	143
N° 4. Willy-A. PLATNER. Etudes sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire des Poissons. Avec les planches 5 et 6 et six figures dans le texte	201
N° 5. A. WEBER. Action inhibitrice de l'ébauche oculaire sur l'évolution de la corde dorsale chez les embryons de Poulet. Avec 11 figures dans le texte	339
N° 6. J. CARL. Orientalische Polydesmoiden. Mit 27 Textfiguren.	359
N° 7. Emile GUYÉNOT et Ernest HELD. Action de l'urine de femme enceinte (U.F.E.) sur femelles de cobayes hypophysectomisées. Avec les planches 7 à 11 . . .	377
N° 8. F. BALTZER. Untersuchungen an Chimären von Urodelen und <i>Hyla</i> . I. Die Pigmentierung chimärischer Molch- und Axolotllarven mit <i>Hyla</i> -(Laubfrosch-) Ganglienleiste. Mit 36 Textabbildungen	413

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.—

Union postale Fr. 53.—
(en francs suisses)

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



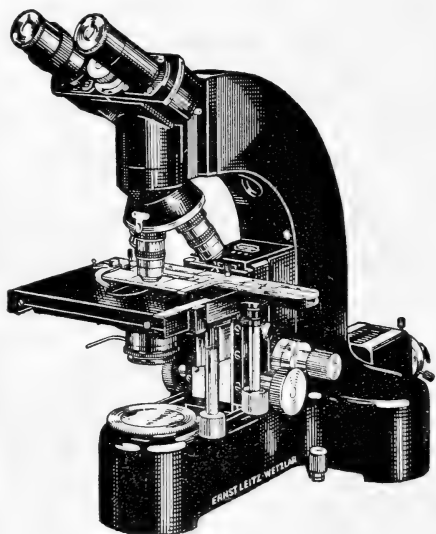
Leitz

Microscopes

de tous genres, monoculaires et binoculaires

Accessoires pour la microscopie

(Condensateurs à fond noir. Platines chauffantes. Chambres claires.)



Microtomes

Loupes binoculaires

Ultropak

appareil pour la microscopie
« in vivo et in situ »

Appareil
microphotographique

EPIDIASCOPE LEICA

l'appareil photographique universel

ERNST LEITZ WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BALE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL

Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT

Secrétaire général de la Société zoologique suisse

*Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée
générale de la Société zoologique suisse, tenue à Berne, les
5 et 6 avril 1941*

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1941

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 48. En cours de publication.

	Pages
N° 1. Paul BOVEY. Contribution à l'étude génétique et biogéographique de <i>Zygaena ephialtes</i> L. Avec la planche 1, une carte, 16 figures et 17 tableaux dans le texte	1
N° 2. Robert MATTHEY. Etude biologique et cytologique de <i>Saga pedo</i> Pallas (Orthoptères- <i>Tettigoniidae</i>). Avec les planches 2, 3, 4 et 17 figures dans le texte	91
N° 3. O. SCHMELZ. Quelques Cestodes nouveaux d'Oiseaux d'Asie. Avec 43 figures et 7 tableaux dans le texte	143
N° 4. Willy-A. PLATTNER. Etudes sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire des Poissons. Avec les planches 5 et 6 et six figures dans le texte	201
N° 5. A. WEBER. Action inhibitrice de l'ébauche oculaire sur l'évolution de la corde dorsale chez les embryons de Poulet. Avec 11 figures dans le texte	339
N° 6. J. CARL. Orientalische Polydesmoiden. Mit 27 Textfiguren.	359
N° 7. Emile GUYÉNOT et Ernest HELD. Action de l'urine de femme enceinte (U.F.E.) sur femelles de cobayes hypophysectomisées. Avec les planches 7 à 11	377
N° 8. F. BALTZER. Untersuchungen an Chimären von Urodelen und <i>Hyla</i> . I. Die Pigmentierung chimärischer Molch- und Axolotllarven mit <i>Hyla</i> -(Laubfrosch-) Ganglienleiste. Mit 36 Textabbildungen	413
N° 9. Rud. GEIGY. Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination. Mit 3 Textabbildungen	483
N° 10. Ernst HADORN. Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose	495
N° 11. Adolf PORTMANN. Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Biologie	511

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.—

Union postale Fr. 53.—

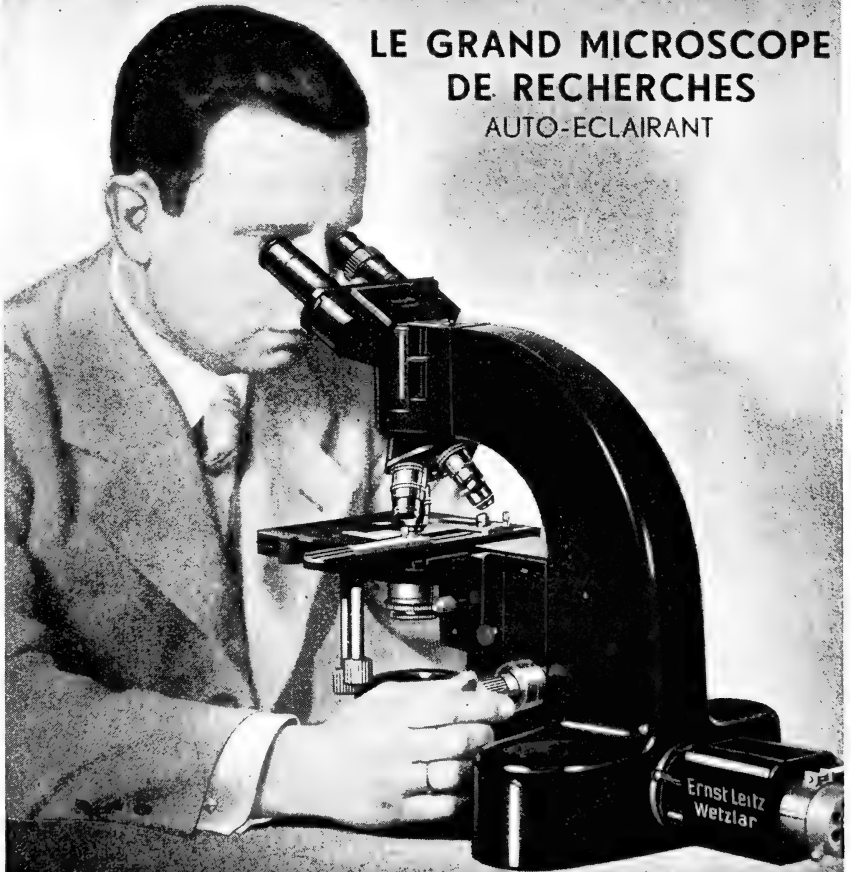
(en francs suisses)

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

N° 12. S. NEUKOMM. Le centre organisateur dans la régénération des Amphibiens	519.
N° 13. R. MATTHEY. La cytologie de la parthénogénèse chez <i>Saga pedo</i> Pall.	523
N° 14. P. STEINMANN. Neue Probleme der Salmonidensystematik	525
N° 15. Monika MEYER-HOLZAPFEL. Das Territorium als Grundlage der sozialen Organisation bei einer Gruppe von Schwanzbandsalmlern (<i>Hemigrammus caudovittatus</i> E. Ahl). Mit 2 Textabbildungen	531
N° 16. J. SEILER und K. SCHÄFFER. Der Chromosomenzyklus einer diploid-parthenogenetischen <i>Solenobia triquetrella</i> . Die automiktischen Vorgänge zu Beginn der Furchung	537
N° 17. M ^{lle} Kitty PONSE. La proportion sexuelle dans la descendance issue des œufs produits par l'organe de Bidder des Crapauds femelles. Note préliminaire	541
N° 18. M ^{lle} Kitty PONSE. Sur l'ectromélie bithoracique et diverses anomalies présentées par les descendants issus d'une ponte biddérienne d'un Crapaud femelle. Note préliminaire	545
N° 19. J. KAELIN. Über den Coracoscapularwinkel und die Beziehungen der Rumpfform zum Lokomotionstypus bei den Vögeln	553
N° 20. F. E. LEHMANN. Die Zucht von <i>Tubifex</i> für Laboratoriumszwecke	559
N° 21. H. MISL. Über die Venenperistaltik der <i>Chiroptera</i> . Mit 1 Textabbildung	563

Leita Ortholux

LE GRAND MICROSCOPE
DE RECHERCHES
AUTO-ECLAIRANT



ERNST LEITZ - WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL

Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT

Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1941

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 48. En cours de publication.

	Pages
N° 1. Paul BOVEY. Contribution à l'étude génétique et biogéographique de <i>Zygaena ephialtes</i> L. Avec la planche 1, une carte, 16 figures et 17 tableaux dans le texte	1
N° 2. Robert MATTHEY. Etude biologique et cytologique de <i>Saga pedo</i> Pallas (Orthoptères- <i>Tettigoniidae</i>). Avec les planches 2, 3, 4 et 17 figures dans le texte	91
N° 3. O. SCHMELZ. Quelques Cestodes nouveaux d'Oiseaux d'Asie. Avec 43 figures et 7 tableaux dans le texte	143
N° 4. Willy-A. PLATTNER. Etudes sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire des Poissons. Avec les planches 5 et 6 et 6 figures dans le texte	201
N° 5. A. WEBER. Action inhibitrice de l'ébauche oculaire sur l'évolution de la corde dorsale chez les embryons de Poulet. Avec 11 figures dans le texte	339
N° 6. J. CARL. Orientalische Polydesmoiden. Mit 27 Textfiguren.	359
N° 7. Emile GUYÉNOT et Ernest HELD. Action de l'urine de femme enceinte (U.F.E.) sur femelles de cobayes hypophysectomisées. Avec les planches 7 à 11	377
N° 8. F. BALTZER. Untersuchungen an Chimären von Urodelen und <i>Hyla</i> . I. Die Pigmentierung chimärischer Molch- und Axolotllarven mit <i>Hyla</i> -(Laubfrosch)-Ganglienleiste. Mit 36 Textabbildungen	413
N° 9. Rud. GEIGY. Die Metamorphose als Folge gewebspezifischer Determination. Mit 3 Textabbildungen	483
N° 10. Ernst HADORN. Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose	495
N° 11. Adolf PORTMANN. Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Biologie	511

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.—

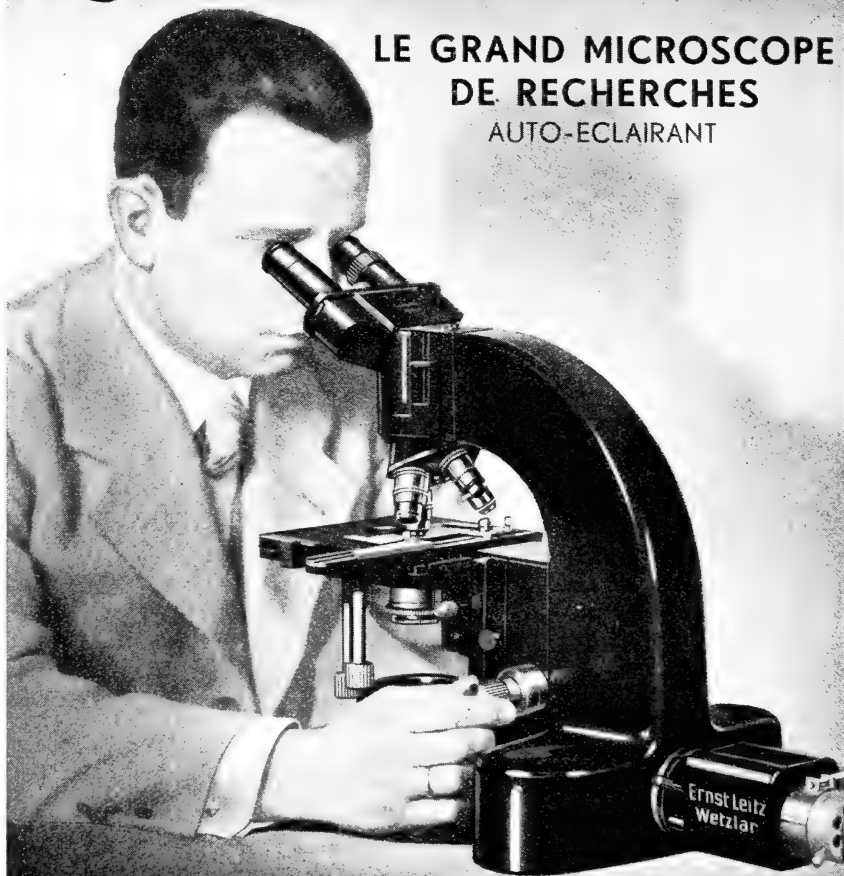
Union postale Fr. 53.—
(en francs suisses)

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

N° 12. S. NEUKOMM. Le centre organisateur dans la régénération des Amphibiens	519
N° 13. R. MATTHEY. La cytologie de la parthénogénèse chez <i>Saga pedo</i> Pall.	523
N° 14. P. STEINMANN. Neue Probleme der Salmonidensystematik	525
N° 15. Monika MEYER-HOLZAPFEL. Das Territorium als Grundlage der sozialen Organisation bei einer Gruppe von Schwanzbandsalmlern (<i>Hemigrammus caudovittatus</i> E. Ahl). Mit 2 Textabbildungen	531
N° 16. J. SEILER und K. SCHÄFFER. Der Chromosomenzyklus einer diploid-parthenogenetischen <i>Solenobia triquetrella</i> . Die automiktischen Vorgänge zu Beginn der Furchung	537
N° 17. M ^{lle} Kitty PONSE. La proportion sexuelle dans la descendance issue des œufs produits par l'organe de Bidder des Crapauds femelles. Note préliminaire	541
N° 18. M ^{lle} Kitty PONSE. Sur l'ectromélie bithoracique et diverses anomalies présentées par les descendants issus d'une ponte biddérienne d'un Crapaud femelle. Note préliminaire	545
N° 19. J. KÄELIN. Über den Coracoscapularwinkel und die Beziehungen der Rumpfform zum Lokomotionstypus bei den Vögeln	553
N° 20. F. E. LEHMANN. Die Zucht von <i>Tubifex</i> für Laboratoriumszwecke	559
N° 21. H. MISLIN. Über die Venenperistaltik der <i>Chiroptera</i> . Mit 1 Textabbildung	563
N° 22. J. CARL. Diplopoden aus Südindien und Ceylon. 2. Teil: <i>Nematophora</i> und <i>Juliformia</i> . Mit 227 Textfiguren und 1 Karte	569
Fascicule supplémentaire. — H. MISLIN. Der Phasenwechsel des Rheinlachs (<i>Salmo salar</i> L.) unter besonderer Berücksichtigung des Ernährungsapparates. Mit 60 Textabbildungen und 7 Tabellen.	

Leitz Ortholux

LE GRAND MICROSCOPE
DE RECHERCHES
AUTO-ECLAIRANT



ERNST LEITZ - WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BALE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL

Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT

Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1941

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 48. En cours de publication.

	Pages
N° 1. Paul BOVEY. Contribution à l'étude génétique et biogéographique de <i>Zygaena ephialtes</i> L. Avec la planche 1, une carte, 16 figures et 17 tableaux dans le texte	1
N° 2. Robert MATTHEY. Etude biologique et cytologique de <i>Saga pedo</i> Pallas (Orthoptères- <i>Tettigoniidae</i>). Avec les planches 2, 3, 4 et 17 figures dans le texte . . .	91
N° 3. O. SCHMELZ. Quelques Cestodes nouveaux d'Oiseaux d'Asie. Avec 43 figures et 7 tableaux dans le texte	143
N° 4. Willy-A. PLATTNER. Etudes sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire des Poissons. Avec les planches 5 et 6 et six figures dans le texte	201
N° 5. A. WEBER. Action inhibitrice de l'ébauche oculaire sur l'évolution de la corde dorsale chez les embryons de Poulet. Avec 11 figures dans le texte	339
N° 6. J. CARL. Orientalische Polydesmoiden. Mit 27 Textfiguren.	359
N° 7. Emile GUYÉNOT et Ernest HELD. Action de l'urine de femme enceinte (U.F.E.) sur femelles de cobayes hypophysectomisées. Avec les planches 7 à 11 . . .	377
N° 8. F. BALTZER. Untersuchungen an Chimären von Urodelen und <i>Hyla</i> . I. Die Pigmentierung chimärischer Molch- und Axolotllarven mit <i>Hyla</i> -(Laubfrosch-) Ganglienleiste. Mit 36 Textabbildungen	413

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.—

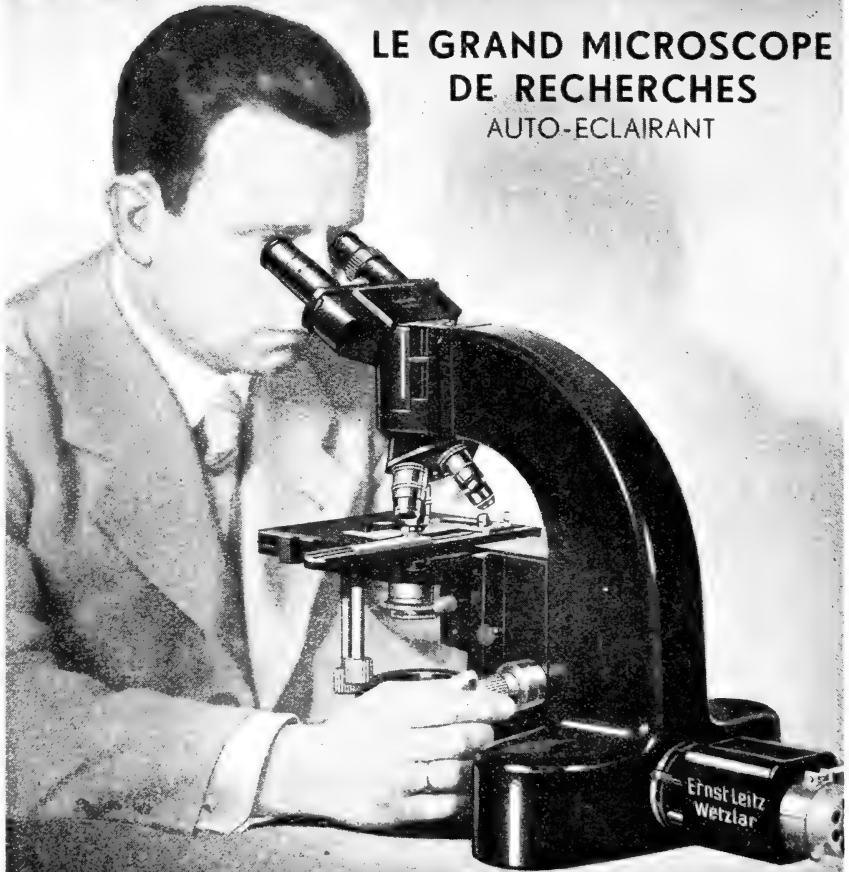
Union postale Fr. 53.—
(en francs suisses)

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



Leita Ortholux

LE GRAND MICROSCOPE
DE RECHERCHES
AUTO-ECLAIRANT



ERNST LEITZ - WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BALE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH







Revue Suisse de Zoologie
Tome 48, 1941

MAR 8 1941

MAR 1 1941

JUN 25 1968

SEP 21 1964

MAR 31 44

ALLISON
HEAD
VFRT PA

Re
Re
V

AMNH LIBRARY



100163658