





9L  
1  
R454  
NH

Tome 89

Fascicule 3

1982

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

SEPTEMBRE 1982

SMITHSONIAN

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 89 — FASCICULE 3

Publication subventionnée par la Société helvétique des Sciences naturelles  
et la Société suisse de Zoologie

## Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

FRANÇOIS BAUD

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VOLKER MAHNERT

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

## Comité de lecture

G. BENZ — Ecole polytechnique fédérale de Zurich

T. FREYVOGEL — Université de Bâle

H. GLOOR — Université de Genève

W. MATTHEY — Université de Neuchâtel

A. SCHOLL — Université de Berne

J. SCHOWING — Université de Fribourg

P. VOGEL — Université de Lausanne

V. ZISWILER — Université de Zurich

Le Président de la Société suisse de Zoologie

Le Directeur du Muséum de Genève et de la Revue suisse de Zoologie

## Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.—

UNION POSTALE Fr. 230.—  
(en francs suisses)

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



**REVUE SUISSE**  
**DE**  
**ZOOLOGIE**

**ANNALES**  
**DE LA**  
**SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE**  
**ET DU**  
**MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE**  
**DE GENÈVE**

**GENÈVE**  
**IMPRIMERIE KUNDIG**  
**SEPTEMBRE 1982**

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 89 — FASCICULE 3

Publication subventionnée par la Société helvétique des Sciences naturelles  
et la Société suisse de Zoologie

---

## Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

FRANÇOIS BAUD

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VOLKER MAHNERT

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

## Comité de lecture

G. BENZ — Ecole polytechnique fédérale de Zurich

T. FREYVOGEL — Université de Bâle

H. GLOOR — Université de Genève

W. MATTHEY — Université de Neuchâtel

A. SCHOLL — Université de Berne

J. SCHOWING — Université de Fribourg

P. VOGEL — Université de Lausanne

V. ZISWILER — Université de Zurich

Le Président de la Société suisse de Zoologie

Le Directeur du Muséum de Genève et de la Revue suisse de Zoologie

## Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.—

UNION POSTALE Fr. 230.—  
(en francs suisses)

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

*Leptusa* raccolte dal D<sup>r</sup> Claude Besuchet  
nella Penisola Iberica, nella regione  
balcanica, in Turchia e in estremo oriente  
(Coleoptera, Staphylinidae)

(XXVII Contributo alla conoscenza delle Aleocharinae)

di

Roberto PACE \*

Con 45 figure

ABSTRACT

*Leptusa* collected by Dr. Claude Besuchet in the Iberian Peninsula, in the Balcan region, in Turkey and in extreme orient (Coleoptera, Staphylinidae). — The A. reports on the results of his taxonomic study of *Leptusa* Kraatz in the Natural History Museum of Geneva, collected by Dr. C. Besuchet during some new entomological researches. 6 species and 5 subspecies out of 25 taxa are described as new for science. Short descriptions are given of some new subgenera based mainly on the structure of the genital organs. The new subgenera are: *Dysleptusa* (typ. subg. *fuliginosa* Aubé); *Eospisalia* (typ. subg. *ishizuchiensis* n. sp.); *Homopisalia* (Typ. subg. *bengalensis* n. sp.); *Adexiopisalia* (typ. subg. *hummleri* Bernhauer); *Oncopisalia* (typ. subg. *monachorum* Bernhauer). The following new species and subspecies are described: *L. indica opulenta* n. ssp. from Darjeeling (India); *L. ishizuchiensis* n. sp. from Japan; *L. bengalensis* n. sp. from India; *L. pyrenaica* n. sp. from western Pyrenees; *L. ionopolitana* n. sp., *L. ionopolitana amisen-sis* n. ssp., *L. batumiensis artviniensis* n. ssp., *L. othmaniorum paphlagonica* n. ssp. and *L. diecki confinis* n. ssp. from Turkey; *L. gadesensis* n. sp. from Spain and *L. herminia* n. sp. from Portugal.

\* Museo Civico di Storia naturale, Lungadige Porta Vittoria 9, I-37129 Verona, Italia.

Sono qui esposti i risultati dello studio sistematico di tutte le *Leptusa* Kraatz conservate nel Museo di Storia Naturale di Ginevra, raccolte al di fuori della regione elvetica e paesi confinanti, dall'anno 1966 ai nostri giorni, dal Dr. Claude Besuchet.

Questo materiale si è rivelato di estremo interesse, sia per le nuove specie, che per il ritrovamento di altre, di cui o erano noti pochi esemplari o era edita solo una località.

Senza dubbio le entità ancora sconosciute, appartenenti a questo genere, sono molte. L'uso di tecniche specializzate per la ricerca della fauna del suolo, quali quelle adottate dai ricercatori del Museo di Ginevra, potrebbe dare anche per il futuro frutti sorprendenti.

Come in un mio precedente lavoro (in stampa), nel presente vengono descritti nuovi sottogeneri. Infatti lo studio dell'edeago e della spermateca ha chiarito che la sistematica a livello sottogenerico è molto più complessa di quanto proposto da Scheerpeltz (1966). L'inserimento di nuove specie o il trasferimento di alcune note nei sottogeneri dei vecchi autori, avrebbero apportato più confusione che chiarimento. Mi si sono prospettate allora due soluzioni: o eliminare tutti i vecchi e recenti sottogeneri, il che avrebbe significato riunire sotto un solo nome entità molto differenziate sia per l'aspetto esterno che per l'edeago e la spermateca; o istituirne di nuovi, al fine di rendere evidente le differenziazioni o le affinità tra le specie. La scelta di quest'ultima soluzione mi è parsa rispondente maggiormente alla costruzione di una sistematica naturale.

Ringrazio molto cordialmente il Dr. C. Besuchet che con grande cortesia e sollecitudine mi ha concesso in studio questo raro materiale; ringrazio pure molto cordialmente il Dr. L. Baert dell'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique di Bruxelles, il Dr. P. Hammond del British Museum di Londra, il Dr. W. Schedl dell'Institut für Zoologie dell'Università di Innsbruck, il Dr. H. Schönmann del Naturhistorisches Museum di Vienna e il Dr. L. Watrous del Field Museum di Chicago, per il materiale tipico datomi in prestito.

Un particolare sentimento di gratitudine esprimo al collega Vittorio Rosa di Milano, per l'aiuto generoso nella ricerca bibliografica.

## ELENCO DELLE SPECIE

### Sottogenere *Dysleptusa* nov.

Typus subgeneris: *L. fuliginosa* Aubé

Caratteri essenziali del sottogenere: edeago con lamine apicali laterali assai sporgenti dall'orifizio apicale; sue piastre basali interne con un'appendice laminare prossimale assai sviluppata; sutura preapicale in posizione intermedia; crista apicalis ben sviluppata e allungata; spermateca con bulbo distale subsferico o ovale, con breve introflessione apicale.

Il nome del sottogenere significa «Pisalia difficile». Infatti nell'ambito del sottogenere, l'edeago non è vistosamente differenziato tra specie e specie e, anche esternamente alcune forme sono di difficile separabilità.

Specie: *fuliginosa* Aubé, *rossica* Bernhauer, *fauveli* Eppelsheim, *cerrutii* Coiffait, *sibirica* Pace, *pugio* Casey.

### *Leptusa (Dysleptusa) fuliginosa* (Aubé)

1 ♀, Turquie, Rize, Yol Üstü, 400 m, 15.V.67, leg. Besuchet; 1 ♂, Grèce, Epire, Polydrosou, 4.V.73, leg. Löbl.

Specie alata diffusa dalla Francia meridionale ed Europa centrale al Caucaso. In Grecia era nota solo del Peloponneso (leg. Oertzen, Ganglbauer e Brenske). E' specie raccolta sempre in pochissimi esemplari.

### **Leptusa (Dysleptusa) cerrutii** Coiffait

La località tipica è M. Olimpo a Cipro, 1900 m. E' stata raccolta da Besuchet nell'aprile del 1981 a Prodhromos, 1500 m e a Pano Platres.

### Sottogenere **Chondrelytropisalia** Scheerpeltz

Questo sottogenere è stato istituito per la specie *L. nepalica* Scheerpeltz di cui ho esaminato la serie tipica. *L. indica* Cameron, di cui ho esaminato il tipo unico ♀ di Ghum, è senza alcuna ombra di dubbio affine alla specie di SCHEERPELTZ, e di essa, nella descrizione del sottogenere, non viene fatto alcun cenno.

Sulla confusione tra i termini *nepalica* e *nepalensis* ingenerata da SCHEERPELTZ quando ha scritto i cartellini per i paratypi, tratterò in un mio lavoro in corso di elaborazione.

All'esame dell'edeago, l'istituzione del sottogenere appare giustificata: infatti le piastre basali interne dell'edeago, oltre ad essere asimmetriche, una di esse è più corta dell'altra, carattere non riscontrabile in altri sottogeneri.

### **Leptusa (Chondrelytropisalia) indica opulenta** n. ssp.

Diagnosi. Sottospecie distinta dalla tipica per l'aspetto esterno più robusto, per il IV antennumero più lungo che largo, per il pronoto più robustamente punteggiato e con lati distintamente sinuati davanti agli angoli posteriori e per il margine posteriore del V tergo libero dell'addome del ♂ per nulla orlato da evidente margine membranoso biancastro; inoltre la spermateca è più snella, con introflessione del bulbo distale corta, per nulla raggiungente oltre la metà della lunghezza del bulbo stesso, come in *indica* typ.

Materiale esaminato. 6 es. ♂♂ e ♀♀, India, W Bengal, Darjeeling Distr., Tonglu, 3100 m, 16.X.78, leg. Besuchet-Löbl.

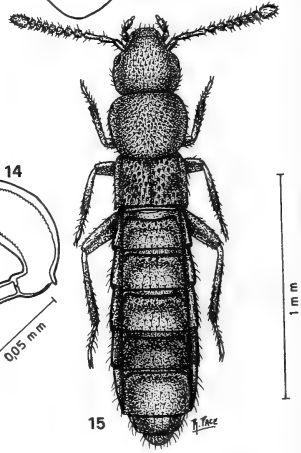
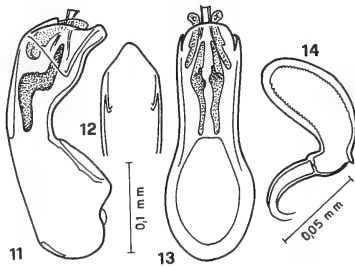
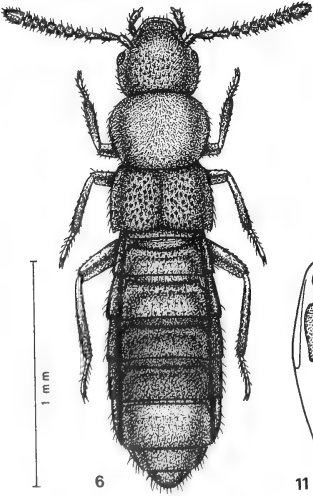
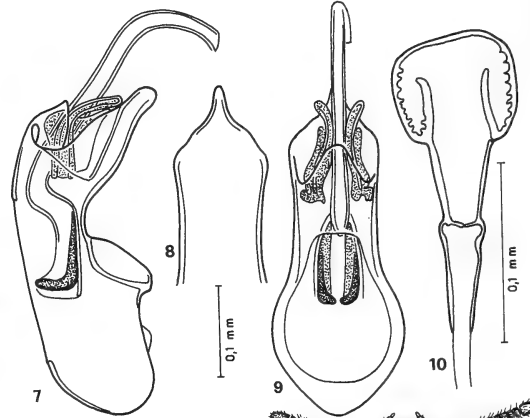
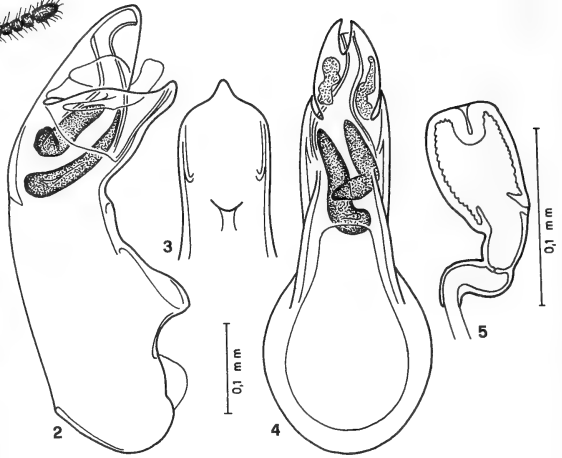
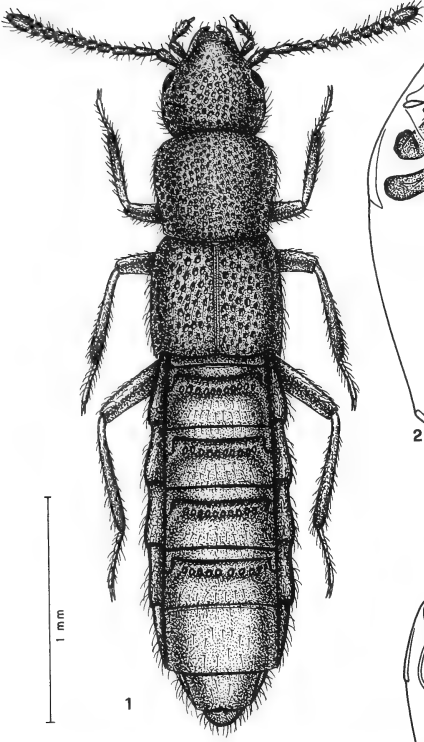
Holotypus, allotypus e paratypi in coll. Mus. Genève; un parat. in coll. auct.

Descrizione. Lunghezza 2,8-3,2 mm. Corpo di un rossiccio un po' scuro, antenne bruno-rossicce del V articolo; alata, fig. I.

Il capo ha punteggiatura assai vigorosa, ombelicata, su un fondo lucido, privo di maglie di reticolazione. Il pronoto è molto convesso, in avanti coperto di punti piccoli, un po' svaniti, all'indietro di punteggiatura vigorosa più piccola di quella del capo; ai lati invece, è altrettanto grande. Il fondo è privo di maglie di reticolazione. Le elitre sono coperte di tubercoli fini, salienti a raspa, e di punteggiatura assai profonda, come quella del fondo dei solchi trasversali basali dei terghi addominali, che mostrano una superficie lucidissima, senza alcuna traccia di microscultura. Il V tergo libero del ♂, a volte ha un debole, poco distinto tubercolo mediano allungato. Edeago e spermateca, figg. 2 a 5.

Comparazioni. Riassumo i caratteri differenziali di tutte le specie e sottospecie del sottogenere, nella seguente tabella:

1. Occhi più piccoli; pronoto meno trasversale, di 1/13 più largo che lungo, per lo più con punteggiatura meno impressa, ad eccezione di alcuni punti ben



evidenti presso il margine posteriore; edeago più piccolo, privo di tubercolo nel fondo della sella ventrale; bulbo distale della spermateca appena più lungo che largo; lungh. 2,2-2,5 mm. Nepal, Yarat. . . . . *nepalica* Scheerp.

- Occhi più grandi; pronoto più trasversale, di 1/8 circa più largo che lungo, con punteggiatura per lo più più robusta; edeago di 1/5 più lungo, con un tubercolo nel fondo della sella ventrale (? *indica* f. typ.); bulbo distale della spermateca chiaramente più lungo che largo . . . . . 2
2. Corpo meno sviluppato; lati del pronoto rettilinei davanti agli angoli posteriori che sono ottusi; IV articolo delle antenne lungo quanto largo; V tergo addominale libero con un assai distinto margine membranoso biancastro posteriore; spermateca con inflessione del bulbo distale prolungata fino oltre la metà della lunghezza del bulbo stesso; lungh. 2,2 mm. India, Distr. di Ghum. . . . . *indica* Cameron f. typ.
- Corpo più sviluppato; lati del pronoto sinuati davanti agli angoli posteriori, che sono quasi retti; IV articolo delle antenne più lungo che largo; V tergo libero dell'addome con un indistinto margine membranoso biancastro; spermateca con inflessione del bulbo distale assai corta; lungh. 2,8-3,2 mm. Distr. Darjeeling, India . . . . . *indica opulenta* n. ssp.

**Sottogenere *Stenoleptusa* Scheerpeltz**  
***Leptusa* (*Stenoleptusa*) *venusta* Hochhut**

2 ♂♂ e 3 ♀♀, Turquie, Rize, Yol Üstü, 400 m, 15.V.67, leg. Besuchet.

Nota di località del Caucaso. Era segnalata anche di Turchia, però parte delle determinazioni dei vecchi autori erano errate. Inserita da Scheerpeltz nel sottogenere *Leptusa* s. str., per la forma dell'edeago e della spermateca va senza dubbio associata a *L. laeviuscula* Hochhut di cui è specie molto affine. Il sottogenere appare valido e molto isolato, con qualche probabile affinità con il sottogenere *Neopisalia* Scheerpeltz.

**Sottogenere *Eospisalia* nov.**

Typus subgeneris: *L. ishizuchiensis* n. sp.

Caratteri essenziali del sottogenere: crista apicalis dell'edeago ben sviluppata e longitudinale; sutura preapicale originantesi in un punto poco più vicino alla crista apicalis che all'apice della lama sternale; piastre basali interne simmetriche e piegate a L; tubulo mediano interno sporgente dall'orifizio apicale; spermateca rettilinea, docce interne del bulbo distale assai sviluppate.

Il nome del sottogenere significa « Pisalia dell'aurora », ad indicare l'estremo oriente. Specie: *ishizuchiensis* n. sp., *fujensis* Pace, *kitazawai* Sawada.

FIG. 1-15.

Habitus, edeago in visione laterale, ventrale e dorsale e spermateca di *Leptusa* (*Chondrelytropisalia*) *indica opulenta* n. ssp. di Tonglu, figg. 1 a 5; *L. (Eospisalia) ishizuchiensis* n. sp. del Giappone, figg. 6 a 10; *L. (Homopisalia) bengalensis* n. sp. di Tonglu, figg. 11 a 15.

**Leptusa (Eospisalia) ishizuchiensis n. sp.**

**Diagnosi.** Per la caratteristica forma della spermateca, unica nel genere, per il tubulo mediano interno dell'edeago robusto e assai sporgente e per le elitre più corte del pronoto, è specie assai distinta dalle restanti specie giapponesi di cui ho esaminato i tipi (*japonica* Cameron, *ruficornis* Cameron, *tuberculata* Bernhauer che non appartiene al genere *Leptusa*), come da quelle figurate da SAWADA (1970).

**Materiale esaminato.** 1 ♂ e 3 ♀♀, Japon, Ehime, Ishizuchi N. Park, Mt. Ishizuchi, 13-14.VIII.1980, leg. Besuchet.

Holotypus, allotypus e paratypi in coll. Mus. Genève; un parat. in coll. auct.

**Descrizione.** Lunghezza 2-2,1 mm. Corpo bruno rossiccio, con una fascia addominale nera poco distinta; capo e pronoto un po' opachi; zampe e base delle antenne rossicce, fig. 6.

La punteggiatura del capo è fitta, grande e un po' svanita, assente tra le antenne. Maglie di reticolazione ben visibili stanno nel fondo di ciascun punto. Il pronoto ha superficie coperta di maglie di reticolazione assai distinte, nette e fini. La punteggiatura è distinta solo ai lati, dove è svanita come quella del capo. Non vi è solco mediano. I punti delle elitre sono nettamente conformati, rotondi; accanto ad ognuno di essi sta un fine tubercolo. Le maglie di reticolazione del fondo sono evidenti, più grandi di quelle del pronoto, perciò danno un aspetto meno opaco alla superficie. Il fondo dei solchi trasversali basali dei terghi addominali è punteggiato. Il V tergo libero mostra maglie di reticolazione rotonde un po' grandi. Edeago, figg. 7 a 9, spermateca, fig. 10.

**Sottogenere Homopisalia nov.**

Typus subgeneris: *L. bengalensis* n. sp.

**Caratteri essenziali del sottogenere:** corpo piccolo robustamente punteggiato; elitre fortemente impresse; piastre basali interne assai sviluppate, simmetriche e bisinuate; tubulo mediano interno cortissimo; spermateca con bulbo distale asimmetrico-ovale, senza traccia di introflessione apicale e priva di docce basali interne.

Il nome del sottogenere significa «Pisalia simile», simile cioè alle specie del sottogenere tirrenico *Adexiopisalia* nov.

Sottogenere monotypico.

**Leptusa (Homopisalia) bengalensis n. sp.**

**Diagnosi.** L'edeago di questa nuova specie, in visione laterale e l'aspetto esterno sono di una somiglianza impressionante rispetto a *L. hummleri* Bernhauer della Spagna settentrionale. Tuttavia il bulbo basale dell'edeago della n. sp., se osservato dal lato ventrale è molto meno largo rispetto alla porzione apicale, gli occhi sono più grandi, le elitre meno profondamente incavate sulla loro superficie, il ♂ è privo di lunghissima carena mediana sul V tergo addominale libero. La differenza più marcata sta nella forma della spermateca, che ha bulbo ovale e asimmetrico, privo di introflessione (assai prolungata introflessione in tutte le specie del gruppo *hummleri*).

**Materiale esaminato.** 6 es. ♂♂ e ♀♀, India, W Bengal, Darjeeling distr., Tonglu, 3100 m, 16.X.78, leg. Besuchet-Löbl.

Holotypus, allotypus e paratypi in coll. Mus. Genève; parat. anche in coll. auct.



**Descrizione.** Lunghezza 1,8-1,9 mm. Corpo rossiccio, con una fascia addominale bruna, fig. 15.

La punteggiatura del capo è fitta e svanita, posta su un fondo privo di distinte maglie di reticolazione. Quella del pronoto è più fitta di quella del capo e più impressa; maglie di reticolazione assai svanite stanno sulla superficie. Le elitre sono ben impresse sulla loro superficie: hanno tubercoli svaniti e punti assai marcati. I solchi trasversali basali dei terghi addominali sono robustamente punteggiati; il V tergo libero, alla base, ha, come i precedenti, un solco trasversale, ma poco profondo e una superficie coperta di maglie di reticolazione subesagonali svanite. Edeago, figg. 11 a 13, spermateca, fig. 14.

#### Sottogenere *Adexiopisalia* nov.

Typus subgeneris: *L. hummleri* Bernhauer.

**Caratteri essenziali del sottogenere:** corpo di piccole dimensioni, robustamente punteggiato; occhi piccoli; elitre del ♂ profondamente impresse; edeago con piastre basali interne simmetriche; tubulo mediano interno per lo più assai corto; bulbo distale della spermateca di poco più lungo che largo o lungo quanto largo, con profondissima introflessione apicale e con distinte docce basali interne.

Il nome del sottogenere significa « *Pisalia* goffa ».

**Specie:** *hummleri* Bernhauer, *rugatipennis* Perris, *leonhardi* Bernhauer, *scabripennis* Mulsant & Rey, *sulcicollis* Bernhauer, *brigantii* Pace, *abeillei* Bernhauer, *pyrenaica* n. sp.

#### *Leptusa* (*Adexopisalia*) *pyrenaica* n. sp.

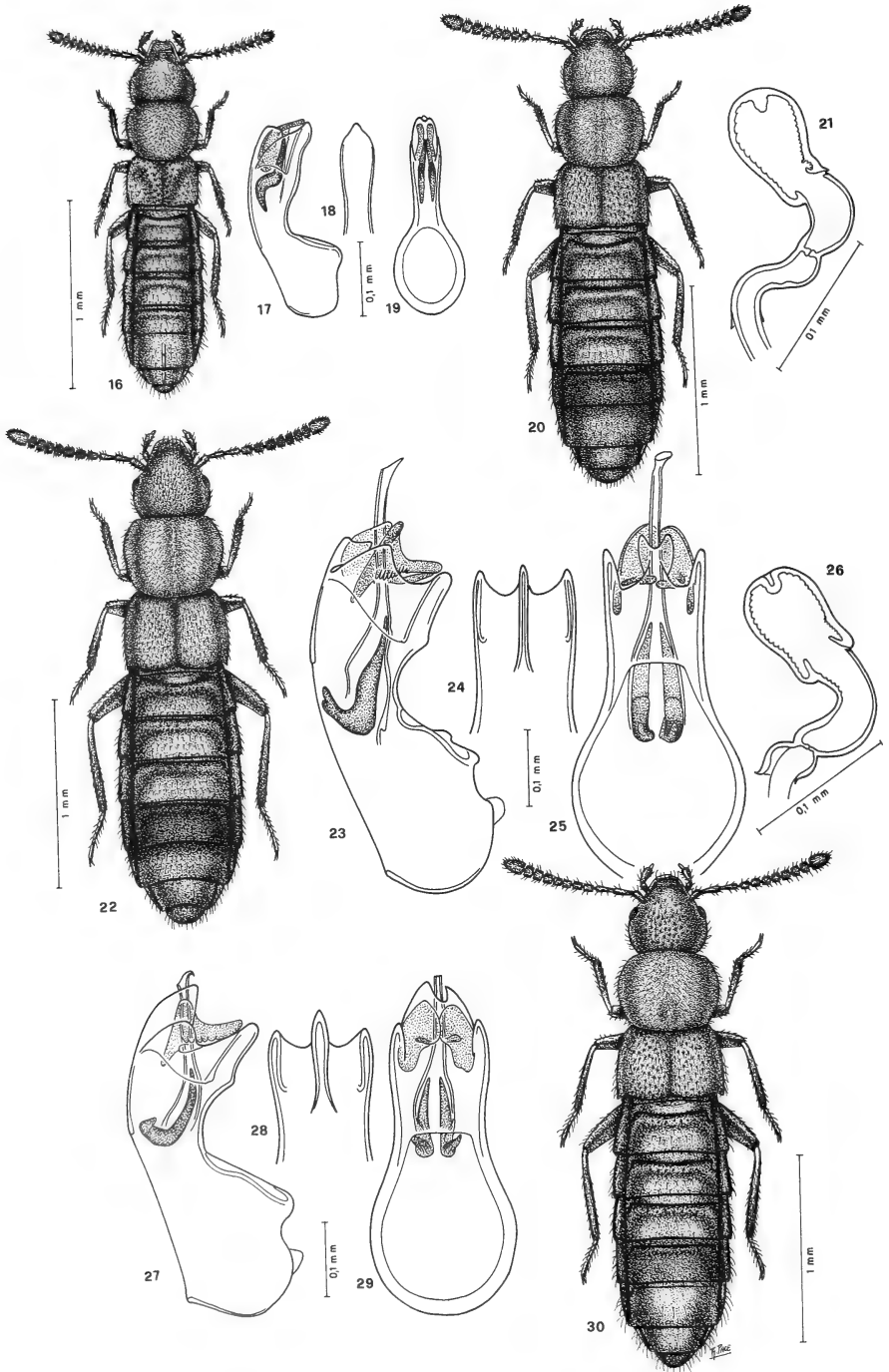
**Diagnosi.** Specie che si colloca in posizione intermedia tra *L. hummleri* Bernhauer dei Monti Cantabrigi e *L. rugatipennis* Perris delle Landes. Dalla prima è distinta per il corpo più robusto, con elitre più trasversali e soprattutto per l'edeago più stretto nella porzione apicale e molto meno profondamente incavato al lato ventrale e con piastre basali interne decisamente più robuste; dalla seconda per l'aspetto nettamente meno sviluppato, per il pronoto molto meno trasversale, per le elitre ben più corte e la parte anteriore del corpo molto meno robustamente punteggiata, (confronti stabiliti con l'esame del tipo unico ♀ del Mus. di Bruxelles, coll. Fauvel).

**Materiale esaminato.** 1 ♂, France, Pyr. atlant., Grotte d'Istaürdy, 850 m, 16.IX.76, leg. Besuchet; 1 ♀, B. Pyrénées, Cornou, 29-XI-1945, leg. H. Coiffait.

Holotypus in coll. Mus. Genève, paratipo in coll. H. Coiffait.

**Descrizione.** Lunghezza 1,9 mm. Corpo bruno rossiccio, con pubescenza ispida, fig. 16.

La punteggiatura del capo è fitta e distinta, assente tra le antenne; la superficie è coperta da maglie di reticolazione un po' svanite. Il pronoto è coperto da tubercoli assai distinti e fitti ed è privo di distinta punteggiatura. Le maglie di reticolazione del fondo sono assai distinte; vi è un appiattimento mediano. I tubercoli delle elitre sono assai grandi, particolarmente robusti presso la sutura che è saliente. Ciascuna elitra è impressa piuttosto profondamente e ha maglie di reticolazione della superficie distinte, molto più ampie di quelle del pronoto. La base dei terghi addominali, normalmente nascosti sotto il precedente tergo, è coperta di reticolazione a maglie di relativa enorme grandezza; il resto della superficie dei terghi ha reticolazione finissima, non trasversale, vanita. Anche il IV tergo addominale è trasversalmente solcato alla base così profonda-



mente come i precedenti. Il V tergo libero del ♂ mostra oltre che una superficie a reticolazione assai robusta e a maglie rotonde, una carena mediana prolungata, dal margine posteriore, fino a 3/4 della lunghezza del tergo stesso; anche il VI tergo libero è carenato. Edeago, figg. 17 a 19.

Sottogenere **Gnopheropsalia** Pace  
**Leptusa (Gnopheropsalia) estrelensis** Pace

2 ♂♂, Portugal, Aveiro, Buçaco (Fonte Fria), 8.VI.66, leg. Besuchet.

La località tipica di questa specie è la Sierra de Estrela, leg. Franz. Mi era nota finora per un solo ♂ e una ♀. La nuova località estende un po' verso occidente l'areale. Non si notano apprezzabili differenze nell'edeago di questi esemplari a confronto di quello dell'holotypus.

Sottogenere **Stictopsalia** Scheerpeltz  
**Leptusa (Stictopsalia) reitteri** Eppelsheim

40 es. ♂♂ e ♀♀, Bulgaria, Borovetz-Máritza, 7.VI.67, leg. Besuchet.

E' una delle specie più frequenti, presente in lunghe serie di esemplari nelle collezioni. L'edeago, agli opposti confini dell'areale della specie, M. Capella (loc. tipica) e Bulgaria, non presenta sensibili differenze.

**Leptusa (Stictopsalia) merkli** Bernhauer

13 ♂♂ e 8 ♀♀, Turquie, Istanbul, Yalova-Orhangazi, 11.V.76, leg. Besuchet-Löbl; 2 ♂♂, idem, Forêt de Belgrade, 4.VI.67, leg. Besuchet; 5 ♂♂ e 1 ♀, idem, Forêt de Taşdelen, Istanbul-Sile, 28.V.67, leg. Besuchet; 2 ♂♂ e 1 ♀, Turquie, Sakarya, Serefiye, a 20 Km S Adapazari, 14.V.76, leg. Besuchet-Löbl; 1 ♀, idem, Sakarya Geyve, 27.V.67, leg. Besuchet; 2 ♂♂, Turquie, Bursa, Uludag a 20 Km da Bursa, 1500 m, 22.VII.69, leg. Besuchet-Löbl; 1 ♂, idem, idem, idem, 1200 m, leg. idem.

Tutte queste località rientrano nell'area di diffusione nota. Alcuni esemplari della specie si confondono facilmente per l'aspetto esterno con *L. asiatica* Bernhauer. Per essi diventa perciò indispensabile l'esame dell'edeago o della spermatea.

**Leptusa (Stictopsalia) ionopolitana** n. sp.

Diagnosi. Specie appartenente al gruppo di *L. caucasica* Eppelsheim, affine a *L. batumiensis* n. sp. mihi in litt. della Georgia, ben distinta, oltre che per avere aspetto meno robusto e il capo meno ristretto rispetto al pronoto, che è meno trasversale, per la prominente ventrale preapicale dell'edeago nettamente meno accentuata e per avere il tubulo mediano interno circa il doppio più lungo, perciò per lungo tratto sporgente

FIG. 16-30.

Habitus, edeago in visione laterale, ventrale e dorsale e spermatea di *Leptusa (Adexiopsalia) pyrenaica* n. sp. della Grotta d'Istaurdy, figg. 16 a 19; *L. (Stictopsalia) ionopolitana amisensis* n. ssp. della Turchia, figg. 20 e 21; *L. (Stictopsalia) ionopolitana* n. sp. della Turchia, figg. 22 a 26; *L. (Stictopsalia) batumiensis artviniensis* n. ssp. della Turchia, figg. 27 a 30.

dall'orifizio apicale, anche in stato di riposo. La spermateca mostra ancor maggiori differenze, tra cui la più notevole è la presenza nella nuova specie di docce basali interne ben sviluppate.

Materiale esaminato. 4 ♂♂ e 4 ♀♀, Turquie, Kastamonu, Inebolu-Küre, 700 m, 18.V.76, leg. Besuchet-Löbl; 2 ♂♂ e 1 ♀, idem, idem, a 13 Km E da Agli, 1200 m, 18.V.76, leg. Besuchet-Löbl.

Holotypus allotypus e paratypi in coll. Mus. Genève; altri paratypi in coll. auct.

Descrizione. Lunghezza 2,5-2,6 mm. Corpo rossiccio, ad eccezione del IV e 1/2 del V segmento addominale libero un po' oscurati; antenne rossicce, con gli articoli IV a X bruno-rossicci, fig. 22.

Il capo è ben convesso, coperto da punteggiatura fittissima e un po' svanita: il fondo è indistintamente reticolato. Il pronoto ha un debolissimo, poco distinto solco mediano: la sua punteggiatura è fittissima, più fine di quella del capo. La superficie delle elitre è un po' a raspa per la presenza di tubercoletti fini e punti piccoli distinti. Il fondo dei solchi trasversali basali dei terghi addominali possiede una punteggiatura piuttosto svanita. Il IV tergo libero ha un solco basale meno profondo di quello dei terghi anteriori; la punteggiatura del V tergo libero è un po' meno fitta di quella visibile sul 1 libero. Edeago, figg. 23 a 25, spermateca, fig. 26.

Derivatio nominis. La nuova specie prende nome dalla località tipica, Inebolu, anticamente Ionopolis.

#### ***Leptusa (Stictopisalia) ionopolitana amisensis* n. ssp.**

Diagnosi. Forma appena distinta dalla tipica per l'aspetto più esile e soprattutto per la spermateca che ha bulbo distale più ristretto alla base, docce basali interne meno prolungate, rilievo interno della parete destra molto più vicino alla doccia e maglie di reticolazione della superficie interna sinistra ben più ampie.

Materiale esaminato. 1 ♀, Turquie, Samsun, Samsun-Kavak, 20.V.67, leg. Besuchet. Holotypus in coll. Mus. Genève.

Descrizione. Lunghezza 2,4 mm. Colore come nella forma tipica, fig. 20 p.

Il capo ha punteggiatura fitta e poco distinta e reticolazione un po' cancellata. Punteggiatura e microscultura delle restanti parti corporee sono simili a quelle della forma tipica. Spermateca, fig. 21.

Derivatio nominis. La sottospecie prende nome da Samsun, l'antica *Amisus*.

#### ***Leptusa (Stictopisalia) batumiensis artviniensis* n. sp.**

Diagnosi. Per la forma dell'edeago che ha un tubulo mediano interno corto, questo taxon va attribuito come sottospecie di *L. batumiensis* n. sp. mihi in litt., più che a *L. ionopolitana* n. sp. Se ne differenzia per l'aspetto snello del corpo, per il capo meno ristretto rispetto al pronoto e per l'edeago, in visione ventrale, a lati assai poco convergenti verso il bulbo basale e per le piastre basali interne decisamente più esili.

Materiale esaminato. 1 ♂, Turquie, Artvin, Artvin 650 m, 13.V.67, leg. Besuchet. Holotypus in coll. Mus. Genève.

Descrizione. Lunghezza 2,5 mm. Corpo rossiccio, ad eccezione del IV e base del V segmento addominale libero, che sono di un rossiccio appena oscurato, fig. 30.

La punteggiatura del capo è un po' grande, fitta e un po' svanita. Maglie di reticolazione sono visibili solo nel fondo di ciascun punto. Il pronoto ha un'impressione o corto solco solo nella metà posteriore, sulla linea mediana. La sua punteggiatura è più svanita di quella del capo e la microscultura reticolare è un po' cancellata. Le elitre hanno punteggiatura grande e tubercoli fini. Il V tergo libero dell'addome del ♂ possiede microreticolazione trasversale un po' svanita. Edeago, figg. 27 a 29.

Sottogenere **Roubaliusa** Scheerpeltz  
**Leptusa (Roubaliusa) trapezuntis** Bordoni in litt.

2 ♀♀, Turquie, Ordu, S/Tekkiraz, 700 m, 18.V.67, leg. Besuchet.

Sottogenere **Oncopisalia** nov.  
 Typus subgeneris: *L. monachorum* Bernhauer.

Caratteri essenziali del sottogenere: edeago per lo più voluminoso, rispetto al corpo dell'insetto; piastre basali interne dell'edeago fortemente asimmetriche, situate in posizione dorsale rispetto al tubulo mediano interno che è filiforme e non sporgente o appena sporgente dall'orifizio apicale; espansioni laterali preapicali dell'edeago più o meno accentuate; crista apicalis assai poco sviluppata o tendente a scomparire; opercolo dorsale dell'edeago, grandissimo; bulbo distale della spermateca subsferico, con introflessione apicale.

Il nome del sottogenere significa «Pisalia rigonfia»; infatti l'aspetto esterno è ben convesso e l'edeago voluminoso.

Specie: *monachorum* Bernhauer, *ganglbaueri* Apfelbeck, *asiatica* Bernhauer.

**Leptusa (Oncopisalia) asiatica** Bernhauer

2 ♂♂ e 3 ♀♀, Turquie, Zonguldak, 17 km N Safranbolu, 1000 m, 16.V.69, leg. Besuchet-Löbl; 1 ♀, idem, idem, S/Zonguldak, 500 m, 23.V.76, leg. idem; 2 ♂♂, Turquie, Kastamonu, S/Küre a 5 km, 1200 m, 18.V.76, leg. idem; 1 ♂ e 1 ♀, Turquie, Bolu, Ömerler près Bolu, 800 m, 21.V.76, leg. idem; 1 ♂ e 1 ♀, idem, Bolu, Konuralp, Akçakoca, 400 m 15.V.76, leg. idem; 3 ♂♂ e 4 ♀♀, idem, Bolu, Abant, 1500-1600 m, 22.V.76, leg. idem; 5 ♂♂, idem, Bolu, Bolu-Yeniçağa, 1000 m, 24.V.67, leg. Besuchet.

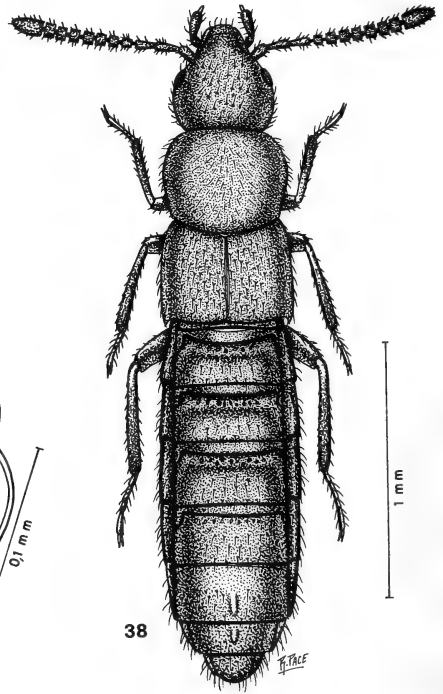
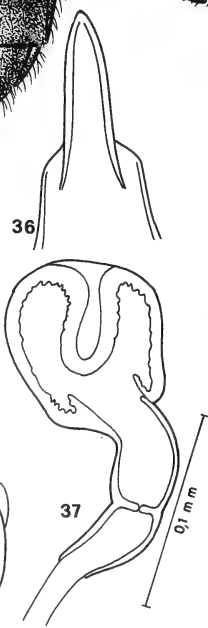
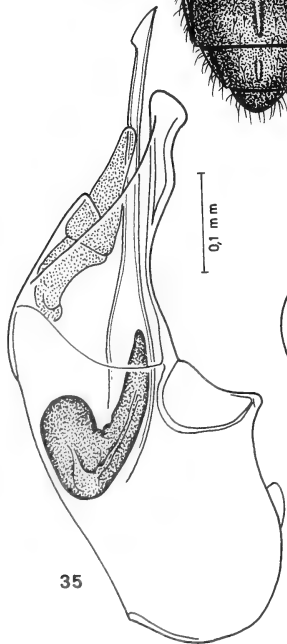
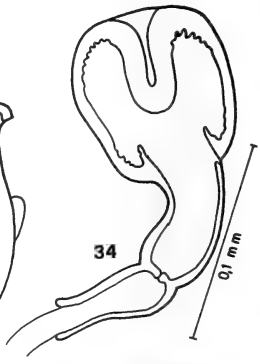
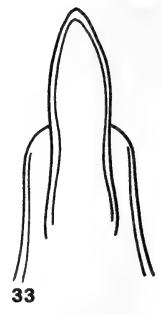
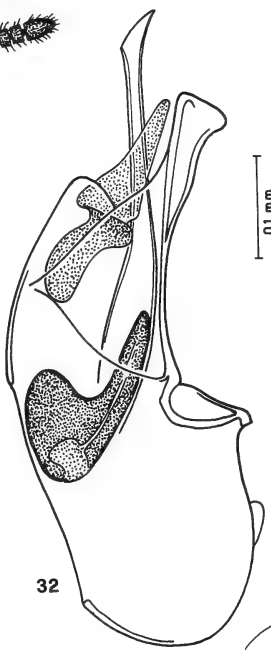
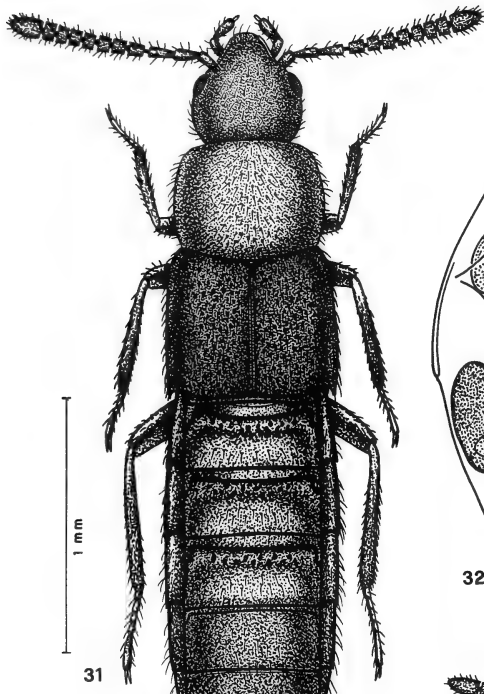
Finora la specie era nota solo per la serie tipica di Goek-Dagh, leg. Bodemeyer e un es. di Sabandja, leg. idem. L'edeago dell'holotypus di *L. abantensis* Fagel è identico a quello dei tipi.

Sottogenere **Neopisalia** Scheerpeltz  
**Leptusa (Neopisalia) gurguntepensis** Bordoni in litt.

3 es. Turquie, Ordu, S/Tekkiraz, 700 m, 18.V.67, leg. Besuchet.

**Leptusa (Neopisalia) othmaniorum** Pace

2 ♂♂, Turquie, Istanbul, Forêt de Belgrade, 10.VII.69, leg. Besuchet; 3 ♂♂ e 2 ♀♀, Turquie, Zonguldak, S/Zonguldak, 500 m, 23.V.76, leg. Besuchet-Löbl.



H. FALE

Questa specie era determinata da vecchi autori come *L. xanthopyga* Eppelsheim, che invece è propria del Caucaso. Pur essendo specie alate, l'edeago è ben differente.

***Leptusa (Neopisalia) othmaniorum paphlagonica* n. ssp.**

**Diagnosi.** Taxon attribuibile sicuramente alla specie *othmaniorum* n. sp. mihi in litt., più che a *L. diecki* n. sp. mihi in litt., per la minuscola conformazione della crista apicalis. Se ne distingue per avere le elitre meno larghe, la curvatura preapicale ventrale dell'edeago per nulla bruscamente saliente, per il tubulo mediano interno un po' più lungo, per le piastre basali interne un po' più sviluppate e per la porzione apicale dell'edeago (in visione ventrale) larga il doppio.

**Materiale esaminato.** 4 ♂♂ e 8 ♀♀, Turquie, Kastamonu, Küre, 18.V.76, leg. Besuchet-Löbl. Holotypus, Allotypus e paratypi in coll. Mus. Genève; alcuni paratypi in coll. auct.

**Descrizione.** Lunghezza 3-3,1 mm. Corpo rossiccio; capo, elitre, IV e base del V segmento addominale libero, oscurati, fig. 31.

La punteggiatura del capo è fitta ed evanescente, posta su un fondo a maglie di reticolazione fini e distinte. La punteggiatura del pronoto è più distinta all'indietro che in avanti, dove è assai svanita. La microscultura reticolare è assai distinta e fine. I tubercoli delle elitre sono assai poco salienti, la punteggiatura è fitta, su un fondo distintamente reticolato. Edeago, figg. 32 e 33, spermateca, fig. 34.

**Derivatio nominis.** La sottospecie prende nome dall'antica denominazione della regione di Kastamonu: Paphlagonia.

***Leptusa (Neopisalia) diecki confinis* n. ssp.**

**Diagnosi.** Taxon attribuibile a *L. diecki* n. sp. mihi in litt. di Trabzon, oltre che per l'aspetto generale dell'edeago, per l'ampia e corta crista apicalis. Ne è evidentemente distinto perché è privo della breve, ma evidente gibbosità nel fondo della sella ventrale dell'edeago, presso la crista apicalis, per il tubulo mediano interno un po' più corto e per le piastre basali interne più snelle.

**Materiale esaminato.** 1 ♂ e 3 ♀♀, Turquie, Samsun, Samsun-Kavak, 20.V.67, leg. Besuchet; 2 ♂♂ e 5 ♀♀, idem, Samsun-Bafra, 19.V.67, leg. Besuchet. Holotypus, allotypus e paratypi in coll. Mus. Genève; parat. anche in coll. auct. e Mus. Verona.

**Descrizione.** Lunghezza 2,5-2,6 mm. Corpo interamente rossiccio, fig. 38.

La superficie del capo ha microreticolazione finissima, evidente, però non fortemente impressa; la punteggiatura è un po' fitta e svanita. La microreticolazione del pronoto è fine, assai distinta e netta; la punteggiatura fitta e assai svanita. I tubercoli delle elitre sono poco salienti, la punteggiatura è piuttosto cancellata; evidente è la microscultura del fondo. Edeago, figg. 35 e 36, spermateca, fig. 37.

FIG. 31-38.

Habitus, edeago in visione laterale, ventrale e dorsale e spermateca di *Leptusa (Neopisalia) othmaniorum paphlagonica* n. ssp. di Kastamonu (Turchia), figg. 31 a 34; *L. (Neopisalia) diecki confinis* n. ssp. di Samsun (Turchia), figg. 35 a 38.

Sottogenere *Lasiopisalia* Pace  
***Leptusa (Lasiopisalia) subconvexa* Mulsant & Rey**

1 ♀, France, Pyr. or., Col de Jan, 1500 m, 22.VI.79, leg. Löbl.

Spesso questa specie è stata determinata come *L. lapidicola* Brisout. L'esame del tipo di questa specie mi permette di affermare la netta diversità delle due specie.

***Leptusa (Lasiopisalia) herminia* n. sp.**

Diagnosi. Specie del gruppo di *L. crenulata* Bernhauer (nec Scheerpeltz), sistematicamente vicina a *L. scheerpeltzi* Pace, da essa distinta per la presenza di tubercoli ben salienti presso la sutura delle elitre del ♂, per il pronoto appena meno trasversale, ma soprattutto per l'incavatura ventrale dell'edeago più profonda, per le sue espansioni laterali più ampie, situate molto vicino al margine dell'orifizio apicale e per le piastre basali interne, decisamente più strette.

Materiale esaminato. 2 ♂♂ e 5 ♀♀, Portugal, Castelo Br., S/Manteigas, 1450 m, 16.IV.60, leg. Besuchet.

Holotypus, allot. e parat. in coll. Mus. Genève; altri parat. in coll. auct.

Descrizione. Lunghezza 2-2,1 mm. Corpo rossiccio, con una fascia scura sul IV segmento libero dell'addome, fig. 39.

La punteggiatura del capo è piuttosto fitta, assente sulla linea mediana, assai svanita ad eccezione della zona posteriore, dove è ben impressa. La superficie è indistintamente microreticolata. L'assai evanescente punteggiatura del pronoto è posta su un fondo a microreticolazione finissima; vi è un debole solco mediano. I tubercoli delle elitre sono assai salienti sul rilievo suturale; la punteggiatura di ciascuna elitra è indistinta; la microreticolazione del loro fondo è composta da maglie ben più grandi di quelle del pronoto, perciò la superficie appare meno opaca. Edeago, figg. 40 a 42, spermateca, fig. 43.

Derivatio nominis. La nuova specie prende nome dal massiccio in cui si trova la località tipica: la Sierra de Estrela, anticamente *Herminius Mons*.

Sottogenere *Tropidiopasilia* Scheerpeltz  
***Leptusa (Tropidiopasilia) leonica* Pace**

29 ♂♂ e 23 ♀♀, Portugal, Bragança, Rebordãos, 10.VI.1966, leg. Besuchet.

E' nota anche di alcune altre località al di fuori della tipica (Ponferrada), elencate in un mio precedente lavoro (1981b), su materiale raccolto dal Prof. H. Franz di Vienna.

***Leptusa (Tropidiopasilia) gadesensis* n. sp.**

Diagnosi. Per l'aspetto esterno e la struttura generale della spermateca, è specie sicuramente affine a *L. tricolor* Scriba del Portogallo settentrionale. Se ne distingue per avere il capo più voluminoso, il pronoto meno trasversale, ma soprattutto per la spermateca più robusta, con introfessione del bulbo distale assai sviluppata, protratta fino oltre la metà della lunghezza del bulbo stesso (appena sviluppata in *tricolor* e specie affini).



Materiale esaminato. I ♀, Prov. Cadiz, Sierra de Pinar, 1050 m, 10.V.1960, leg. Besuchet. Holotypus in coll. Mus. Genève.

Descrizione. Lunghezza 2,1 mm. Corpo rossiccio, addome estesamente oscurato di bruno, fig. 45.

La punteggiatura del capo è assai svanita, come la microreticolazione del fondo. Il pronoto presenta un solco mediano più largo all'indietro che in avanti; il fondo è

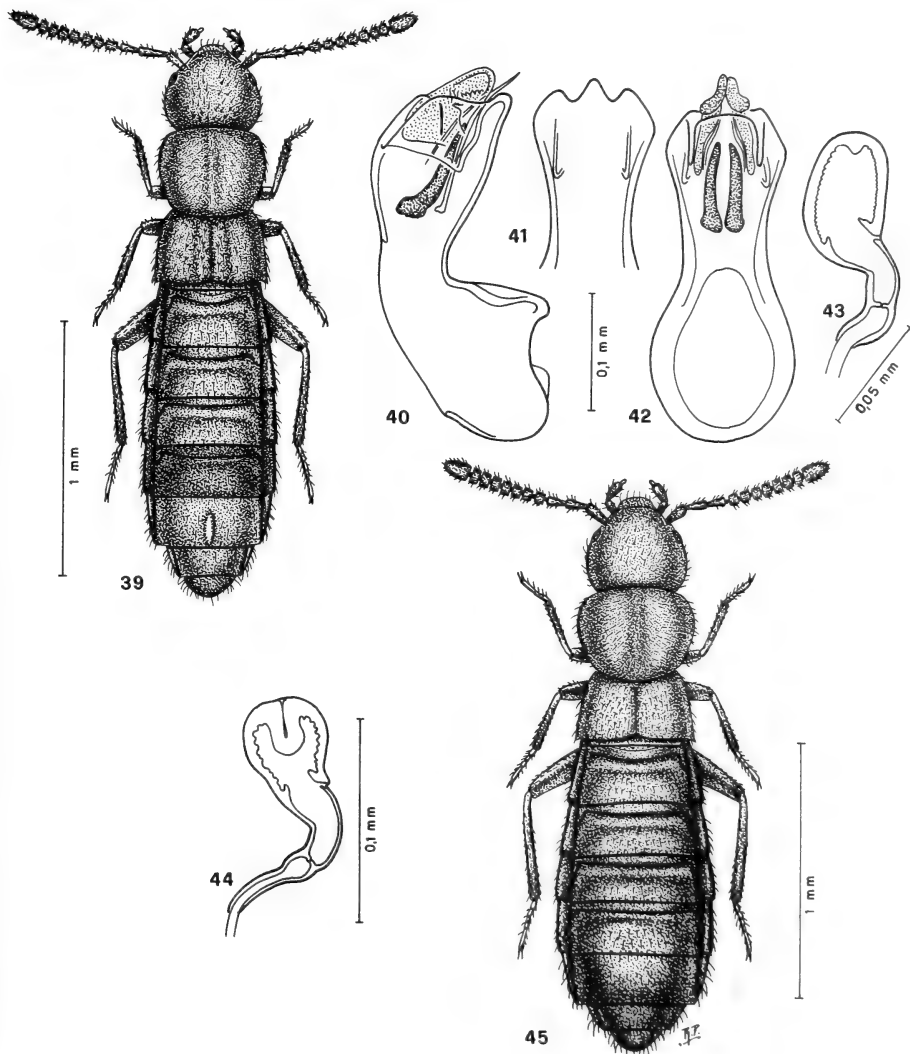


FIG. 39-45.

Habitus, eedeago in visione laterale, ventrale e dorsale e spermatheca di *Leptusa (Lasiopisalia) herminia* n. sp. del Portogallo, figg. 39 a 43; *L. (Tropidiopisalia) gadesensis* n. sp. della Spagna, figg. 44 e 45.

finemente microreticolato. I tubercoletti delle elitre sono fini e fitti, come quelli dei terghi addominali. Sul V tergo libero della ♀, appare evidente la microreticolazione della superficie. Spermatea, fig. 44.

Derivatio nominis. La nuova specie prende nome dall città di Cadice (lat. *Gades*).

Sottogenere **Pachygastropisalia** Scheerpeltz  
**Leptusa (Pachygastropisalia) lativentris pajarensis** Fagel

5 es., Espagne, Lugo, Vivero, 30.VI.69, leg. Comellini. Con *L. leonica* è l'entità più diffusa e frequente della Spagna nord-occidentale.

BIBLIOGRAFIA

- BERNHAEUER, M. 1900. Die Staphyliniden-Gattung *Leptusa* Kraatz nebst einer analytischen Bestimmungstabelle der palaarktischen Arten. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 5D: 399-432.
- CAMERON, M. 1939. The Fauna of British India including Ceylon and Burma: Coleoptera Staphylinidae, vol. IV, part I and II. *Taylor and Francis, London*, 691 pp.
- PACE, R. 1979. Una nuova specie di *Leptusa* della Grecia. *Fragm. ent.* 15: 97-102.
- 1981a. Due nuove specie di *Leptusa* Kr. del Museo Ungherese di Storia Naturale di Budapest (collezione Reitter). *Annls hist.-nat. Mus. natn. hung.* 73: 119-122.
- 1981b. *Leptusa* Kr. di Spagna, Portogallo e Grecia raccolte dal Prof. H. Franz. *Boll. Soc. ent. ital.* 113: 84-93.
- 1982. Due nuove specie del genere *Leptusa* Kr. dell'Estremo Oriente. *Nouv. Rev. Ent.* 12: 139-143.
- (in stampa). Risultati dello studio delle specie di *Leptusa* Kr. delle collezione Scheerpeltz al Naturhistorisches Museum di Vienna. *Verh. zool.-bot. Ges., Wien*.
- SAWADA, K. 1970. Aleocharinae (Staphylinidae, Coleoptera) of the IBP-Station in the Shiga Heights, Central Japan (I). *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo* 13: 21-64.
- SCHEERPELTZ, O. 1966. Die neue Systematik der Grossgattung *Leptusa* Kraatz. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 105/106: 5-55.
- 1976. Wissenschaftliche Ergebnisse der von Prof. H. Janetschek im Jahre 1961 in das Mt.-Everest-Gebiet Nepals unternommenen Studienreise. *Khumba Himal* 5: 3-75.

# Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum L.<sup>1</sup>

## Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Tarsonemiden-Fauna (Acari) von Paraguay

von

S. MAHUNKA und L. MAHUNKA-PAPP \*

Mit 26 Abbildungen

### ABSTRACT

**New and interesting mites from the Geneva Museum L. Further contribution to the knowledge of the Tarsonemid fauna (Acari) of Paraguay.** — Tarsonemids collected in Paraguay during 1979 within the frame of the zoological investigation programme of the Geneva Museum have been studied. 18 species and subspecies were identified, of which 8 are new to the fauna of this region and 4 are new to science: *Bakerdania pygidifera*, *Imparipes (I.) chacoensis*, *Scutacarus (S.) dlouhyi* and *Scutacarus (S.) saturitatis*.

### EINLEITUNG

Die Erforschung der Tarsonemiden sowie anderer bodenbewohnender Tiergruppen Paraguays trägt einerseits dazu bei, die Kenntnis dieser Tiergruppen und ihrer Verbreitung in Südamerika zu vervollständigen, andererseits aber auch dazu, eine genauere Vorstellung der Zoogeographie der Neogaea zu erhalten. Anhand der Oribatiden konnten wir Übergänge zwischen der Bodenfauna der Hylaea und derjenigen der Anden feststellen (MAHUNKA 1979), die sich auf Grund der Tarsonemiden mangels ausreichender Angaben bisher noch nicht nachweisen liessen. Angaben über die Tarsonemiden-Fauna

<sup>1</sup> XX: Beitrag zur Kenntnis der Oribatiden-Fauna Griechenlands (Acari). (*Revue suisse Zool.* 81: 569-590, 1974).

\* Dr. Sandor Mahunka, Luise Mahunka-Papp; Zoologische Abteilung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums, Baross utca 13, H-1088 Budapest, Ungarn.

Paraguays wurden nämlich bisher lediglich von MAHUNKA (1968) sowie von FLECHTMANN (1971), im Rahmen einer Arbeit über einige Pflanzenschädlinge, gemacht. Die Ergebnisse der Zoologischen Expedition des Naturhistorischen Museums Genf sind deswegen von grösster Bedeutung. Die Aufsammlungen stammen nicht nur aus den südlichen Teilen von Paraguay — wie seinerzeit bei der Ungarisch-Chilenischen Bodenzoologischen Expedition — sondern auch aus weiter nördlich gelegenen, zoologisch bisher vollkommen unbekanntem Gebieten (VAUCHER 1980). Das äusserst interessante Material wurde vorwiegend mit Moczarsky-Winkler Apparaten gewonnen.

Diese Expedition (Teilnehmer: F. Baud, V. Mahnert, J.-L. Perret, Cl. Vaucher: Genf; C. Dlouhy: Asuncion) wurde in dankenswerter Weise von der Coopération technique suisse (COTESU) in Paraguay und dem Ministerio de Agricultura y Ganaderia der Republik Paraguay gefördert.

Wir konnten insgesamt 18 Tarsonemina-Arten identifizieren, davon erwiesen sich 8 Arten<sup>1</sup> als neu für die Fauna von Paraguay und 4 als neu für die Wissenschaft. Die Liste der nun bekannten Arten weist eindeutig auf den oben erwähnten Übergangscharakter der Fauna dieses Gebietes hin.

Herrn Dr. B. Hauser, Leiter der Arthropoden-Abteilung des Muséum d'Histoire naturelle Genève, danken wir dafür, dass er uns die Untersuchung dieses Materials ermöglichte.

#### LISTE DES FUNDORTE

- Par-79/5 : Central prov., Villa del Maestro/San Lorenzo, Asuncion, ss. l'écorce et bois mort, 5.X.1979.
- Par-79/11: Concepcion prov., bord de l'Arrojo Azotey (près Cororo), tamisage dans forêt galerie, 9.X.1979.
- Par-79/14: Amambay prov., env. 80 km sud de Bella Vista, près de l'Arroyo Negla, tamisage sous bambous, 11.X.1979.
- Par-79/17: Concepcion prov., Colonia Sgto. José E. Lopéz, tamisage dans îlots forestiers, 13.X.1979.
- Par-79/27: Concepcion prov., entre Isla Real et Estancia Sta Maria, au bord de l'Arroyo Tagatya-mi, tamisage dans forêt (feuilles mortes, bois pourri), 20.X.1979.
- Par-79/32: Concepcion prov., près Estancia Garay Cué, tamisage sous bambous et bois pourri, 22.X.1979.
- Par-79/36: Amambay prov., Parc Nacional Cerro Cora, tamisage feuilles mortes, 24.X.1979.
- Par-79/41: Canendiyu prov., tamisage dans forêt au bord du Rio Jejui-Guazu (nord de Curuguaty), (feuilles mortes et bois pourri), 29.X.1979.
- Par-79/44: Canendiyu prov., env. 20 km sud Salto del Guaira (route vers le Rio Carapà), tamisage dans forêt primaire (près Colonia Tupasi), 1.XI.1979.
- Par-79/46: Canendiyu prov., près de l'embouchure du Rio Carapà et du Rio Alto Paraná, tamisage feuilles mortes et bois pourri dans forêt, 2.XI.1979.
- Par-79/47: Alto Paraná prov., env. Puerto Sta Teresa, tamisage feuilles mortes et bois pourri (forêt), 3.XI.1979.

<sup>1</sup> In der Artenliste mit + versehen!

Par-79/48: Alto Paraná prov., près de l'Arroyo Itabo Guazu, tamisage dans forêt (bois pourri, mousses, épiphytes, feuilles mortes), 4.XI.1979.

Par-79/52: Alto Paraná prov., Pro Pte Stroessner, Ecole forestière, tamisage dans forêt primaire, 6.XI.1979.

## LISTE DER ARTEN

**Pygmephoridae** Cross, 1965

*Bakerdania pygidifera* sp. n.

Fundort: Par-79/27 (1 Ex.).

*Petalomium interruptum* (Mahunka, 1968)

Fundort: Par-79/32 (1 Ex.).

**Scutacaridae** Oudemans, 1916

*Imparipes* (*I.*) *chacoensis* sp. n.

Fundorte: Par-79/11 (5 Ex.); Par-79/14 (3 Ex.); Par-79/27 (6 Ex.); Par-79/36 (6 Ex.).

*Imparipes* (*I.*) *covarubbiasi* Mahunka, 1968

Fundorte: Par-79/14 (1 Ex.); Par-79/32 (1 Ex.); Par-79/41 (1 Ex.); Par-79/46 (4 Ex.); Par-79/47 (6 Ex.); Par-79/52 (4 Ex.).

+ *Imparipes* (*I.*) *zicsii* Mahunka, 1968

Fundorte: Par-79/32 (1 Ex.); Par-79/44 (2 Ex.); Par-79/52 (5 Ex.).

+ *Imparipes* (*T.*) *similis* Mahunka, 1968

Fundorte: Par-79/14 (12 Ex.); Par-79/32 (1 Ex.); Par-79/46 (1 Ex.); Par-79/48 (4 Ex.); Par-79/52 (1 Ex.).

*Scutacarus* (*S.*) *andrassyi* Mahunka, 1968

Fundorte: Par-79/44 (1 Ex.); Par-79/46 (1 Ex.).

*Scutacarus* (*S.*) *dlouhyi* sp. n.

Fundort: Par-79/14 (4 Ex.).

*Scutacarus* (*S.*) *hermosillai* Mahunka, 1968

Fundorte: Par-79/11 (2 Ex.); Par-79/27 (3 Ex.).

+ *Scutacarus* (*S.*) *ibichi* Mahunka, 1969

Fundorte: Par-79/11 (3 Ex.); Par-79/36 (1 Ex.).

+ *Scutacarus* (*S.*) *marginatus* Mahunka, 1969

Fundorte: Par-79/11 (1 Ex.); Par-79/14 (2 Ex.); Par-79/27 (1 Ex.); Par-79/32 (1 Ex.).

+ *Scutacarus (S.) orbiculatus* Mahunka, 1969  
Fundorte: Par-79/27 (2 Ex.); Par-79/32 (1 Ex.).

*Scutacarus (S.) pauper* Mahunka, 1968  
Fundorte: Par-79/46 (2 Ex.); Par-79/47 (1 Ex.).

+ *Scutacarus (S.) pseudocomus* Mahunka, 1977  
Fundort: Par-79/17 (1 Ex.).

*Scutacarus (S.) saturitatis* sp. n.  
Fundorte: Par-79/11 (2 Ex.); Par-79/52 (1 Ex.).

+ *Scutacarus (V.) exaratus* Mahunka, 1968  
Fundort: Par-79/32 (1 Ex.).

*Scutacarus (V.) muscorum muscorum* (Vitzthum, 1924)  
Fundorte: Par-79/27 (1 Ex.); Par-79/36 (2 Ex.);  
Par-79/47 (2 Ex.).

+ *Scutacarus (V.) muscorum plumiger* Mahunka, 1964  
Fundort: Par-79/32 (1 Ex.).

## BESCHREIBUNG DER NEUEN ARTEN

### *Bakerdania pygidifera* sp. n.

Dimensionen: Länge: 267  $\mu$ , Breite: 189  $\mu$ .

Dorsalansicht (Abb. 1.): Propodosoma breit, Rostralteil vorne abgerundet. Stigmen klein, Peritremen gut sichtbar, rund. Kopf der Sensillen azikuliert (Abb. 5). Von den Prodorsalhaaren *exa* winzig, *exp* am Basalteil stark verbreitert, dick. Von den Hysterosomahaaren Haare *c*<sub>1</sub> und *d*<sub>1</sub> auch stark verbreitert, spindelförmig „aufgeblasen“, die übrigen — mit Ausnahme der *f*, *h*<sub>2</sub> und *ps* Haare — stark und lang, *h*<sub>1</sub> (105  $\mu$ ) am längsten, *f* kaum kürzer; *h*<sub>2</sub> länger als *e*. Ende des Körpers in der Mitte ausgezogen, *ps*<sub>1</sub> und *ps*<sub>2</sub> Haare entspringen auf diesem Teil, sie sind gleich lang, die von ihnen weit entfernt stehenden *ps*<sub>3</sub> Haare etwas länger. Sämtliche Haare fein bewimpert.

Ventralansicht (Abb. 2): Haare des Gnathosoma und Haare der Epimeren basal kennzeichnend verdickt. Zwischen diesen bedeutende Längenunterschiede vorhanden: *1a* > *1b*, *2b* > *2a*, *3a* am längsten, *4a* = *3b* = *3c*. *4b* erreichen die Vulva. Apodeme gut sichtbar, *ap*. 4 erreichen den Seitenrand der hinteren Sternalplatte.

Beine: Tibiotarsus des 1. Beines (Abb. 3) lang, schlank, zylinderförmig, am Ende eine kleine Krallen auf einem kurzen Stiel. Haar *d* ohne Chitinzapfen. Haar *dT* länger als *d*. Solenidien dünn,  $\varphi_1$  und  $\varphi_2$  gleich lang,  $\omega_1$  kürzer als diese.  $\omega$  des Tarsus des 2. Beines (Abb. 4) auffallend klein. Tarsus des 4. Beines (Abb. 7) kürzer als Femur.

Untersuchungsmaterial: Holotypus: Par-79/27, wird im Naturhistorischen Museum Genf aufbewahrt.

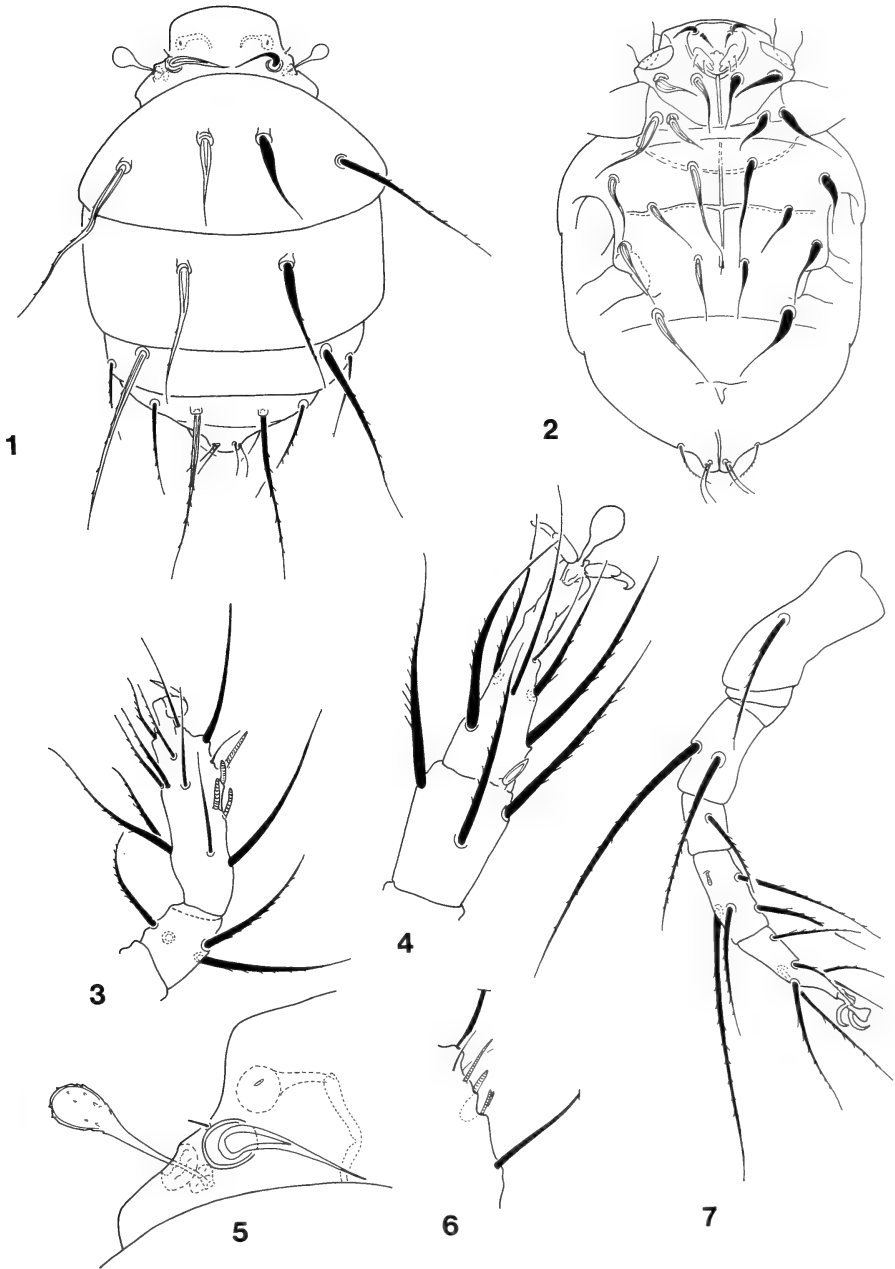


ABB. 1-7.

*Bakerdania pygidifera* sp. n. — 1: Dorsalansicht, 2: Ventralansicht, 3: 1. Bein, 4: 2. Bein, 5: Lateralteil des Prodorsum und Sensillus, 6: Solenidien des 1. Beines, 7: 4. Bein.

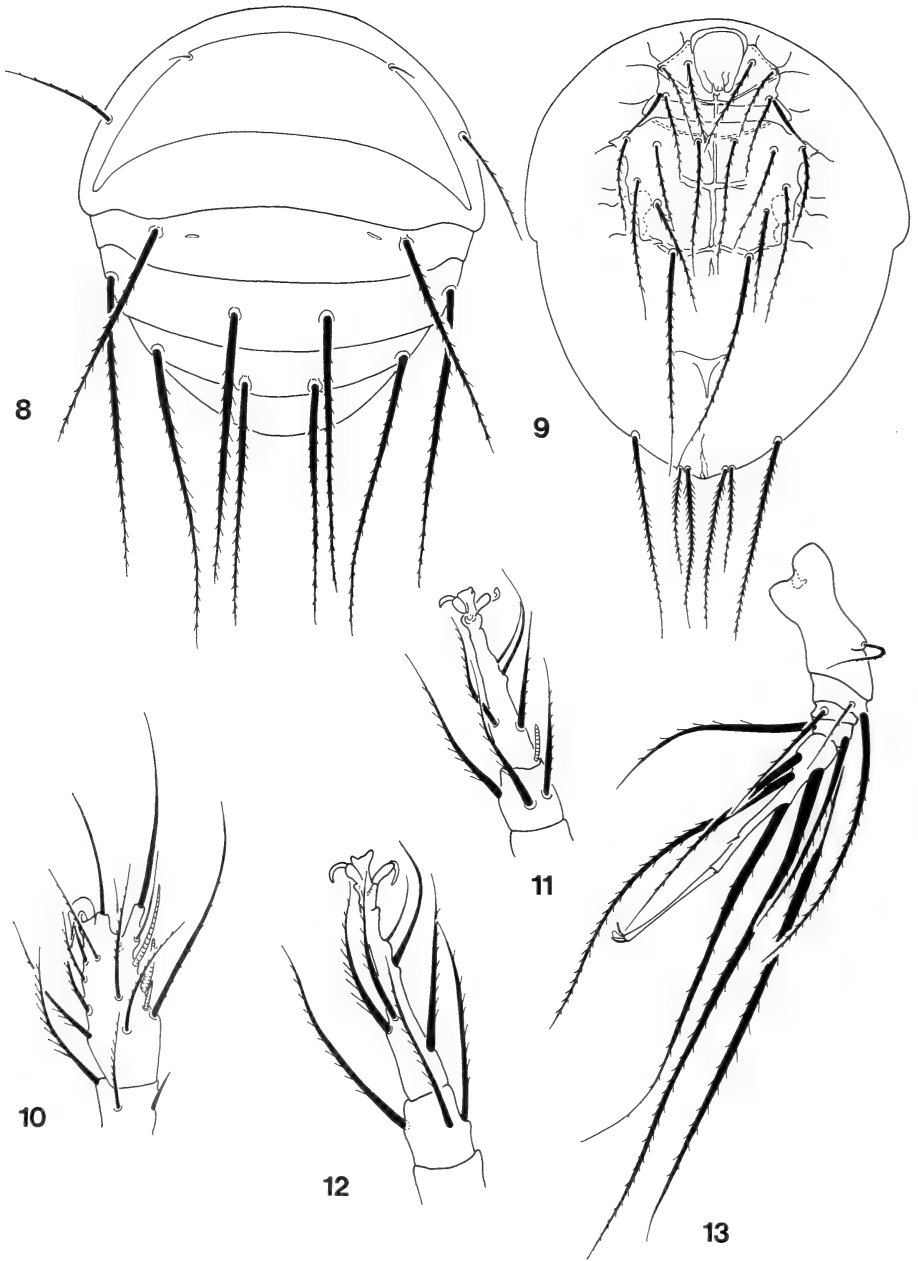


ABB. 8—13.

*Imparipes (I.) chacoensis* sp. n. — 8: Dorsalansicht, 9: Ventralansicht,  
10: 1. Bein, 11: 2. Bein, 12: 3. Bein, 13: 4. Bein.



Bemerkung: Die neue Art ist durch die „aufgeblasenen“ Körperhaare gekennzeichnet. Durch dieses Merkmal lässt sie sich von allen bisher bekanntgewordenen Arten der Gattung gut unterscheiden.

### **Imparipes (Imparipes) chacoensis** sp. n.

Dimensionen: Länge: 242—262  $\mu$ , Breite: 208—223  $\mu$ .

Dorsalansicht (Abb. 8): Clypeusrand vorne sehr dünn, hinten breit. Zwischen den Clypealhaaren sehr grosse Unterschiede,  $c_1$  winzig, steht weit vor den längeren, dickeren  $c_2$ . Haare der *D-Ps* Segmente auffallend lang, stark, steif;  $d_1 = f = h_1$ ,  $e$  und  $h_2$  länger als diese. Haare des *Ps* Segments etwas dünner, von diesen  $ps_3$  am längsten,  $ps_2$  am kürzesten. Sämtliche Haare — mit Ausnahme der  $c_1$  Haare — stark bewimpert.

Ventralansicht (Abb. 9): Apodeme gut entwickelt, *ap.* 2 und *ap.* 3 dick. Epimeralhaare lang, dünn, Haare *3a* auffallend länger als *3b*, *4a* stehen weit vor *4b*, *4a* weiter voneinander entfernt als *4b*, *4b* erreichen den Hinterrand des Körpers.

Beine: Tibiotarsus des 1. Beines (Abb. 10) mit einer ziemlich kleinen Krallen. Solenidium  $\omega_2$  viel länger als der Chitinzapfen des *d* Haares und länger als das dickere  $\omega_1$ . Tarsus des 2. und 3. Beines (Abb. 11, 12) dünn, sehr lang.  $\omega_1$  des 2. Tarsus klein, kurz. Tarsus und Praetarsus des 4. Beines (Abb. 13) lang und dünn, Haar  $ld_2'$  ganz winzig.

Untersuchungsmaterial: Holotypus: Par-79/27. 4 Paratypen, Fundort wie beim Holotypus; 5 Paratypen: Par-79/11; 2 Paratypen: Par-79/14; 6 Paratypen: Par-79/36. Holotypus und 13 Paratypen werden im Naturhistorischen Museum Genf, 4 Paratypen im Naturwissenschaftlichen Museum Budapest (564-PT-80) aufbewahrt.

Bemerkung: Die neue Art gehört aufgrund der Clypeal-Haare in den Verwandtenkreis von *Imparipes (I.) heterotrichus* Mahunka, 1963. Von den hierhergehörenden neotropischen Arten *I. (I.) setifer* Mahunka, 1969 und *I. (I.) heterotrichus* unterscheidet sie sich durch die viel längeren  $d_1$  Haare und durch den viel längeren 4. Tarsus.

### **Scutacarus (Scutacarus) dlouhyi** sp. n.

Dimensionen: Länge: 267-291  $\mu$ , Breite: 189-203  $\mu$ .

Dorsalansicht (Abb. 14): Clypeusrand schmal, Haare des Clypeus gleich lang, schwach bewimpert,  $c_1$  steht etwas vor  $c_2$ . Haare des *D-H* Segments dünn, davon *d* kaum länger als  $c_2$ , zwischen  $f$ ,  $h_1$  und  $h_2$  bestehen keine bedeutenden Längenunterschiede,  $e$  etwas kürzer. Auf dem *Ps* Segment entspringen 3 Paar lange und kennzeichnende Haare (Abb. 17). Sie sind nahezu gleich lang ( $ps_1$  oft länger als die anderen), basal verdickt, seitlich nur mit dünnem Velum.

Ventralansicht (Abb. 15): Apodeme — mit Ausnahme der *ap. sec.* — stark entwickelt. *Ap.* 4 distal verbreitert, *ap.* 5 in der Mitte des Körpers verschmolzen, sie bilden ein Querband. Haare *4a* und *4b* entspringen auf den Apodemen. Epimeralhaare — mit Ausnahme von *4b* — kurz, dünn, auch schwach bewimpert, *1a* nicht länger als *2a*; *3b* stehen näher zu *3c* als zu *3a*.

Beine: Tibiotarsus des 1. Beines (Abb. 16) etwas verdickt; mächtige, an der Spitze stark gebogene Krallen vorhanden. Solenidien und der Chitinzapfen des *d* Haares kurz. Solenidium  $\omega_1$  am dicksten. Die Haare  $ld_1''$  und  $ld_1'$  des 2. und 3. Beines (Abb. 18, 19)

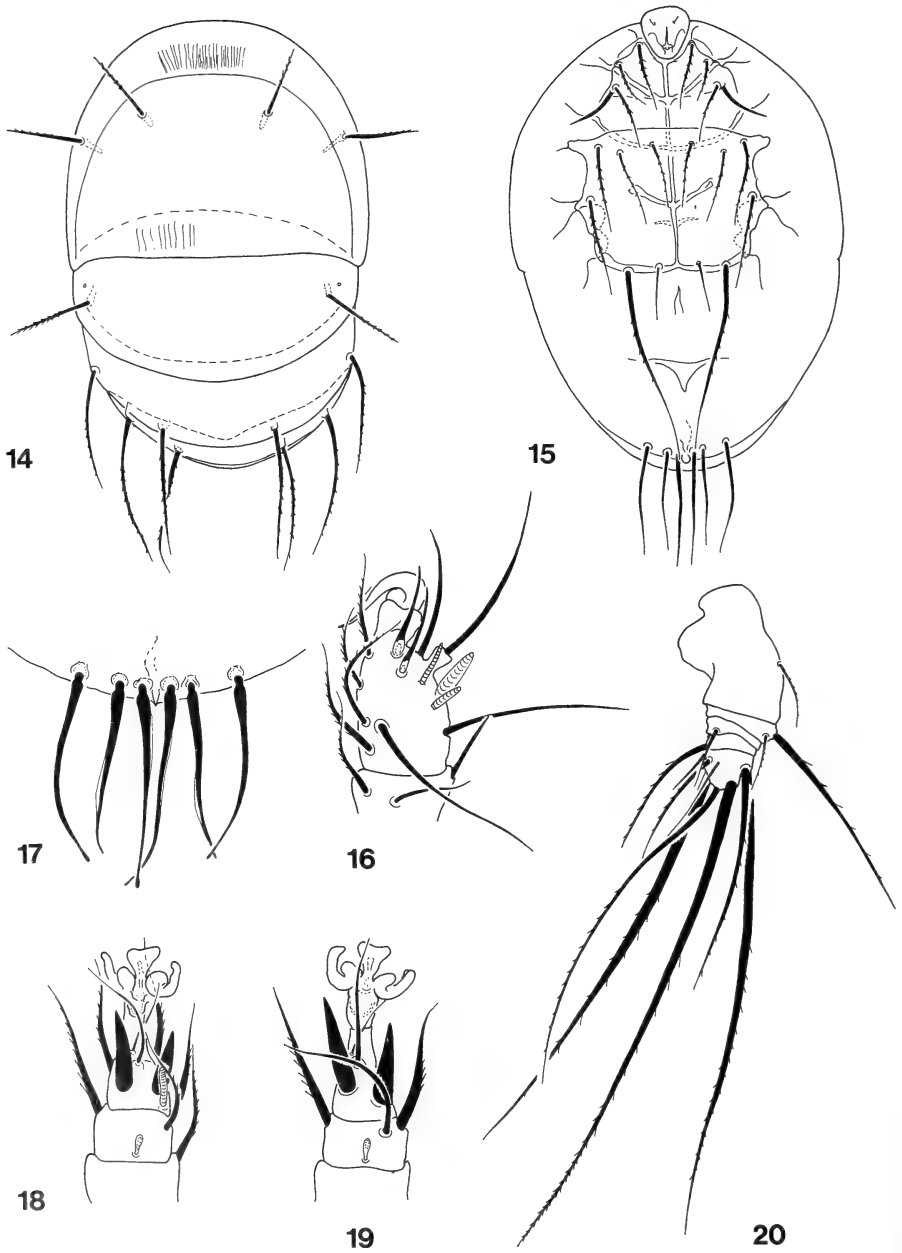


ABB. 14—20.

*Scutacarus (S.) dlouhyi* sp. n. — 14: Dorsalansicht, 15: Ventralansicht,  
16: 1. Bein, 17: Ps Haare, 18: 2. Bein, 19: 3. Bein, 20: 4. Bein.

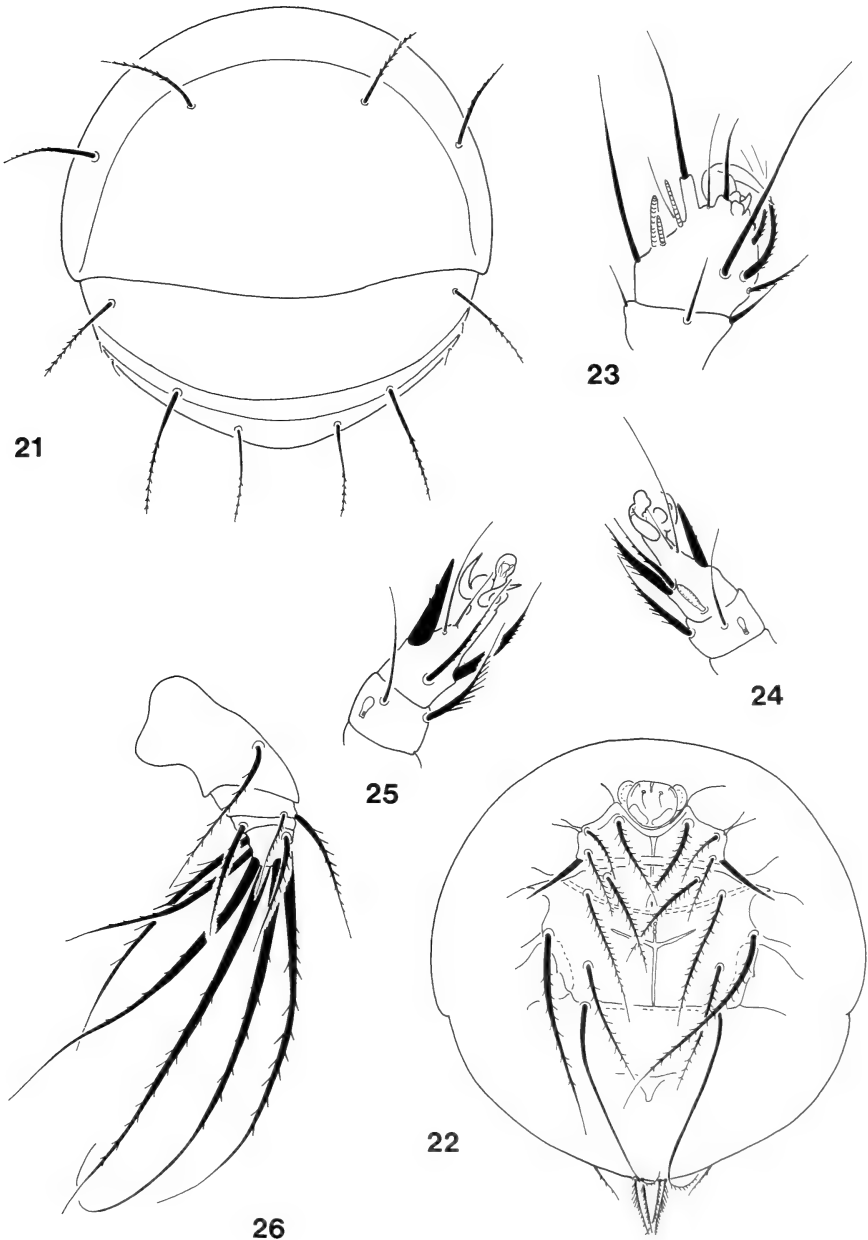


ABB. 21—26.

*Scutacarus (S.) saturitatis* sp. n. — 21: Dorsalansicht,  
 22: Ventralansicht, 23: 1. Bein, 24: 2. Bein, 25: 3. Bein, 26: 4. Bein.

dornenförmig verdickt,  $\omega$  des 2. Beines viel kürzer als  $Id'_1$ . Auf dem Tibiotarsus des 4. Beines (Abb. 20) entspringen 7 Haare, von denen  $d$  viel kürzer und dünner als die daneben entspringenden  $lv''$  und  $Id'_1$ .

Untersuchungsmaterial: Holotypus: Par-79/14. 3. Paratypen, Fundort wie beim Holotypus. Holotypus und 2. Paratypen werden im Naturhistorischen Museum Genf, 1 Paratypus im Naturwissenschaftlichen Museum Budapest (565-PT-80) aufbewahrt.

Bemerkung: Die neue Art wird durch die sehr typischen, verdickten Caudalhaare gekennzeichnet. Eine ähnliche Form war in der Gattung *Scutacarus* Gros, 1845 bisher unbekannt.

Wir widmene diese Art Herrn C. Dlouhy (Asuncion), der durch seine Organisationsgabe und Landeskenntnis wesentlich zum Erfolg der Genfer Expedition beitrug.

### *Scutacarus (Scutacarus) saturitatis* sp. n.

Dimensionen: Länge: 150—202  $\mu$ , Breite: 173—208  $\mu$ .

Dorsalansicht (Abb. 21): Auffallend breit, Körper oft breiter als lang. Clypeus auch sehr gross, aber Kante schmal. Von den Clypealhaaren  $c_1$  länger, aber dünner als  $c_2$ . Zwischen den Haaren der *D-H* Segmente sehr grosse Längenunterschiede,  $e$  und  $h_2$  winzig, die übrigen lang und dünn,  $d$  und  $f$  fast gleich lang,  $h_1$  kürzer. Auf dem *Ps*-Segment entspringen 3 Paar Haare. Von diesen  $ps_1$  und  $ps_2$  eng nebeneinander, beide sehr stark gefiedert,  $ps_3$  kürzer, dünner und nur mit spärlicher Fiederung.

Ventralansicht (Abb. 22): Apodeme — mit Ausnahme der *ap. 2* — gut entwickelt, sekundäres Querapodem auch gut sichtbar. Hinteres Sternalapodem mit mehreren knollenförmigen Verdickungen. Epimeralhaare sehr lang, sämtliche mit langen, zurückgebogenen Wimpern. Haare *3a* stehen in der Nähe der *3b* Haare, sehr weit voneinander. Haare *4a* stehen weit vor *4b*. Entfernung zwischen den Haaren *4a* nicht kleiner als diejenige zwischen den Haaren *4b*. Distales Ende der *4b* Haare kennzeichnend zurückgebogen, hier stehen einige dicke Seitenwimpern.

Beine: Tibiotarsus des 1. Beines (Abb. 23) mit einer gut entwickelten Krallen. Die  $\omega_1$  und  $\omega_2$  Solenidien gleich lang. Auf dem Tarsus des 2. und 3. Beines  $Id'_1$  Haar dornförmig, mit 2—3 Seitenwimpern (Abb. 24, 25). Sämtliche Haare des Tibiotarsus des 4. Beines (Abb. 26) auffallend lang,  $dT$  am längsten,  $d$  auch länger als  $2v'_1$ .

Untersuchungsmaterial: Holotypus: Par-79/11. 1 Paratypus, Fundort wie beim Holotypus; 1 Paratypus: Par-79/52. Holotypus und 1 Paratypus werden im Naturhistorischen Museum Genf, 1 Paratypus im Naturwissenschaftlichen Museum Budapest (566-PT-80) aufbewahrt.

Bemerkung: Die neue Art wird durch die Epimeralhaare gut gekennzeichnet. Aufgrund des Habitus steht sie *Scutacarus latissimus* Mahunka, 1971 am nächsten. Von dieser und von anderen zu dieser Gruppe gehörenden Arten unterscheidet sie sich auch durch das Verhältnis der *ps*-Haare.

### ZUSAMMENFASSUNG

Aus dem durch die zoologische Expedition des Naturhistorische Museum Genf in Paraguay gesammelten Tarsonemina-Material konnten 18 Arten identifiziert werden;

davon erwiesen sich 8 Arten als neu für die Fauna von Paraguay und 4 Arten als neu für die Wissenschaft: *Bakerdania pygidifera* sp. n.; *Imparipes* (*I.*) *chacoensis* sp. n.; *Scutacarus* (*S.*) *dlouhyi* sp. n.; *S.* (*S.*) *saturitatis* sp. n.).

## LITERATUR

- FLECHTMANN, C. H. W. 1971. Alguns Trombidiformes do Brasil e do Paraguai (Acari). *Piracicaba. Estado de Sao Paulo*, 63 pp.
- MAHUNKA, S. 1968. Fauna Paraguayensis 3. Acari: Pyemotidae and Scutacaridae. *Acta zool. hung.* 15: 407-425.
- 1969. The scientific results of the Hungarian Soil Zoological Expeditions to South America. 13. Acari: Pygmephoridae and Scutacaridae from the material of the Second Expedition (Brazil and Bolivia). *Acta zool. hung.* 15: 333-370.
- 1970. The scientific results of the Hungarian Soil Zoological Expeditions to South America. 21. Acari: Tarsonemine species from Brazil. *Acta zool. hung.* 16: 371-408.
- 1979. A Neogaea talajatkafaunájának áreatörténete (Taxonómiai, szisztematikai és biogeográfiai szintézis). *Természettudományi Múzeum, Budapest 79/79*, 13 pp. (Zusammenfassung der unveröffentlichten Dissertation).
- VAUCHER, C. 1980. Mission zoologique du Muséum au Paraguay. *Musées de Genève* 203: 11-17.
-



# *Rana latastei* in der Südschweiz wiederentdeckt (Amphibia, Anura)

von

Kurt GROSSENBACHER \*

Mit 4 Abbildungen

## ABSTRACT

*Rana latastei* rediscovered in southern Switzerland (Amphibia, Anura). — In Switzerland *Rana latastei* has definitely been found only between 1900 and 1906 in the region south of the Alps, whereas all information registered afterwards should be regarded as doubtful. In March 1981 two populations have been discovered in the Mendrisiotto near the Swiss-Italian border. Seeing that this species is threatened to become extinct in its whole area (plain of the river Po and Istria), protection for both habitats is urgently recommended.

## ZUR GESCHICHTE

*Rana latastei* wurde 1879 von BOULENGER anhand von Tieren aus dem Wald bei Redescio bei Mailand als neue Art beschrieben. Bis in die jüngste Zeit war als Artareal ausschließlich die Poebene bis an die heutige italienischjugoslawische Grenze bekannt. 1891 beschrieb BOULENGER als weitere nahe verwandte Art *Rana graeca*, die den größten Teil des Balkan und den italienischen Stiefel bis hinauf nach Genua besiedelt, in der Poebene jedoch fehlt.

Im Frühjahr 1900 fand Ghidini mehrere Braunfrösche im Raum Mendrisio, die er für *Rana latastei* hielt und zwecks genauerer Bestimmung an Fatio sandte. Dieser war sich bei der Bestimmung nicht ganz sicher, hielt die Tiere jedoch eher für *Rana graeca* (FATIO 1900). Die beiden Frösche wurden an Boulenger weitergesandt, der sie als *Rana latastei* bestimmte (GHIDINI 1904). 1902 schickte Ghidini weitere drei Tiere von Lugano an Boulenger, die dieser als *Rana graeca* bestimmte (GHIDINI 1904). Ebenfalls für *Rana graeca* hielt er drei Tiere, die er 1906 von J. Roux von Stabio und Clivio erhielt. Diese

\* Naturhistorisches Museum Bern, Bernastr. 15, CH-3005 Bern, Schweiz.

sechs Tiere werden heute noch im British Museum of Natural History in London unter dem Namen *Rana graeca* aufbewahrt. Vor allem die Tiere von Ghidini besitzen einen für *R. latastei* untypisch breiten Kopf, wogegen die andern Merkmale auf *R. latastei* hinweisen.

Von 1902 bis 1906 sammelte Ghidini zahlreiche Braunfrösche im Sottoceneri und verkaufte sie an diverse naturhistorische Museen in der Schweiz (Basel, Bern, Genf, Zürich). Alle Tiere sind einzeln mit Datum und Fundort beschriftet. Die Tiere aus dem Luganese hielt er für *Rana latastei*, diejenigen aus dem Mendrisiotto für *Rana graeca* (GHIDINI 1904). P. Kammerer aus Wien soll ihm brieflich mitgeteilt haben, er hätte *Rana latastei* bei Sorengo gefunden. Ghidini selber schreibt niemals von einem Fund einer der beiden Arten nördlich des Monte Ceneri.

KELLER (1904) zitiert wohl FATIO (1900), wenn er schreibt, „eine Amphibienart von echt südlichem Typus tauchte in *Rana graeca* auf, welche bei Mendrisio gefangen wurde“. BRETSCHER (1904) dagegen schreibt, *Rana graeca* sei bei Bellinzona gefunden worden, also nördlich des Ceneri. Ein Beleg existiert offenbar nicht, der Autor scheint das Tier auch nicht selber entdeckt zu haben, so daß es sich hierbei sehr wahrscheinlich um eine Verwechslung mit den Funden im Mendrisiotto handelt. ZSCHOKKE (1905) zitiert GHIDINI (1904) richtig, indem er das Vorkommen von *Rana graeca* im Südtessin und *Rana latastei* bei Lugano beschreibt. GOELDI (1914, p. 463) bezieht sich wohl auf die irrtümliche Meldung von BRETSCHER (1904), wenn er *Rana graeca* als seltenen Fund von Bellinzona meldet. *Rana latastei* hält er für ein Synonym von *Rana graeca*.

SOFFEL (1919, 1920) ist der nächste, der beide Arten selber bei Locarno gefunden haben will: *Rana graeca* habe er 1918 im Garten von Monti della Trinità und im Ascona-Maggiadelta erbeutet; *Rana latastei* hätte er 1918 tot (zerquetscht) auf der Fahrstraße Solduno-Ascona gefunden. Er selber ist von seiner Artbestimmung überzeugt. Da er aber keine Détails angibt und keine Belege existieren, müssen diese Angaben als zweifelhaft betrachtet werden. Leider ist das Maggiadelta heute derart überbaut, daß eine Bestätigung im Felde kaum mehr zu erwarten ist. Dr. A. Masarey übergab 1926 dem Naturhistorischen Museum Basel zwei Braunfrösche von Ascona, die er als *Rana latastei* bestimmte, bei denen es sich aber eindeutig um *Rana dalmatina* handelt. MERTENS (1934) schreibt, er habe am 11.IX.1932 oberhalb der Madonna del Sasso bei Locarno ein Exemplar von *Rana latastei* gefunden. Die *Rana graeca* aus der Schweiz seien wohl eher *Rana latastei* gewesen. Aber auch von Mertens existieren offenbar keine eindeutigen *Rana-latastei*-Belege, sodaß dieser Fund nicht gesichert ist.

Aus der Übersicht von SCHWEIZER (1946) geht nicht klar hervor, ob er *Rana latastei* selber gefunden hat, wenn er schreibt, daß die weitsprünge Art jenseits des Monte Ceneri, im Südtessin, vorhanden sei. Aus seiner Formulierung kann geschlossen werden, daß er keine Nachweise aus dem Sopraceneri kennt. Weiter schreibt er, daß er *Rana graeca* mangels neuerer sicherer Nachweise in seiner Liste bewußt nicht aufführe und bedauert, daß Belegstücke von Soffel fehlen. Von Schweizer selber gibt es allerdings leider auch keine Belegstücke. Von da an fehlen sichere oder vermeintliche Funde vollständig. DOTRENS (1963) gibt für *Rana latastei* an, „en Suisse, au Tessin“. BRODMANN (1971) schreibt: „Schweiz: Selten im Tessin“. Beide bezogen sich sicher ausschließlich auf ältere Angaben. Die Herren Brodmann, Pozzi und Grossenbacher suchten in den 70<sup>er</sup> Jahren im Sottoceneri vergeblich nach *Rana latastei* und hielten die Art für ausgestorben.

Zusammenfassend läßt sich sagen: *Rana latastei* wurde nur zwischen 1900 und 1906 sicher im Sottoceneri durch Ghidini nachgewiesen. Heute werden alle damaligen Angaben über *Rana graeca* in der Südschweiz für Verwechslungen mit *Rana latastei* gehalten (BRUNO 1968). Die damals angewendeten Unterscheidungskriterien (GHIDINI



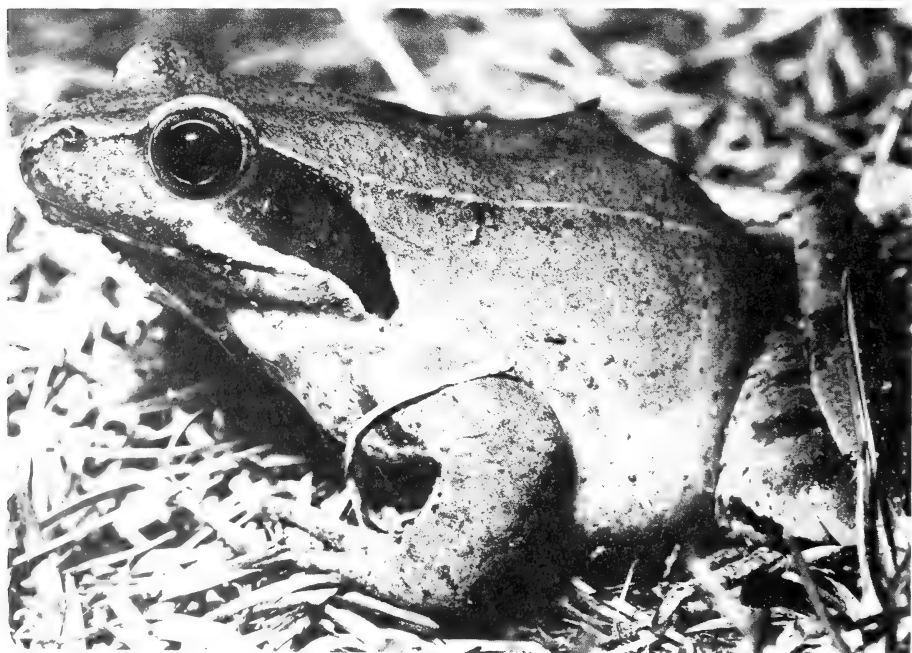
1904) erwiesen sich als nicht sehr zuverlässig und wurden neuerdings durch bessere ersetzt (CAPOCACCIA *et al.* 1969). Alle späteren Angaben, insbesondere alle Angaben über diese zwei Braunfroscharten aus dem Sopraceneri sind nicht belegt und müssen als zweifelhaft angesehen werden. Auch im Sottoceneri galt *Rana latastei* jahrzehntlang als verschollen.

### NEUFUNDE

Aufgrund von Hinweisen auf Braunfrösche im Libelleninventar des Kantons Tessin (DEMARMELS & SCHIESS 1978) besuchte der Autor im März 1981 diverse Naßstandorte im Mendrisiotto. Am 14.III.1981 nachmittags fiel ihm in einem kleinen Entwässerungskanal ein Braunfrosch-Laichballen auf, der unter Wasser um einen Schilfhalm geheftet und deutlich kompakter und kleiner war als die Laichballen von *Rana dalmatina* und *Rana temporaria*. Kurze Zeit darauf erklang der äußerst feine, aber sehr charakteristische Lockruf eines *Rana latastei* ♂. Allerdings gelang es nicht, das Tier zu lokalisieren. Etwa um 20 Uhr rief das ♂ wieder und konnte gefangen werden (Abb. 1). Es handelte sich eindeutig um ein ♂ von *Rana latastei* mit der Körperlänge von 54 mm und einem Gewicht von 14.5 g. Später konnten im gleichen Kanal noch drei ♀♀ erbeutet werden: eines ohne Laich (54 mm, 14 g), zwei mit Laich (65 mm, 32 g, Abb. 2; 65 mm, 28 g). Da es sich offenbar um eine kleine Population handelt, wurden alle Tiere wieder freigelassen und nur ein kleines Stück Laich mitgenommen. Einige Larven, die sich daraus entwickelt haben, werden in der Sammlung des Naturhistorischen Museums Bern aufbewahrt.

Einige charakteristische morphologische Merkmale von *Rana latastei* sind: ein sehr helles Band läuft vom Mundwinkel über den Oberkiefer bis genau unters Auge, wo es mit scharfer Kante endet; die Schnauze ist von der Seite betrachtet viel stärker abgerundet als bei *Rana dalmatina*, jedoch nicht so eckig wie bei *Rana temporaria*; von dorsal gesehen ist die Schnauze stärker zugespitzt als bei *Rana graeca*; das Trommelfell ist mittelgroß, undeutlich und recht weit vom Auge entfernt; die Kehle ist zumindest zur Laichzeit stark dunkelrotbraun pigmentiert mit einem recht groben Muster (bei *Rana graeca* wesentlich feiner), diese Färbung zieht sich manchmal bis in die Aftergegend hin, läßt aber immer einen hellen Mittelstreif frei; die ventrale Seite der Beine ist zur Laichzeit bei den ♂♂ deutlich orange gefäbt; das Fersengelenk reicht immer etwas über die Schnauzenspitze hinaus; die Färbung der Oberseite ist generell ein Rotbraun, während *Rana dalmatina* beigebraun ist. Die ♀♀ sind nie derart dunkel pigmentiert wie die ♂♂.

Am 16.III.1981 mittags fand der Autor in einem älteren künstlichen Teich bei Genestrerio eine ganze Reihe von kleineren und größeren Laichballen, die an ins Wasser hängenden Ästen zum Teil recht dicht aufeinander befestigt waren. Wegen des trüben Wassers konnte man die Frösche praktisch nicht direkt beobachten. Nachdem ein Hydrophon ins hier über 1 m tiefe Wasser hinuntergelaßen wurde, konnten sofort zahlreiche Lockrufe von *Rana latastei* und vereinzelte Rufe von *Rana dalmatina* über Kopfhörer gehört werden. Man erhielt den Eindruck einer großen Aktivität am Grunde, wobei die *latastei*-♂♂ nur sporadisch und sehr kurz zum Luftholen auftauchten, ähnlich wie man dies bei Molchen kennt. Sie fielen dabei durch die stark rotbraune Färbung auf. Die Zahl der rufaktiven Männchen wurde auf über 100 geschätzt, die sich vor allem am steileren Westufer unter überhängenden Bäumen aufhielten. An diesem Nachmittag konnten niemals Tiere über Wasser beobachtet werden. Der Himmel war wolkenlos, die Lufttemperatur um 13 und 16 Uhr 14° C, die Wassertemperatur um 13 Uhr 9.8°, um 16 Uhr 12°. Erst gegen Abend gelang es, ein *Latastei*-♂ zu fangen, das momentan



beim Autor im Terrarium lebt und später in die Sammlung des Naturhistorischen Museum Bern integriert wird.

An dieser Stelle sei Herrn Alberto Pozzi aus Como für seine Hilfe gedankt. Dank ihm konnte der Autor *Rana latastei* vor Jahren in der Brianza-Region östlich von Como kennenlernen. Dabei konnten auch erstmals Tonbandaufnahmen dieser Art angefertigt werden, die nun für das Auffinden der Art in der Schweiz eine große Hilfe waren. Eine Publikation über die Stimme von *Rana latastei* ist in Vorbereitung. Hier nur eine kurze Charakterisierung der Rufe: Was in verschiedenen Publikationen als latastei-Ruf beschrieben wird, nämlich ein dalmatina-ähnliches schnelles ke-ke-ke-ke, ist lediglich der Abwehrlaut von *Rana latastei*, und ist im Freiland praktisch nie zu hören. Der eigentliche Lockruf der ♂♂ besteht aus einem einzelnen, sehr feinen, verzogenen Ton, der entfernt an Katzenmiauen erinnert und mit sehr langen Intervallen (10–120 sec) geäußert wird. Normalerweise rufen die ♂♂ unter Wasser, seltener auch über Wasser am Ufer.

Zur heutigen Verbreitung und Biologie von *Rana latastei* siehe BRUNO 1977, POZZI 1976 und 1980, CAPULA 1980. Eine wesentliche Erweiterung des Areales stellt der Fund von *Rana latastei* durch SCHMIDTLER (1977) auf Istrien dar.

### BESCHREIBUNG DER FUNDORTE

Stelle A ist ein System von Entwässerungsgräben auf feuchtem Weideland in der Gemeinde Novazzano westlich von Chiasso, 250 m über Meer und nur ca. 100 m von der italienisch-schweizerischen Grenze entfernt (Abb. 3). Der Hauptgraben entwässert offenbar zu schnell, Braunfrösche und Laich wurden nur in den langsam fließenden, teilweise ganz seichten Seitengräben gefunden, die nur 50–100 cm breit und 10 bis 40 cm tief sind. Entlang der Gräben sind mehrere Aren des Weidelandes stark versumpft. Gegen Osten schließt sich eine größere Fläche stark verbuschtes und versumpftes Brachland an. 200 m nördlich liegt ein kleines, lichtetes Wäldchen von 1.5 ha Fläche.

Dominierende Pflanzen am Entwässerungsgraben sind: *Phragmites communis*, *Scirpus sylvaticus*, *Carex acutiformis*, *Filipendula ulmaria*, *Veronica beccabunga*, *Lythrum salicaria*, *Juncus inflexus*, *Glyceria spec.*, *Solidago canadensis*. Amphibienarten: *Rana dalmatina*, *Rana latastei*.

Stelle B ist ein durch Kiesgewinnung entstandener Teich, der bis vor ca. 10 Jahren als Sandsedimentationsbecken benutzt und seither sich selber überlassen wurde (Abb. 4). Er liegt westlich von Genestrerio, gehört aber zur Gemeinde Stabio. Meereshöhe 334 m, Distanz zur italienisch-schweizerischen Grenze 750 m. Die Oberfläche ist ein Rechteck von 70 × 30 m, die Tiefe dürfte ca. 2 m betragen. Unterwaßerröhren verbinden den Teich mit dem nur etwa 10 m entfernten, leider stark belasteten Flüsschen Laveggio.

Gegen Nordosten läuft der Teich in eine flache Sumpfbzone aus, die von *Typha latifolia* dominiert wird, alle übrigen Ufer fallen recht steil ab. Der Untergrund ist ein Kies-Schlamm-Gemisch. Wegen der vielen umstehenden, hohen Bäume fällt eine große

### ABB. 1—2.

Abb. 1. — ♂ von *Rana latastei*, fotografiert am 14.3.1981 bei Novazzano (Tessin).  
Körperlänge 54 mm.

Abb. 2. — ♀ von *Rana latastei*, fotografiert am 14.3.1981 bei Novazzano (Tessin).  
Körperlänge 65 mm.



Menge Fallaub in den Teich. Gegen Norden und Südosten schließt sich unmittelbar ein naturnaher, erhaltenswerter Auenwald von ca. 3 ha Fläche an, der den Braunfröschen sicher als Landlebensraum dient. Im Osten liegt eine sanft gegen Norden abfallende Riedwiese mit dominierend Schilf.

Flora des Teiches: *Ranunculus trichophyllos*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton natans*, *Schoenoplectus lacustris*, *Typha latifolia*, *Phragmites communis*, *Phalaris arundinacea*, *Eleocharis palustris*, *Iris pseudacorus*, *Juncus effusus*, *Juncus inflexus*, *Carex acutiformis*, *Equisetum palustris*. Amphibienarten: *Bufo bufo*, *Hyla arborea*, *Rana dalmatina*, *Rana „esculenta“*, *Rana latastei*.

DEMARMELS & SCHIESS (1978) stellten 10 verschiedene Libellenarten fest. Der Teich beherbergt mehrere Fischarten.

### SCHUTZ

In der Liste des Europarates (HONEGGER 1978) wird *Rana latastei* als „endangered“ (höchste Gefährdungsstufe) aufgeführt. Nach BRUNO (1977) ist die Art „in pericolo di estinzione“, nach POZZI (1976, 1980) kann sie nur durch die Schaffung von Reservaten vor dem Aussterben bewahrt werden. Da die Art praktisch nur in der dicht bevölkerten und stark industrialisierten Poebene vorkommt und hier ganz spezielle Ansprüche an den Lebensraum stellt, gehört sie sicher zu den gefährdetsten Amphibienarten Europas. Wahrscheinlich ist es nicht übertrieben, sie als die gefährdetste Amphibienart des europäischen Festlandes zu bezeichnen.

Nach POZZI (1976, 1980) pflanzt sich *Rana latastei* hauptsächlich in Grundwassertümpeln und Altarmen entlang kleiner Flüsse fort, die von ursprünglichen Auenwäldern umsäumt sind. Bevorzugter Landlebensraum sind Laubwälder der Ebene, die zur Gesellschaft des *Quercus-Carpinetums* gehören, und die in der Regel eine dichte Krautschicht aufweisen. Solche Wälder wurden im großen Maßstab abgeholzt und zum Teil durch Pappel-Monokulturen ohne Krautschicht ersetzt. Ursprüngliche Laubwälder existieren nur noch in isolierten Relikten.

Aus all diesen Gründen kommt dem Schutz der zwei bekannten Populationen in der Schweiz sehr hohe Bedeutung zu. Stelle B ist bereits im Besitz der World Wildlife Fund (WWF) Sezione Svizzera Italiana, Stelle A ist nicht geschützt. An beiden Orten sollten nebst einer großzügig bemessenen Feuchtgebietszone unbedingt auch die benachbarten Wäldchen vollumfänglich in die Schutzzone einbezogen werden.

### ZUSAMMENFASSUNG

Für die Schweiz wurde *Rana latastei* bisher nur zwischen 1900 und 1906 im Sottoceneri sicher nachgewiesen, während alle späteren Angaben zweifelhaft sind. In März 1981 wurden im Mendrisiotto zwei Populationen in unmittelbarer Nähe zur italienisch-

### ABB. 3—4.

Abb. 3. — Stelle A: Entwässerungsgraben bei Novazzano (Tessin), Laichplatz von *Rana latastei*, fotografiert am 27.7.1981.

Abb. 4. — Stelle B: Teich bei Genestrerio (Tessin), Laichplatz von *Rana latastei*, fotografiert am 27.7.1981.

schweizerischen Grenze entdeckt. Da die Art in ihrem gesamten Areal vom Aussterben bedroht ist, werden beide Habitats dringend zum Schutz empfohlen.

### RÉSUMÉ

En Suisse *Rana latastei* a uniquement été trouvée avec certitude entre 1900 et 1906 dans la région du Sottoceneri, tandis que tous les renseignements donnés par la suite doivent être considérés comme douteux. En mars 1981 deux populations ont été découvertes au Mendrisiotto près de la frontière italo-suisse. Puisqu'il s'agit là d'une espèce qui dans son territoire est en voie d'extinction, les deux habitats sont instamment recommandés à la protection.

### RIASSUNTO

In Svizzera la *Rana latastei* è stata trovata con sicurezza unicamente tra 1900 e 1906 nel Sottoceneri, mentre tutte le indicazioni successive lasciano adito a dubbi. Nel mese di marzo 1981 sono state scoperte due popolazioni nel Mendrisiotto vicino al confine italo-svizzero. Siccome questa specie è in pericolo d'estinzione nel suo areale, si raccomanda di porre al più presto sotto protezione le due località.

### BIBLIOGRAPHIE

- BOULENGER, G. A. 1879. Etude sur les Grenouilles Rousses, *Ranae temporariae*, et description d'espèces nouvelles ou méconnues. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 4: 158-193.
- 1891. Description of a new European Frog. *Ann. Mag. nat. Hist.* (6) 8: 346-353.
- BRETSCHER, K. 1904. Anleitung zum Bestimmen der Wirbeltiere Mitteleuropas. *Zürich*. p. 96-102.
- BRODMANN, P. 1971. Die Amphibien der Schweiz. *Veröff. naturhist. Mus. Basel* Nr. 4, 2. Aufl. 75 pp.
- BRUNO, S. 1968. A proposito di *Rana graeca* Boulenger 1891 in Italia. *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona* 15: 277-287.
- 1977. Anfibi d'Italia: Salientia. I. *Rana latastei*. *Natura, Milano* 68: 145-156.
- CAPOCACCIA, L., A. ARILLO e E. BALLETO. 1969. Osservazioni intorno alle Rane Liguri. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria* 77: 695-739.
- CAPULA, M. 1980. La Rana di Lataste (" *Rana latastei* " Boulenger 1879) in Romagna. *Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste* 31: 233-238.
- DEMARMELS, J. und H. SCHIESS. 1978. Libellen- und Naßstandort-Inventar des Kantons Tessin 1977. *Zürich*, Vervielfältigung.
- DOTTRENS, E. 1963. Batraciens et Reptiles d'Europe. *Delachaux, Neuchâtel*, 261 pp.
- FATIO, V. 1900. Deux petits vertébrés nouveaux pour la Suisse (*Sorex pygmaeus* Pall. et *Rana graeca* Boul.) et quelques intéressantes variétés. *Revue suisse Zool.* 8: 467-476.
- GHIDINI, A. 1904. Revisione delle specie di batraci sinora incontrate nel Cantone Ticino. *Boll. Soc. ticin. Sci. nat.* 1: 32-42.
- GOELDI, E. A. 1914. Die Tierwelt der Schweiz. *Francke, Bern*. 654 pp.
- HONEGGER, R. E. 1978. Threatened amphibians and reptiles in Europe. *Council of Europe, Nature and Environment Series No. 15, Strasbourg*, 123 pp.
- KELLER, C. 1904. Über die Herkunft der Tierwelt des Kantons Tessin. *Verh. schweiz. naturforsch. Ges.* 86. Sess.: 89-101.

- MERTENS, R. 1934. Herpetologische Notizen vom Lago Maggiore. *Bl. Aquar- u. Terrarienk.* 45: 12-15.
- POZZI, A. 1976. La Rana di Lataste. S.O.S. Fauna. Animali in pericolo in Italia. *Ed. WWF, Savini-Mercuri, Camerino*, p. 349-356.
- 1980. Ecologia di *Rana latastei* Boul. *Atti Soc. ital. Sci. nat.* 121: 221-274.
- SCHMIDTLER, J. F. 1977. Amphibien aus Feuchtwäldern Istriens (Jugoslawien). *Salamandra* 13: 114-116.
- SCHWEIZER, H. 1946. Die Amphibien und Reptilien des Kantons Tessin. *Z. Aquar.- u. Terrarienk., Basel* 1: 35-38.
- SOFFEL, K. 1919. Zoologische Notizen von Locarno (Lago Maggiore). *Bl. Aquar.- u. Terrarienk.*, 30: 176-177.
- 1920. Kriechtiere und Lurche in Locarno und Umgebung. *Natur und Technik* 1919-20, H. 8: 246-248.
- ZSCHOKKE, F. 1905. Übersicht über die Verteilung und das Vorkommen der Fische, Amphibien, Reptilien und Säugetiere in der Schweiz. *Basel*, 72 pp.
-





# Notes on the Colydiidae (Coleoptera) of the Ivory Coast

by

Stanislaw Adam ŚLIPIŃSKI \*

With 8 figures

## ABSTRACT

27 species of Colydiidae are recorded from Ivory Coast. A new genus, *Emilka* with type species *E. rotundata* sp. n., and following new species are described: *Aprostoma pulawskii*, *Microprius mirabilis*, *Pseudobothrideres addendus*. *Teredolaemus heinzei* nom. nov. is proposed for *T. pilosus* Heinze, 1943 *nec* Hinton, 1941. The tribe Coxelini Seidlitz is synonymized with Synchronitini Erichson.

This paper records Colydiidae collected in Ivory Coast by Dr. Ivan Löbl<sup>1</sup>. The mentioned material is deposited in the Muséum d'histoire naturelle of Geneva, some duplicate specimens also in the author's own collection.

Almost all species of Colydiidae are associated with trees and found either beneath bark or in tunnels bored in bark or wood by Scolytidae and Platypodidae. The specimens of Ivory Coast were found under bark of logs, several also in light traps. The life history of Afrotropical species is hardly known and feeding habits have been recorded in very few cases only (BROWNE 1962; ROBERTS 1968; 1969; POPE 1955, 1961). The colydiid fauna of whole Africa, as known at present, consists of some 170 species assigned to 46 genera; 27 species are recorded in the present paper.

The author wishes to express his grateful thanks to Dr. I. Löbl for giving him, the opportunity to study this interesting collection.

---

<sup>1</sup> Field work supported by the "Centre Suisse de Recherche Scientifique" in Adiopodoumé, Ivory Coast.

\* Institut of Forest and Wood Protection, Station of Formation and Protection of Forest Ecosystems, Stara Brda Pilska 2, 77-208 Pietrzykowo, Poland.

## GEMPYLODINI

**Mecedanum auberti** (Fairmaire, 1882)

Material: Parc du Banco, 18.III.77, I. Löbl, 4 specimens.

Distribution: Sierra Leone, Ghana, Cameroon, Uganda, Angola, Nigeria, Tanganyika, Zaire, Ivory Coast (patr. n.).

**Mecedanum giganteum** (Kraatz, 1895)

Material: Adiopodoumé, 4.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Distribution: Uganda, Ghana, Angola, Congo Brazzaville, Zaire, Ivory Coast (patr. n.).

**Aprostoma** sp.

Material: Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Note: specimen without head and pronotum, but probably belongs to *A. reitteri* (Kraatz).

**Aprostoma pulawskii** sp. n. (Figs. 1-3)

Body strongly elongate, slender, convex, dark-brown to black.

Head slightly transverse to subquadrate, slightly narrowed from behind eyes to anterior clypeal margin which is rounded medially with obtuse lateral angles; frons and vertex flat, regularly punctured, punctures somewhat larger on vertex than on frons, 2-4 diameters apart, spaces smooth; lateral ridges feebly raised from anterior margin of eyes at vertex; transverse occipital ridge absent (fig. 1).

Pronotum strongly elongate (70: 25); anterior margin arcuate; anterior angles obtuse; pronotum widest at one-fourth from anterior margin, narrowed to hind margin where is abruptly widened at raised hind border; disk with fully developed median sulcus, densely punctured, punctures on disk of two sizes, coarse slightly elongate punctures as coarse as those on vertex separated by one diameter, interspaces with minute, round punctures, separated by 1-3 diameters.

Elytra nearly  $5 \times$  as long as their combined width, striato-punctate, with alternate intervals somewhat raised at posterior third; elytra widened at anterior third, narrowed thence to a point before middle and widened from this point to greatest width at base of apical declivity, then narrowed to rounded apical margins; intervals between striae impunctate, faintly reticulate; intervals I and V raised to apical margin, interval III raised from base to apical declivity, VII and IX stopping at middle of apical declivity.

Legs: protibia: fig. 3, protarsus with segment I much shorter than segments II-IV together.

Length 7-11 mm, width 0.9-1.2 mm.

Sexual differences: the female can scarcely be distinguished from the male except for the sculpture of the penultimate abdominal segment. In the male the punctures are coarser and closer than those of the preceding segments while in the female they are similarly sculptured.

Material: Holotype, Adiopodoumé, 6.III.77, I. Löbl.

Paratypes: Zaire, Eala, XII.1934, J. Ghesquière (1 ♀, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgium).

Cameroon, Conradt, ex coll. Kraatz (3 ♂; 2 ♀ in Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde, German Democratic Rep.).

Comparative notes: *A. pulawskii* is similar to *glabriceps* (Kolbe) and *anguliceps* Pope, and occupies a rather intermediate position between these species. Unlike *glabriceps*, the lateral ridges are feebly raised, and protibia has distinct lateral teeth (fig. 3)

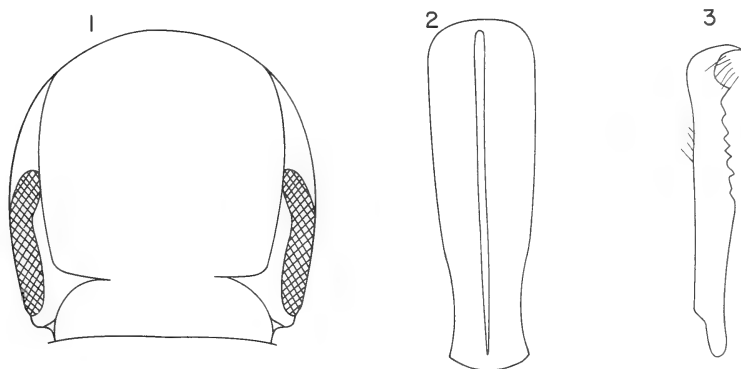


FIG. 1-3.

*Aprostoma pulawskii* sp. n., 1: head; 2: pronotum; 3: protibia, lateral view.

in *pulawskii*. From *anguliceps* it may be separated by only slightly raised lateral ridges, absence of occipital ridge, and by short I tarsal segment, which is shorter than segments II-IV together.

Dedicated to Professor Dr. Wojciech J. Pulawski of the Natural History Museum in Wrocław, Poland.

### SYNCHITINI

Synchitini Erichson, 1845: 254. — DAJOZ 1977: 39, 49

Coxelini Seidlitz, 1888: 56. — DAJOZ 1977: 39, 86, **syn. n.**

The traditional differences between these two tribes are very inexact. For example in DAJOZ 1977:

Coxelini — Tête et pronotum couverts d'une punctuation grosse, mamelonnée. Apophyse prosternale large et tronquée en arrière.

Synchitini — Tête et pronotum à ponctuation simple, tout au plus rugueuse. Apophyse prosternale de forme différente.

This classification was based only on European species and genera and breaks down when applied to the whole family. For instance the genus *Neotrichus* Sharp was assigned to Synchitini based on the *N. hispidus* Sharp from Japan. This species is finely

sculptured but *N. serratus* Sharp or *N. foveatus* Pope are very strongly tuberculate, more than the species of the type genus of *Coxelini-Coxelus* Latr.

Because the dorsal sculpture is different in species of one genus, and the sculpture of head and pronotum is the one of most variable feature of *Colydiidae* with distinct correlation to species habitats, *Coxelini* must be included in *Synchitini* in ERICHSON'S sense. During further studies probably some genera will be removed from this largest tribe (100 genera, 700 species) to separate tribes.

***Mamakius conradti* (Grouvelle, 1914)**

Material: Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 1 spec.

Distribution: Africa (without Palearctic part).

***Pubala granulosa* Pope, 1953**

Material: Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 22 specimens; Adiopodoumé, 6-23.III.77, I. Löbl, 6 specimens; Man, station ORSTOM at Man, 8-10.III.77, light trap I. Löbl, 3 specimens.

Distribution: Zaire, Ghana, Ivory Coast (patr. n.).

***Pubala squamifera* Grouvelle, 1902**

Material: Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 4 specimens.

Distribution: Tanganyika, Uganda, Ghana, Zaire, Ivory Coast (patr. n.).

***Cicones africanus* Grouvelle, 1905**

Material: Man, station ORSTOM at Man, 8-10.III.77, light trap I. Löbl, 4 specimens.

Distribution: Spanish Guinea, Senegal, Ghana, Zaire, Ivory Coast (patr. n.).

***Cicones minor* Pope, 1954**

Material: Man, 3 km west de Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 8 specimens; Adiopodoumé, 6-23.III.77, I. Löbl, 1, specimen; Man, Cascade near Man, 9.III.77, I. Löbl, 30 specimens.

Distribution: Angola, Ghana, Zaire, Ivory Coast (patr. n.).

***Synchita impressa* Wollaston, 1867**

Material: Man, Cascade near Man, 9.III.77, I. Löbl, 2 specimens.

Distribution: Cape Verde Is., Tanganyika, Zaire, Ghana, Ivory Coast (patr. n.).

***Synchita fairmairei* Grouvelle, 1899**

Material: Adiopodoumé, 3-9.III.77, I. Löbl, 1 specimen; Man, station ORSTOM near Man, 8-10.III.77, light-trap I. Löbl, 1 specimen.

Distribution: Zanzibar, Tanganyika, Cameroon, S. Rhodesia, Ghana, Ivory Coast (patr. n.), Zaire.

**Synchita** sp.

Material: Adiopodoumé, 20.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Note: probably a new species but its identity must be confirmed on larger material.

**Microprius confusus** Grouvelle, 1908

Material: Man, 3 km west de Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 1 specimen; Adiopodoumé, 10.23.III.77., I. Löbl, 9 specimens.

Distribution: Tanganyika, S. Rhodesia, Cape Province, Angola, Uganda, Kenya, Cameroon, Sierra Leone, Nigeria, San Thomé, Ghana, Zaire, Ivory Coast (patr. n.).

**Microprius mirabilis** sp. n. (Figs. 4-6)

Body dark-fuscous with explanate lateral sides of pronotum more or less testaceous.

Head: anterior clypeal margin straight medially with large lateral denticles (fig. 4), surface with shallow tubercles, each tubercle slightly smaller than facets of eyes, 1-2 diameters apart; granules of frons and vertex similar to those of clypeus, somewhat larger, 2-3 diameters apart, arranged in vague pattern involving interconnected polygons; antenna 11-segmented (fig. 5).

Pronotum transverse (25-40); anterior margin rounded medially, not bordered; anterior angles strongly prominent, acute, posterior ones nearly rectangular; lateral

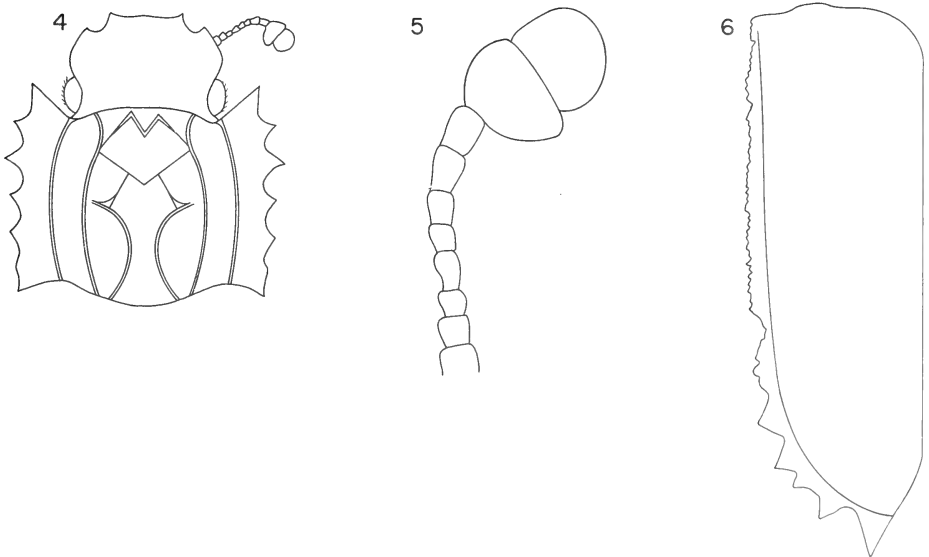


FIG. 4-6.

*Microprius mirabilis* sp. n., 4: head; 5: antenna; 6: elytra.

borders widely explanate, dentate; disk with well developed carinae (fig. 4), intervals between carinae with shallow close-set tubercles.

Elytra as broad as pronotum, nearly  $1.5 \times$  as long as wide, parallelsided in basal two-thirds, narrowing apically; lateral borders widely explanate, strongly dentate in apical third, apicosutural angle produced; each elytron with 4 strongly raised carinae, carina I raised from base to apex, carina II, III developed from base and ending apically at about one-sixth from apex, carina IV beginning just behind shoulders, increasing in prominence and forming explanate apical margin of elytron; striae between carinae punctured, punctures coarse, 1,5 diameter apart.

Ventral side: sternum and ventrites coarsely, densely tuberculate; femoral lines absent.

Length 2.8 mm, width 1.5 mm.

Material: Holotype (sex not determined) Adiopodoumé, 3-9.III.77, I. Löbl.

Comparative notes: The strongly dentate pronotal and elytral borders distinguishes this species from all known species of *Microprius*.

#### **Bitoma lyctiformis** Wollaston, 1867

Material: Parc du Banco, 12, 18.III.77, I. Löbl, 3 specimens; Adiopodoumé, 4, 18-23.III.77, light-trap, I. Löbl, 3 specimens.

Distribution: Tanganyika, Angola, Nigeria, Cameroon, Sierra Leone, Zanzibar, Cape Verde Is., Spanish Guinea, Zaire, Ghana, Ivory Coast (patr. n.).

#### **Lasconotus tuberculifrons** (Pope, 1953)

Material: Parc du Banco, 19.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Distribution: Zaire (Yangambi), Ivory Coast (patr. n.).

#### **Emilka** gen. n.

Gender — feminine.

Type-species: *E. rotundata* sp. n.

This genus belongs to the Synchronitini and is habitually very closely related to *Colobicus* Latr. From this genus it differs in having antennae with segment III only slightly longer than wide, well developed femoral lines on metasternum and shortly pubescent eyes.

Body broadly-oval, convex, moderately shining; dorsal surface with short, squamiform setae.

Head transverse; eyes large, coarsely faceted, shortly pubescent; antenna 11-segmented with 2-segmented club, segment III only slightly longer than wide, as long as segment IV.

Pronotum strongly transverse, convex; lateral sides widely explanate; pronotal base entirely bordered.

Scutellum rounded, smooth.

Elytra broad, convex; each elytron with 9 rows of striae punctures; intervals flat, wide, each with a row of short, squamiform setae.

Ventral side: antennal grooves long, reaching about to level of hind borders of eyes; procoxal cavities nearly closed behind; prosternal process wide, flat, widened apically; metasternum with fully developed femoral lines; ventrite I with lines short, indistinct.

Legs: protibia without apical tooth; tarsi 4-segmented.

***Emilka rotundata* sp. n. (Figs. 7-8)**

Body broadly-oval, dark-fuscos to nearly black, borders of pronotum and elytra, legs and antennae testaceous.

Head transverse; anterior clypeal margin scarcely emarginate medially, surface flat, sparsely punctured, setigerous punctures of various sizes, 1-2 diameters apart;

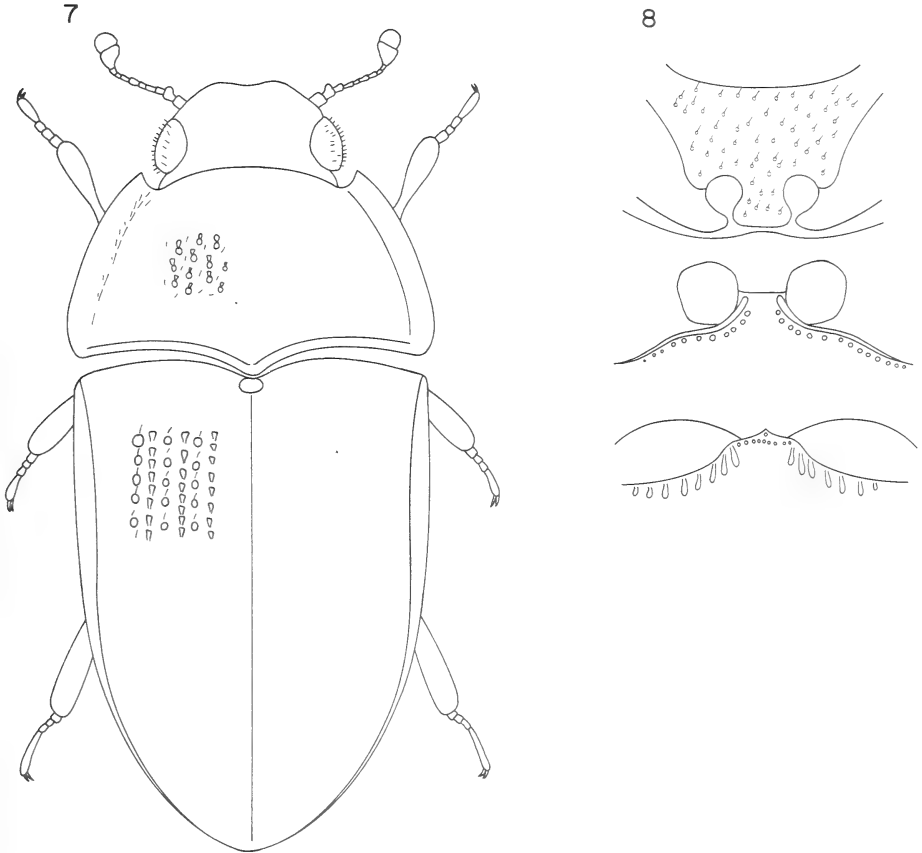


FIG. 7, 8.

*Emilka rotundata*, gen. sp. n., 7: dorsal view; 8: sternum.

frons and vertex slightly convex, finely granulose and setose; setae of two sizes, partly large and wide, distinctly squamiform, and between them others smaller and much slender; eyes large, coarsely faceted, shortly pubescent; antenna 11-segmented with 2-segmented club, segment III slightly longer than wide, as long as segment IV (fig. 7).

Pronotum strongly transverse (47: 90), widest at base, narrowed at anterior margin; anterior margin sinuate laterally, not bordered; anterior angles prominent, acute;

lateral margin arcuate, not dentate, with short, squamiform setae; pronotal base produced medially near scutellum, scarcely sinuate laterally, entirely bordered; disk convex, sculptured as vertex but with slightly larger granules separated by 1-2 diameters, each granule with squamiform setae, spaces between granules with short, semirecumbent darker setae.

Scutellum transverse, rounded, smooth.

Elytra oval (120:100), widest at middle; each elytron with 9 rows of striae punctures (punctures larger in lateral rows than in median rows), striae punctures separated longitudinally by 1-1.5 diameter, interspaces with short, narrow, dark setae; intervals wide, each with a row of squamiform, recumbent setae.

Sternum: fig. 8.

Length 4.1 mm, width 2.5 mm.

Material: Holotype, Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl.

Paratypes: same data as holotype, 2 specimens.

## TEREDINI

### *Teredomorphus glaber* (Kraatz, 1895)

Material: Parc du Banco, 5.III.77, I. Löbl, 5 specimens.

Distribution: Ghana, Cameroon, Zaire, Ivory Coast (patr. n.).

### *Teredomorphus rufipes* (Kraatz, 1895)

Material: Parc du Banco, 5, 18-19.III.77, I. Löbl, 156 specimens; Adiopodoumé 10-14.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Distribution: Togo, Cameroon, Ghana, Ivory Coast (patr. n.), Zaire.

### *Teredolaemus heinzei* nom. nov.

*Teredolaemus pilosus* Heinze, 1943: 99, *nec* Hinton, 1941: 136.

Material: Parc du Banco, 18.III.77, I. Löbl, 2 specimens; Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 5 specimens; Adiopodoumé, 6.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Distribution: Abyssinia, Zaire, Ghana, Ivory Coast (patr. n.)

Note: the name *Teredolaemus pilosus* Heinze is preoccupied by *T. pilosus* Hinton, therefore the new name *T. heinzei* is here proposed for the HEINZE's species.

## BOTHRIDERINI

### *Shekarus ornatus* Pope, 1961

Material: Adiopodoumé, 4, 6, 20.III.77, I. Löbl, 14 specimens; Parc du Banco, 5.III.77, I. Löbl, 2 specimens; Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 2 specimens.

Distribution: Ghana, Zaire, Tanganyika, Ivory Coast (patr. n.).



**Machlotes angustatus** Grouvelle, 1914

Material: Man 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Distribution: Cameroon, Ghana, Nigeria, Angola, Uganda, Tanganyika, Zaire, Ivory Coast (patr. n.).

**Machlotes mayumbe** Malkin, 1953

Material: Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Distribution: Zaire, Ivory Coast (patr. n.).

**Machlotes houkae** Malkin, 1953

Material: Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Distribution: Kenya, Tanganyika, Ivory Coast (patr. n.).

**Cosmothorax conradti** Kraatz, 1895

Material: Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

Distribution: N. W. Rhodesia, Angola, Zaire, Tanganyika, Ivory Coast (patr. n.).

**Pseudobothrideres addendus** sp. n.

This species is very similar to *P. conradsi* Pope in having pronotum finely punctured and elytral intervals III and V not joined at base. From that species, *P. addendus* may be separated by the following characters: anterior margin of median pronotal tubercle more oval and distinctly emarginate (rounded in *conradsi*), strongly raised sutural interval, and apically joined intervals IV and V.

Others characters as in *P. conradsi* Pope (POPE 1959: 147, fig. 5).

Length 3.25-5.1 mm, width 1.3-1.8 mm.

Material: Holotype, Upper Volta, Ouagadougou, II.71, P. C. Fernandez (Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgium).

Paratypes: Ivory Coast, Abengourou, ex coll. Breuning, 3 specimens (MRAC, Tervuren); Man, 3 km west Sangouiné, 10.III.77, I. Löbl, 2 specimens.

## PYCNOMERINI

**Pycnomerus** sp.

Material: Adiopodoumé, 4.III.77, I. Löbl, 1 specimen.

## REFERENCES

- BROWNE, F. G. 1962. *Sosylus spectabilis* Grouvelle (Coleoptera, Colydiidae), a predator and parasite of African ambrosia beetles. *5th Rep. W. Afr. Timb. Borer. Res. Unit.*, 1961-1962: 91-96.
- DAJOZ, R. 1977. Coléoptères Colydiidae et Anommataidae. In: Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, Vol. 8, III + 280 pp, 215 figs. *Masson, Paris*.
- ERICHSON, W. F. 1845. Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Coleoptera, III: 1-320. *Berlin*.
- HEINZE, E. 1943. Studien zur Kenntnis der Tribus Deretaphrini und deren Stellung im System (Colydiidae.). *Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer* (3/4) 39: 85-93, 97-124.
- HINTON, H. E. 1941. A new *Teredolaemus* from New Britain (Coleoptera, Colydiidae). *Entomologist* 1941: 136-137.
- POPE, R. D. 1955. Part LVIII. Coleoptera Colydiidae. *Annls Mus. r. Congo belge, Sér. 8<sup>o</sup>, Zool.*, 40: 142-152.
- 1959. Coleoptera Colydiidae in: *S. Afr. Anim. Life* 6: 137-149.
- 1961. Colydiidae (Coleoptera Clavicornia) in: *Explor. Parc natn. Garamba*, fasc 25, 115 pp, 38 figs.
- ROBERTS, H. 1968. Notes on the biology of ambrosia beetles of the genus *Trachyostus* Schedl (Coleoptera: Platypodidae) in West Africa. *Bull. ent. Res.* 58: 325-352.
- 1969. A note on the Nigerian species of the genus *Sosylus* Erichson (Col. Colydiidae) parasites and predators of ambrosia beetles. *J. nat. Hist.* 3: 85-91.
- SEIDLITZ, G. 1888. Fauna Baltica. Die Käfer (Coleoptera) der deutschen Ostseeprovinzen Russlands 2. Aufl. 3. Lief. pp. 49-80, 225-336. *Königsberg*.
-

# Cichlid fishes from the La Plata basin. Part III. The *Crenicichla lepidota* species group (Teleostei: Cichlidae)

by

Sven O. KULLANDER \*

With 12 figures

## ABSTRACT

**Cichlid fishes from the La Plata basin. Part III. The *Crenicichla lepidota* species group (Teleostei: Cichlidae).** — A taxonomic study of large-scaled *Crenicichla* from the Paraguay and Paraná river drainages, shows the existence of two species: *Crenicichla lepidota* Heckel, in the Paraguay and Alto Paraná systems, and *C. britskii* n. sp., in the Paraná superior system. Three populations of *C. lepidota* are recognized, one in the Paraguay system, and two in the Alto Paraná system, differing chiefly in meristics. An additional population of *C. lepidota* is found in tributaries of the Lagoa dos Patos in southern Brazil. *Crenicichla lepidota*, *C. britskii*, *C. brasiliensis* (Bloch) (northeast Brazil), and an undescribed species in the São Francisco drainage system, form the *C. lepidota* species group, probably close to *C. saxatilis* auctt. and similar forms in northern South America, but phenetically distinct from all other *Crenicichla* species.

## INTRODUCTION

The genus *Crenicichla* was first recognized as such by HECKEL (1840), although already pre-Linnean authors (GRONOVIVS 1756, LINNAEUS 1754, MARCGRAVIUS 1648) described and figured species of this genus. The habitus is generally more or less pike-like (LADIGES 1938), with elongate body and prominent jaws. Characteristic of most species is small scales and serrated preoperculum. The distinction versus the more stout-bodied and broad-snouted *Batrachops* Heckel, is not clear, and some authors (e.g. HASEMAN 1911, PELLEGRIN 1904) have united the genera. On the other hand, there

---

\* Swedish Museum of Natural History, Section for Vertebrate Zoology, S-104 05 Stockholm, Sweden.

appears to be considerable diversification within *Crenicichla* in the strict sense, and considering that the revisions made (PELLEGRIN 1904; REGAN 1905, 1913) were based on a very meagre material, the genus may be little more than a catch-all taxon for the more elongate pike-like South-American cichlids. The species level taxonomy is unclear, but about 30 valid (or not yet invalidated) species may be encountered in the literature. The genus ranges over most of South America east of the Andes, southwards even into Patagonia (KULLANDER 1981*b*), but ranges of particular species are little known.

The Zoological Expedition of the MHNG to Paraguay, 1979, collected a few series of *Crenicichla* in the Paraguay and Alto Paraná drainages, and they provide the basis for the present paper. Additional material comes from collections made by C. Dlouhy in the Alto Paraná in 1980, by myself in the Paraná superior in the same year, and from studies on MZUSP and NRM material.

Because species level taxonomy is somewhat confused and misidentifications common, it is difficult to get a clear idea of which *Crenicichla* species are present in the La Plata basin. It appears, however, partly as a consequence of the present study, that three assemblages of species are encountered, viz. *C. lepidota* like species (two, maybe more), *C. lacustris* like species (*C. niederleini* (Holmberg) in the Alto Paraná, *C. vittata* Heckel in the Paraguay, *C. lacustris* (Castelnau) in the coastal regions, *C. haroldoi* Luengo & Britski, *C. jaguarensis* Haseman, and *C. jupiaensis* Britski & Luengo in the Paraná superior, maybe additional forms in the Uruguay and Paraná inferior systems), and *C. lenticulata* Heckel (representing the principally Amazonian, small-scaled forms in the upper Paraguay system). I have recently given a redescription of *C. niederleini* (KULLANDER 1981*a*), and also discussed some aspects of the *C. lacustris* group (KULLANDER 1981*b*). Below, attention is given to the *C. lepidota* group.

## METHODS

The terminology employed in the colour descriptions, is adapted from that used in my *Apistogramma* papers (KULLANDER 1979, 1980*a*). The preorbital stripe runs between the upper lip and the eye; the suborbital stripe (or spot) runs from the lower margin of the orbit obliquely ventrad and caudad; the postorbital stripe runs from the orbit caudad, and may be continued by a lateral band along the flank; the (vertical) bars are those cross-bands that are found on the sides of the body. The caudal spot is a small, more or less round spot on the dorsal lobe of the caudal fin, slightly behind the base of the fin. Other terms, e.g. humeral (shoulder) blotch (spot), flank blotches (spots), caudal spots (plural), anal and dorsal spots, are of a casual nature.

Measurements and counts are taken as described in KULLANDER (1979, 1980*a*, 1980*b*), except that the squ.tr. count includes the lateral line scale and represents the number of scales between the anal fin origin and the dorsal fin. The squ.long. count expresses the number of scales in the series above the lower lateral line, and is thus different from REGAN's (1905, 1913) count above or below the (upper) lateral line.

For testing differences between *C. lepidota* samples (p. 637), I employed the Mann-Whitney non-parametric rank test, as described by ZAR (1974).

Abbreviations employed include BMNH (British Museum (Natural History)), MHNG (Muséum d'Histoire naturelle, Genève), MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), NMW (Naturhistorisches Museum, Wien), and NRM (Swedish Museum of Natural History, Stockholm) for museums, and CP (caudal peduncle), CP/CP (caudal peduncle length as per cent of caudal peduncle depth), SL (standard length), and TL (total length), for measurements.

## ACKNOWLEDGEMENTS

I am most grateful to the following persons who contributed with their time and efforts: Dr Volker Mahnert, MHNG (specimens), Dr Heraldo Britski, MZUSP (hospitality), Mr Harald Ahnelt, NMW (notes on NMW material), Mr Valdener Garutti, São José do Rio Preto (collecting), Mrs Anita Hogeborn (photos, Figs. 1, 2, 4, 7, 8), and Mrs Britt-Marie Lindkvist (typing). Travel grants were received from the Helge Ax:son Johnson Foundation, C. F. Liljevalch Jr travel grants (University of Stockholm), Yngve Sjöstedt's Travel Fund, and J. A. Ahlstrand's Fund (Royal Swedish Academy of Sciences).

**Crenicichla lepidota** Heckel, 1840 (Figs. 1-5)

## ANTECEDENTIA

*Literature.* I refrain from giving a formal species bibliography here, since so much is still unclear concerning this species. A few comments on the literature may be warranted, though.

HECKEL (1840) described *Crenicichla lepidota* from a specimen collected by J. Natterer in the Rio Guaporé. There are but few later collections in the Bolivian Amazonas drainage, principally those of HASEMAN (1911, São Antonio de Guaporé; Bastos; San Joaquin) and PEARSON (1925, Lake Rogoagua; *C. saxatilis* from Huachi, Reyes, Cachuela Esperanza, Ixiamas, Popoi River, Rio Iniqui, may be *C. lepidota* as well). STEINDACHNER (1874) reexamined Natterer's collections and found in them *C. lepidota* also from the Paraguay system. Later records of *C. lepidota* are predominantly from the Paraguay drainage system. The distinction versus *C. saxatilis* (Linnaeus) has never been clear and for this reason also that name is employed, e.g. by BOULENGER (1895a, b, 1898, 1900) and DEVINCENZI (1924, 1939). RIBEIRO (1918) proposed the combination *C. saxatilis* var. *lepidota*. Records of *C. lepidota* (or *C. saxatilis*) in the La Plata drainage system range throughout the Paraguay system, close to the Rio Paraguay (e.g. BOULENGER, *op. cit.*, FOWLER 1932, EIGENMANN & KENNEDY 1903, EIGENMANN *et al.* 1907, HASEMAN 1911 (Puerto Suarez; Sapucay; São Luiz de Cáceres; Arequa; Asuncion; Urucum Mts.; San Francisco; Campos Alegre; Corumba)). But there are also some extreme localities to the west (BOULENGER 1897, San Lorenzo, Prov. Juguy (*sic*), Argentina; RINGUELET *et al.* 1967, Luna Muerta, Hickman, Salta), and some authors record *C. saxatilis* or *C. lepidota* from the lower Alto Paraná and Paraná medio (e.g. BONETTO *et al.* 1978, RINGUELET *et al.* 1967), the Uruguay system (e.g. HASEMAN 1911 (Cacequy; Uruguayana)) or Rio Grande do Sul in Brazil (Lagoa dos Patos basin; e.g. HENSEL 1870, COPE 1894, HASEMAN 1911 (Rio Jacuhy; Porto Alegre)). To the northeast there are records from the Rio Tietê (HASEMAN 1911, Salto das Cruzes), São Francisco and nearby drainages (HASEMAN 1911 (Santa Rita, Rio Preto; Joazeiro; Rio Itapicurú; Cidade da Barra; Rio Zinga; Rio Paqui; Queimadas; Propria; Boqueirão)), and even further north, from near Natal (STARKS 1913, Lake Papary, Lake Extremoz and Ceara Mirim).

*Present report.* Examination of the MHNG 1979 material (MHNG 2027.99-100, 2028.1-47, NRM A80-3001) in early 1980 brought the following results: There was no noteworthy variation in external qualitative characters between samples from different localities insofar as the otherwise poor condition of one sample (MHNG 2028.40-47, Itabó Guazú) allowed comparison. However, there was a striking variation in coloration

and body shape associated with sex and reproductive stages, presumably of considerable taxonomic as well as biological significance. A routine series of measurements and counts proved interesting because it showed that the pooled Paraguay system material and the two Alto Paraná series (Rio Acaray and Arroyo Itabó Guazú) differed considerably from each other. The Itabó Guazú form was characterized by statistically significant higher *sq. long.* and dorsal spine counts, and narrower caudal peduncle. The Acaray form was intermediate, but not well separated from the Paraguay form statistically. The taxonomic consequences of this situation were not apparent. Complications were provided by literature data showing the distribution of an apparently very variable species to be considerably greater than the area from which my material came. Descriptions of *Crenicichla* material in literature are generally based on very few specimens, so I found it difficult to assess the significance of the observed meristic and morphometric variation on the basis of available material and literature only.

It only appeared quite possible that the differences in meristic characters between the three forms might be due to environmental influence, and that the extensive ranges in *e.g.* *sq. long.* counts were remarkable. The caudal peduncle proportion is a character given much consideration in cichlid taxonomy, and it is natural that it would attract attention; however, considering the intermediate condition in the Acaray form, it appeared that it might as well reflect only population differences on an environmental gradient, be they intra- or interspecific. Further, considering the absence of any detectable differences in qualitative characters, it appeared difficult to give much dignity to the observed quantitative differences, except for characterization of populations, or maybe just local samples. Additional material from the Acaray, and from the Brazilian Paraguay system, was examined as it became available, with the intention of resolving the problem of the significance of the variation observed in the first material. I then concentrated on the *sq. long.* and dorsal fin counts, which can be made rapidly and show a high degree of repeatability even between different workers. I also had opportunity to examine *C. lepidota* like material from other river systems, which added to the understanding of the problem. The initial results were confirmed by the complementary material; there are distinct populations. It showed also, I believe, that *C. lepidota* is a rather plastic species; that the differences observed between Alto Paraná and Paraguay system samples cannot be used to distinguish species, although it is still possible that the Itabó Guazú form is specifically distinct. The complementary material also provided reason for considering a much more restricted geographical range for *C. lepidota* than literature indicates.

The present description of *C. lepidota* is characterized by the comparison of the different samples available, grouped according to geographical provenance and characteristics. These groups are termed Paraguay, Acaray and Itabó Guazú. Most of the description is devoted to the Paraguayan material of 1979, which is abundantly represented. Some parts of the presumed range of *C. lepidota* are not represented in my material, and thus not covered in the description below. An extralimital population (Lagoa dos Patos) is discussed later in this paper (p. 649).

#### PARAGUAY MATERIAL

Included are thirty-five specimens from the republic of Paraguay (MHNG and NRM material listed on p. 656) and forty-five specimens from Brazil (MZUSP material listed on p. 656). The description was made on the basis of study of the MHNG + NRM material only; the Brazilian material examined chiefly for selected counts.

*Description* (based primarily on two specimens, MHNG 2028.1-26, 106.1 (male) and 88.4 (female) mm SL). Elongate, moderately compressed laterally. Abdomen pouch-like in gravid females; in others depth of trunk portion rather uniform. Snout moderately pointed. Mouth large; lower jaw slightly projecting before upper; articulation below posterior part of orbit. Tip of maxilla slightly exposed, reaching to below anterior third or orbit. Premaxillary processes reaching to above middle of orbit. Lips moderately wide. Cephalic lateralis pores as shown in Fig. 12. Nostril halfway between tip of upper lip and center of orbit.

Scales cycloid predorsally and anteriorly on back above upper lateral line, just behind and on pectoral axilla, on chest, throat and just behind ventral fin bases on belly; all other body scales ctenoid, except that belly pouch scales cycloid in female. Squ.long. 34-45. Head scales all cycloid and small; on most of cheek, operculum, and suboperculum; two dorsocaudal scales on interoperculum; preoperculum and dorsocaudal cutaneous projection of gill-cover naked. Lateral line scales slightly smaller, equal or slightly larger than adjacent scales; two tubed scales continuing lower lateral line on caudal fin. Less than half of caudal fin scaled; basal scales ctenoid, distal cycloid. Preopercular serrations well developed.

Dorsal fin origin above posterior edge of operculum; spines increasing in length to last, but little from about 7th; lappets rather long, pointed; soft portion pointed, 9th ray produced, reaching beyond middle or even end of caudal fin (adult males), pointed, not produced, to one-third of caudal fin (adult females), or to just behind caudal fin base (young). Soft anal fin similar, not produced, to one-fourth of caudal fin or shorter. D XVI.15, XVII.12-15, XVIII.13-14, XIX.13; spines 16-19,  $\bar{x} = 17.2 \pm 0.06$ ; D<sub>tot</sub> 29-32,  $\bar{x} = 30.9 \pm 0.09$  (see also Table 2). A. III.8 (1), III.9 (24), III.10 (9); A<sub>tot</sub> 11-13,  $\bar{x} = 12.3 \pm 0.09$  (MHNG & NRM material). Caudal fin rounded, tending to sublanceolate. One male, 96.8 mm SL (MHNG 2028.1-26), with 8th caudal ray produced (TL 125.9 mm, prolongation 15.5 mm). Pectoral fin symmetrical, rounded, reaching halfway to first or second anal ray. Ventral fin pointed, first and second rays equal in length or second slightly longer; reaching halfway to first to third anal spine.

Teeth in (2)3-4 series anteriorly in each jaw, pointed, slightly recurved, outer fixed, inner depressible.

Ovaries in a gravid female (76.9 mm) paired, the left one about 20 mm long, the right one about 22 mm long (slightly injured), voluminous and somewhat irregular in shape. Eggs elliptic, yellowish, tightly packed, length about 2.1 mm; between them large amounts of very small globular structures.

*Coloration*. Three colour phases are recognized, (1) Non-breeding, as seen in young, and in slender females, (2) breeding females, with well-rounded bellies, and (3) breeding males, as seen in the largest males.

Non-breeding (description chiefly from a female, MHNG 2027.99-100, but valid for all juveniles and non-breeding adults): Greyish, countershaded; abdomen, throat, chest, ventral parts of head white; back greyish, gradually paler ventrally. Forehead and dorsal part of snout greyish. Operculum lead grey, lateral parts of head otherwise greyish white. Brownish stripe between mouth and orbit (preorbital stripe), almost straight horizontal, below nostril, narrower than pupil. Below posterior portion of orbit wedge-shaped, caudoventrally directed short stripe across the upper part of the cheek (suborbital stripe). Brownish black stripe from orbit to caudal edge of operculum, of pupil width initially, widening caudalwards (postorbital stripe); distinct pale zone bordering dorsally. Shoulder blotch about size of orbit plus diffuse partial light border just behind gill-cover, below and on, very little above lateral line. Pocket under pectoral axilla black, pigmentation extended onto pectoral girdle under dorsal projection of gill-cover (pectoral spot). Below

dorsal fin 7 or possibly 8 (one below dorsal fin origin dubious) very weak greyish lateral bars extending ventrally to lateral horizontal band; partly with pale spots along middle part. Another bar on dorsal part of caudal peduncle. A similarly colored diffuse horizontal band continues the postorbital stripe to caudal fin, on and above lower lateral

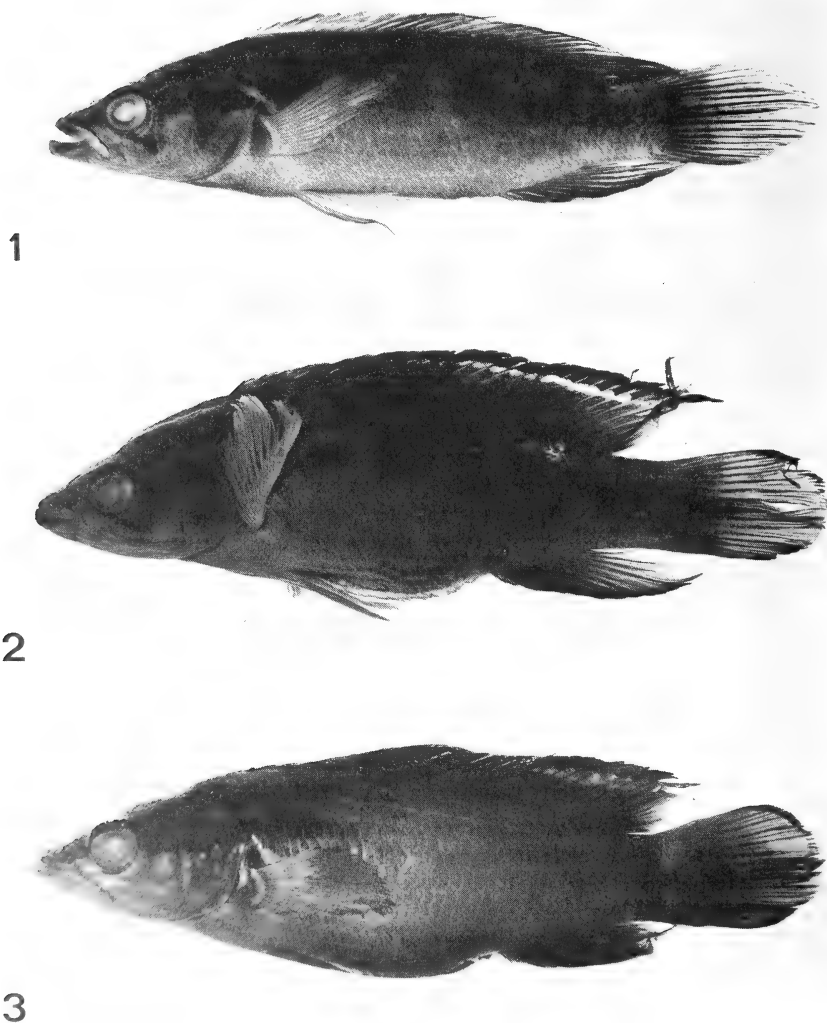


FIG. 1-3.

Fig. 1. *Crenicichla lepidota* Paraguay. Adult male, 91.0 mm SL, from Arroyo Tagatya-Mi (NRM A80-3001). Photo A. Hogeborn. — Fig. 2. *Crenicichla lepidota* Paraguay. Breeding female, 76.9 mm SL, from Arroyo Tagatya-Mi (NRM A80-3001). Photo A. Hogeborn. — Fig. 3. *Crenicichla lepidota* Paraguay. Breeding female, 88.4 mm SL, from Arroyo Tagatya-Mi (MHNG 2028.1-26).



line, about two scales wide, edges unsharp. Lateral lines appearing like pale stitches. Dorsal fin pale greyish, without apparent colour zones. On soft part irregularly arranged pale spots. Anal fin greyish, darker marginally; about four spot-series over terminal rays. Caudal fin greyish, with pale submarginal zone, blackish distal edge and scattered darker spots over middle part. Proximally on dorsal lobe a black, pale-ringed spot; diameter with pale ring less than that of orbit. Ventral fins white.

Breeding females: Dark, blackish grey, slightly paler on chest. Seven to 10 vertical bars below dorsal fin and a horizontal band variously distinct, more apparent in more slender specimens. Shoulder blotch larger than orbit, just below or extending slightly above upper lateral line, not ocellated. Lateral lines not distinctly light-coloured. Head stripes and pectoral spot as in non-breeding specimens. Caudal fin ocellus only indicated in some specimens; caudal fin base otherwise generally dark or with a continuation of the horizontal body band. Dorsal fin blackish to dark grey; at least on soft part, but also commonly far forwards on spinous part, a pale inframarginal band consisting of more or less confluent colourless spots, one on each membrane; distally coloured like proximally, but ultimate margin deep black; no other spots on fins. Anal fin blackish grey. Caudal fin blackish grey, corner of each lobe with more or less pronounced black edge. Ventral fins pale greyish.

Breeding males: Dark, but not almost black as breeding females. Vertical and horizontal bands of flank distinct or vanishing in the dark general colour. Countershading indicated but lower regions still dark. Head stripes and shoulder blotch like in breeding females; suborbital stripe sometimes connected with preorbital stripe along margin of orbit. Lateral lines more or less light. Unpaired fins blackish grey. Dorsal fin without pale inframarginal stripe, but with more or less distinct spots on soft part; anal fin similar. Unocellated dark spot on caudal fin usually distinguishable; fin margin not darkened; about 8 vertical dark spot-series across middle portion more or less distinct. Ventral fins pale greyish.

*Determination.* The Paraguay system material agrees well with HECKEL's (1840) original description of *C. lepidota*, based on a single specimen from the Rio Guaporé with D. XVI.15, A. III.10, squ.long. 44, L1 23/10. STEINDACHNER (1874) redescribed Heckel's specimen together with remaining Natterer material of the same species from the Rios Paraguay and Guaporé. He recorded a variation in counts of D.XVI-XVIII. 14-16, A.III.9-10, squ.long. 41-45, L1 21-24/7-10, squ.tr. 3½/10-11. STEINDACHNER also mentioned filamentously prolonged soft dorsal and anal fins, reaching almost to the end of the caudal fin, as a male characteristic. Other reports of *C. saxatilis* or *C. lepidota* from the Paraguay system are commonly not accompanied by descriptive data, but to the extent that they are, these are in agreement with those of the present material. I see no reason to hesitate in assigning the present material to a species originally described from the Amazonas drainage, although, in view of the variation found in La Plata basin material and the recognizal of similar species in other river systems, the present report suffers somewhat from the lack of comparative data on Amazonian material.

#### ACARAY MATERIAL

Included are nine specimens, MHNG 2028.31-39, 44.8-87.5 mm, fifteen specimens, MHNG 2061.90-100, 2062.1-3, NRM unreg., 50.9-130.9 mm, and fourteen specimens, MHNG 2088.38-51, 57.5-90.5 mm.

The smaller series agrees well with the Paraguayan material, i.e. there are no apparent differences in qualitative characters examined or in colour pattern. The 44.8, 64.5, and

62.5 mm specimens are young with the non-breeding coloration described above, including spotted unpaired fins and distinct shoulder and caudal ocelli. The remainder are apparently females, without fin spots except for the unocellated caudal spot. The dorsal fin is uniform in two specimens, both slender, but with a pale inframarginal stripe in four specimens, three of which have rounded bellies. Neither coloration nor shape suggest that these females are in the very advanced reproductive state of most of the Tagatya-Mi specimens.

The specimens in the largest series show non-breeding coloration, but a lateral band is not clearly expressed, and the caudal ocellus is occasionally not apparent. There are

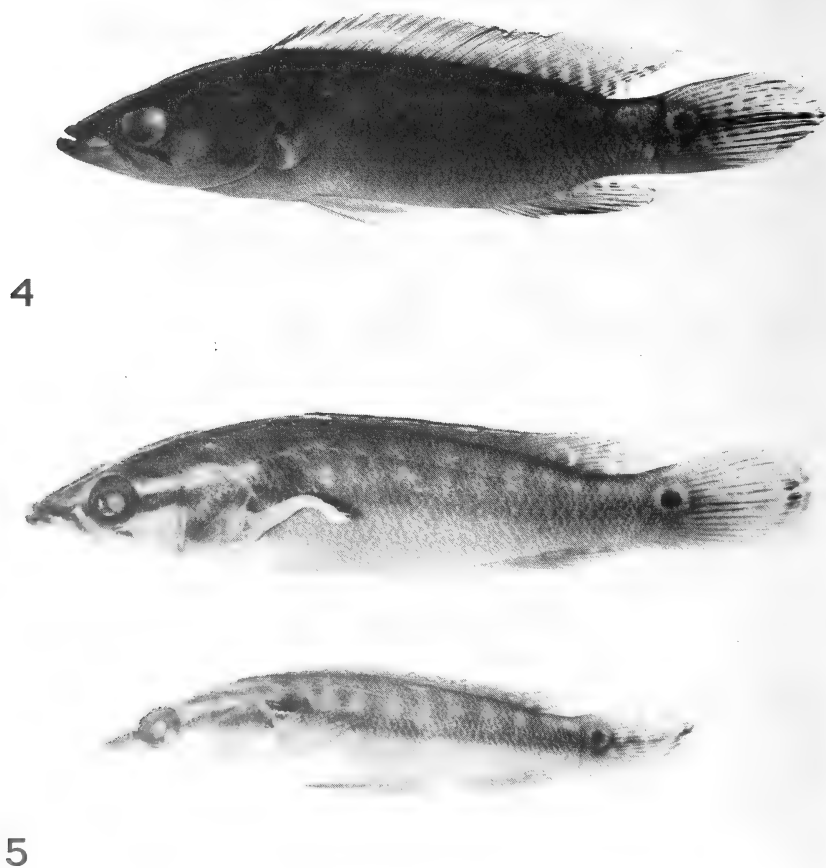


FIG. 4-5.

Fig. 4. *Crenicichla lepidota* Acaray. Probably a male, 75.5 mm SL, from the Acaray barrage lake (MHNG 2061.90-100, 2062.1-3). Photo A. Hogeborn. — Fig. 5. *Crenicichla lepidota* Itabó Guazú. Two young specimens, 63.3 (upper) and 49.7 (lower) mm SL, from Arroyo Itabó Guazú (MHNG 2028.40-47).

no particularly dark specimens or any with pronounced belly region. The males have spotted unpaired fins, the females almost immaculate dorsal and anal fins. In the females there is but a vaguely indicated zonation of the dorsal fin.

Amongst the fourteen MHNG 2088.38-51 specimens, are a few more or less dark females, but none gravid. One of them (70.7 mm) has blackish fins, the caudal fin black-seamed with pale submarginal zone, the dorsal fin with narrow black margin and light inframarginal band posteriorly, pale lappets anteriorly.

There are no apparent differences from the Paraguayan material in coloration or in other qualitative characters. D. XVI.15, XVII.14-16, XVIII.13-14; D spines 16-18,  $\bar{x} = 17.3 \pm 0.09$ ;  $D_{\text{tot}}$  31-33,  $\bar{x} = 31.6 \pm 0.09$  (see also Table 5). A. III.9 (3), III.10 (6), in MHNG 2028.31-39 (see also Table 1).

#### ITABÓ GUAZÚ MATERIAL

The Itabó Guazú material (MHNG 2028.40-47, eight specimens, 49.7-112.5 mm SL) is similar to the Paraguayan material, but unfortunately it is in a rather poor condition, except for two young specimens, 49.7 and 63.3 mm SL. In the others, the coloration is largely lost, faded to a pale, whitish principal colour. The scales are also lost to a great extent, so scale counts are partly from counting scale pockets. All specimens are slender. In the largest specimen there are five series of teeth anteriorly in the upper jaw, four in the lower, in the others three to four series in both jaws. The soft dorsal fin reaches at most to one-third of caudal fin; soft anal fin at most to slightly behind caudal fin base. Dorsal fin counts in Table 2;  $D_{\text{tot}}$  31-32,  $\bar{x} = 31.4 \pm 0.18$ , A. III.10 in all specimens. The 112.5 mm specimen is a female with immature ova contained in paired ovaries which are elongate, cucumber-shaped, but ventrally flattened, dorsally convex. The right ovary is 22.5 mm, the left ovary 20.5 mm long. The eggs are tightly packed, of irregular shapes, and about one millimeter in diameter. The 91.1 mm specimen is a male with long slender testes, the left one 21.4 mm, the right one 16.7 mm long. What remains of the coloration is in agreement with that of the Paraguayan *C. lepidota*. Only in the large female the dorsal fin pattern appears to present an important difference (*cf.* below).

The 49.7 and 63.3 mm specimens have the juvenile, non-breeding coloration described for *C. lepidota*. The shoulder ocellus reaches to slightly above the upper lateral line. There are 9 vertical bars below the dorsal fin, and also one before and one behind. The caudal fin ocellus is distinct. Dorsal, anal and caudal fins are spotted. The 112.5 and 91.1 mm specimens have a caudal spot lacking pale ring, and the distal edges of the caudal fin are dark. In the 91.1 mm specimen the unpaired fins are spotted. The female has a basically dark dorsal fin. Inframarginally is a paler zone containing a horizontal series of black spots, one on each membrane from about the middle of the spinous portion to the middle of the soft portion. The edge is black. Because of the condition of the specimen, it is not possible to decide on the exact nature of the coloration of the dorsal fin and hence I hesitate to put much emphasis on the apparent difference (see description of breeding female *C. lepidota* for comparison).

#### ANALYSIS OF SAMPLE CHARACTERISTICS

Reasons for distinguishing between the samples of *C. lepidota* from the Acaray, Itabó Guazú and Paraguay localities are given in the Antecedentia above (p. 629). It may itself be interesting to compare data of material from different river systems, in this case the Alto Paraná and the Paraguay. The Paraguayan population here recognized

has a somewhat vast geographic connotation compared to those called Acaray and Itabó Guazú. The Paraguayan population may be defended on the ground of assumed continuity only. It is important to note that possible continuity of the Alto Paraná

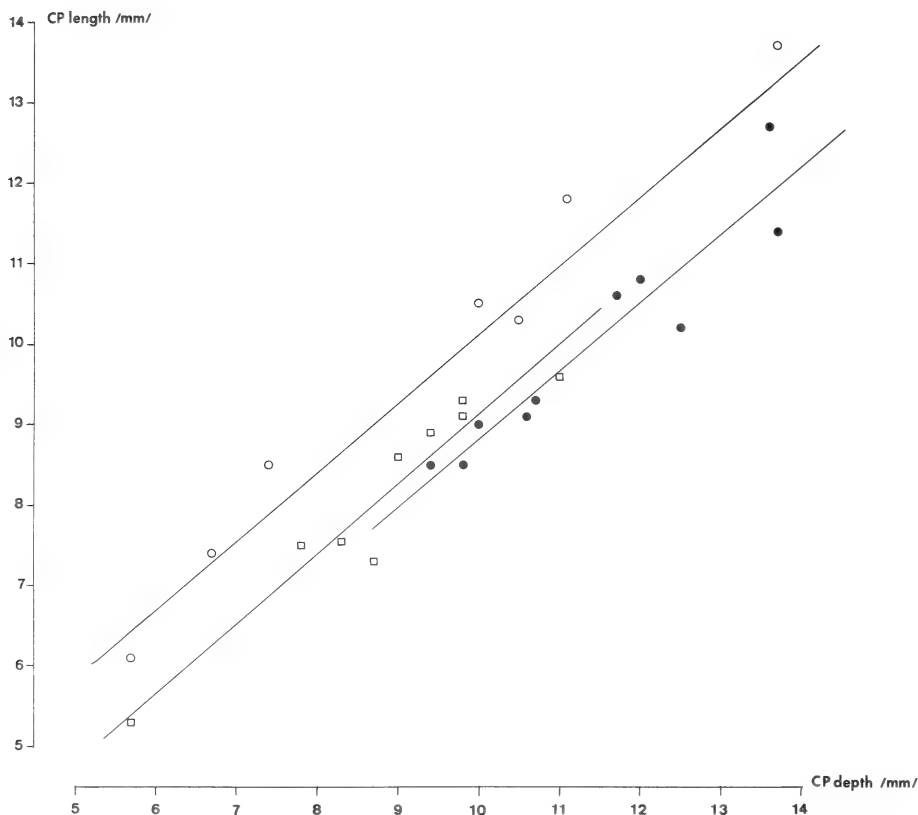


FIG. 6.

Scatter diagram, and linear regression of caudal peduncle length plotted against caudal peduncle depth in *Crenicichla lepidota* Paraguay (MHNG 2028.1-26, ten specimens, Tagatya-Mi; black circles;  $y = 0.41 + 0.84x$ ,  $r = 0.94$ ), *C. lepidota* Acaray (MHNG 2028.31-39; open squares;  $y = 0.48 + 0.87x$ ,  $r = 0.96$ ), and *C. lepidota* Itabó Guazú (MHNG 2028.40-47; open circles;  $y = 1.23 + 0.92x$ ,  $r = 0.99$ ).

populations with the Paraguayan emerges from the comparative study, so distinguishing these by reference to geographical situation only, appears a valid procedure.

*Qualitative characters.* As noted, there may be a trenchant character in the dorsal fin pattern in adult females of the Itabó Guazú and the Tagatya-Mi material, but it should be examined in better material from the Itabó Guazú. None of the females of the Acaray material has such a conspicuous spotting of the dorsal fin as have the breeding females of the Tagatya-Mi series; but because the development of the dorsal fin pattern

appears to be correlated with sexual maturity, it is evident that females in a more advanced reproductive stage are required for a conclusive comparison. Otherwise, qualitative characters offer no points of separation for any part of the *Crenicichla* material under consideration, except, to some extent, between specimens in different stages of reproductive maturity (slender to gravid females) or between sexes (males always slender and with prolonged unpaired fins).

*Morphometry and meristics.* Data from the three sample groups indicate distinctness particularly of the Itabó Guazú sample. The Acaray material is close to the Tagatya-Mi material. Tables 1-4 summarize the data under consideration. The morphometric data are more or less influenced by allometric growth and must be used with caution. Aside from the apparently narrower caudal peduncle in the Itabó Guazú material, the very short caudal fin in this series may be noted. The caudal peduncle depth: length ratio is characteristic of each sample recognized, although the difference is very small. In the meristics particularly the dorsal, squ.long, squ.tr. and  $L_2$  counts attract attention because of distinctly higher numbers in the Itabó Guazú material. Evidently, the Itabó Guazú material has, on the whole, more scales. To check the consistency of the difference in dorsal and squ.long. counts, counts were taken from all remaining specimens. In addition, a small number of specimens was radiographed in search for internal differences. Apparently, only vertebral counts offer any potentially interesting aspects, and they are discussed below. The CP ratios, dorsal, squ.long., and vertebral counts were subjected to the non-parametric Mann-Whitney rank test (ZAR 1974), and the results are illustrated in Table 5.

*Statistical analysis.* The morphometric and meristic data just considered are discussed below in the context of the statistical analysis (Table 5). Characters chosen for this analysis were, with the exception of the vertebral count, those that appeared, from raw data only, to distinguish one or more of the samples.

Caudal peduncle ratios (Tables 1 and 5, Fig. 6). Statistically significant differences were found between the Itabó Guazú and the other samples. The Itabó Guazú material is unique within the *lepidota* group in having, in average, a longer than deep caudal peduncle (*cf.* pp. 648 and 650), so some weight must be given to this circumstance, although it should be apparent that value intervals on a continuous scale are considered. With the data available, the Itabó Guazú sample has to be considered as distinct, but the intermediacy of Acaray values suggest that there may be a clinal series (*cf.* CP depth means in Table 1; regression lines of Fig. 6).

Dorsal fin counts (Tables 2 and 5). Whereas the Itabó Guazú specimens all have 18 spines, the other material shows a minor variation in spine number, ranging from 16 to 19. The Itabó Guazú material is clearly distinct statistically with regard to spine number. The Acaray material is distinguished by the total dorsal count from the Paraguay material; the range is nevertheless within that of the Paraguayan, and the situation goes back to the concentration of Paraguayan counts on XVII.14, whereas in the Acaray material XVIII.14 (modal) and XVII.14 are almost equally common. Looking at these figures (Table 2), it seems rather that we may have a bimodal Acaray population, what is interesting in view of the restricted range of values. The Acaray material is thus probably intermediate also in dorsal fin counts, even if it appears to have a higher mean total count.

Squ.long.counts (Tables 3 and 5). Characteristic of this count is the wide ranges within each group recognized in Table 3. There is a clear tendency towards central values in the Paraguay and Acaray material, but there are no decidedly central values at all

TABLE 1.

Morphometry and meristics of *Crenicichla lepidota* from the Paraguayan system (Tagatya-Mi, MHNG 2028.1-26, NRM A80-3001, 10 specimens), and the Alto Paraná system (Acaray, MHNG 2028.31-39, 9 specimens; Itabó Guazú, MHNG 2028.40-47, 8 specimens). Measurements are expressed as per cent of SL, except CP/CP, which is CP length as per cent of CP depth, and SL, which is in mm.

|                          | Itabó Guazú |                        |   | Acaray    |                        |   | Tagatya-Mi |                        |    |
|--------------------------|-------------|------------------------|---|-----------|------------------------|---|------------|------------------------|----|
|                          | Range       | $\bar{x} \pm s\bar{x}$ | n | Range     | $\bar{x} \pm s\bar{x}$ | n | Range      | $\bar{x} \pm s\bar{x}$ | n  |
|                          | SL          | 49.7-112.5             |   | 8         | 44.8-87.5              |   | 9          | 72.8-106.1             |    |
| Head length              | 30.9-32.8   | 31.9 ± 0.24            | 7 | 32.2-33.7 | 32.9 ± 0.17            | 9 | 31.0-32.4  | 31.5 ± 0.13            | 10 |
| Head depth               | 15.5-17.3   | 16.2 ± 0.21            | 8 | 16.8-18.3 | 17.6 ± 0.16            | 9 | 16.6-18.7  | 17.7 ± 0.22            | 10 |
| Body depth               | 22.9-27.0   | 24.4 ± 0.55            | 7 | 25.1-29.2 | 26.4 ± 0.43            | 9 | 24.7-29.3  | 26.7 ± 0.46            | 10 |
| Orbit diameter           | 7.6-9.9     | 8.5 ± 0.30             | 8 | 8.8-10.7  | 9.4 ± 0.22             | 9 | 7.9-9.5    | 8.7 ± 0.15             | 10 |
| Snout length             | 6.5-9.1     | 7.6 ± 0.29             | 8 | 6.6-7.7   | 7.1 ± 0.12             | 9 | 7.2-8.5    | 7.7 ± 0.14             | 10 |
| Interorbital width       | 6.0-7.6     | 6.6 ± 0.18             | 8 | 6.6-7.7   | 7.0 ± 0.11             | 9 | 7.1-8.4    | 7.7 ± 0.12             | 10 |
| Upper jaw length         | 11.0-13.1   | 11.6 ± 0.27            | 8 | 11.4-13.4 | 12.3 ± 0.20            | 9 | 11.3-13.3  | 12.1 ± 0.21            | 10 |
| Lower jaw length         | 15.5-17.2   | 16.0 ± 0.20            | 8 | 16.0-17.3 | 16.6 ± 0.12            | 9 | 15.6-16.9  | 16.4 ± 0.13            | 10 |
| Pectoral fin length      | 19.1-21.5   | 20.6 ± 0.43            | 5 | 21.0-23.2 | 21.8 ± 0.43            | 5 | 20.8-23.5  | 22.6 ± 0.29            | 9  |
| Last dorsal spine length | 11.5-13.5   | 12.3 ± 0.24            | 7 | 11.4-13.7 | 12.7 ± 0.27            | 8 | 12.2-14.1  | 13.1 ± 0.18            | 9  |
| Caudal fin length        | 25.2-26.6   | 25.9 ± 0.27            | 7 | 28.4-29.9 | 29.0 ± 0.30            | 8 | 26.8-30.6  | 29.0 ± 0.46            | 10 |
| CP depth                 | 11.5-12.2   | 11.9 ± 0.10            | 7 | 12.3-12.9 | 12.6 ± 0.06            | 9 | 12.8-13.9  | 13.4 ± 0.12            | 10 |
| CP length                | 11.8-13.4   | 12.6 ± 0.21            | 7 | 10.5-12.2 | 11.6 ± 0.18            | 9 | 11.1-12.2  | 11.7 ± 0.14            | 10 |
| CP/CP                    | 98.1-114.9  | 106.0 ± 2.18           | 7 | 83.9-96.2 | 92.2 ± 1.37            | 9 | 81.6-93.3  | 87.9 ± 1.16            | 10 |
| A <sub>tot</sub>         | 13          | 13.0 ± 0.00            | 8 | 12-13     | 12.7 ± 0.17            | 9 | 12-13      | 12.2 ± 0.13            | 10 |
| P                        | 15-16       | 15.4 ± 0.18            | 8 | 15-16     | 15.4 ± 0.18            | 9 | 15-16      | 15.5 ± 0.17            | 10 |
| Squ.tr.                  | 16-17       | 16.5 ± 0.19            | 8 | 14-15     | 14.7 ± 0.17            | 9 | 14-15      | 14.1 ± 0.10            | 10 |
| L <sub>1</sub>           | 21-23       | 22.0 ± 0.22            | 7 | 20-23     | 21.9 ± 0.40            | 8 | 22-24      | 23.1 ± 0.18            | 10 |
| L <sub>2</sub>           | 8-11        | 9.6 ± 0.43             | 7 | 7-9       | 8.0 ± 0.24             | 9 | 5-8        | 7.1 ± 0.31             | 10 |
| Rakers                   | 9-10        | 9.9 ± 0.13             | 8 | 9-11      | 9.7 ± 0.29             | 9 | 10-12      | 10.6 ± 0.27            | 10 |

TABLE 2.

Dorsal fin counts frequency in *Crenicichla lepidota* group forms from various regions.

|                         | Paraguay | Acaray | Itabó Guazú | <i>C. britskii</i> | Patos | S. Francisco | Nordeste |
|-------------------------|----------|--------|-------------|--------------------|-------|--------------|----------|
| <i>D</i>                |          |        |             |                    |       |              |          |
| XVI.15                  | 1        | 2      |             | 2                  |       |              |          |
| XVII.-                  | 2        |        |             |                    | 1     |              |          |
| XVII.12                 | 1        |        |             |                    |       |              |          |
| XVII.13                 | 14       |        |             | 3                  | 2     | 1            |          |
| XVII.14                 | 28       | 12     |             | 4                  | 5     | 1            |          |
| XVII.15                 | 8        | 8      |             | 1                  | 4     |              |          |
| XVII.16                 |          | 1      |             |                    |       |              |          |
| XVIII.13                | 8        | 2      | 5           | 1                  | 1     |              | 5        |
| XVIII.14                | 3        | 13     | 3           |                    | 2     |              |          |
| XVIII.15                |          |        |             |                    | 1     |              |          |
| XIX.13                  | 1        |        |             |                    |       |              |          |
| <i>D</i> spines         |          |        |             |                    |       |              |          |
| 16                      | 1        | 2      |             | 2                  |       |              |          |
| 17                      | 53       | 21     |             | 8                  | 12    | 2            |          |
| 18                      | 11       | 15     | 8           | 1                  | 4     |              | 5        |
| 19                      | 1        |        |             |                    |       |              |          |
| <i>D</i> <sub>tot</sub> |          |        |             |                    |       |              |          |
| 29                      | 1        |        |             |                    |       |              |          |
| 30                      | 14       |        |             | 3                  | 2     | 1            |          |
| 31                      | 37       | 16     | 5           | 7                  | 6     | 1            | 5        |
| 32                      | 12       | 21     | 3           | 1                  | 6     |              |          |
| 33                      |          | 1      |             |                    |       |              |          |

in *C. britskii* or *C. lepidota* Patos. Some of the variation at least is due to irregularities in the scale pattern. When these, as is usual, are bilaterally asymmetrical, the left side count is closer to the mean or modal value(s) observed in the whole group. The ranges overlap greatly, but the means are different. The Paraguayan and Alto Paraná forms are statistically different from each other (see also p. 637), and the means are in a series. The range of the Itabó Guazú material is virtually disjunct, and although only few specimens were analysed, the frequency distribution in Table 3 is strongly indicative of the distinctness of this form.

Vertebral counts (Tables 4 and 5). A limited number of specimens were radiographed. All specimens lack a supraneural spine. The vertebral counts of the Itabó Guazú material average slightly higher than those of the Tagatya-Mi material, probably due to more caudal vertebrae (abdominal/caudal vertebrae ratios: Itabó Guazú: 1.1-1.3,  $\bar{x}$  = 1.2, Acaray: 1.2-1.4,  $\bar{x}$  = 1.3; Tagatya-Mi: 1.2-1.5,  $\bar{x}$  = 1.4). The Acaray material takes an intermediate position. The data are insufficient for a decisive analysis of differences, but it is worth noting that the findings are in agreement with those for dorsal and squ.long. counts. The Itabó Guazú material has higher figures than the other material, and the Acaray material has slightly higher figures than the Paraguay material.

TABLE 3.

Squ. long. counts of *Crenicichla lepidota* group forms from different regions.

|                                | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | Range | $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ |                 |
|--------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-------|---------------------------|-----------------|
| <i>C. lepidota</i> Paraguay    | 1  |    |    |    | 1  | 2  | 8  | 13 | 13 | 11 | 7  | 5  | 2  |    |    |    |    |    |    |    |       | 34-45                     | 41.0 $\pm$ 0.25 |
| <i>C. lepidota</i> Acaray      |    |    |    |    |    | 1  | 1  | 1  | 6  | 4  | 9  | 7  | 7  | 1  | 1  |    |    |    |    |    |       | 38-47                     | 43.0 $\pm$ 0.31 |
| <i>C. lepidota</i> Itabó Guazú |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | 1  |    | 1  |    | 3  |    | 47-52 | 50.8 $\pm$ 0.59           |                 |
| <i>C. lepidota</i> Patos       |    |    |    |    |    |    |    |    |    | 2  | 1  | 3  | 1  | 4  | 1  | 1  | 1  |    |    | 1  | 42-52 | 45.6 $\pm$ 0.70           |                 |
| <i>C. britskii</i>             | 2  | 3  | 2  | 1  | 3  | 1  |    | 2  |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | 33-40 | 35.9 $\pm$ 0.62           |                 |
| <i>C. sp.</i> São Francisco    |    |    |    |    |    |    | 2  |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | 39    | 39.0 $\pm$ 0              |                 |
| <i>C. brasiliensis</i>         |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | 1  |    | 3  | 1  |    |    | 47-50 | 48.8 $\pm$ 0.49           |                 |



TABLE 4.

Vertebral counts from Paraguayan (MHNG 2028.1-26, NRM A80-3001; Tagatya-Mi) and Alto Paraná (MHNG 2028.31-39, 2061.90-100, 2062.1-3, NRM unreg., Acaray; MHNG 2028.40-47, Itabó Guazú) *Crenicichla lepidota*.

| Sample               | Count        | f | abdominal<br>$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ | caudal<br>$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ | total<br>$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ |
|----------------------|--------------|---|--|-------------------------------------|------------------------------------|
| Itabó Guazú<br>n = 7 | 18 + 15 = 33 | 5 | 18.1 ± 0.14                            | 15.1 ± 0.14                         | 33.3 ± 0.18                        |
|                      | 18 + 16 = 34 | 1 |  |                                     |                                    |
|                      | 19 + 15 = 34 | 1 |  |                                     |                                    |
| Acaray<br>n = 11     | 18 + 14 = 32 | 2 | 18.4 ± 0.15                            | 14.7 ± 0.14                         | 33.1 ± 0.21                        |
|                      | 18 + 15 = 33 | 5 |  |                                     |                                    |
|                      | 19 + 14 = 33 | 1 |  |                                     |                                    |
|                      | 19 + 15 = 34 | 3 |  |                                     |                                    |
| Tagatya-Mi<br>n = 7  | 18 + 14 = 32 | 1 | 18.7 ± 0.18                            | 13.9 ± 0.26                         | 32.6 ± 0.20                        |
|                      | 18 + 15 = 33 | 1 |  |                                     |                                    |
|                      | 19 + 13 = 32 | 2 |  |                                     |                                    |
|                      | 19 + 14 = 33 | 3 |  |                                     |                                    |

TABLE 5.

P-values from Mann-Whitney ranking test of identity in caudal peduncle depth/length ratio (CP/CP), dorsal fin, squ.long. and vertebral counts in *Crenicichla lepidota* from the Alto Paraná (Acaray and Itabó Guazú) and Paraguay river systems. H<sup>0</sup> = samples are not different; rejected at P > 0.05 (-).

| Samples compared     | CP/CP   | D spines | D <sub>tot</sub> | Squ. long. | Vertebrae |
|----------------------|---------|----------|------------------|------------|-----------|
| Paraguay-Acaray      | 0.20-   | > 0.05-  | < 0.001          | < 0.001    | 0.20-     |
| Acaray-Itabó Guazú   | < 0.001 | < 0.01   | > 0.20-          | < 0.001    | > 0.20-   |
| Paraguay-Itabó Guazú | < 0.001 | < 0.001  | > 0.05-          | < 0.001    | > 0.10-   |

The vertebral counts agree with those for Amazonian and Orinocoan *C. saxatilis* like material in averaging about 33, a rather low figure for the genus (unpubl. data; based on NRM material). *Crenicichla lacustris* from Puerto Madryn, Argentina, has 19 + 16 or 19 + 17 (KULLANDER 1981b), and *C. niederleinii* 19 + 17 (KULLANDER 1981a). PELLEGRIN (1904) gave 24 + 17 for *C. brasiliensis* (nec Bloch) (obviously various *C. johanna* like forms), and 20 + 16 for *C. saxatilis*. *Crenicichla multispinosa* PELLEGRIN has 23 + 18 according to VANDEWALLE (1971). REGAN (1905) counted 23 + 18 in *C. johanna*

Heckel, and  $20 + 15$  in *C. saxatilis*. In *C. britskii* there are  $18 + 14$  vertebrae (abdominal/caudal ratio 1.3). *Crenicichla* species with high vertebral counts also have high dorsal and squ. long. counts.

*Conclusions.* It appears that the Itabó Guazú material is clearly distinguished from the Acaray and Paraguay material in some characters. I would regard this material as representing a distinct population, but it cannot be distinguished specifically, because a) the characters studied are rather few and distinctness is apparent only through statistical analysis, and b) there is an apparent shift of means, modes, and ranges in the sample series Paraguay - Acaray - Itabó Guazú, possibly indicating a continuous series of populations that may be distinct or as well grading into each other. The differences in meristics between the Acaray and Paraguay materials are small and in view of the rather large samples and the absence of colour or other qualitative differences, there may be justification only for regarding the Acaray material as a local population of *C. lepidota*. There is no indication of geographical isolation of the Acaray form from the Paraguay form; but upon comparison of geographical location and relative distinctness, such is postulated relative the Itabó Guazú form.

#### DISTRIBUTION

Paraguay river system: From the Brazilian headwaters southward to at least the Rio Siete Puntas (about  $23^{\circ}40'S$ ); probably to the confluence with the Rio Paraná (cf. e.g. MEINKEN 1937; RINGUELET *et al.* 1967), but only northern material is covered in the present study. Alto Paraná system: in the Rio Acaray and Arroyo Itabó Guazú. The range may include also the Paraná medio system (cf. e.g. RINGUELET *et al.* 1967), and evidently the species is found in the Guaporé system (type-locality). I also include the population of the Lagoa dos Patos affluents (Brazil, State of Rio Grande do Sul) in *C. lepidota* (see p. 649).

#### ECOLOGY

Reproduction in Paraguayan *C. lepidota* evidently occurs in late October (breeding specimens in MHNG 2028.1-26). Krieg collected fry (18.3-20.5 mm) in January and February at Nueva Germania (SCHINDLER 1939). A female in breeding coloration, 89.8 mm SL, was taken at Campo do Jofre, Poconé, 10-19 February (MZUSP unreg.). HASEMAN (1911) collected an 8 cm specimen near Corumbá on 2 May 1909, which was "very dark" and had "the dorsal fin... edged with black, beneath which is a lighter streak, and the base is dark brown", probably a breeding female. In the Paraguay area rain falls chiefly between October and April, and reproduction may be timed with flooding.

#### *Crenicichla britskii* n. sp. (Fig. 7)

*Holotype.* MZUSP 16004, adult female, 83.2 mm SL. Brasil, Estado de São Paulo, mun. Promissão, R. Tietê system, km 143 on BR-153, above road in small brook. 28 August 1980. Leg. V. Garutti & S. O. Kullander (Sta. SOK 4).

#### Bibliography

*Crenicichla lepidota*; HASEMAN 1911, p. 347 (pt., Salto das Cruzes, Rio Tietê).

*Diagnosis.* A species of the *Crenicichla lepidota* group, characterized by a rather deep head (18.2-20.0% of SL), long caudal fin (28.0-30.4% of SL), caudal peduncle

proportions (CP/CP 75.8-100%), low squ.long. (33-40), pectoral fin (14-15, mean 14.8) and upper lateral line (20-22) counts, and few gill-rakers (8-9). Breeding females with uniformly dark or black-edged dorsal fin. Adults with a series of spots along side or uniform flank colour except for humeral spot.

*Description.* Based chiefly on the holotype, additional data from NRM paratypes. Notes on MZUSP paratypes are given at the end of this section. Counts and measurements are summarized in Tables 2, 3 and 6; but some are presented here only.

The holotype is an adult female in what appears to be breeding coloration; it is not very deep, however, and a short cut through the abdominal wall reveals ripening but apparently not mature ova in what can be seen of the ovaries. The juveniles are more slender. Snout rather short, moderately pointed in lateral aspect, rounded as seen from above. Mouth large; lower jaw slightly projecting, articulation below posterior half of orbit. Tip of maxilla partly exposed, reaching to below one-third of orbit (slightly shorter in juveniles). Premaxillary processes reaching to above middle of orbit (slightly shorter in juveniles). Lips moderately wide. Nostril closer to orbit than postlabial snout tip. Preopercular serrations weak, apparent only after removal of skin. Gill-rakers short. Cephalic lateralis pores as in *C. lepidota*, except that the pore medial to that behind nostril bilaterally doubled in holotype and one NRM paratype, and doubled unilaterally in one NRM paratype.

Scales cycloid predorsally and anteriorly on back above lateral line to about middle of dorsal fin, on chest, pectoral axilla, throat and along midline of abdomen (anterior abdominal squamation mixed); all other body scales weakly ctenoid. Head scales all cycloid and small; on most of cheek (c. 7 series), operculum and suboperculum; three dorsocaudal scales on interoperculum; preoperculum and dorsocaudal cutaneous projection of gill-cover naked. Squ.long. 35 in holotype. Lateral line scales about equal in size to those adjacent, except that upper lateral line scales slightly smaller than those immediately below; two (one or two in NRM paratypes) tubed scales continuing lower lateral line on caudal fin; two scale series between lateral lines. About two-fifths of caudal fin scaled; basal scales ctenoid, distal cycloid.

Dorsal fin origin above posterior edge of operculum; spines increasing in length to last, but little from 7th; lappets pointed, soft portion rounded, reaching to one-third of caudal fin (to one-fourth in juveniles). Soft anal fin similar, to one-fifth of caudal fin (just behind caudal fin base in juveniles). D.XVI.15, A.III.10 in holotype. Soft anal rays 9 (1), 9.i (1) and 10 (2) in NRM paratypes. Caudal fin rounded, tending to ovate (rounded in juveniles). Pectoral fin nearly symmetrical, rounded, reaching almost halfway to third anal ray (slightly longer in juveniles). Ventral fin rounded; second ray longest; reaching halfway to second anal spine (longer in juveniles).

Teeth in three series anteriorly in upper jaw; four series in lower jaw. Pointed, slightly curved, outer fixed, inner depressible.

Vertebrae 18 + 14, no supraneural (holotype and NRM paratypes).

*Coloration.* Holotype: The dark coloration compares well with the breeding coloration of *C. lepidota* females, so I assume that this is the breeding coloration of female *C. britskii*, although the specimen is apparently not in a very advanced state of reproduction. Blackish grey, lower parts of head, chest and anterior abdomen dirty whitish, slightly lighter also on posterior ventral sides. Cheek brownish grey; lips and preorbital area pale greyish. No vertical bars or lateral band apparent. A large shoulder blotch may be discerned especially on the slightly lighter anterior margin; below upper lateral line. Pectoral axilla spot black against lighter ground. Lateral lines not light-colored. Preorbital stripe not apparent. Suborbital stripe black, short, from lower margin

or orbit obliquely backwards to about middle of cheek, continued forwards along orbital rim to dark upper portion of preorbital. Postorbital stripe sharp-edged, black, broadening on gill-cover. Unpaired fins blackish grey, immaculate; dorsal fin spinous part posteriorly narrowly black-edged, soft part broadly black-edged. Caudal spot not appearing. Ventral fins greyish white.

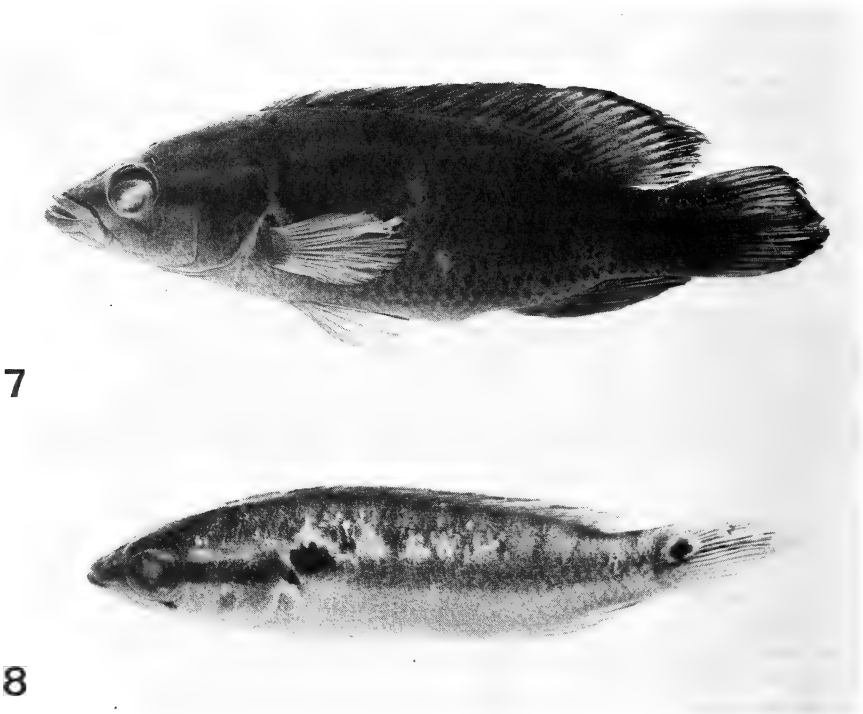


FIG. 7-8.

Fig. 7. *Crenicichla britskii*. Holotype, an adult female, 83.2 mm SL (MZUSP 16004). Photo A. Hogeborn. — Fig. 8. *Crenicichla britskii*. Paratype, 35.8 mm SL (NRM SOK/1980354:3143). Photo A. Hogeborn.

In life, the holotype had much the same colours, but the dark body and fins had a bluish tint.

Juveniles (NRM paratypes): NRM SOK/1980354:3127 is faded, but agrees otherwise well with the others (described below). In life this specimen was greyish above, whitish below, distinguished by a red ring around the pupil and a red spot anterior to the humeral spot, not seen in the others and probably indicative of different habitat types (water turbidity?).

Ground colour yellowish white, markings greyish to brownish, countershaded. Cheek and lower parts of head pale. Lateral lines appearing like white stitches. Humeral

TABLE 6.

Measurements and counts from holotype and NRM paratypes of *Crenicichla britskii*. Measurements are in mm, except ranges and means, which are in per cent of SL, and CP/CP, which is CP length as per cent of CP depth.

|                     |       |       |      |      |      | Range      | $\bar{x}$ |
|---------------------|-------|-------|------|------|------|------------|-----------|
| SL                  | 35.8  | 41.5  | 47.3 | 51.1 | 83.2 |            |           |
| Head length         | 12.1  | 14.4  | 15.7 | 16.9 | 27.1 | 32.6- 34.7 | 33.5      |
| Head depth          | 6.6   | 7.6   | 9.0  | 9.3  | 16.6 | 18.2- 20.0 | 18.8      |
| Body depth          | 9.3   | 11.3  | 13.0 | 14.1 | 25.8 | 26.0- 31.0 | 27.9      |
| Orbit diameter      | 4.2   | 4.8   | 5.2  | 5.4  | 7.4  | 8.9- 11.7  | 10.8      |
| Snout length        | 2.2   | 2.9   | 2.9  | 3.5  | 6.6  | 6.1- 7.9   | 6.8       |
| Interorbital width  | 2.5   | 3.1   | 3.5  | 3.5  | 6.2  | 6.8- 7.5   | 7.2       |
| Upper jaw length    | 3.6   | 4.6   | 5.3  | 5.5  | 10.0 | 10.1- 12.0 | 11.0      |
| Lower jaw length    | 5.4   | 6.6   | 7.3  | 8.0  | 13.8 | 15.1- 16.6 | 15.7      |
| Pectoral fin length | 8.7   | 9.5   | 11.7 | 12.2 | 19.2 | 22.9- 24.7 | 23.8      |
| Last D spine length | 5.0   | 6.6   | 7.5  | 7.0  | 11.0 | 13.2- 15.9 | 14.5      |
| Caudal fin length   | 10.1  | 12.6  | —    | 14.8 | 23.3 | 28.0- 30.4 | 28.9      |
| CP depth            | 4.4   | 5.3   | 6.2  | 6.7  | 11.7 | 12.3- 14.1 | 13.1      |
| CP length           | 4.4   | 5.3   | 6.0  | 6.2  | 10.0 | 12.0- 12.8 | 12.4      |
| CP/CP               | 100.0 | 100.0 | 96.8 | 92.5 | 85.5 | 85.5-100.0 | 95.0      |
| A <sub>tot</sub>    | 13    | 13    | 12   | 13   | 13   | 12-13      | 12.8      |
| P                   | 15    | 14    | 15   | 15   | 15   | 14-15      | 14.8      |
| Ll <sub>1</sub>     | 20    | 20    | 22   | 22   | 21   | 20-22      | 21.0      |
| Ll <sub>2</sub>     | 9     | 9     | 7    | 8    | 8    | 7- 9       | 8.2       |
| Rakers              | 8     | 8     | 9    | 9    | 9    | 8- 9       | 8.6       |

ocellus below upper lateral line; clearly ocellated in 35.8 mm specimen only. Caudal ocellus prominent, diameter less than that of orbit, above level of lower lateral line and a little behind caudal fin base. Preorbital stripe indistinct, below nostril; postorbital stripe with sharp, even edges, widening on operculum. Upper lip and, anteriorly and on lateral edge, lower lip dark grey. Suborbital stripe a brown spot in the two smaller specimens, in the largest specimen like in holotype. Pectoral spot black, prominent. The 51.1 mm specimen with almost uniform flank coloration; vertical bars and lateral band not distinct. Dorsal fin greyish, with two horizontal series of small white dots on outer half (also on spinous portion); caudal fin greyish with about five vertical series of darker spots across middle portion, posterior edges white; anal fin greyish with a few darker spots posteriorly; ventral fins pale greyish, anteriorly a narrow grey margin. The 41.5 mm specimen with partly spoiled flank coloration; horizontal band not well defined; similar to 51.1 mm specimen in fin coloration. The 35.8 mm specimen with well defined lateral band continuing the postorbital stripe, on and above level of lower lateral line, to caudal fin base which is of the same brownish colour; vertical bars: one before dorsal fin to slightly above gill-cover; eight below dorsal fin, narrow, uneven, particularly the middle ones appearing like spots below upper lateral line; one indistinctly on caudal peduncle (SOK/1980354:3127 and MZUSP paratypes have but seven bars below dorsal fin); similar to 51.1 mm specimen in fin coloration, but ventral fin paler.

The colour pattern of these juveniles corresponds to the non-breeding pattern of *C. lepidota*, but is distinguished by the upper flank spots, shown clearly, however, by only one of the specimens.

Additional data from MZUSP paratypes. A gravid female from the córrego do Abrigo, 63.0 mm, is dark (chocolate brown, paler on chest and lower head), with dark unpaired fins. The dorsal fin is possibly narrowly black-edged, but there is no black/white zonation. A large unocellated shoulder blotch extends upwards to the lateral line; the caudal spot is indistinct. The vertical bars give rise to about seven vertical spots instead of a lateral band. Another gravid female (Jupiá, 84.8 mm) also has uniform fins. A large male, 118.3 mm, from the córrego do Abrigo, has spotted unpaired fins. The humeral ocellus is irregular in shape and reaches to above the lateral line; it also has a small caudal ocellus. Behind the humeral ocellus is a series of about eight irregular spots between the levels of the lateral lines, and apparently developed from the faint vertical bars. A slender female, 91.1 mm, in the same series, has immaculate, pale grey fins, is otherwise similar to the male.

*Distribution.* *Crenicichla britskii* replaces *C. lepidota* in the Paraná superior system. Collections are from Guaira, Jupiá, and Promissão.

*Ecology.* Gravid females or females in breeding coloration have been collected in late August, September, and December; but collections from other times of the year are not available.

My Sta. 3 (Fig. 9) was an exposed, large isolated water-hole, one of several, excavated through human agency, close to the bank of the R. Tietê, below the Promissão barrage lake. The water was turbid, the bottom (depth more than two meters) clayey. There was no submerged vegetation. Water temperature, 17.9° C, was measured in a similar water-hole next-to. Small Cheirodontinae (*Cheirodon notomelas* Eigenmann, *Ch. stenodon* Eigenmann, *Cheirodon* sp., and *Aphyocheirodon hemigrammus* Eigenmann) were extremely common; other fishes taken (all characoids) included: *Acestrorhynchus lacustris* (Reinhardt), *Characidium fasciatum* (Reinhardt), *Hyphessobrycon callistus* (Boulenger), *Curimata gilbert* Quoy & Gaimard, *Leporinus bahiensis* Steindachner, *Moenkhausia intermedia* (Eigenmann), *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus), *Paroligosarcus pintoii* (Campos), and *Hemigrammus marginatus* Ellis.

The type-locality (Sta. 4; Fig. 10) was a narrow and very shallow brook almost choked with vegetation. The water was clear and slow-running. Fishing was made in a shallow, vegetation-free section, in open water in the vegetation margin. Associated species were *Curimata vanderi* Britski, *Hoplias malabaricus* (Bloch), *Characidium fasciatum* *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Steindachner), *Hemigrammus marginatus*, *Gymnotus carapo* Linnaeus, *Corydoras macrosteus* Regan, *Cichlasoma* sp. (undescribed), and the very common *Phalloceros caudimaculatus* (Hensel) and *Cheirodon notomelas*.

*Etymology.* Named in honour of Dr Heraldo A. Britski (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), in appreciation of his valuable help during my stay in São Paulo, e.g. in arranging the excursion during which the type-material was collected.

*Remarks.* *Crenicichla britskii* is very similar to *C. lepidota*, and there appears to be no reason to doubt a close phyletic relationship. Indeed, it may be questioned why I regard the Paraná superior form as a distinct species, but include the Alto Paraná and Patos forms in *C. lepidota* with the Paraguay form taken as "basic" within the group. Actually, it is rather the tendency for character state gradients, lack of critical colour pattern data, and very restricted ranges of the available material of non-Paraguayan forms which suggests the action taken in this paper. *Crenicichla britskii* is readily reco-

gnized, however; on colour pattern alone, as well as in a series of more or less characteristic measurements and counts.

The dorsal fin counts (Table 2) are frequently low, distinguishing *C. britskii* from *C. lepidota* Itabó Guazú; there is also an unclear tendency for lower counts than encountered in *C. lepidota* Paraguay, Acaray and Patos. The squ.long. counts (Table 3),



FIG. 9-10.

Fig. 9. Water-holes near the Promissão hydroelectric power plant, habitat of *Crenicichla britskii* (Sta. 3, 28 August 1980). — Fig. 10. A small brook near the Promissão hydroelectric power plant, at Km 143 on BR-153, type-locality of *Crenicichla britskii* (Sta. 4, 28 August 1980).

are concentrated on the range 33-37, but extended to 40. There is a clear distinction here relative all other *C. lepidota* group forms, except that in the São Francisco system. Other low counts (gill-rakers and upper lateral line particularly) may be noted, but here small specimens may be influential.

In the measurements (Table 6), it appears that *C. britskii* has a slightly deeper head than the forms covered in Table 1. The apparently long pectoral fin is probably characteristic rather of small specimens, than a species characteristic. Caudal peduncle measurements from six additional MZUSP paratypes extend the ranges given in Table 6, due to size allometry (CP length and CP/CP decreasing, CP depth increasing with increasing SL). For  $n = 11$ , CP length 10.5-12.8,  $\bar{x} = 11.7 \pm 0.25\%$  of SL; CP depth 12.3-14.3,  $\bar{x} = 13.4 \pm 0.19\%$  of SL; CP/CP 75.8-100.0,  $\bar{x} = 87.2 \pm 2.66$ . Regression line for CP/CP is given by  $y = 1.56 + 0.69x$  ( $r = 0.99$ ) (cf. Fig. 6), i.e. a lesser slope than in any *C. lepidota* form. The caudal peduncle is deeper than in *C. lepidota* Itabó Guazú, but the means of CP length, CP depth and CP/CP come out nearly identical with those of the Tagatya-Mi *C. lepidota* (Table 1).

The colour pattern distinguishes *C. britskii* more than anything else. Most important are the spots the sides and the plain or modestly black-edged dorsal fin of breeding females. In the holotype, the flanks are almost uniformly dark, as in breeding *C. lepidota* females, so it is important to put both those character states in the diagnosis.

*Crenicichla britskii* can hardly be said to differ more in meristics or proportions from *C. lepidota* Paraguay than does *C. lepidota* Itabó Guazú. There is one more character available for study, however, viz. the color pattern, and I regard it as important in this group of species. Also, *C. britskii* is encountered over a rather wide geographical area, which, it appears, is hydrographically separated from that of *C. lepidota* by the Sete Quedas falls and the mountainous divide between the Paraguay and Paraná superior drainages. *Crenicichla britskii* does not appear to be involved in a character state gradient as may be the case with *C. lepidota* forms. Its geographically closest form, *C. lepidota* Itabó Guazú has squ.long. and dorsal fin counts severely disturbing any potential cline connecting *C. lepidota* Paraguay with *C. britskii*, via the Alto Paraná. But in its low meristics *C. britskii* resembles somewhat *C. lepidota* Paraguay, and it may be that meristics are correlated with geographical location, characterized by e.g. altitude, or more likely latitude. I do not think, however, that the available data allows the proposal of a reasonable explanation of character variation within the *lepidota* group. Consequently, I do not feel that there is much ground either for a discussion of the relationships of *C. britskii*. There remains not only a more extensive study of morphological variation within the *lepidota* group in the La Plata basin, but the forms in the São Francisco system and in northeast Brazil have to be thoroughly studied, and the *saxatilis*-like forms in northern South America probably should be included in a study of phyletic relationships.

From the other Paraná superior *Crenicichla* species, all belonging to the *C. lacustris* group (p. 653), *C. britskii* differs greatly. In these the maxilla reaches backwards only to about the margin of the orbit, and neither a humeral nor a pectoral spot is encountered. *Crenicichla jaguarensis* Haseman, has black dots along the lateral lines, and D. XIX-XXI.11-12, squ.long. 47-54. *Crenicichla haroldoi* Luengo & Britski also has black dots along the lateral lines, and D. XX-XXI.10, squ.long. 53-56. *Crenicichla jupiaensis* may be recognized on the more than ten narrow vertical bars across the sides, anteriorly naked cheek and few gill-rakers (5-6); D.XIX-XX.9-10, squ.long. 49-55. *Crenicichla britskii* resembles these forms in the rather low meristics, compared to closely related species outside the Paraná superior system.

The *lepidota*-like Ceará form resembles *C. britskii* in having a flank spot pattern; it seems to differ in a greatly reduced suborbital stripe, and in higher dorsal (D.XVIII.13)



and squ.long. (47-50) counts. The São Francisco form appears to lack the suborbital stripe completely.

Only HASEMAN (1911) appears to have reported this form previously, as *C. lepidota*. His 8 cm specimen from the Salto das Cruzes (not located on maps available), Rio Tietê, is said to have D.XVIII.15, A.III.9, Ll. 23 + 9, depth 3.75, head length 2.8 times in body length and eye diameter 5 times in head length. Fins and body were uniform dark brown with spots above the base of pectorals, at base of caudal, and in base of soft dorsal. That specimen would thus have a dorsal count not found in my material. The colour pattern resembles somewhat that of the holotype except for the dorsal fin spots.

### THE CRENICICHLA LEPIDOTA SPECIES GROUP

*Diagnosis.* Although already referred to above, this group remains to be characterized: Medium-sized *Crenicichla* species in the La Plata river system, Lagoa dos Patos affluents, and northeastern coastal Brazilian rivers from the São Francisco system northwards to the state of Ceará. Scales large, squ.long. 33-52. Dorsal fin counts low, (XVI) XVII-XVIII (XIX). (12) 13-15 (16),  $D_{\text{tot}}$  (29) 30-32 (33). Vertebral count low, 18-19 + 13-16, total 32-34. Maxilla to one-third of orbit or slightly shorter. Lower jaw articulation behind middle of orbit. Lower jaw slightly prognath. CP/CP 75.8-114.9%. Gill-rakers 7-10. Preoperculum serrated. Nostril nearer orbit than snout tip. Sex dimorphism: males larger, soft dorsal fin pointed, prolonged; females with rounded soft dorsal fin, and well-rounded bellies when breeding. Sex dichromatism: both sexes darker when breeding, but females may become almost uniformly dark, to the extent that flank markings (spots, bands, vertical bars) do not appear; males with small spots on unpaired fins, females with more or less uniform unpaired fins, often with dark or light horizontal stripes in the dorsal fin, with or without contrasting black-on-white spots. Non-breeding color pattern in adults includes humeral ocellus below upper lateral line, above pectoral fin; black spot bordering pectoral axilla dorsally; caudal ocellus above lower lateral line level, and usually an uninterrupted suborbital stripe. No dorsal fin ocellus; suborbital stripe not in the shape of dots.

#### INCLUDED SPECIES

The diagnosis is based on *Crenicichla britskii*, the three populations of *C. lepidota* discussed above, and, as far as relevant data could be obtained, three more forms, described below. One of these cannot be separated from *C. lepidota*. The other two are essentially similar to *C. lepidota*, but nevertheless readily distinguished; they are regarded as distinct species. Thus, the group includes four species, with a southerly distribution in South America (Fig. 11):

*Crenicichla lepidota* (Rios Guaporé, Paraguay, Alto Paraná, Lagoa dos Patos system)

*Crenicichla britskii* (Rio Paraná superior)

*Crenicichla* sp., undescribed (Rio São Francisco system)

*Crenicichla brasiliensis* (northeast Brazilian rivers)

*Crenicichla lepidota Patos.* The taxonomic status of the available material (p. 657) depends to some extent on the evaluation of the status of the Itabó Guazú form. There are no apparent distinguishing features in colour pattern or in other qualitative characters, compared to *C. lepidota* Paraguay. The unpaired fins are plain in females, spotted in

males; no females are available that show breeding coloration comparable to that of gravid *Tagatya-Mi* females. There is much variation in dorsal fin counts, but spine counts compare well with *C. lepidota* Acaray and Paraguay (cf. Table 2). One specimen has squ.long. 52 on both sides, but the scale pattern of that specimen is extraordinarily irregular and the squ.long. counts of the remaining specimens compare well with the values obtained in *C. lepidota* Acaray and Paraguay. It is nevertheless somewhat higher, with a mean clearly above that of *C. lepidota* Paraguay (cf. Table 3). The caudal peduncle is deeper than long (CP/CP 81.3-96.7%,  $\bar{x} = 88.9 \pm 1.21$ , for  $n = 15$ ), shorter (length 10.8-12.7% of SL,  $\bar{x} = 11.6 \pm 0.16$  for  $n = 14$ ) and deeper (depth 12.2-13.5% of SL,  $\bar{x} = 13.0 \pm 0.10$ , for  $n = 14$ ) than in *C. lepidota* Itabó Guazú, similar to that of *C. lepidota* Paraguay and Acaray. The only character state shared with *C. lepidota* Itabó Guazú, distinct from that in the other forms, is the short caudal fin (25.4-26.2% of SL,  $\bar{x} = 26.3 \pm 0.33$ , for  $n = 4$  (SL 56.1-120.3 mm)). The gill-rakers are slightly fewer than in Paraguayan or Alto Paraná material of *C. lepidota* (8-11,  $\bar{x} = 9.4 \pm 0.21$ , for  $n = 15$ ).

The Patos form is certainly distinct from Paraguayan and Alto Paraná *C. lepidota* in the following combination of character states: squ. long. 42-49 (52),  $\bar{x} = 45.6$ ; gill-rakers few, 8-11,  $\bar{x} = 9.4$ ; dorsal spines mode 17; caudal peduncle deeper than long; caudal fin short, 25.4-26.2% of SL. It is different from *C. britskii*, *C. brasiliensis*, and *Crenicichla* sp. (São Francisco) in the color pattern, which is like that of *C. lepidota* Paraguay.

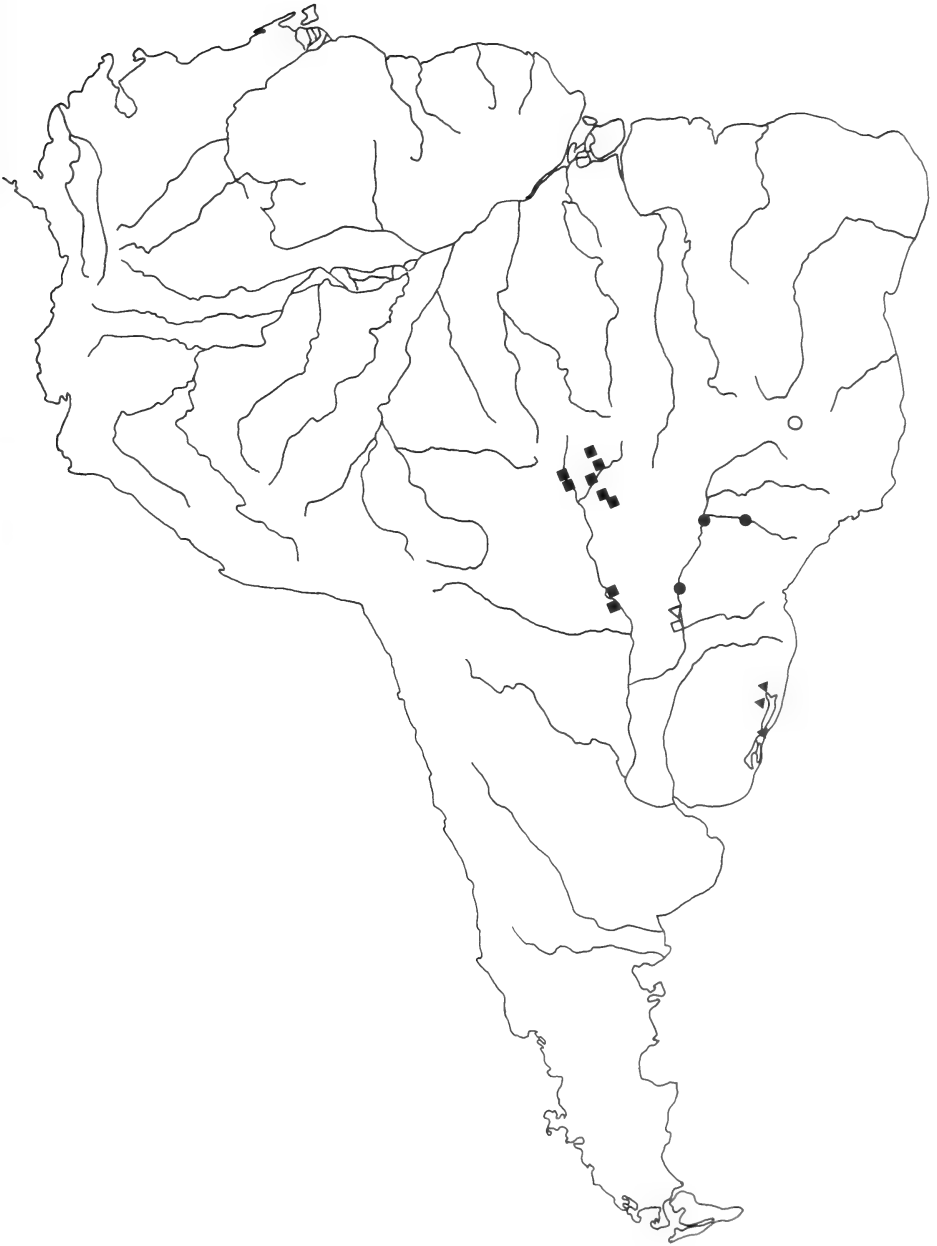
I regard the Patos form as a population of *C. lepidota* only provisionally, awaiting more material from especially the area between the Lagoa dos Patos affluents and the Rio Paraguay. It would seem to be differentiated e.g. by its own particular range of squ.long. count, but since that count is suspected to be merely a population characteristic within *C. lepidota*, too much stress cannot be placed on it. Including the Patos form in *C. lepidota*, one has a latitudinal gradient in squ.long. counts increasing southwards, with *C. lepidota* Itabó Guazú standing out as exceptional. Other proportional and meristic characteristics of the Patos population do not justify separation on species level. However, if the Itabó Guazú form were given specific rank, the status of the Patos form would have to be reconsidered.

*The São Francisco form.* I have examined only two specimens of this form (MZUSP unreg.). They are like *C. lepidota* Paraguay in normal coloration, but there is no trace of a suborbital stripe. The maxilla appears to be shorter, reaching only slightly beyond the margin of the orbit. The caudal peduncle is slightly deeper than long (CP/CP 85.2 and 92.8%). Dorsal fin counts XVII.13-14, squ.long. 39, gill-rakers 7.

HASEMAN (1911) reported *C. lepidota* from several localities in the State of Bahia, most of them in the São Francisco basin (p. 629, this paper). These had D. XVI.12-15, A. III.8-9, squ.long. 34-44 (method of counting not known). Haseman stressed the absence of "bars beneath the eyes", so it appears that this character state may be characteristic of the São Francisco form. Interestingly, Haseman distinguished two forms, with a "complete series of intergradations", exemplified by his series CM 2680 from Lagoa

FIG. 11.

Map of South America showing localities of *Crenicichla lepidota* species-group material. One dot may represent several localities. Black squares = *C. lepidota* Paraguay. Open squares = *C. lepidota* Acaray. Open triangle = *C. lepidota* Itabó Guazú. Black triangle = *C. lepidota* Patos. Black circle (spot) = *C. britskii*. Open circle = *Crenicichla* sp. São Francisco.



Pereira (cf. also CM 2693, same locality). One form showed "spots in the vertical fins, an ocellated caudal, and pectoral [humeral] spots", and a body depth of 4.33 in body length. The other form was characterized by dark-edged, immaculate vertical fins, lack of caudal and humeral spots, and a depth of 4.17 in body length. Comparing with data on sex dimorphism in *C. lepidota* and *C. britskii*, it appears likely that the two forms are male (spotted fins) and female (dark-edged fins) of the same species.

*The Nordeste form (C. brasiliensis)*. Only five specimens have been available for study, labelled simply Ceará 1972. Under the gill-covers are attached a small piece of paper stating the local name, Jacundá. All have D. XVIII.13; the squ.long. count varies slightly, 47-50. The suborbital stripe is reduced to a faint spot below the orbit. The flank pattern consists in a humeral ocellus, reaching upwards to the lateral line, a lateral band to the caudal ocellus, and above the lateral band six spots connected by faint bars with the dorsal fin. I tentatively regard these specimens as representing a distinct form within the *lepidota* group, characterized by the flank spots and the feebly developed suborbital stripe.

FOWLER's (1941) *C. saxatilis* from Lago Papari (Rio Grande do Norte), Rio Salgado, Icó and Rio Choró (Ceará), and Rio Pianci (Paraíba), MENEZES (1953) Jacundá from Rio Malcozinhado (Ceará), and Piaú Sabão from Brejão, Barbalha (Ceará), and STARK's (1913) *C. lepidota* from Lago Papari, Lago Extremoz and Ceará Mirim (Rio Grande do Norte) may be referable to the Nordeste form. Starks described the life colours in some detail, distinguishing three phases, the first two of which may be of males, the third of a female, as a comparison with data on sex dimorphism in *C. lepidota* and *C. britskii* would suggest.

Since the Nordeste form has spots on the flanks, it is possible that it should be identified as *C. brasiliensis* (Bloch, 1792). That species is based on the Nhaquunda (variant spelling of Jacundá) in MARCGRAVIUS (1648), most likely described from material taken somewhere along the northeastern coast of Brazil, within the Dutch Brazilian colony (1637-1644). Bloch appears to have had no preserved material, but relied on earlier descriptions, and manuscript notes by the Count Moritz von Nassau. If a type-specimen would be discovered it would be of greatest interest, however, because neither MARCGRAVIUS' (1648), nor BLOCH's (1792) descriptions and figures are of any greater use.

Comparing Marcgravius' and Starks' descriptions, a certain similarity becomes apparent; both forms obviously have a series of spots along the side. But these spots appear to be quite small in the Nhaquunda. I am not certain whether *C. lacustris*, which also has spotted body and dorsal fin, can be excluded from consideration, except by reference to distribution. The Dutch Brazilian colony extended from Ceará to Sergipe (SCHNEIDER 1938), including thus parts of the ranges of the Nordeste and São Francisco forms, but the northernmost coastal locality for *C. lacustris* is Salvador (type-locality).

PELLEGRIN (1904) applied the name *Crenicichla brasiliensis* on several small-scaled *Crenicichla* forms, presently regarded as full species (*C. strigata* Günther, *C. vittata* Heckel, *C. lenticulata* Heckel, *C. lugubris* Heckel, *C. johanna* Heckel, *C. cincta* Regan, and *C. marmorata* Pellegrin). None of these is known from even anywhere near the range likely to have produced Marcgravius' Nhaquunda material. REGAN (1906) suggested that *C. brasiliensis* might be a senior synonym of *Cichla temensis* Humboldt, on the basis of apparent similarity of Bloch's figure with two *C. temensis* juveniles from Santarém (BMNH 1896.6.29:151). I agree with Regan on the point of similarity, but Marcgravius' species is said by him to grow to "seven, eight, or even ten fingers" (inches). At that size the *C. temensis* juveniles would have looked quite different had they been allowed to grow. Certainly, it is possible that the Nhaquunda/*brasiliensis* figures were based on

juveniles (cf. REGAN 1905), but I would hold that for unlikely. Besides, the *Crenicichla* habitus of the Nhaquunda cannot be ignored. My proposal of *C. brasiliensis* as the name for the Nordeste form of the *C. lepidota* group, has one advantage besides referring to a degree of similarity, viz. the geographical location, otherwise it is no less a conjecture than Pellegrin's or Regan's suggestions. A final decision will have to wait until the northeast Brazilian *Crenicichla* species are subjected to a more thorough study.

#### COMPARISON WITH OTHER CRENICICHLA SPECIES

Data on other *Crenicichla* species can be found in REGAN (1905; 1913), BRITSKI & LUENGO (1968), LUENGO & BRITSKI (1974), NORMAN (1926) KULLANDER (1981*a, b*), and below. The *lepidota* group occupies the lower part of the *sq.u.long.* count range of the

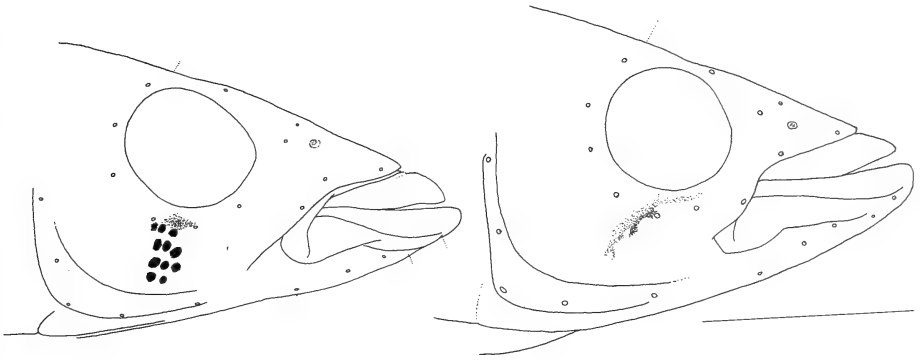


FIG. 12.

Heads of *Crenicichla lacustris* (left; MHNG 2027.87-90, 74.7 mm SL, Puerto Madryn, Argentina) and *C. lepidota* (right; MHNG 2028.1-26, 74.4 mm SL, Tagatya-Mi) illustrating differences between *lepidota* and *lacustris* group species in snout shape and suborbital stripe. Cheek markings vary in the *lacustris* group, but the spotted kind shown here is found in *lacustris* group species only. Cephalic lateralis pores indicated. Semischematic. The line represents 10 mm.

genus (33-130); the snout shape is also particularly distinctive, with the maxilla reaching as far as one-third of the orbit and the lower jaw only slightly prognathous. The component species are all very similar to each other, and probably closely related to each other phylogenetically. Because of insufficient data on the rest of the genus, nothing can be said about the phylogenetic position. Phenetically, there is a close affinity to *C. saxatilis* (Linnaeus) and similar species in central and northern South America; hence, these forms are given particular attention below.

*The Crenicichla lacustris species group.* All remaining *Crenicichla* species with a southerly distribution were recently referred to a *lacustris* group (KULLANDER 1981*b*). It is more heterogenous, and of a more provisional character than the *lepidota* group. The 16 nominal forms are distinguished by the extension of the maxilla (only to about the margin of the orbit), many dorsal spines (rarely 19, usually 20-23), moderate number

of squ.long. scales (about 60-70 generally, rarely as few as 45 or as many as 90), absence of humeral ocellus, frequently occurring large ocellus (or ocelli) on the middle of the dorsal fin, and frequently smooth preopercle margin. Sex dimorphism is not known. *Crenicichla vittata* Heckel is further distinguished by the very many lateral line scales on the caudal fin (up to 16 scales) and is maybe distinct. The endemic Paraná superior forms are distinguished by their low squ.long. and dorsal fin counts (see p. 648), and appear to represent an autochthonous, probably polyphyletic group within the *lacustris* group. The relationships of the group are obscure. It is similar to most northern forms in the high dorsal spine count and extension of the maxilla, possibly ancestral character states. There is nothing suggesting close relationship with the *lepidota* group.

*Crenicichla saxatilis* and similar forms. *Crenicichla saxatilis* is often mentioned in connection with *C. lepidota*, and these species are occasionally synonymized (cf. p. 629). Whereas the name *C. lepidota* is usually applied on large-scaled *Crenicichla* in the La Plata basin, and eastern and northeastern Brazilian river systems, the *Crenicichla* of similar appearance in the Amazonas and Orinoco basins and the Guianas, with but slightly higher squ.long. counts (more than 50) are commonly called *C. saxatilis*. A few similar forms are distinguished, and of these at least *C. alta* Eigenmann, 1912 (Guyana and Surinam), and *C. lucius* Cope, 1870 (Peruvian Amazon), appear to be specifically distinct. BOESEMAN (1960) suggested that *C. alta* may be a junior synonym of *C. frenata*, but confer EIGENMANN's (1912) comment on their similarity in position of shoulder ocellus; also, one of the two syntypes of *C. vaillanti* Pellegrin, 1903 (MNHN 2993, Essequibo) agrees with *C. alta* (the second syntype, from La Mana, Guyane française, represents another species of uncertain affinity). Other nominal species close to or identical with *C. saxatilis* auctt. are *Cychna labrina* Spix, 1831 (mari Brasiliae), *Scarus pavoninus* Gronovius (Gray), 1854 (Surinam), *Crenicichla pterogramma* Fowler, 1914 (Rupununi River, British Guiana), *C. saxatilis albopunctata* Pellegin, 1904 (Surinam; Guyane anglaise; Guyane française), *Crenicichla frenata* Gill, 1858 (Trinidad, W.I.), *Crenicichla vaillanti* Pellegrin, 1903 (Essequibo; La Mana), *Cychna rutilans* Jardine, 1843 (Rio Branco; synonymized with *C. saxatilis* by REGAN (1905), status not apparent to me), *Batrachops nemopterus* Fowler, 1940 (Contamana, Peru), *Crenicichla anthurus* Cope, 1872 (Ambyiacu), *C. proteus* Cope, 1872 (Ambyiacu River), and *C. proteus argynnis* Cope, 1872 (Ambyiacu River).

*Crenicichla saxatilis* auctt., and to a greater or lesser degree the other species listed above resemble *C. lepidota* in the colour pattern, including humeral and caudal spot or ocellus and sex dimorphism; the scale and fin counts are only slightly higher. The confused taxonomic situation makes it difficult to evaluate the relationship of the *lepidota* group to the *saxatilis*-like forms, although the vicarying distributions and morphological similarity would seem to justify the assumption that these fishes are phyletically more close to each other than either to any other *Crenicichla* species.

The description of *C. lepidota* (p. 631) extends the range of variation within that species considerably, so it would seem even that its distinction versus *C. saxatilis* auctt. is in danger. However, the latter species is not well defined. It is highly doubtful whether all *C. saxatilis* reported in the literature belong to a single species or are conspecific with *C. saxatilis* of Linnaeus. It appears that BLOCH's figure (1792, pl. 307) has become the practical iconotype, and that all later determinations are for the species figured (cf. e.g. EIGENMANN 1912). The Linnaean type-material has been completely ignored.

My preliminary conclusion, based on a literature survey and superficial study of Guianas, Orinocoan and Amazonian material, is that *C. saxatilis* auctt. is a composite, the component species of which are not recognizable until a larger material is subjected

to critical study. It is relevant to note here that most records of *C. saxatilis* *auctt.* are founded on study of very limited material from particular localities. It thus appears to me that both nomenclatural and taxonomic objections can be raised against the identification of *e.g.* the Itabó Guazú form with *C. saxatilis*, although it would key out as that species using Regan's (1913) key. Apparently, there are also some differences in counts: Two specimens (NRM 5583, 5585) that may possibly represent Linnaeus' material of *Sparus saxatilis* (presumably from Surinam), both have the dorsal count XVIII.14; squ.long. counts are 52 and 53. The material is not in good condition and in other respects rather uninformative. Various *C. saxatilis* like material from the Amazonas and Orinoco drainages available, has generally 18 or 19 dorsal spines and squ.long. 55 to 63, conforming to *C. saxatilis sensu* REGAN (1905; 1913 in part) and PELLEGRIN (1904), with slightly higher modal dorsal and squ.long. counts than *C. lepidota*, and also *C. semicineta* (*cf.* below).

Gronovius' type-specimen of *Scarus pavoninus* Gronovius, 1854 (also a syntype of *C. saxatilis*) is a dried skin, described at length by WHEELER (1958). With only 17 dorsal spines and squ.long. c. 46 (my count) it is somewhat below *C. saxatilis*, to which species it is usually referred (*e.g.* by WHEELER 1958). In addition to the markings described by Wheeler, there is a trace of a suborbital streak. The specimen conforms better with *C. lepidota* than with *C. saxatilis auctt.*, but not exactly with either.

The material described by STEINDACHNER (1892) as "*Crenicichla saxatilis* Lin. (Var. *semicineta* Steind.)" from "Bolivia, Provinz Yuracares, im oberen Chaparé bei Puerto de San Mateo" (NMW 33482-33484; 9½, 10 and 17 cm total length), have 48, 50 and 52 scales in a series from the upper edge of the gill cleft to the base of the middle caudal rays as counted by Steindachner. No fin counts are given, and the rest of Steindachner's description does not suffice to identify the material as belonging to any particular *lepidota* group form, although it is of interest as coming from a locality close to the Rio Guaporé, type-locality of *lepidota*. It may be noted though, that a pectoral spot is not mentioned. On my request, Harald Ahnelt has reexamined the specimens with regard to squ.long. and dorsal fin counts: With squ.long 50 (1) and 51 (2), according to my method, and D. XVIII.15 (2), XVIII.14 or 15 (1; posterior part of dorsal fin injured), this Bolivian form approaches Amazonian *C. saxatilis* rather than *C. lepidota* as defined in this paper. Only a more throughout study of Bolivian material can tell if *semicineta* is distinct from *C. lepidota*.

PELLEGRIN (1904) regarded *semicineta* as a "variété" (var.) of *C. saxatilis*, possibly a distinct species, but it is not certain what Steindachner intended with the name. On page 383, STEINDACHNER (1892) lists his material in an "Übersicht der beschriebenen Arten" simply as "*Crenicichla saxatilis* sp. L.", whereas "*Trygon pastinaca* sp. L., var. *marmorata*" occurs as such in the list, "Übersicht" and "Erklärung der Tafeln" (page 384). Any more recent reference to this form by Steindachner is lacking. The most straightforward conclusion is that *semicineta* is to be regarded as a subspecific name, with reference to the INTERNATIONAL CODE OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, Art. 45 (e) (i): "Before 1961, the use of either of the terms 'variety' or 'form' is not to be interpreted as an express statement of either subspecific or infrasubspecific rank, and their use is therefore to be interpreted as denoting subspecific rank." No evidence given that *semicineta* is indeed a subspecies of *C. saxatilis*, it may be regarded as a full species of uncertain validity until a revision is made. REGAN (1905) lumped it in the synonymy of *C. saxatilis*, but it should be noted then that he did not recognize infraspecific taxa and apparently never examined Steindachner's material.

The Cabeza amarga of Uruguay determined as *Crenicichla saxatilis* by *e.g.* DEVINCENZI (1939) and LUENGO (1971) appears to have about 50 to 60 scales in a horizontal

series and 17 to 21 dorsal spines. A comparison with Amazonian or Guianas material has evidently not been made, and I would regard the identifications as doubtful although the published data are far too insufficient to allow further speculations. It would be of interest rather to compare the Patos and Itabó Guazú forms of *C. lepidota* with the Uruguayan "*C. saxatilis*". A specimen of *C. saxatilis* from Concordia, Entre Ríos, Argentina, figured by RINGUELET *et al.* (1967) is evidently a misidentified *C. lacustris* group species to judge from counts and colour pattern.

## MATERIAL

### *Crenicichla brasiliensis*

MZUSP 16055. Five specimens, 67.2, 68.8, 72.4, 72.9, 78.8 mm. Ceará. 1972.

### *Crenicichla britskii*

MZUSP 16004. ♀, 83.2 mm. Brasil, Est. São Paulo, mun. Promissão, R. Tietê system, km 143 on BR-153, above road in small brook. 28 August 1980. Leg. V. Garutti & S. O. Kullander (Sta. SOK 4). (Holotype.) — NRM SOK/1980354:3143. Three juvs., 35.8, 41.5, 51.1 mm. Same data as preceding. (Paratypes.) — NRM SOK/1980354:3127. One juv., 47.3 mm. Brasil, Est. São Paulo, mun. Promissão, R. Tietê system, BR-153, below Usina de Promissão, isolated pool between the road and the left bank of the R. Tietê. 28 August 1980. Leg. V. Garutti & S. O. Kullander (Sta. SOK 3). (Paratype.) — MZUSP 16005-16006. Two ♀♀, 84.8, 95.1 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, R. Paraná system, marginal lakes of the Paraná in front of Jupuíá. 11-23 September 1964. Leg. Excurção do Departamento de Zoologia. (Paratypes; CP, D, squ. long. and coloration.) — MZUSP 16007-16021. Fifteen specimens, 24.2-118.3 mm. Brasil, Est. São Paulo, Barragem do Jupuíá, lagoa at mouth of córrego do Abrigo. 28 December 1966. Leg. H. A. Britski. (Paratypes; coloration; CP, D, and squ. long. data from three specimens, 63.0, 91.1 (♀♀) and 118.3 (♂) mm; squ. long. data from three specimens, 59.0, 68.5. and 76.8 mm) — MZUSP 16022. One ♀, 100.7 mm. Brasil, Est. Paraná, Guaira. 5-10 December 1969. Leg. G. R. Kloss (Coll. no. 690872). (Paratype; CP, squ. long. and D.)

### *Crenicichla lepidota* (Paraguay)

MHNG 2027.99-100. One ♂?, 63.4 mm; one ♀, 83.1 mm. Paraguay, depto. Concepción, Puerto Max, Estancia El Postillón, small affluent of Arroyo León. 19 October 1979. Leg. Exp. MHNG to Paraguay, 1979 (Loc. 4). — MHNG 2028.1-26, NRM A80-3001. Fifteen ♂♂, 72.8\*, 81.7, 86.2, 87.2, 87.9\*, 91.0\*, 91.4, 96.8, 96.8, 96.8, 98.0, 98.3, 103.0\*, 103.3, 106.1\* mm; eight ♀♀, 73.1, 74.0\*, 75.4\*, 76.9\*, 78.1\*, 78.6, 83.1, 88.4\* mm; five juvs. (unsexable), 67.6, 68.0, 74.4, 74.5, 78.7 mm. Paraguay, depto. Concepción, Arroyo Tagatya-Mi (about 30 km E Puerto Max). 20 October 1979. Leg. as preceding (Loc. 5). (Asterisk indicates material included in Table 1.) — MHNG 2028.27-29. Three juvs. (unsexable), 57.2, 61.1, 66.7 mm. Paraguay, depto. Concepción, between Estancia Estrellas and Estancia Primavera, (temporary?) swamp in connection with Riacho La Paz. 16 October 1979. Leg. as preceding (Loc. 3). — MHNG 2028.30. One ♂, 69.8 mm. Paraguay, depto. Concepción, small arroyo, affluent of Tagatya-Guazú, near Estancia Garay-Cué. 22-23 October 1979. Leg. as preceding (Loc. 6). — MZUSP 16023. Six specimens, 46.7, 73.1, 76.9, 77.1, 82.2, 123.4 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Cáceres, Santo Inácio, 1a ponte da Rodovia Cáceres-Porto Limão. 26 March 1977. Leg. CEPIPAM. (D and squ. long. counts.) — MZUSP 16024. Four specimens



50.6, c. 67.4, c. 74.2, c. 130.6 mm. Same data as preceding. (D and squ.long. counts.) — MZUSP 16025. Seven specimens, 71.8, 73.1, 77.1, 78.0, 79.4, 89.8 (♀), 110.6 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Poconé, Campo do Jofre. 10-19 February 1977. Leg. CEPIPAM. (D and squ. long. counts.) — MZUSP 16026. One specimen, 119.3 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Santo Antonio do Leverger, Ranchão da Lagoa. 8 March 1977. Leg. CEPIPAM. (D and squ. long. count.) — MZUSP 16027. Three specimens, 65.7, 66.7, 76.0 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Coxim, Cachoeira do Campo lake. 11 December 1976. Leg. CEPIPAM (D and squ. long counts). — MZUSP 16028. One specimen, 78.0 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Melgaço, Boca do Croara, R. Cuiabá. 3 May 1977. Leg. CEPIPAM. (D and squ. long counts.) — MZUSP 16029. One specimen, 51.9 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Melgaço, Sangradouro Grande, R. Cuiabá. 11 May 1977. Leg. CEPIPAM. (D and squ. long. count.) — MZUSP 16030. Six specimens, 77.2, 78.0, 79.3, c. 100.7, 101.1, 111.5 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Poconé, Campo do Jofre or R. Pixaim. 10-19 February 1977. Leg. CEPIPAM. (D and squ.long. counts.) — MZUSP 16031. One specimen, 56.8 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Itiquira, Fazenda Santo Antonio do Paraiso, internal lakes of the Piquiri-Itiquira system. 24-29 October 1978. Leg. J. C. de Oliveria. (D spine count only.) — MZUSP 16032. Two specimens, not measured. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Cáceres, Ilha de Taiamã, bay. 8 August 1980. Leg. R. M. Corrêa e Castro (coll. no. 801114). (No data.) — MZUSP 16033. Twelve specimens, not measured. Brasil, Est. Mato Grosso, Descalvados, R. Paraguai, beaches. 9 August 1980. Leg. R. M. Corrêa e Castro (coll. no. 801132). (No data.) — MZUSP 4472. One ♀?, c. 180 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, Santo Antonio do Leverger, açude. August 1965. Leg. Gary Olson. (D and squ.long. count.) — NRM unreg. One ♂, 123.2 mm. Paraguay, depto. Presidente Hayes, R. Siete Puntas, Estancia Hermosa (100 km W Concepción). 4 November 1946. Leg. C. Olrog. (D and squ.long. count.)

#### *Crenicichla lepidota* (Acaray)

MHNG 2028.31-39, Six ♀♀, 69.4, 70.5, 76.4, 77.5, 79.1, 87.5 mm; three juvs. 44.8, 62.5, 64.5 mm. Paraguay, depto. Alto Paraná, R. Acaray, under road bridge near Puerto Presidente Stroessner. 8 November 1979. Leg. Exp. MHNG to Paraguay, 1979 (Loc. 8.) — MHNG 2061.90-100, 2062.1-3, NRM unreg. Four ♂♂, 94.3, 95.2, 106.9, 130.9 mm; four ♀♀, 74.9, 87.6, 98.2, 101.2 mm; seven juvs. (unsexable), 50.9, 52.3, 67.8, 75.2, 75.5, 75.7, 76.4 mm. Paraguay, depto. Alto Paraná, barrage lake Acaray. 30 April 1980. Leg. C. Dlouhy (coll. no. 637). — MHNG 2088.38-51. One ♂, 90.5 mm; nine ♀♀, 63.9, 67.6, 69.6, 70.7, 71.2, 72.3, 75.8, 78.3, 79.0 mm; four juvs., 57.5, 66.8, 68.1, 68.6 mm. Paraguay, depto. Alto Paraná, Arroyo Acaray, below the barrage. 7 October 1980. Leg. C. Dlouhy (coll. no. 770).

#### *Crenicichla lepidota* (Itabó Guazú)

MHNG 2028.40-47. One ♂, 91.1 mm; one ♀, 112.5 mm; six juvs. and unsexable, 49.7, 57.3, 63.3, 75.5, 84.5, 87.5 mm. Paraguay, depto. Alto Paraná, Arroyo Itabó Guazú, near confluence with R. Alto Paraná. 5 November 1979. Leg. Exp. MHNG to Paraguay, 1979 (Loc. 7).

#### *Crenicichla lepidota* (Patós)

MZUSP 16034. Two ♂♂, c. 126.0, 138.0 mm. Brasil, Est. Rio Grande do Sul, R. dos Sinos, São Leopoldo. No date. Leg. R. P. Leal. — MZUSP 16054. Three ♂♂, 138.7,

141.6, c. 190 mm; one ♀, 149.4 mm. Same data as preceding. — MZUSP 16035. Six specimens, 51.4, 56.9, 57.5, 63.1, 72.5, 78.5 mm. Brasil, Est. Rio Grande do Sul, valley at km 16 on BR-116 (Porto Alegre-Pelotas). 21 September 1977. Leg. Expedition of the MZUSP and USNM. — MZUSP 16036. Two ♂♂, 62.8, 120.3 mm; one ♂ ?, 71.3 mm; one juv., 56.1 mm. Brasil, Est. Rio Grande do Sul, road Rio Grande — Cassino, Arroio do Vieira. 11 December 1979. Leg. Expedition of the MZUSP and USNM.

*Crenicichla* sp. (São Francisco)

MZUSP 16037. Two specimens, 64.1, 67.1 mm. Brasil, Est. Minas Gerais, R. São Francisco system, Represa de Três Marias. 14-18 February 1965. Leg. H. A. Britski & I. A. Dias.

COMPARATIVE MATERIAL

*Crenicichla haroldoi*: MZUSP 16038. Forty-three, three measured, 86.7, 98.4, 111.6 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, R. Paraná, Ilha Solteira. 25-28 May 1972. Leg. Exc. MZUSP. — MZUSP 16039. One not measured. Brasil, Est. Paraná, Guaira. 5-10 December 1969. Leg. G. R. Kloss (coll. no. 690872). *Crenicichla jaguarensis*: MZUSP 16040. Two, c. 86.0, 95.3 mm, Brasil, Est. São Paulo, R. Grande, Miguelópolis, Represa de Volta Grande. 6-7 November 1975. Leg. CETESB. — MZUSP 16041. Two, c. 81.7, c. 88.0 mm. Brasil, Est. Minas Gerais, mun. Fronteira, R. Grande, 10 km from Usina de Marimondo. 23 March 1978. Leg. J. C. de Oliveira. — MZUSP 16042. One measured, c. 85.1 mm. Brasil, Est. São Paulo, R. Corumbatai, Corumbatai. April 1963. Leg. H. A. Britski. — MZUSP 16043. One, not measured. Brasil, Est. Paraná, Guaira. 5-10 December. Leg. G. R. Kloss (coll. no. 690872). — MZUSP 16044. One, 89.5 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, Rio Sucuriú, Corredeira do Yamaguti, Três Lagoas. 11-23 November 1964. Leg. Exc. Departamento de Zoologia (coll. no. 13). — MZUSP 16045. Twenty-seven, three measured, 90.1, 108.7, 148.1 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, R. Paraná, Ilha Solteira, 25-28 May 1972. Leg. Exc. MZUSP. *Crenicichla jupiaensis*: MZUSP 16046. Twenty-one, five measured, 77.0, 78.5, 79.0, 79.1, 82.7 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, R. Paraná, Ilha Solteira. 25-28 May 1972. Leg. Exc. MZUSP. — MZUSP 16047. One, not measured. Brasil, Est. Paraná, Guaira. 5-10 December 1969. Leg. G. R. Kloss (coll. no. 690872). *Crenicichla vittata*: MZUSP 16049. One, 106.3 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Cáceres, Descalvados, R. Paraguai. 22-24 January 1977. Leg. CEPIPAM. — MZUSP 16050. One, 103.8 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Santo Antonio do Leverger. 7 January 1977. Leg. CEPIPAM. — MZUSP 16051. One, c. 110 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Cáceres, R. Jauru. 25 March 1977. Leg. CEPIPAM. — MZUSP 16052. One, + 210 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Cáceres, Descalvados, R. Paraguai. 22-24 January 1977. Leg. CEPIPAM. — MZUSP 16053. One, c. 260 mm. Brasil, Est. Mato Grosso, mun. Cáceres, R. Paraguai. 18-19 February 1976. Leg. CEPIPAM. — NRM unreg. Two, 108.2, + 180 mm. Paraguay. 1947. Leg. C. Olog.

SUMMARY

The taxonomy of the genus *Crenicichla*, with about 30 strictly South American species, is unclear both at genus and species level (p. 627). In this paper, an attempt is made towards a revision of the large-scaled forms in the La Plata drainage system. The results are not definitive, due probably rather to limited material than to uncertainty about character states. A major problem encountered is, however, the evaluation of

statistical differences between samples of what is here regarded as *Crenicichla lepidota*. In the absence of qualitative distinguishing features, I have regarded the slight morphometric and meristic differences as representing population differences. Geographical populations distinguished in addition by colour pattern are given species rank (pp. 642, 650, 652). All of the large-scaled *Crenicichla* studied show great conformity with respect to body shape and colour pattern, and may also be distinguished from all other *Crenicichla* species by the rather low counts, so that it appears warranted to recognize a species group, called here the *lepidota* group (p. 649). But this is largely a phenetic unit, because similar forms in northern South America remain to be studied and compared to the *lepidota* group species. These northern species are *C. saxatilis* and over a dozen similar nominal species of mostly uncertain status (p. 654).

The *Crenicichla lepidota* group contains four species:

*Crenicichla lepidota* (p. 629), originally described from the Rio Guaporé. Four populations are recognized: Paraguay, in the Paraguay system; Acaray, from Alto Paraná (Rio Acaray) samples; Itabó Guazú, from a single Alto Paraná series (Arroyo Itabó Guazú); Patos, from series collected in Lagoa dos Patos tributaries. The populations differ chiefly in scale and dorsal fin counts. Sex dimorphism is strong in at least *C. lepidota* Paraguay, of which breeding specimens are available. These are very dark-coloured compared to non-breeding specimens. Females are plump, with short, immaculate fins, and a contrasting pale submarginal zone in the dorsal fin. Males are slender and grow larger; the unpaired fins are spotted and the soft dorsal fin extended.

*Crenicichla britskii* is described from the Paraná superior (p. 642). It has rather low counts and a series of blotches along the side.

*Crenicichla* sp. São Francisco (p. 650), remains to be formally described. Characteristically, it lacks the stripe across the cheek found in the other *lepidota* group species. It is apparently endemic to the São Francisco drainage system in Brazil.

*Crenicichla brasiliensis* (p. 652), is the name given to the *lepidota* group species in the Nordeste of Brazil. It may be characterized by flank spots and reduced suborbital stripe. The identification with *Perca brasiliensis* Bloch, 1792, an insufficiently described species of which no type-material is known, is far from certain, but represents apparently the best conjecture so far.

#### LITERATURE

- BLOCH, M. E. 1792. *Naturgeschichte der ausländischen Fische*. VI. Berlin, 126 pp.
- BOESEMAN, M. 1960. The freshwater fishes of the Island of Trinidad. *Stud. Fauna Curaçao Carib.* 10: 72-153.
- BONETTO, A.A., D. ROLDAN & M. E. OLIVER. 1978. Estudios limnológicos en la cuenca del Riachuelo (Corrientes, Argentina). I. Poblaciones de peces en ambientes leníticos y lóticos. *Ecosur* 5: 1-15.
- BOULENGER, G. A. 1895a. Viaggio del dottor Alfredo Borelli nella Republica Argentina e nel Paraguay. XII. Poissons. *Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino* 10 (196): 1-3.
- 1895b. On a collection of fishes from the Rio Paraguay. *Trans. zool. Soc. Lond.* 14 (2): 25-39.
- 1897. Viaggio del Dott. Alfredo Borelli nel Chaco boliviano e nella Republica Argentina. III. Poissons. *Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino* 12 (279): 1-4.

- 1898. A list of reptiles, batrachians, and fishes collected by Cav. Guido Boggiani in the northern Chaco. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Genova* (2) 19: 125-127.
- 1900. Viaggio del Dr. A. Borelli nel Mato Grosso e nel Paraguay. III. Liste des poissons recueillis à Urucum et à Carandasiño, près de Corumbà. *Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino* 15 (370): 1-4.
- GRONOVITUS, L. T. 1756. Museum ichthyologicum, tomus secundus. *Lugduni Batavorum*, 88 pp. (*non vid.*, from WHEELER 1958).
- HASEMAN, J. D. 1911. An annotated catalog of the cichlid fishes collected by the expedition of the Carnegie Museum to central South America, 1907-10. *Ann. Carneg. Mus.* 7: 329-373.
- HECKEL, J. 1840. Johann Natterer's neue Flussfische Brasilien's nach den Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers beschrieben. (Erste Abtheilung, die Labroiden). *Annln. Wien. Mus. Natges.* 2: 327-470.
- HENSEL, R. 1870. Beiträge zur Kenntniss der Wirbelthiere Südbrasilien's. *Arch. Natges.* 36: 50-91.
- KULLANDER, S. O. 1979. Species of *Apistogramma* from the Orinoco drainage basin, South America, with descriptions of four new species. *Zool. Scr.* 8: 69-79.
- 1980a. A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species. *Bonn. zool. Monogr.* 14: 152 pp.
- 1980b. A redescription of the South American cichlid fish *Papiliochromis ramirezi* (Myers & Harry, 1948). — *Stud. neotrop. Fauna Env.* 15: 91-108.
- 1981a. Cichlid fishes from the La Plata basin. Part I. Collections from Paraguay in the Muséum d'Histoire naturelle de Genève. *Revue suisse Zool.* 88: 675-692.
- 1981b. A cichlid from Patagonia. *Buntbarsche Bull. J. Am. Cichl. Assn* 85: 13-23.
- LADIGES, W. 1938. Der Fisch in der Landschaft. *Wschr. Aquar. Terrark.* 35: 369-372.
- LINNAEUS, C. 1754. Hans Maj:ts Adolf Frideriks vår allernådigste Konungs naturalie samling innehållande sällsynte och främmande djur, som bevaras på kongl. lust-slottet Ulriksdahl. *Stockholm*, 96 pp.
- LUENGO, J. A. La familia Cichlidae en el Uruguay. — *Mems. Soc. Cienc. nat. « La Salle »* 31: 279-298.
- LUENGO, J. A. & H. A. BRITSKI. 1974. Una *Crenicichla* nueva del rio Paraná, Brasil. *Acta biol. Venez.* 8: 353-565.
- MARCGRAVIUS, G. 1648. Rerum naturalium historiae. Liber quartus, qui agit de piscibus Brasiliae. In DE LAET (ed.) *Historia naturalis Brasiliae*, etc. pp. 142-181. *Lugduni Batavorum & Amstelodami*.
- MEINKEN, H. 1937. Beiträge zur Fischfauna des Mittleren Paraná. III. *Bl. Aquar.- u. Terrarienk.* 48: 73-80.
- MENEZES, R. S. DE. 1953. Listas dos nomes vulgares de peixes de águas doces e salôbras da zona sêca do Nordeste e Léste do Brazil. *Archos Mus. nac., Rio de J.* 42: 343-388.
- NORMAN, J. R. 1926. Descriptions of nine new freshwater fishes from French Guiana and Brazil. *Ann. Mag. nat. Hist.* (9) 18: 91-97.
- PEARSON, N. E. 1925. The fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the Rio Beni basin, Bolivia, collected by the Mulford Expedition. *Indiana Univ. Stud.* (64): 1-83.
- PELLEGRIN, J. 1904. Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxinomique des poissons de la famille des Cichlidés. *Mém. Soc. zool. Fr.* 16: 41-399.
- REGAN, C. T. 1905. A revision of the fishes of the South-American cichlid genera *Crenacara*, *Batrachops*, and *Crenicichla*. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1905: 152-168.
- 1906. A revision of the fishes of the South-American cichlid genera *Cichla*, *Chaetobranchus*, and *Chaetobranchopsis*, with notes on the genera of American Cichlidae. *Ann. Mag. nat. Hist.* (7) 17: 230-239.

- 1913. A synopsis of the cichlid fishes of the genus *Crenicichla*. *Ann. Mag. nat. Hist.* (8) 11: 498-504.
- RIBEIRO, A. DE MIRANDA. 1918. Cichlidae. *Comm. Linh. telegr. estrat. Matto Grosso Amazon.* 46 (5): 18 pp.
- RINGUELET, R. A., R. H. ARÁMBURU & A.A. DE ARÁMBURU. 1967. Los peces argentinos de agua dulce. *La Plata*, 602 pp.
- SCHINDLER, O. 1939. Über die Fishausbeute der 3. Südamerika-Expedition Prof. Kriegs. *Sber. Ges. naturf. Freunde Berl.* 1939: 268-302.
- SCHNEIDER, A. 1938. Die Vogelbilder zur Historia Naturalis Brasiliae des Georg Marcgrave. *J. Ornithol.* 86: 74-106.
- STARKS, E. C. 1913. The fishes of the Stanford Expedition to Brazil. *Stanford*, 77 pp.
- STEINDACHNER, F. 1874. Die Süßwasserfische des südöstlichen Brasilien. *Sber. K. Akad. Wiss., Wien* 70: 499-538.
- 1892. Über einige neue und seltene Fischarten aus der ichthyologischen Sammlung des k.k. Naturhistorischen Hofmuseums. *Denkschr. K. Akad. Wiss., Wien.* 59: 357-384.
- VANDEWALLE, P. 1971. Comparaison ostéologique et myologique de cinq Cichlidae africains et sud-américains. *Annls Soc. r. zool. Belg.* 101: 259-292.
- WHEELER, A. C. 1958. The Gronovius fish collection: a catalogue and historical account. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Hist.)* 1: 187-249.
- ZAR, J. H. 1974. Biostatistical analysis. *Englewood Cliffs, N. J.*, 620 pp.
-



# Über einige *Aleochara*-Arten aus der Schweiz (Coleoptera, Staphylinidae)

von

Zbynek LIKOVSKY \*

Mit 2 Abbildungen

## ABSTRACT

**On some *Aleochara* species from Switzerland (Coleoptera, Staphylinidae).** — The new species *Aleochara (Polychara) helvetica* is described; the new name *Aleochara heeri* nom. nov. is proposed to replace *A. rufitarsis* Heer, 1839 nec Kirby, 1832. *Aleochara (C.) ganglbaueri* is recorded for the first time from the western Alps.

### *Aleochara heeri* nom. nov.

Der Name *Aleochara rufitarsis* Heer, 1839 (*Fauna Col. Helvet.* 1/2: 317) ist ein jüngeres primäres Homonym der *Aleochara rufitarsis* Kirby, 1832 (in STEPHENS, *Ill. Brit. Ent., Mandib.* V: 124). Die *Aleochara rufitarsis* Kirby wurde bisher für ein Synonym der *Calodera uliginosa* Erichson, 1837 gehalten. Für die *Aleochara (Polychara) rufitarsis* Heer schlage ich den neuen Namen *Aleochara heeri* vor. Die *Aleochara rufitarsis* — Gruppe (LIKOVSKY 1973) ändert sich daher in *Aleochara heeri* — Gruppe.

### *Aleochara (Polychara) helvetica* sp. n. (Fig.1-2)

Die neue Art gehört der *Aleochara heeri* — Gruppe an und ist mit *A. heeri* und *A. roubali* Likovsky, 1973 am nächsten verwandt. Von diesen beiden Arten durch langes drittes Fühlrglied, lange gekrümmte Haare an den hinteren Hinterleibssternite beim Männchen und namentlich andere Penisbau verschieden.

Wenig glänzend, schwarz, die Flügeldecken manchmal bräunlich durchscheinend; die zwei letzten Glieder der Kiefertaster, die Lippentaster, Knie und Tarsen — oftmals auch die Schienen — dunkelbraun. Behaarung schwarz.

\* Vinohradská 40, 120 00 Praha 2, Vinohrady, Tschechoslowakei.

Der Kopf verhältnismässig klein, nur wenig breiter als zwei Drittel der Halsschildbreite, fast so breit wie lang, nach hinten schwach verengt und daher etwas trapezförmig erscheinend, flach gewölbt. Die Schläfen ganz gerandet. Die Punktierung grob, die Punktzwischenräume zweimal bis dreimal grösser als der Punktdurchmesser, am Grunde ohne erkennbare Mikroskulptur, fein mikroskopisch punktulierte. Anliegende Behaarung von hinten nach vorn gerichtet. Die Augen gross, aus dem Kopfumriss nicht hervortretend, ihr Längsdurchmesser so lang wie die Schläfen.

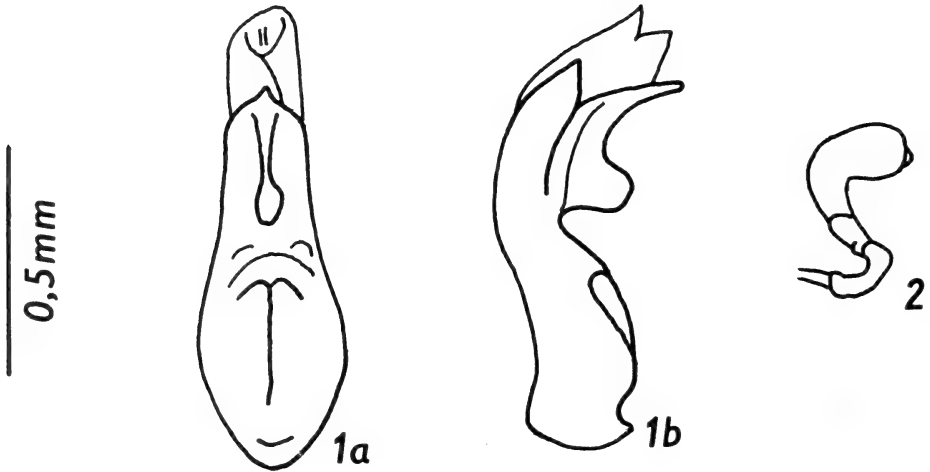


FIG. 1—2.

*Aleochara helvetica* sp. n.

1. — Penis (a: Ventralansicht; b: Lateralansicht); 2. — Samenkapsel.

Die Fühler lang und schlank, die Halsschildbasis etwas überragend. Das zweite Glied etwas kürzer als das erste, drittes Glied fast um ein Drittel länger als das zweite, so lang wie das vierte und fünfte zusammengenommen. Viertes bis zehntes Glied gleich lang, in der Breite allmählich zunehmend, das vierte am Ende so breit wie lang, das zehnte am Ende anderthalbmal breiter als lang. Letztes Fühlerglied wenig länger als die zwei vorhergehenden Glieder zusammen, stumpf gerundet.

Die Kiefertaster „normal“ gebildet, ihr drittes Glied dreimal länger als am Ende breit, dreimal länger als die beiden letzten Glieder zusammengenommen.

Der Halsschild quer, in der Mitte am breitesten, 1,35 bis 1,40 mal breiter als lang, gerundet, nach vorn mehr als nach hinten verengt, die Hinterecke kaum angedeutet, vorn deutlich mehr als auf der Scheibe und neben der Basis gewölbt, ganzer fein gerandet. Die Punktierung etwas feiner als jene des Kopfes, die Zwischenräume auf der Scheibe etwa zweimal grösser als der Punktdurchmesser. Am Grunde mit schwach erkennbarer Mikroskulptur. Anliegende Behaarung in der Mittellinie von vorn nach hinten, auf der Scheibe fast quer von der Mitte nach aussen gerichtet.

Die Flügeldecken an der Naht etwa 0,8 bis 0,9 mal so lang wie der Halsschild, zwischen den Schultern etwa so breit wie die grösste Halsschildbreite, nach hinten



erweitert, ihr Hinterrand schwach gerandet und neben den Hinterecken deutlich ausgeschweift. Die Naht gerandet, manchmal hinten schwach erhoben. Die Punktierung gröber als jene des Halsschildes, rauh, die Zwischenräume nur wenig grösser als der Punktdurchmesser, mit mehr oder weniger deutlicher netzmaschiger Mikroskulptur. Die anliegende ziemlich dichte Behaarung schräg von vorn nach hinten aussen gerichtet.

Die Beine schlank, alle Tarsen kürzer als die Schienen.

Der Hinterleib nach hinten kaum verengt, fast parallel. Drittes bis fünftes Tergit vorn stark quer eingedrückt und hier dicht und grob punktiert. Sechstes und siebentes Tergit neben der Basis weniger dicht, grob punktiert. Die hintere Hälfte der Tergite mit vereinzelt Punkten; nur siebentes und achttes Tergit weitläufig feiner punktiert. Am Grunde fast undeutliche quere Mikroskulptur. Spärliche anliegende Behaarung von vorn nach hinten gerichtet.

Beim Männchen fünftes und sechstes Hinterleibssternit in der Mitte neben dem Hinterrande mit einer Reihe dichter langer Haare. Die Länge der Haare vermindert sich von den Seiten zur Mitte. Distalteil der Haare breit nach innen gekrümmt.

Penis wie in Fig. 1a, 1b gebaut; das Ventralblatt trägt einen hohen Fortsatz.

Die Samenkapsel sklerotisiert, wie in Fig. 2 gebildet. Ihre Form ist von Spermatheken der sonstigen Arten der *Aleochara heeri* — Gruppe kaum verschieden (LIKOVSKY 1973).

Länge 4,3 bis 5,7 mm.

Holotypus (♂), Allotypus (♀) und Paratypen (2 ♂, 1 ♀): Schweiz, Kanton Waadt: Malatray s/Villeneuve, 1500 m, mai 1952, Toumayeff lgt.; Paratypus (1 ♀): Schweiz, Kanton Waadt: Fracherets s/Gryon, 1600 m, 20.IV.1947, Besuchet lgt.; Paratypus (1 ♂): Schweiz, Kanton Wallis: Tanay, 1420 m, mai 1960, Toumayeff lgt. Unter Steinen. Holotypus, Allotypus und drei Paratypen im Museum Genf; zwei Paratypen in meiner Sammlung.

#### *Aleochara (Ceranota) ganglbaueri* Bernhauer, 1901

Erster Fund in den Westalpen — Schweiz, Kanton Waadt: Les Agites au-dessus de Roche, 1558 m, 1 ♂ im Mai 1964 unter Steinen im Gras; leg. G. Toumayeff. Das mir vorliegende Belegstück stimmt mit dem Typus dieser Art überein, unterscheidet sich von diesem nur durch das vierte (zweite freiliegende) Hinterleibstergit ohne Tuberkel. Die Anordnung der Höckerchen an den Tergiten ist auch bei anderen Arten der Untergattung *Ceranota* Stephens, 1839 veränderlich.

Ich danke den Herren Dr. C. Besuchet und G. Toumayeff für die freundliche Überlassung des Materials.

#### LITERATUR

- BERNHAUER, M. 1901. Die Staphyliniden der paläarktischen Fauna. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien* 51: 430-506.
- HORION, A. 1967. Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. XI: Staphylinidae 3. Teil: Habrocerinae bis Aleocharinae (Ohne Subtribus Athetae). xxiv + 419 pp. *Überlingen-Bodensee*.
- LIKOVSKY, Z. 1973. Die Arten der *Aleochara rufitarsis* — Gruppe (Coleoptera, Staphylinidae). *Annotnes zool. bot. Bratisl.* 74: 1-8.



# Les Mantispidés du Muséum d'Histoire naturelle de Genève. II. (Insecta, Planipennia)

par

**Claude POIVRE \***

Avec 1 figure

## ABSTRACT

**Mantispids of the Natural History Museum of Geneva. II.** — In this second part, 17 species of the subfamily Mantispinae in the collection of Museum are listed. They belong to 8 genera from Europa, Africa, Asia, Indonesia, Australia and South America.

Lors d'un deuxième séjour au Muséum de Genève, en novembre 1980, il m'a été permis de compléter l'inventaire de la collection de Mantispidés qui ne cesse de s'enrichir.

Dans cette seconde partie, 17 espèces de la sous-famille des Mantispinae de la Collection du Muséum sont répertoriées. Elles appartiennent à 8 genres d'Europe, d'Afrique, d'Asie, d'Indonésie, d'Australie et d'Amérique du Sud. Certaines feront l'objet d'une nouvelle description ultérieurement.

## **Mantispa** Illiger, 1798

### **Mantispa styriaca** (Poda, 1761)

Europe méridionale: sans référence, 1 ♀, collection Pictet.

Europe méridionale: Majorque, 1 ♀, collection Pictet.

France: Dieulefit (Drôme), VII.1979, 1 ♀, leg. P. Martin; *ibid.*, 1-10.VIII.1979, 3 ♂, 5 ♀, leg. P. Martin.

---

\* Université de Nancy I, Zoologie approfondie, B.P. 239. F-54506 Vandœuvre-lès-Nancy Cedex France.

**Mantispa nana** Erichson, 1839

Haut Katanga: Jshinkolobwe, 28.IV.1931, lampe, 1 ♀, J. Romieux (étiquet. *Mantispa zonaria*, dét. Handschin).

**Mantispa verruculata** (Navas, 1914)

Haut Katanga: Jshinkolobwe, 17.IV.1931, 1 ♀, J. Romieux; 27.IV.1931, 1 ♀, J. ROMIEUX.

**Mantispilla** Enderlein, 1910**Mantispilla strigipes** (Westwood, 1852)

Australie méridionale: Nouvelle Hollande, Grawlertown, 1 ♂, collection Pictet (étiquet. *Mantispa strigipes*).

Nouvelle Hollande: sans référence, 1 ♀, collection Pictet (étiquet. *Mantispa strigipes*).

**Mantispilla amabilis** (Gerstaecker, 1893)

Java: Amberst District, 1 ♀, L. Kehntner (étiquet. *Mantispa amabilis*).

Java: sans référence, 1 spécimen de sexe indéterminé (abdomen manquant), M<sup>lle</sup> Badollet.

Endeh: Florès, XII.1931, 1 ♀, Handschin.

**Entanoneura** Enderlein, 1910**Entanoneura januaria** Navas, 1936

Brésil: Sao Bento de Sul, St Catarina, 1 ♀ (achat, Bâle, 1971).

**Entanoneura similis** Handschin, 1960

Brésil: Sao Bento de Sul, St Catarina, 1 ♂ (achat, Bâle 1971).

**Nampista** Navas, 1914**Nampista auriventris** (Guérin, 1838)

Egypte, sans référence, 1 ♀, collection Pictet.

**Sagittalata** Handschin, 1959**Sagittalata semeriai**, Poivre, 1980

Nord Cameroun: Gachiga (Garoua), X.1976, 1 ♀, leg. Michel Ndjalla (en alcool et prép. Microsc.).

**Sagittalata bitschi** Poivre, 1981

Côte d'Ivoire: Lamto (station écologique), XII.1975. 2 ♂, 1 ♀, leg. J. Bitsch (en alcool et prép. microsc.).

**Cercomantispa Handschin, 1959****Cercomantispa ndjallai** Poivre, 1980

Cameroun: Ngoékélé-Yaoundé, XII.1976, 1 ♂, leg. Michel Ndjalla (en alcool et prép. microscop.).

**Cercomantispa decellei** Poivre, 1981

Côte d'Ivoire: Lamto (station écologique), XII.1975, 11 ♂, 4 ♀, leg. J. Bitsch (en alcool et prép. microscop.).

**Perlamantispa Handschin, 1960****Perlamantispa perla** (Pallas, 1772)

Tiflis (actuellement Tbilissi, capitale de la Géorgie, U.R.S.S.): 2 spécimens de sexe indéterminé (abdomen manquant), H. de Saussure (étiquet. *Mantispa styriaca*).

Russie: Sarepta: 1 spécimen de sexe indéterm. (abdomen manquant) collection Pictet.

Asie mineure: Ankara (W de Dikmen), 9.VII.1939, 1 ♂ (étiquet. *Mantispa perla*).

Sicile: sans référence, 1 ♀, 1 spécimen de sexe indéterm. (abdomen manquant), collection Pictet (étiquet. *Mantispa perla*).

Espagne: Granjas, 2 ♀, collection Pictet.

Tous les spécimens ne possèdent pas la tache sombre dédoublée sur la face antérieure du fémur, les 2 exemplaires de Géorgie l'ont (SEMERIA 1976, fig. 4 et POIVRE 1981b, fig. 11), certains ont cette face brun foncé uniforme à brun clair (collections à sec).

Le pattern tergal céphalo-thoracique est très variable, allant de mon dessin (1981, fig. 11) à celui de LUCCHESI (1956, Fig. I).

**Perlamantispa pusilla** (Pallas, 1772)

Cap de Bonne Espérance: 1 ♀, collection Pictet; 2 ♀, 1 spécimen de sexe indéterm. (abdomen manquant), collection Brady; (étiquet. *Mantispa pusilla*).

Afrique méridionale: sans référence, 2 ♂, 1 ♀, collection Pictet.

**Perlamantispa icterica** (Pictet, 1865)

Néotype. — France: le vieux Cannet, commune du Cannet-des-Maures (Var), 18.VI-20.VII.1964, 1 ♀, leg. Henry Kurt Daicker (étiquet. *Mantispa styriaca*).

Le type de Pictet peut être considéré comme perdu, restant introuvable dans les collections de l'auteur déposées au Muséum. Il avait été récolté en Espagne, à San Ildefonso.

Au cours d'un examen de la collection d'Insectes léguée au Muséum par H. K. Daicker, j'ai trouvé un Mantispiné ♀ tout à fait conforme à la description faite par

PICTET (1865) de la variété *icterica*, deuxième forme de *Mantispa perla*, mais les différences morphologiques entre les deux formes se révèlent si importantes qu'il me semble nécessaire d'élever la seconde au rang d'espèce.

MONTERRAT (1980) qui a récolté un spécimen ♂, de *Perlamantispa perla* (Pallas, 1772) var. *icterica* Pictet, 1865 en Espagne, sierra de Pelahustán, province de Tolède, le 4.VI.1978, manifeste la même opinion.

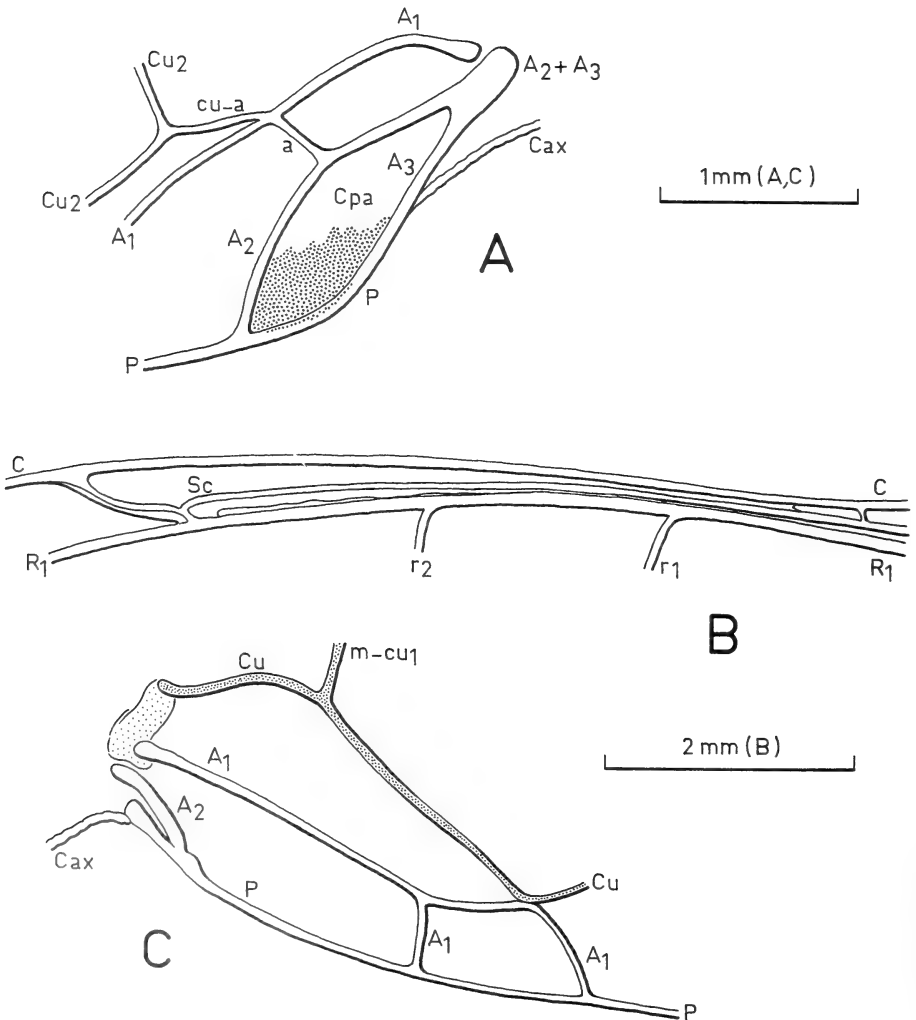


FIG. 1.

*Perlamantispa icterica* : A, région basale postérieure de l'aile antérieure gauche;  
 B, ptérostigma de l'aile antérieure gauche;  
 C, région basale postérieure de l'aile antérieure droite.

*Taille.*

| Longueur corps | Longueur totale | Envergure | Longueur aile antérieure |
|----------------|-----------------|-----------|--------------------------|
| 14,5 mm        | 19 mm           | 30 mm     | 14 mm                    |

*Habitus.* — Semblable à celui de *Perlamantispa perla* (cf. POIVRE, 1981, fig. 4).

*Coloration.* — Conforme à la description originale quant à la teinte de fond jaune-vert pâle mais avec des dessins pigmentaires bruns partiellement différents sur la tête et la face tergale du pronotum, dans sa partie antérieure, qui rappellent ceux de *Perlamantispa perla* (cf. POIVRE 1981b, fig. 11) avec quelques variantes; la face antérieure des fémurs prothoraciques possède le même dessin brun foncé que *P. perla*. Ces détails pigmentaires peuvent prêter à confusion, surtout avec les mâles de *P. perla* moins pigmentés que les femelles, mais la teinte de fond est jaune vif chez les *P. perla*. Yeux à reflets bleu-violet chez *P. ictERICA* et vert-bronze chez *P. perla*; ptérostigmas jaune vif translucide chez *P. perla* et jaune-vert transparent chez *P. ictERICA* avec C, Sc et R<sub>1</sub> de même couleur. Face latérale du pronotum dépigmentée chez *P. ictERICA*.

*Morphologie.* — Afin qu'il soit conservé intact, le néotype n'a pas été disséqué. Les principales différences morphologiques externes entre *P. ictERICA* et *P. perla* apparaissent néanmoins nettement en examinant la nervation alaire et les pattes.

Aile antérieure: Cpa plus longue que celle de *P. perla*, en forme de parallélogramme dont l'organe de Hanschin occupe le 1/3 postérieur; A<sub>1</sub> pliée en angle obtus à sa base (simplement recourbée chez *P. perla*); A<sub>2</sub> + A<sub>3</sub> plus épaisse et presque droite, formant un Y parfait avec A<sub>2</sub> et A<sub>3</sub>. Ptérostigmas proximale plus étroits que l'espèce voisine avec trajet de C et Sc, qui ne fusionnent pas, parfaitement visible sans interruption (seulement perceptible chez *P. perla*) ce qu'avait vu PICTET (Fig. 1, A et B; cf. PICTET 1865, fig. 7, pl. 4 et POIVRE 1981b, Fig. 38, B et C).

Aile postérieure: Cu incurvée en S à sa base (légèrement chez *P. perla*); cellule de A<sub>1</sub> plus large que chez *P. perla* de Provence; A<sub>2</sub> plus longue et plus forte que celle de *P. perla*, dépassant P; Cu et A<sub>1</sub> (l'une brune, l'autre jaune comme chez *P. perla*) soudées vers le milieu de la longueur de la cellule de A<sub>1</sub> sur une courte distance (Fig. 1, C; cf. POIVRE 1981b, Fig. 40).

Patte prothoracique: coxa semblable à celle de *P. perla*; fémur de forme et de proportions voisines mais à formule fémorale différente: 5-5-3 à droite et 4-5-3 à gauche, soit 12 à 13 épines intermédiaires contre 9 chez *P. perla*.

Formule chétotarsale des P<sub>2</sub> et P<sub>3</sub>: 7 à 8-5 (8 à 9-5 chez *P. perla*).

**Pseudoclimaciella Handschin, 1960*****Pseudoclimaciella tropica* (Westwood, 1852)**

Gabon: sans référence, 1 ♀, Ed. Sarazin (étiquet. *Mantispa tropica*).

***Pseudoclimaciella erichsoni* (Guérin, 1844)**

Afrique: Cafrerie, 1 ♀, collection Pictet.

Cette collection compte également 1 espèce nouvelle du genre *Perlamantispa*, 1 espèce nouvelle du genre *Tuberonotha* Handschin, 1961 et 2 espèces nouvelles d'un genre nouveau qui feront l'objet de descriptions ultérieures.

Une étude morphologique de *Mantispa nana* vient d'être récemment publiée (POIVRE 1980). *Nampista auriventris* a fait l'objet d'une mise au point systématique par HANDSCHIN (1960) mais certains détails morphologiques importants restent à préciser. Plusieurs autres espèces dont certaines figurent dans les travaux de HANDSCHIN (1959-1961) feront ultérieurement l'objet d'une nouvelle description.

### BIBLIOGRAPHIE

Aux références bibliographiques de la première partie s'ajoutent :

- ENDERLEIN, G., 1910. Klassifikation der Mantispiden nach dem Materiel des Settiner Zoologischen Museums. *Stettin. ent. Ztg.* 72: 341-379.
- HANDSCHIN, E., 1960. *Nampista auriventris* (Guérin, 1838), (Neuropt. Planip.). *Bull. Soc. ent. suisse* 33 (3): 155-160.
- LUCCHESI, E., 1956. Ricerche sulla *Mantispa perla* Pallas (Neuroptera Planipennia — Fam. Mantispidae). II<sup>e</sup> Contributo su Nuovi Reperti Biologici e Morfologici concernenti l'adulto, la larva della 1<sup>a</sup> età e la completa evoluzione di questa nella sua sede definitiva. *Ist. Ent. Agr. Univ. Perugia*, 133, p., 3 pl.
- MONSERRAT, V. J., 1980. Contribucion al conocimiento de los Neuropteros de Toledo (Neuroptera, Planipennia). *Graellsia* 34 (1978): 177-193.
- PICTET, A. E., 1865. Synopsis des Névroptères d'Espagne. *H. Georg, Genève*, p. 57-58, pl. 4.
- POIVRE, C., 1980. Nouvelle description et morphologie externe comparée de *Mantispa nana* Erichson (Planipennia, Mantispidae). *Neur. Int.*, 1 (1): 35-41.
- 1981a. Mantispidés du Cameroun I. (Neuroptera, Planipennia). *Neur. Int.*, 1 (2): 77-89.
- 1981b. Morphologie comparative et systématique de Mantispidés d'Afrique et d'Europe (Neuroptera, Planipennia). *Université de Nancy I (thèse)*.
- SEMERIA, Y. 1976. Notes sur les Mantispidés de l'Estérel (Neuroptera, Planipennia). *Nouv. Revue Ent.* 6: 193-197.
-



Le genre *Hystrichopsylla* Taschenberg, 1880  
dans l'ouest du bassin méditerranéen  
(Siphonaptera, Hystrichopsyllidae)  
III. Nouveaux éléments  
pour la région alpine et les Apennins

par

J. C. BEAUCOURNU \*, H. LAUNAY \* et M. VALLE \*\*

Avec 22 figures et 2 cartes

ABSTRACT

**The genus *Hystrichopsylla* Taschenberg, 1880 in the western Mediterranean basin (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae) III. New data for the alpine region and the Apennines.** — The authors specify, essentially for the alpine region, the morphology and the distribution of the genus *Hystrichopsylla*. In other respects, *H. talpae transalpina* and *H. talpae istricea* ssp. n. are described from south of Italia and from Slovenia (West Yugoslavia), one form (without taxinomial status) is presented and discussed, from the Cantabrical Mounts (North of Spain).

The attention is drawn on the taxinomial interest of the length of ductus bursae and endotendon major.

Nous avons précédemment montré (BEAUCOURNU & ROSIN 1977; BEAUCOURNU & LAUNAY 1979) le caractère polytypique d'*Hystrichopsylla talpae* (Curtis, 1826, *sensu* SKURATOWICZ 1972) dans l'ouest du Bassin méditerranéen. Nous y avons isolé 3 taxa nouveaux (*H. t. riouxi*, *H. t. alpina* et *H. t. iberica*) auxquels s'ajoutent, bien sûr, la forme nominale et *H. o. orientalis* Smit, 1956. Dans un travail récent (LAUNAY & BEAUCOURNU 1982) nous avons, par la microscopie électronique à balayage, confirmé et complété les critères retenus.

\* Laboratoire de Parasitologie (Entomologie médicale), U.E.R. médicales et pharmaceutiques, avenue du Prof. Léon Bernard — 35000 RENNES (France).

\*\* Museo Civico di Scienze Naturali, 21000 BERGAMO (Italie).

De nouveaux éléments, tant faunistiques (en provenance des Alpes françaises, de Suisse, d'Autriche, d'Italie du Nord et du Sud) qu'anatomiques (en particulier utilisation chez la femelle de la longueur du *ductus bursae*), nous amènent à compléter et à préciser la répartition des *Hystrichopsylla* dans cette région.

A l'heure actuelle, la complexité offerte par *H. talpae* ne fait que s'accroître. Non seulement nous confirmons la validité des taxa précédemment créés, mais nous sommes amenés à en décrire deux nouveaux d'Italie et de Yougoslavie. De plus, une autre forme est signalée et figurée d'Espagne: nous ne lui attribuons aucun statut taxinomique précis, le matériel examiné étant trop réduit.

Enfin deux correctifs sont à apporter à notre note de 1979:

- à propos de *H. talpae iberica*: les exemplaires de la province de Zamora ne sont pas des hybrides mais des *iberica s. sto.*
- à propos d'*H. talpae riouxi*: le tergite V du mâle est dépourvu de spinules (un 0 mal tracé sur le tableau de la page 496 s'est malencontreusement transformé en 9!).

Nous remercions vivement les Instituts qui ont bien voulu mettre à notre disposition leurs collections: le Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Conservateur: D<sup>r</sup> B. Hauser), détenteur des collections Aellen, Mahnert et Peus, et le Museo Civico di Storia Naturale de Verona (Directeur: D<sup>r</sup> G. Osella). Nous adressons également notre gratitude au Pr. D<sup>r</sup> J. Niethammer, Bonn, qui nous a confié l'étude de Siphonaptères italiens, dont quelques *Hystrichopsylla*, de la région du Monte Gargano.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

La majorité du matériel nouveau étudié ici a été récolté dans des nids de microtidés.

Dans la plupart des cas, le statut taxinomique des mâles peut être précisé, après passage à la potasse, par un montage classique. Il est quelquefois utile de disséquer le phallosome et de l'examiner en vue dorsale ou apicale: l'organe, après éclaircissement, est examiné dans une lame à concavité et maintenu dans la bonne orientation par quelques fibres de coton.

L'étude du *ductus bursae* est faite sur dessin à la chambre claire mesuré au curvi-mètre.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

### *Hystrichopsylla talpae talpae* (Curtis, 1826)

Rappel morphologique: Chez le mâle l'apex du sternite IX est large (fig. 10); les grandes soies latérales s'insèrent en général au niveau de l'épine inférieure. Des variations assez importantes sont toutefois notées en fonction des populations étudiées. Le lobe dorsal du phallosome (fig. 1) est toujours dilaté apicalement et l'ornementation de cette pièce est, au maximum, faite de fines punctuations ou de quelques micro-tubercules squameux ou épineux. Le sclérite de Günther est toujours présent, bien marqué, son bord libre souvent marqué d'indentations. *H. t. talpae* possède également un sclérite postérieur du lobe latéral: c'est sur lui que s'insère l'extrémité distale (ou postérieure) du sclérite de Günther (cf. LAUNAY & BEAUCOURNU 1982).

L'endotendon majeur est caractérisé par le fait que sa branche accessoire apicale, coupe la branche principale vers la moitié de celle-ci (fig. 3, 4, 5).

Chez la femelle, la forme, ou plus exactement les circonvolutions, du *ductus bursae* sont inconstantes; par contre la longueur de ce *ductus* est caractéristique, sans corrélation avec la taille propre de l'insecte (cf. tableau 1).

Répartition: Nous avons déjà noté que cette sous-espèce est la plus largement répandue, ce qui se confirme amplement. Le fait le plus intéressant, nous semble-t-il, est que nous avons enquêté sur une région (le Haut-Queyras, Hautes-Alpes) où *H. t. talpae*

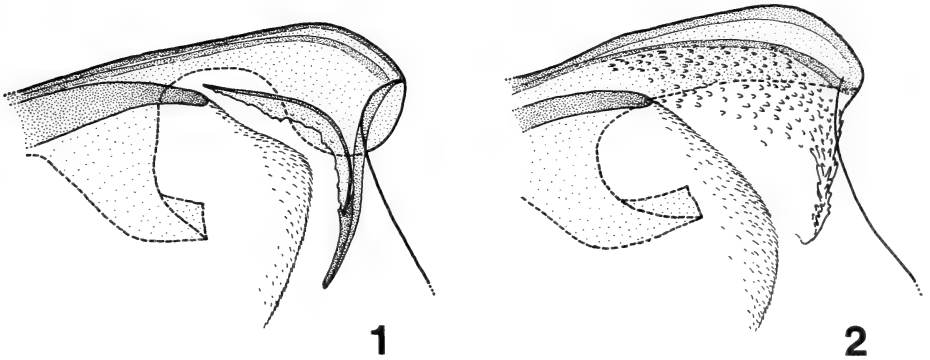


FIG. 1 et 2.

Partie apicale du phallosome, vue latérale.

1: *Hystrichopsylla t. talpae*, Ristolas (Hautes-Alpes) France.

2: *Hystrichopsylla talpae alpina*, paratype, Ceillac (Hautes-Alpes) France.

TABLEAU 1.

Relations entre la longueur du tibia de la patte 3 et la longueur du ductus bursae chez les femelles d'*Hystrichopsylla talpae* ssp.

|                       | n  | Ductus bursae |                  | Tibia P3          |       | Coeff. Corr. | Commentaire        |
|-----------------------|----|---------------|------------------|-------------------|-------|--------------|--------------------|
|                       |    | Moyenne       | Déviat. standard | $\bar{x}$ $\mu$ m | D. S. |              |                    |
| <i>t. talpae</i>      | 10 | 377 $\mu$ m   | 31               | 656               | 33    | 0,38         | aucune corrélation |
| <i>t. alpina</i>      | 10 | 385 $\mu$ m   | 22               | 614               | 40    | 0,08         | aucune corrélation |
| <i>t. transalpina</i> | 11 | 516 $\mu$ m   | 32               | 658               | 20    | 0,05         | aucune corrélation |

est acculée à haute altitude par *H. t. alpina* (cartes 1 et 2). Nous avons pu récolter sur quelques kilomètres, et d'aval en amont, une série d'*H. t. alpina*, puis une population hybride et enfin *H. t. talpae*. Ceci prouve à la fois que *H. t. alpina* est une sous-espèce et que l'endémisme en zones montagneuses est un fait majeur surtout dans la répartition des puces, tout, ou partie, nidicoles<sup>1</sup>.

### Stations précises<sup>2</sup>

1. — *Espagne* : Pour le moment, tout le versant méridional pyrénéen et lui seul : Roncesvalles (Pamplona), Candanchu (Huesca), Puerto de la Bonaigua, Torre de

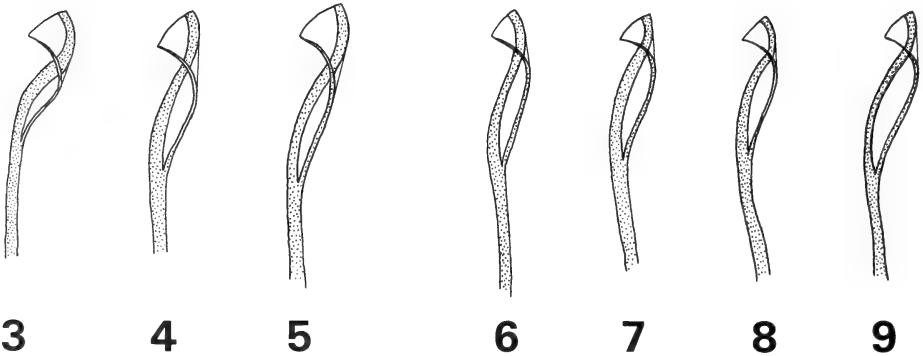


FIG. 3-9.

Fig. 3, 4 et 5: *H. t. talpae*, endotendon majeur.

3: Beaucroissant (Isère) France. — 4: Mont Jorat (Vaud) Suisse. —  
5: Pizzighettone (Cremona) Italie.

Fig. 6, 7 et 8: *H. talpae alpina*, endotendon majeur.

6: holotype, Arvieux (Hautes-Alpes) France. —

7: Gorno (Bergamo) Italie. — 8: Fürka Pass (Valais) Suisse.

Fig. 9: *H. talpae transalpina*, ssp. nova, holotype, Stigliano (Matera) Italie.

Capdella (Lerida), El Serrat (Andorra), Caralp, La Molina (Gerona), Aiguafreda, Breda (Barcelona).

2. — *France* : Tout le pays sauf une partie du quadrant sud-est. Voici les stations de cette région ayant livré la forme nominale: Prevestin (Ain), Ristolas (Hautes-Alpes), L'Etoile (Drôme), Beaucroissant, Evieue, La Morte, Premol, Saint-Nizier (Isère).

3. — *Suisse* : Chalet à Gobet, Chalet-Boverat, Vuissens-Provence (Vaud).

4. — *Italie* : Villeneuve (Aosta), Barbata, Astino, Cenate-Sotto, Cenate-Sopra, Misano di Gera d'Adda, Chignolo d'Isola, Ghisalba (Bergamo), Pizzighettone (Cremona), Leini, Sparone (Torino).

<sup>1</sup> Le parallélisme noté avec *Ctenophthalmus nivalis* en 1979 est accru par nos relevés récents. Nous y reviendrons dans une autre note.

<sup>2</sup> Correspondant à notre matériel ou à celui que nous avons pu vérifier.

***Hystrichopsylla talpae alpina* Beaucournu et Launay, 1979**

Rappel morphologique : Apex du sternite IX du mâle (fig. 11), étroit et allongé; la grande soie latérale toujours insérée nettement en dessous de l'épine inférieure de la rangée pré-apicale. Lobe dorsal du phallosome peu dilaté apicalement et non ornémenté.

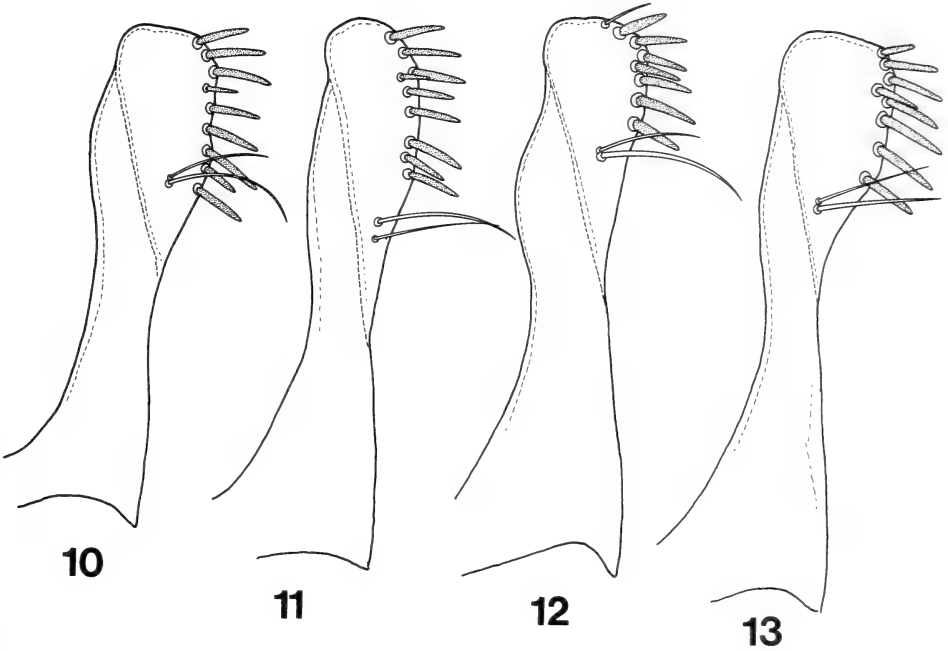


FIG. 10 à 13.

*H. talpae* ssp., bras distal du sternite IX (semi-schématique).

10: *talpae*, Villeneuve (Aosta) Italie. — 11: *alpina*, Col S. Giacomo (Novara) Italie.

12: *transalpina*, paratype, Stigliano (Matera) Italie. —

13: *istrica*, holotype, Podgrad-Obrov (Slovénie) Yougoslavie.

Sclérite de Günther absent. Présence d'un repli profond, orné sur ces deux faces de petits tubercules pointus, formé par la marge postérieure du lobe latéral (fig. 2) (la condensation des tubercules, en coupe optique, peut donner l'aspect d'un sclérite de Günther); la zone tuberculée se prolonge latéro-dorsalement sur la face interne du lobe latéral. Cet aspect (sclérite de Günther absent; repli postérieur du lobe latéral présent) est typique de *H. t. alpina*. Nous rappelons que ce repli postérieur est sans analogie avec le sclérite postérieur du lobe latéral, caractéristique de *H. t. talpae*.

Endotendon majeur (fig. 6, 7, 8): la branche accessoire recoupe la branche principale beaucoup plus près de l'apex, vers les 2/3 de sa longueur environ.

Chez la femelle, *ductus bursae* de 385  $\mu\text{m}$  en moyenne (fig. 17). Ce caractère, pas plus d'ailleurs que les autres critères femelles, ne permet de séparer *H. t. alpina* de *H. t. talpae*.

Répartition: Des exemplaires provenant de différents points de Saint-Paul-sur-Ubaye, la commune des Alpes de Haute-Provence d'où PEUS & SMIT (1957) avaient signalé un hybride « *H. t. talpae* × *H. t. orientalis* », confirment notre opinion qu'il s'agissait bien d'*H. t. alpina*. Cette préparation a été, en vain, recherchée par Mr. F.G.A.M. Smit et il semble qu'elle doive être considérée comme perdue. Le statut des « hybrides » de Suisse et d'Autriche est divers: il s'agit soit d'*H. t. alpina*, soit d'hybrides *H. t. talpae* × *H. t. alpina*. Ceux d'Allemagne (cf. PEUS & SMIT 1957) nous semblent entrer dans la variabilité de *H. t. talpae*, mais nous n'avons pu les examiner.

#### Stations précises:

1. — *France*: En dehors du matériel type, nous pouvons ajouter les communes suivantes: Abries<sup>1</sup>, Aiguille-en-Queyras (en partie hybrides dont le mâle signalé comme aberrant in BEAUCOURNU & LAUNAY 1979), St-Veran (Hautes-Alpes), Les Saisies (Savoie).
2. — *Suisse*: Verenzo<sup>1</sup> (Tessin), Col de la Furka<sup>1</sup>, Col du Simplon<sup>1</sup>, Fionnay, Bêtre [Val d'Illiez] (Valais), Vouvry, Bex (Vaud), Chancy, Troinex (Genève).
3. — *Autriche*: Nussdorf bei Lienz<sup>1</sup> (Tyrol oriental), Obergurgl<sup>1</sup>, Bielerhöhe Pass<sup>1</sup> (Tyrol).
4. — *Italie*: Gorno<sup>1</sup>, Serina<sup>1</sup>, Terno d'Isola<sup>1</sup> (Bergamo), Riale (Novara).

#### *Hystrichopsylla talpae transalpina* Beaucornu, Launay et Valle, ssp. nova

Matériel de description: mâle HOLOTYPE, femelle ALLOTYPE, 3 mâles 7 femelles paratypes, nid d'*Apodemus sylvaticus*, Stigliano (Matera) Difesa San Martino, Italie, 1050 m, 6.3.81 (*auct. rec.*); 1 mâle, 2 femelles paratypes sur *Pitymys savii*, Foresta Umbra (Foggia), 700 à 750 m, 25.3.80 (J. Niethammer *rec.*); 1 femelle paratype sur *Mustela nivalis*, San Giovanni in Fiore (Cosenza), 1050 m, 11.3.81 (*auct. rec.*); 1 femelle paratype, nid de *Clethrionomys glareolus*, même endroit, 12.3.81 (*auct. rec.*); 3 femelles paratypes, nid de *Pitymys savii*, Sant'Eufemia d'Aspromonte (Reggio di Calabria), San Donato, 1050 m, 15.3.81 (*auct. rec.*). Toutes ces stations sont confinées au Sud de l'Italie: du Monte Gargano au Nord, à l'extrême pointe de la Calabre au Sud.

Types et paratypes sont dans les collections du premier signataire à l'exception d'un couple déposé au Museo Civico di Storia Naturale, Bergamo (Italie) et d'un autre au Museum d'Histoire Naturelle, Genève (Suisse).

Description: Voisine de *H. t. alpina* dont elle se sépare par des détails des structures génitales du mâle et de la femelle.

Spinulations abdominales pour un côté (moyenne):

|       | Mâle | Femelle |
|-------|------|---------|
| T II  | 41,2 | 45      |
| T III | 11,1 | 11,4    |
| T IV  | 8,9  | 7,1     |
| T V   | 0,2  | 0       |

<sup>1</sup> Hybrides.

A l'exception du tergite II chez la femelle, *H. t. transalpina* paraît donc être la sous-espèce ayant la spinulation la plus faible (cf. BEAUCOURNU & LAUNAY 1979 tableau p. 496).

Mâle: Segment IX non caractéristique: sternite IX proche de celui de *H. t. alpina* (fig. 12) mais apex plus large.

Phallosome (fig. 14; fig. 15 A, fig. 9) à lobe dorsal peu développé caractérisé par l'abondance et le développement des tubercules du repli du lobe latéral, par la présence

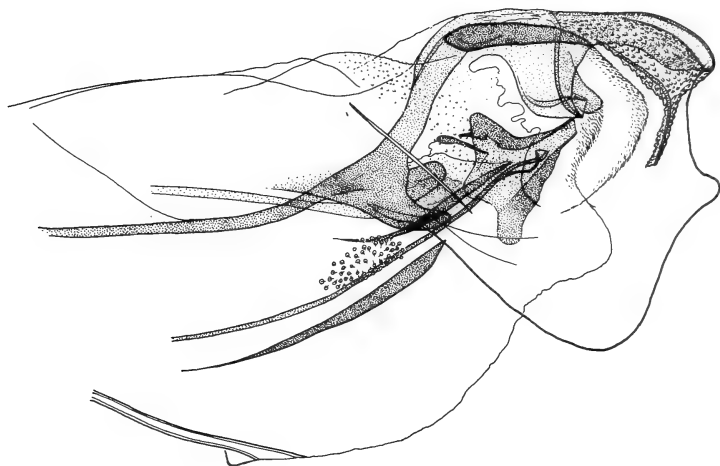


FIG. 14.

*H. talpae transalpina*, ssp. nova, Holotype: phallosome, Stigliano (Matera) Difesa San Martino, Italie.

d'un sclérite de Günther, par la brièveté de la furca, par la longueur de l'endotendon majeur (longueur moyenne 1985  $\mu\text{m}$ ; *H. t. alpina*: 1740  $\mu\text{m}$ ) qui par sa forme évoque toutefois celui de *H. t. alpina*. Le sclérite postérieur du lobe latéral est absent.

Femelle: Lobe apical du tergite VIII large et arrondi, symétrique (fig. 19 B; comparer avec 19 A et fig. 80, in HOPKINS & ROTHSCHILD 1962). *Ductus bursae* long (fig. 18) (465 à 580  $\mu\text{m}$ ; moyenne 515). Cet organe chez *H. t. talpae* ou *H. t. alpina* ne dépasse pas 430  $\mu\text{m}$  (moyenne: 380).

Discussion: A première vue le mâle se présente comme un hybride *talpae* x *alpina*: tuberculation du lobe latéral, présence du sclérite de Günther.

En fait la longueur du *ductus bursae* de la femelle, comme la situation géographique de nos captures (à l'extrémité de la Péninsule italienne), excluent cette hypothèse, ou font reculer suffisamment loin cette filiation (qui ferait de *H. t. transalpina* une forme relicte pré ou interglaciaire, pour que le statut de cette forme doive être celui d'une sous-espèce.

A noter également que les stations de captures de *H. t. transalpina* s'étalent sur 400 km.

TABLEAU 2.

Longueurs du ductus bursae et de l'endotendon majeur respectivement  
chez les femelles et les mâles d'*Hystrihopsylla talpae* ssp.

|                       | Ductus bursae (♀) |                         |       | Endotendon majeur (♂) |                         |       |
|-----------------------|-------------------|-------------------------|-------|-----------------------|-------------------------|-------|
|                       | n                 | $\bar{x}$ $\mu\text{m}$ | D. S. | n                     | $\bar{x}$ $\mu\text{m}$ | D. S. |
| <i>t. talpae</i>      | 10                | 377<br>(331 à 432)      | 31    | 10                    | 1700<br>(1619 à 1745)   | 46    |
| <i>t. alpina</i>      | 10                | 385<br>(360 à 425)      | 22    | 15                    | 1739<br>(1610 à 1882)   | 87    |
| <i>t. transalpina</i> | 11                | 516<br>(468 à 580)      | 32    | 5                     | 1985<br>(1921 à 2047)   | 45    |
| <i>t. istrica</i>     | 7                 | 627<br>(578 à 678)      | 39    | 3                     | 2180<br>(2130 à 2270)   | 78    |

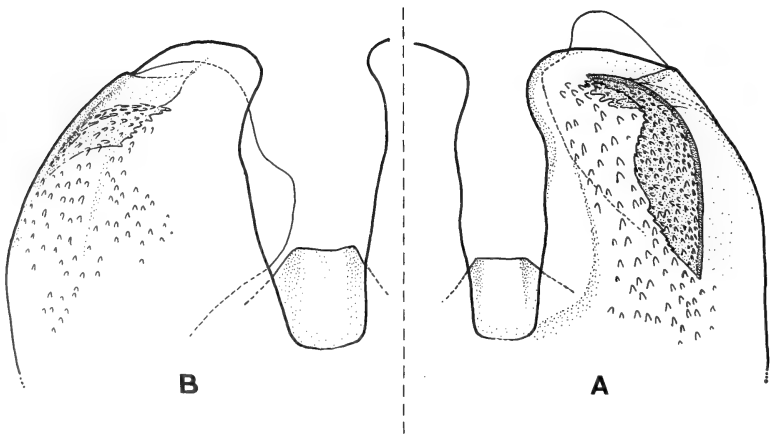


FIG. 15.

*H. talpae* ssp., partie apicale du phallosome, vue dorsale.  
A: *transalpina* Stigliano. — B: *alpina*, Château-Queyras (Hautes-Alpes) France.



***Hystrichopsylla talpae istrica* Beaucournu, Launay et Mahnert, ssp. nova**

Matériel examiné: 1 mâle holotype, 1 femelle allotype, 1 mâle, 5 femelles paratypes, nid de taupe, Podgrad-Obrov (Slovénie), Yougoslavie, 30.3.78 (C. Besuchet rec.); 1 mâle, 2 femelles paratypes sur *Apodemus flavicollis*, Ucka (Slovénie), Yougoslavie, 8.9.69 (V. Mahnert rec.).

Types au Muséum de Genève, à l'exclusion d'un couple de paratypes (Coll. Beaucournu).

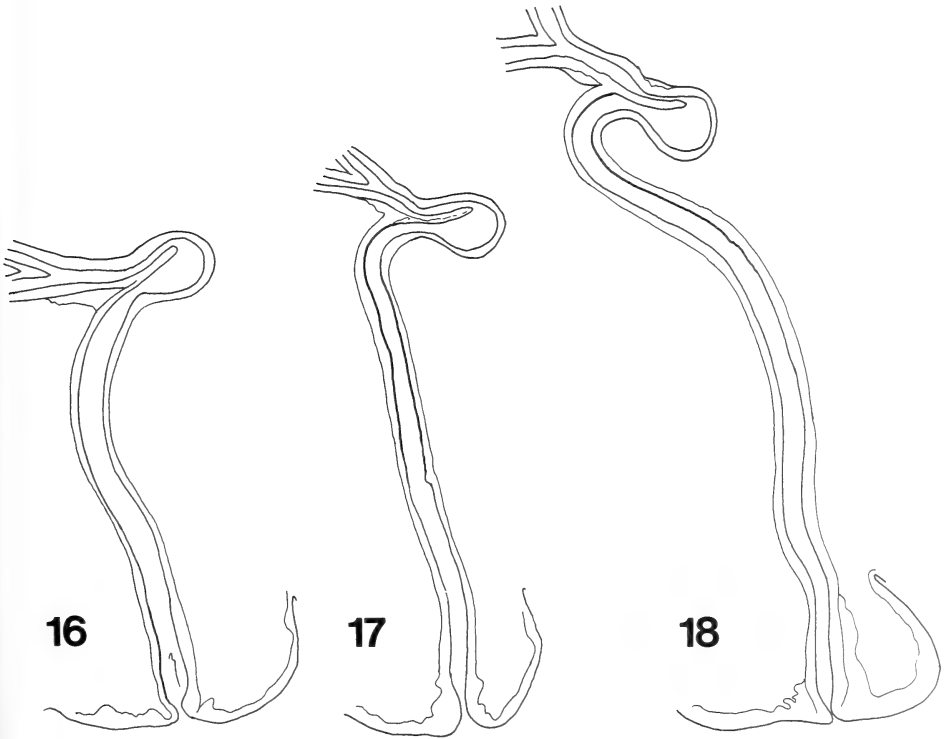


FIG. 16 à 18.

*H. talpae* ssp., ductus bursae.

16: *iberica*, paratype, Candelario (Salamanca) Espagne. —

17: *alpina*, allotype, Arvieux (Hautes-Alpes) France. —

18: *transalpina*, allotype, Stigliano (Matera) Italie.

Description: Mâle très proche de *H. t. alpina* et plus encore de *H. talpae transalpina*. Tergite IX sans caractère particulier; sternite IX: apex relativement large, sétation proche de celle de *H. t. alpina*, un rétrécissement notable à la moitié du bras distal (fig. 13). Tuberculation du lobe latéral du phallosome (fig. 20) présente, sclérite de Gün-

ther semblant bifurqué, formant un A avec le repli du lobe latéral. Bord interne du bras dorsal très oblique en bas et en avant, masquant entièrement la *furca*. Endotendon supérieur à 2100  $\mu\text{m}$ .

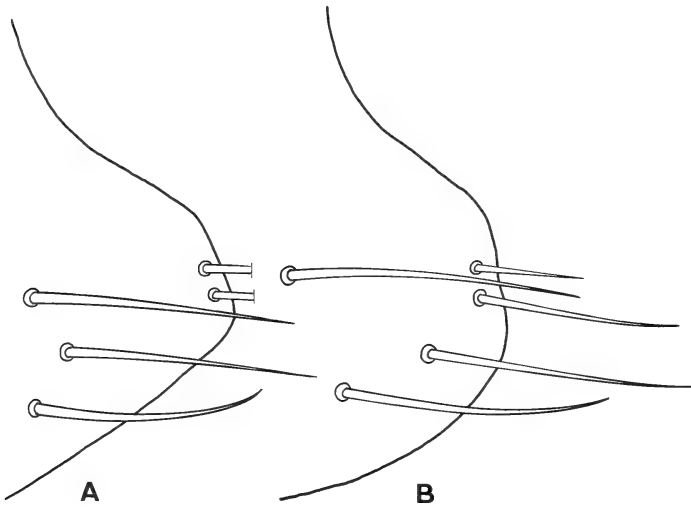


FIG. 19.

*H. talpae* ssp., partie postérieure du tergite VIII chez la femelle.

A: *talpae*, Louvres (Seine-et-Oise) France. —

B: *transalpina*, allotype, Stigliano (Matera) Italie.

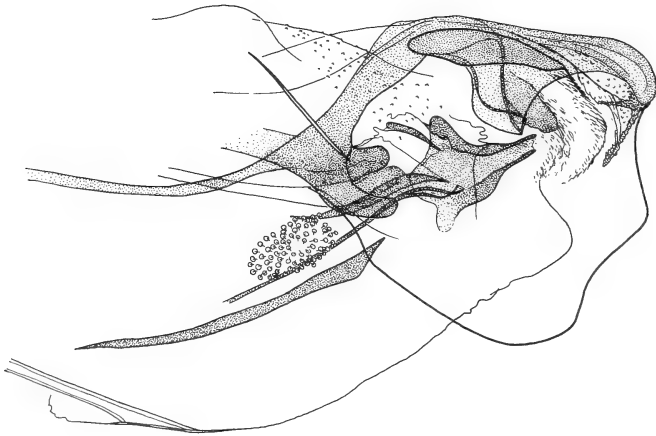


FIG. 20.

*H. talpae istrica*, holotype, phallosome, Podgrad-Obrov (Slovénie) Yougoslavie.

Femelle caractérisée, comme *transalpina*, par son *ductus bursae* long. Sur les 7 exemplaires examinés sa longueur va de 578 à 678  $\mu\text{m}$  soit nettement plus que *transalpina*.

Discussion: La présence d'*Hystrichopsylla talpae* (*sensu* SKURATOWICZ 1972) en Yougoslavie est de connaissance récente (BRELIH & PETROV 1979) et cette espèce semble d'ailleurs confinée à la Slovénie.

Deux faits sont à noter:

- aucune femelle examinée en provenance du Tyrol, de Suisse ou d'Italie du Nord (et *a fortiori* des autres pays) ne montre un *ductus bursae* supérieur à 430  $\mu\text{m}$ .
- les affinités morphologiques amènent à rapprocher cette forme de *transalpina* dont elle n'est peut-être qu'une variation extrême: il semble toutefois vraisemblable, dans l'hypothèse où il s'agirait d'un seul et même taxon, que celui-ci présenterait une aire disjointe. En effet deux femelles (non accompagnées de mâle) en provenance des Abruzzes, ont un *ductus bursae* court de type *talpae-alpina*.

### *Hystrichopsylla talpae* forme H

Matériel examiné: 1 mâle sur *Apodemus sylvaticus*, Celada (Santander) Espagne, 1000 m, 16.9.73; 1 mâle sur *A. sylvaticus*, Arroyal (Santander), 1000 m, 16.9.73. Ces exemplaires sont signalés comme *H. talpae talpae in* BEAUCOURNU 1974 et BEAUCOURNU & LAUNAY 1979).

Description: Sternite IX classique de *H. t. talpae*; phallosome (fig. 21) présentant l'aspect de *H. t. talpae* (lobe dorsal large, bras dorsal étroit, sclérite de Günther et sclérite postérieur du lobe latéral présents) mais paroi interne du lobe latéral couverte de nombreux tubercules évoquant *H. t. alpina*. Endotendon majeur de 1720  $\mu\text{m}$ ; extrémité apicale très difficile à voir, de morphologie incertaine.

Discussion: Une fois encore nous avons une population semblant hybride entre *H. t. talpae* et *H. t. alpina* ce qui n'est pas justifiable sur le plan biogéographique. En dehors de *H. t. talpae* répandu dans toutes les Pyrénées, la sous-espèce la plus voisine est *H. t. ibera* Beaucournu et Launay, 1979. Nos exemplaires des Monts Cantabriques ne montrent aucune parenté (endotendon majeur exclu puisque son étude n'a pu valablement être faite) avec cette sous-espèce.

Une femelle de Covadonga (Oviedo) appartenant peut-être à la même forme a un *ductus bursae* de 345  $\mu\text{m}$ , entrant donc dans les variations de *H. t. talpae* et de *H. t. alpina*<sup>1</sup>.

### *Hystrichopsylla orientalis orientalis* Smit 1956

Rappel morphologique: *H. orientalis* est bien caractérisée (*cf.* PEUS & SMIT 1957; BEAUCOURNU & LAUNAY 1979; LAUNAY & BEAUCOURNU 1982...). Nous insisterons seulement sur quelques points mal figurés dans notre dessin de 1979: le lobe dorsal du phallosome comme le sclérite de Günther sont présents.

<sup>1</sup> Nous pouvons noter que les femelles d'*H. t. ibera* semblent se caractériser par un *ductus bursae* court (fig. 16) (entre 266 et 294  $\mu\text{m}$ ); une femelle isolée de Cobas (Orense) à un *ductus* de 272  $\mu\text{m}$  et nous la rattachons à *H. t. ibera*, car nous pensons que ce critère a une valeur taxinomique. Notons qu'il n'y a pas de recouvrement avec les autres sous-espèces.

TABLEAU 3.

Comparaison, par analyse de la variance, entre différentes sous-espèces d'*Hystrichopsylla talpae*, de la longueur du ductus bursae chez les femelles et de la longueur de l'endotendon majeur chez les mâles.

|  | Analyse de la variance  |  |
|--|---|--|
|  | <i>Ductus bursae</i>  | <i>Endotendon majeur</i>   |
| entre<br><i>t. talpae</i><br>et <i>t. alpina</i>       | F = 2,3 < F <sub>005</sub> = 4,4<br>différence non significative  | F = 1,6 < F <sub>005</sub> = 4,3<br>différence non significative         |
| entre<br><i>t. talpae</i><br>et <i>t. transalpina</i>  | F = 99,1 > F <sub>001</sub> = 8,2<br>différence significative avec un coefficient de sécurité très supérieur à 99%. | F = 128,8 > F <sub>001</sub> = 9,1<br>différence hautement significative |
| entre<br><i>t. alpina</i><br>et <i>t. transalpina</i>  | F = 115,4 > F <sub>001</sub> = 8,2<br>différence hautement significative  | F = 35,4 > F <sub>001</sub> = 8,3<br>différence hautement significative  |
| entre<br><i>t. transalpina</i><br>et <i>t. istrica</i> | F = 43,8 > F <sub>001</sub> = 8,5<br>différence hautement significative   | F = 21,2 > F <sub>001</sub> = 13,7<br>différence hautement significative |

#### Répartition connue:

1. — *France*: aucune station connue à ce jour.
2. — *Suisse*: cf. SMIT 1966. Stations nouvelles: Pont de Nudry (2150 m) et Saas-Almagel (1720 m) (Valais), Ramosch (1650 m) et Albula Pass (2150 m) (Graubünden).
3. — *Italie*: cf. BEAUCOURNU & LAUNAY 1979.
4. — *Yougoslavie*: cf. BRELIH & PETROV 1979. Station nouvelle: Col Vrsic (Slovénie) (1300 m) (Mahnert rec.).

En conclusion, 7 taxa appartenant au genre *Hystrichopsylla* Taschenberg sont actuellement connus dans l'ouest du Bassin méditerranéen.

*H. talpae talpae* (Curtis, 1826), la plus largement répandue: sur le continent signalée des Pyrénées, à l'ouest de la Pologne; remplacée dans le sud-est de la région étudiée par *H. orientalis*.

*H. orientalis orientalis* Smit, 1956, remplace la précédente en Europe centrale et orientale qu'elle déborde; en Europe occidentale, espèce relictive d'altitude, encore non répertoriée en France, bien que sa présence y soit très vraisemblable en Savoie et Haute-Savoie.

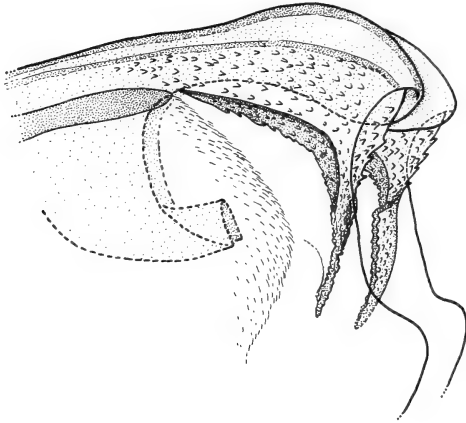


FIG. 21.

*H. talpae* forme H, partie apicale du phallosome, vue latéro-postérieure, Celada (Santander) Espagne.

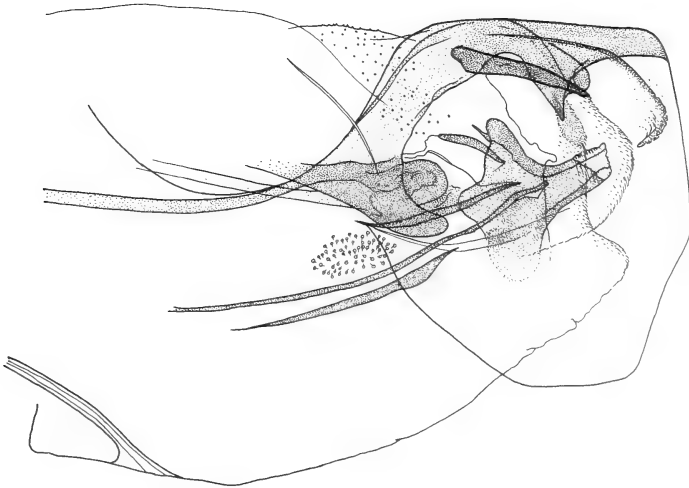
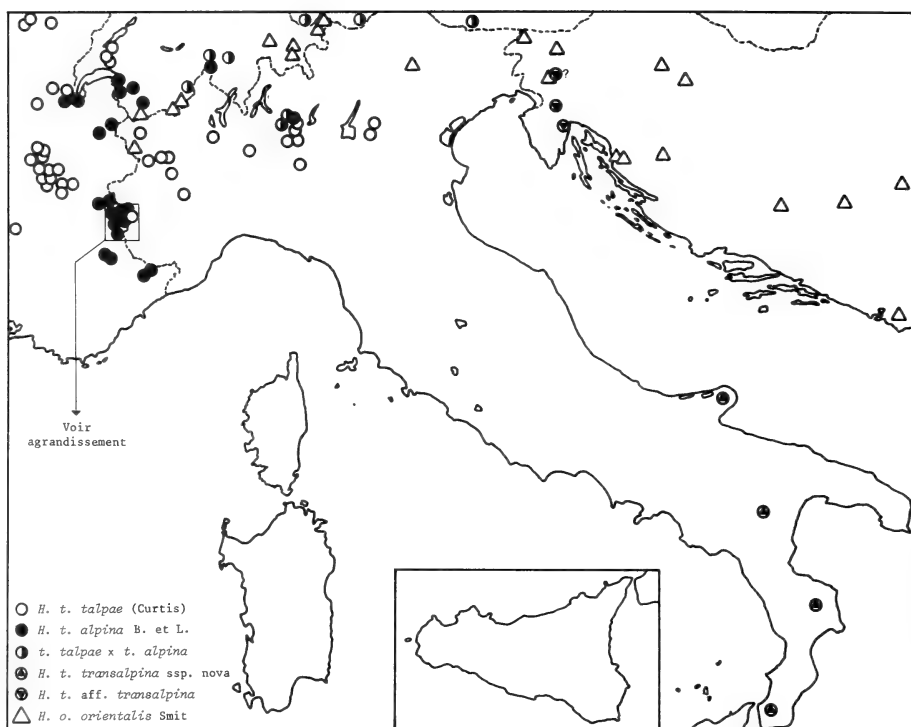


FIG. 22.

*H. o. orientalis*, phallosome, Sinaia (Roumanie).

*H. talpae riouxi* Beaucournu et Rosin, 1977, seulement connue du Rif (Maroc); c'est le seul représentant du genre en Afrique du Nord.

*H. talpae iberica* Beaucournu et Launay, 1979 du centre ouest de l'Espagne; certainement présente dans le nord du Portugal. Mérite peut-être un rang d'espèce.



CARTE 1.

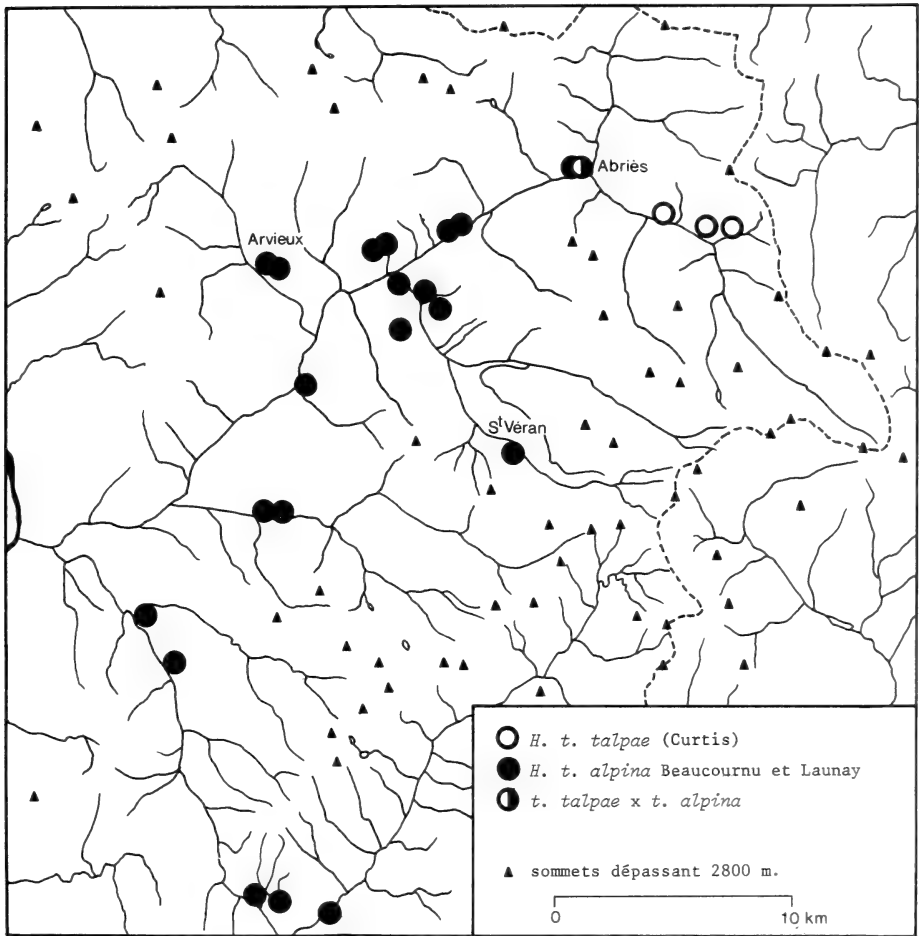
Répartition connue du genre *Hystrichopsylla* en Italie et régions avoisinantes.  
(N.-B.: aff. *transalpina* = *istrica*).

*H. talpae alpina* Beaucournu et Launay, 1979 à répartition alpine, du sud des Alpes françaises au Tyrol autrichien. Dans la partie est de son aire, nombreux exemplaires hybrides avec la forme nominative.

*H. talpae transalpina* Beaucournu, Launay et Valle, ssp. nova décrite de 4 stations de l'Italie méridionale.

*H. talpae istrica* Beaucournu, Launay et Mahnert, ssp. nova, connue de 2 stations de Yougoslavie occidentale.

Quant à la forme « H » de l'extrémité orientale des Monts Cantabriques (Espagne), il s'agit soit d'une variation extrême de *H. t. talpae* (avec résurgence d'un phénotype « *alpina* »), soit d'un hybride (mais nous ne voyons aucun caractère faisant évoquer *H. t. iberica*), soit d'un taxon autonome, ce que nous ne croyons pas.



CARTE 2.

Répartition connue d'*Hystrichopsylla talpae* dans le Haut-Queyras (Hautes-Alpes) France.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES MALES D'*HYSTRICHOPSYLLA* DANS L'OUEST DU BASSIN MÉDITERRANÉEN

1. — Apex du tubus interior large; au niveau de l'apex du bras distal du sternite IX, un espace libre isole la, ou les épines les plus inférieures, des autres; très généralement 3 soies à l'avant-dernière encoche de la face dorsale du tibia III . . . . . *orientalis* ssp. (*orientalis orientalis* en Europe occidentale)

- Apex du tubus interior étroit; au niveau de l'apex du bras distal du sternite IX, la rangée d'épines est généralement continue; 2 soies seulement à l'avant-dernière encoche de la face dorsale du tibia III . . . . . *talpae* ssp. 2
- 2. — Branche accessoire de l'endotendon majeur vestigiale; grande soie latérale du sternite IX (bras distal) pigmentée et de même largeur à sa base que l'épine inférieure de ce sternite . . . . . *t. ibera*
- Branche accessoire de l'endotendon majeur longueur et recoupant la branche principale; grande soie latérale du sternite IX plus fine et non particulièrement pigmentée . . . . . 3
- 3. — Nombre total de spinules abdominales, par côté, supérieur à 55 . . . . . *t. riouxi*
- Nombre total de spinules abdominales, par côté, inférieur à 50 . . . . . 4
- 4. — Branche accessoire de l'endotendon majeur recoupant la branche principale environ à la moitié de son trajet; grande soie latérale du sternite IX (bras distal) en général au même niveau que l'épine inférieure ou au-dessus; sclérite de Günther présent, sclérite postérieur du lobe latéral présent, lobe dorsal dilaté, lobe latéral classiquement non tuberculé . . . . . *t. talpae*
- Branche accessoire de l'endotendon majeur recoupant la branche principale environ aux deux-tiers de son trajet; grande soie latérale du sternite IX en-dessous de l'épine inférieure; sclérite de Günther présent ou absent, sclérite postérieur du lobe latéral absent, lobe dorsal non dilaté, lobe latéral tuberculé . . . . . 5
- 5. — Sclérite de Günther absent, endotendon majeur ayant une longueur inférieure à 1890  $\mu\text{m}$  . . . . . *t. alpina*
- Sclérite de Günther présent, endotendon majeur ayant une longueur comprise entre 1920  $\mu\text{m}$  et 2050  $\mu\text{m}$  . . . . . *t. transalpina*
- Sclérite de Günther présent, endotendon majeur ayant une longueur supérieure à 2100  $\mu\text{m}$  . . . . . *t. istrica*

#### RÉSUMÉ

Les auteurs précisent, essentiellement pour la région alpine, la morphologie et la répartition du genre *Hystrichopsylla*. Par ailleurs, *H. talpae transalpina* ssp. n. est décrite du sud de l'Italie et deux formes (sans statut taxinomique) sont figurées et discutées, l'une de Slovénie (Yougoslavie occidentale), l'autre des Monts Cantabriques (nord de l'Espagne).

L'attention est attirée sur l'intérêt taxinomique de la longueur du *ductus bursae* et de l'endotendon majeur.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BEAUCOURNU, J. C., 1974 (1975). Contribution à l'étude des puces Siphonaptera) du Nord-Ouest de l'Espagne. Description de quatre nouvelles sous-espèces. *Annls Soc. ent. Fr.* (N.S.), 10: 885-901.
- BEAUCOURNU, J. C. et H. LAUNAY 1979. Le genre *Hystrichopsylla* Taschenberg (1880) dans l'Ouest du Bassin méditerranéen (Siphonaptera Hystrichopsyllidae). *Annls Soc. ent. Fr.* (N.S.), 15: 489-504.



- BEAUCOURNU, J. C. et G. ROSIN 1977. *Hystrichopsylla talpae* (Curtis 1826) (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae), relique pliocène au Maroc. *Anals Parasit. hum. comp.* 52: 101-103.
- BRELIH S. et B. PETROV 1978 (1979). (Ectoparasitical entomofauna of Yugoslav Mammals. I: Insectivora and Siphonaptera stated on them). *Scopolia*. 1: 1-67.
- HOPKINS, G. H. E., M. ROTHSCHILD 1962. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. III. Hystrichopsyllidae. *Brit. Mus. London*, 560 pp.
- LAUNAY, H. et J. C. BEAUCOURNU 1982. Le Genre *Hystrichopsylla* Taschenberg. (1880) dans l'Ouest du Bassin méditerranéen (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). II: Etude comparative du phallosome en microscopie électronique à balayage. *Bull. Soc. ent. Fr.* 87: 233-239.
- PEUS, F. et F. G. A. M. SMIT 1957. Über die beiden Subspezies von *Hystrichopsylla talpae* (Curtis) (Ins. Siphonaptera). *Mitt. zool. Mus. Berlin* 33: 391-410.
- SKURATOWICZ, W. 1972. Notes on *Hystrichopsylla talpae* (Curtis) (Siphonaptera) in Poland. *Bull. Acad. pol. Sci., Sér. Sci. Biol.*, 20, 321-324.
- SMIT, F. G. A. M. 1966. Siphonaptera. *Ins. helvet., Cat.* 1: 107 pp.
-



# Die Pseudoskorpione (Arachnida) Kenyas V. Chernetidae

von

Volker MAHNERT \*

Mit 35 Abbildungen

## ABSTRACT

**The pseudoscorpions (Arachnida) of Kenya V. Chernetidae.** — Only nine species in the genera *Caffrowithius* (syn. *Plesiochernes*) *Nudochernes* and *Pilanus* have previously been mentioned from Kenya. Six more species and one genus (*Lamprochernes*) are recorded for the first time from this country, two of them are described as new: *Caffrowithius planicola* n. sp. and *Nudochernes gracilimanus* n. sp.; an identification key is proposed for the chernetid species hitherto known from Kenya.

## EINLEITUNG

Von den neun aus Kenya bisher bekannten Chernetiden-Arten lagen mir in den zahlreichen anvertrauten Materialien nur 5 vor, was allerdings nicht verwunderlich war, leben doch die *Nudochernes*-Arten in Kleinsäugernestern und sind die *Pilanus*-Arten myrmecophil oder termitophil und werden daher nur selten gesammelt. Andererseits werden 6 Arten gemeldet, die entweder aus Kenya bisher unbekannt waren oder aber neu für die Wissenschaft sind (*Caffrowithius planicola* n. sp., *Nudochernes gracilimanus* n. sp.). Mit diesen 15 Arten ist das für dieses Land zu erwartende Artenspektrum sicherlich noch nicht vollständig erfasst; weitere Aufsammlungen werden fast sicher den Nachweis von zusätzlichen *Nudochernes*-Arten erbringen, zu erwarten sind z.B. auch *Goniochernes goniothorax* (Red.) oder *Parachernes rubidus* (Ell.), die in den angrenzenden Gebieten (Uganda) vorkommen.

Eine gewisse Armut der Chernetidenfauna ist jedoch augenfällig, besonders was die Zahl der Gattungen anbetrifft; nur 4 Genera sind aus Kenya gemeldet. Dagegen weist Zaire deren sieben auf, und im engeren europäischen Raum treten sogar deren

\* Muséum d'Histoire naturelle, case postale 284, CH-1211 Genève 6, Schweiz.

acht auf. Diese Armut wird noch deutlicher, wenn man nur die „freilebenden“ Gattungen heranzieht und die „spezialisierten“ Gattungen *Nudochernes* (Kleinsäugernester) und *Pilanus* (Ameisen- und Termitennester) vernachlässigt. Unter diesem Blickwinkel wird diese Familie praktisch nur von einer einzigen Gattung repräsentiert, *Lamprochernes* ist wahrscheinlich nur mit einer einzigen Art (paläarktischen Ursprungs?) panafrikanisch (?) vertreten.

Für das mir zur Bestimmung anvertraute Material und für leihweise Übersendung von Typenmaterial danke ich aufrichtig Dr. J. Heurtault (Mus. Paris), Dr. S. Mascherini (Mus. Florenz), Dr. P. L. G. Benoit (Mus. Tervuren) und Dr. A. Holm (Zool. Inst. Uppsala).

## BESPRECHUNG DER ARTEN

### *Lamprochernes* cf. *savignyi* (Simon) (Fig. 1)

1881 *Chelifer savignyi* Simon, *Bull. Soc. zool. Fr.* 6: 12 (Ägypten)

Untersuchtes Material: Diani Beach, bark of Acacias, lg. A. Holm, 9.3.1970: 1 ♀.

Erstnachweis für Kenya; das einzige ♀ stimmt in den Merkmalen mit den übrigen aus Afrika und den Seychellen gemeldeten Exemplaren überein. Ob es sich jedoch wirklich um *savignyi* (Simon) handelt, kann derzeit nicht entschieden werden: das Typenexemplar ist im Mus. Paris nicht auffindbar (J. HEURTAULT, in litt.), zur Beschreibung BEIERS (1932) bestehen einige Unterschiede, besonders die Proportionen der Palpenschere betreffend.

Das ♀ aus Kenya weist folgende Merkmale auf: Carapax mit 13 Hinterrand-Borsten; Tergite geteilt, Halbtergite mit 9–10 Hinterrandborsten, einer lateralen Randborste und (besonders auf den mittleren Tergiten) je 1 medialen Randborste und 1 Diskalborste; Sternite geteilt, Halbsternite mit 10–12 Hinterrandborsten, zusätzlich dazu noch je 1 laterale und mediale Randborste und 2–3 Diskalborsten; Spermathek mit zwei langen Endschläuchen; Cheliceren: 5 Borsten, *db* und *ib* fein gezähnt; Pedipalpen: Femur  $2,1 \times$  länger als breit (0,37 mm/0,18 mm), Tibia  $2,1 \times$  (0,41/0,19), Hand mit Stiel  $1,7 \times$  (0,45/0,26) länger als breit und  $1,26 \times$  länger, als Finger, Finger-L. 0,36 mm, Schere mit Stiel  $2,9 \times$ , ohne Stiel  $2,7 \times$ , Scheren-L. mit Stiel 0,76 mm; fester Finger mit 27, beweglicher Finger mit 29, 3 laterale und 2 mediale Nebenzähne auf dem festen Finger, 3 laterale und 1 medialer auf dem beweglichen; Laufbein IV: Femur  $2,9 \times$  (0,41/0,14), Tibia  $3,0 \times$  (0,29/0,10), Tarsus  $4,1 \times$  (0,26/0,04); tarsale Tastborste im basalen Drittel (TS = 0,32).

In den Palpenmassen stimmt dieses Exemplar gut mit *Lamprochernes nodosus africanus* (Simon, 1885) überein, unterscheidet sich jedoch davon durch die Tergalchaetotaxie und etwas geringere Körpergröße. Die Stellung der von SIMON (1885) aus Tunesien beschriebene Art ist unsicher, das Typenexemplar (Mus. Paris, n° 7084, 1 ♂) in nicht allzu gutem Zustand; einige Merkmale seien jedoch angeführt: Carapax mit 8 Hinterrandborsten, Halbtergite mit 6–7 Hinterrand-, 1 lateralen und 1 medialen Randborsten, keine Diskalborsten; Cheliceren mit 5 Stammborsten, die basalen drei sind fein gezähnt; Pedipalpen: Trochanter mit 2 hohen, verrundeten Höckern, Femur  $1,9 \times$  länger als breit (0,42 mm/0,23 mm), Tibia  $1,8 \times$  (0,47/0,26), Hand mit Stiel  $1,6 \times$  (0,46/0,29) länger als breit und  $1,21 \times$  länger als Finger, Finger-L. 0,38 mm, Schere mit Stiel  $2,7 \times$  (L. 0,79 mm) (Palpenmasse sind annähernd, Palpen durch Präparation verformt und z.T. zerbrochen); fester Finger mit 31, beweglicher Finger mit 32 Zähnen, 3 laterale und 1 medialer Nebenzähne auf dem festen Finger, auf dem beweglichen 2 laterale und 1 medialer.

Es könnte sich hier um eine gute Art handeln, dessen Beziehungen zu *nodosus* und *savignyi* jedoch einer (derzeit nicht möglichen) genaueren Untersuchung bedürfen.

***Caffrowithius rusticus* (Beier)<sup>1</sup> (Fig. 2-4)**

1955 *Plesiochernes rusticus* Beier, *Ark. Zool.* 7 (25): 553–554, Fig. 17 (Kenya; Kakamega; Mt. Elgon)

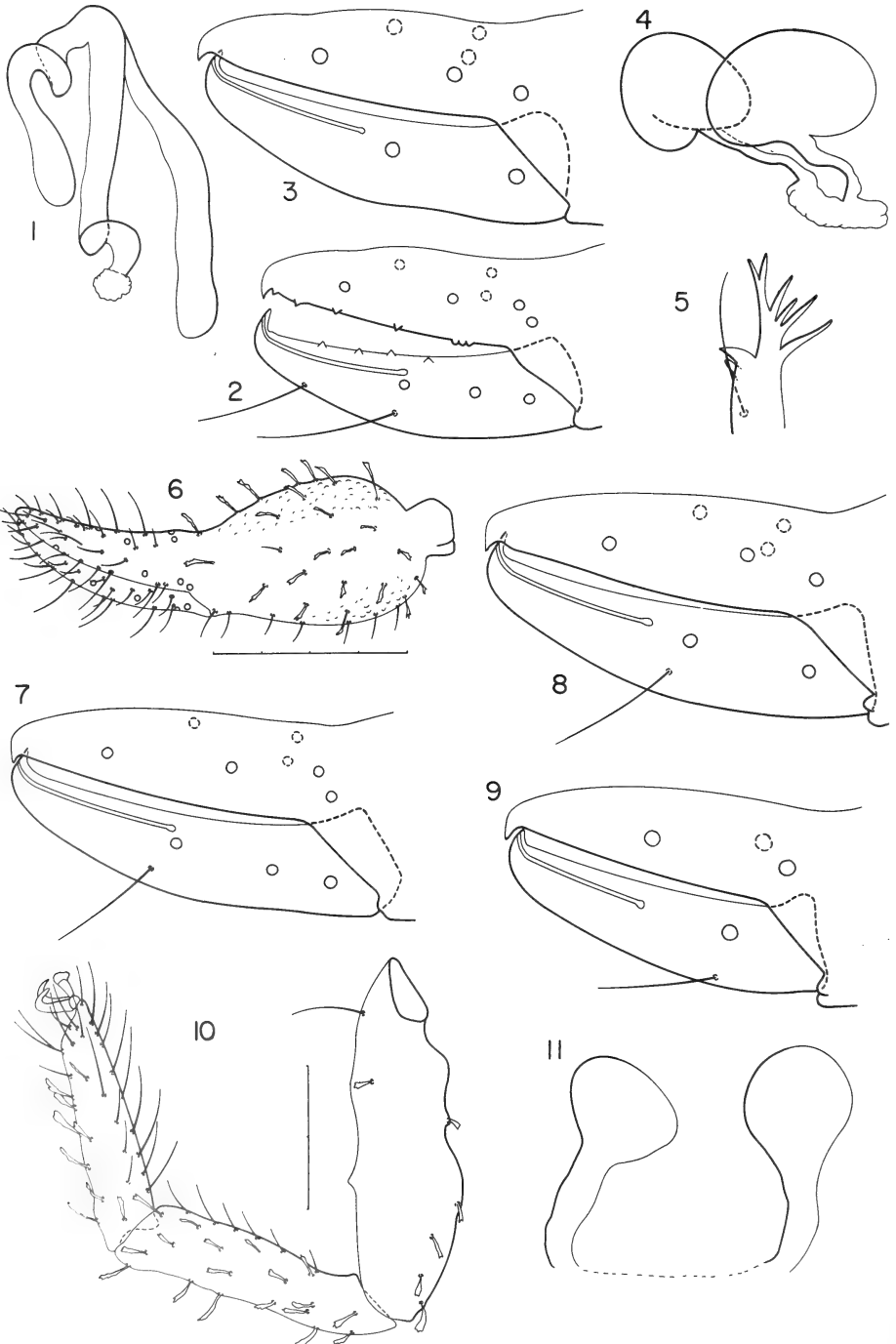
Untersuchtes Material: Tambach (östlich Eldoret), 2000 m, Gesiebe im Wald, 17.XI.1974, Mahnert-Perret: 2 ♂ 1 ♀ 2 Deutonymphen; Kakamega Forest, Kisieni, 1600 m, 19.I.1969 lg. A. Holm (no. 141): 4 ♂ 1 ♀ 2 Tritonymphen.

Ergänzende Beschreibung: Halbtergite meist mit 4–5 Hinterrandborsten; 2 Tastborsten auf Endtergit (bei 1 ♂ nur eine vorhanden); Pedipalpencoxa 31–35 Borsten, Coxa I 22–23, II 23–34, III 34–36, IV dicht beborstet; Genitaloperkel des ♂ mit 18–22 langen, gebogenen Borsten, der des ♀ mit ca. 17, Genitalkammer des ♂ mit 4–5 einfachen Börstchen, Spermathek des ♀ paarig; mittlere Halbsterne mit meist 7–9 Hinterrandborsten, zusätzlich dazu je 1 laterale und mediale Randborste und 1–4 Diskalborsten, Endsternit 10–11 Borsten (davon 4 Tastborsten); Chelicere mit 5 Stammborsten (*db* gezähnt), Galea mit 6 Seitenästen, *Serrula externa* 16–17 Lamellen, Flagellum 3 Borsten (meist nur die distale spärlich gezähnt); Pedipalpen: Femur 2,3–2,6 × länger als breit, Tibia 2,1 ×, Hand mit Stiel 1,8–1,9 × länger als breit und 1,3 × (♂) bis 1,4 × (♀) länger als Finger, Schere mit Stiel 2,9–3,1 ×, ohne Stiel 2,7–2,9 ×; fester Finger mit 34–39 Zähnen, Nebenzähne lateral 5–10, medial 3–4, beweglicher Finger mit 40–44 Zähnen, Nebenzähne lateral 5–8, medial 2; Trichobothrium *st* entweder halbwegs zwischen *t* und *sb* stehend oder aber leicht *t* oder *sb* genähert; Laufbein I: Basifemur 1,4–1,5 ×, Telofemur 2,5–2,6 × länger als breit und 1,43–1,52 × länger als Basifemur, Tibia 3,1–3,2 ×, Tarsus 4,1–4,6 × länger als breit und 1,02–1,08 × länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 3,5–3,9 ×, Tibia 4,0–4,3 × länger als breit und 1,10–1,25 × länger als Tarsus, dieser 4,4–4,8 ×, Tarsus am Beginn des letzten Drittels mit kurzer glatter Borste (TS = 0,69–0,73), die aber kürzer ist als die Gliedbreite.

Körpermasse in mm (in Klammern die der ♀): Carapax 0,73/0,74 (0,77–0,83/0,76–0,90); Pedipalpen: Femur 0,55–0,59/0,23–0,24 (0,60–0,66/0,23–0,27), Tibia 0,55/0,26 (0,56–0,62/0,27–0,29), Hand mit Stiel 0,61–0,63/0,34 (0,68–0,75/0,36–0,41), Finger-L. 0,46–0,47 (0,48–0,52); Scheren-L. mit Stiel 1,00–1,03 (1,05–1,19); Laufbein I: Basifemur 0,18–0,19/0,12–0,13 (0,20–0,22/0,13–0,15), Telofemur 0,27–0,28/0,11 (0,29–0,32/0,11–0,13), Tibia 0,26/0,08–0,09 (0,27–0,30/0,08–0,10), Tarsus 0,28/0,06 (0,29–0,31/0,06–0,07); Laufbein IV: Femur 0,50–0,52/0,14–0,15 (0,57–0,63/0,14–0,16), Tibia 0,38/0,09 (0,40–0,45/0,09–0,10), Tarsus 0,32–0,34/0,07 (0,32–0,37/0,07–0,08).

Tritonymphe: Carapax-Hinterrand mit 9 Borsten; Halbtergite mit 3–4 Hinterrandborsten, ab IV auch je 1 laterale und mediale Randborste; Endtergit 8 (2 Tastborsten); Pedipalpencoxa 18, Coxa I 11, II 13, III 16, IV 28, Sternit II 2 Borsten, Halbsterne V–VII mit 6–7, VIII–X mit 4/5/3 Hinterrandborsten und je einer lateralen und medialen Randborste, vereinzelt auch eine Diskalborste; Endsternit 8 Borsten (4 Tastborsten); Chelicere: Galea mit 5 Seitenästen, *Serrula externa* 13–14 Lamellen; Pedipalpen: Femur 2,2 × (0,38/0,17 mm), Tibia 1,9 × (0,36/0,19), Hand mit Stiel 1,8 × (0,44/0,24) länger

<sup>1</sup> Die (unglückliche) Synonymie der Gattung *Plesiochernes* Vachon mit *Caffrowithius* Beier wurde zu spät entdeckt, um noch im Rahmen dieser Arbeit begründet werden zu können und wird daher anderweitig besprochen (MAHNERT, in Druck). Die hier besprochenen ostafrikanischen Arten sind in den Sammlungen noch unter der Gattung *Plesiochernes* geführt.



als breit und  $1,32 \times$  länger als Finger, Finger-L.  $0,33$  mm, Schere mit Stiel  $3,0 \times$ , ohne Stiel  $2,8 \times$ , Scheren-L. mit Stiel  $0,74$  mm; fester Finger mit 26 Zähnen, Nebenzähne lateral 4, medial 2, beweglicher Finger mit 32 Zähnen, Nebenzähne lateral 4, medial 1; Laufbein I: Basifemur  $1,5 \times$  ( $0,13/0,09$ ), Telofemur  $2,3 \times$  ( $0,19/0,08$ ) länger als breit und  $1,42 \times$  länger als Basifemur, Tibia  $2,8 \times$  ( $0,18/0,06$ ), Tarsus  $4,0 \times$  ( $0,21/0,05$ ) länger als breit und  $1,20 \times$  länger als Tibia; Laufbein IV: Femur  $3,6 \times$  ( $0,39/0,11$ ), Tibia  $3,6 \times$  ( $0,27/0,08$ ) länger als breit und  $1,13 \times$  länger als Tarsus, dieser  $3,8 \times$  ( $0,24/0,06$ ), eine kurze glatte Borste distal (TS = 0,68).

Deutonymphe: Carapax-Hinterrand mit 8 Borsten,  $0,53$  mm/ $0,52$  mm; Augenflecken sehr undeutlich; Halbtergite mit 2–3 Hinterrandborsten, IV–X auch je eine laterale und mediale Randborste; Pedipalpen: Coxa I 6–7, II 7–9, III 8–9, IV 11; Halbsternite III–IV je 2, folgende meist 3 (3–4) und jeweils eine laterale und mediale Randborste und 1 Diskalborste; Chelicere: Galea mit Apikalgabel und 2 Seitenästen, Serrula externa 13 Lamellen; Pedipalpen: Femur  $2,1 \times$  ( $0,30/0,14$ ), Tibia  $2,0 \times$  ( $0,31/0,15$ ), Hand mit Stiel  $1,9 \times$  ( $0,38/0,20$ ) länger als breit und  $1,34 \times$  länger als Finger, Finger-L.  $0,28$  mm, Schere mit Stiel  $3,0 \times$ , ohne Stiel  $2,9 \times$ , Scheren-L. mit Stiel  $0,62$  mm; fester Finger mit 25, beweglicher Finger mit 27 Zähnen, Nebenzähne fehlen; Laufbein I: Basifemur  $1,5 \times$  ( $0,12/0,08$ ), Telofemur  $2,1 \times$  ( $0,16/0,07$ ) länger als breit und  $1,28 \times$  länger als Basifemur, Tibia  $2,4 \times$  ( $0,16/0,06$ ), Tarsus  $3,7 \times$  ( $0,18/0,05$ ) länger als breit und  $1,18 \times$  länger als Tibia; Laufbein IV: Femur  $3,3 \times$  ( $0,32/0,10$ ), Tibia  $3,3 \times$  ( $0,23/0,07$ ) länger als breit und  $1,02 \times$  länger als Tarsus, dieser  $4,0 \times$  ( $0,23/0,06$ ), eine kurze glatte Borste vorhanden (TS = 0,59).

*Caffrowithius rusticus* ist bisher nur aus dem Gebiet Kakamega-Tambach-Mt. Elgon und dem östlichen Zaïre (BEIER 1959) bekannt und ist eventuell ein Bewohner eher feuchter Wälder. Sie scheint seltener zu sein als die im selben Gebiet verbreitete Art *C. elgonensis* (Vachon).

#### **Caffrowithius calvus** (Beier) (Fig. 5-11)

1959 *Plesiochernes calvus* Beier, *Annl. Mus. r. Congo belge, Tervuren*, sér. 8<sup>o</sup>, Sci. Zool., 72: 61–62, Fig. 32 (Zaïre: Katanga, Kivu; Ruanda).

Untersuchtes Material: Umg. Nanyuki, 1900 m, Gesiebe im Wald, nahe Flussufer, 22.XI.1974: 1 ♂ 8 ♀ 3 Deuto-, 1 Protonymphe; Mts Aberdares, Kabage, 2300 m, Gesiebe unter Gebüsch und liegenden Stämmen, 25.XI.1974: 1 ♂ 2 ♀ Trito-, 3 Deuto-, 5 Protonymphen (Mus. Genf); Mt. Kenya, Kabarú Forest Station, 2250 m, 26.2.1969, lg. A. Holm (no. 182): 2 ♂ 1 ♀.

Ergänzende Beschreibung: Carapax-Hinterrand mit 6–9 Borsten; Halbtergite mit 2–4 Hinterrandborsten und meist einer lateralen Randborste; Endtergite 6–9 Borsten, keine Tastborsten; Tergite ähnlich wie Carapax granuliert; Cheliceren mit 5 Stammborsten (*db* gezähnt), Galea mit 6 Seitenästen (beim ♂ etwas kürzer als beim ♀), Flagellum 3 Borsten (meist nur die distale Borste spärlich gezähnt), Serrula externa 17–18 Lamellen;

FIG. 1–11.

1: *Lamprochernes* cf. *savignyi* (Simon), Spermathek; 2–4: *Caffrowithius rusticus* (Beier); 2–3: Trichobothrienverteilung bei Trito- und Deutonymphe; 4: Spermathek; 5–11: *Caffrowithius calvus* (Beier); 5: Galea des ♀; 6: Palpenschere; 7–9: Trichobothrienverteilung bei Trito-, Deuto- und Protonymphe; 10: Laufbein IV ♀, Femur teratologisch; 11: Spermathek; Masstabereinheit 0,1 mm.

Lobus der Pedipalpencoxen mit 3 Rand- und 1 Diskalborste; Pedipalpencoxa 21–26 Borsten, Coxa I 13–19, II 17–20, III 20–27, IV dicht beborstet; Genitaloperkel des ♂ mit 23–24 langen, gebogenen Borsten, der des ♀ 14–20 Borsten; Genitalkammer des ♂ mit 2/2 Börstchen, Spermathek des ♀ paarig, apikal blasig erweitert (Fig. 11); Halbsternite III–IX: 5–8 Hinterrandborsten + 1–3 Suprastigmalborsten, 4 (♂) bzw. 2 (♀) + 1 Suprastigmalborste, 8–10, 6–10, 5–8, 5–8, 4–6, 4–5; VI–X mit jeweils einer zusätzlichen lateralen und medialen Randborste, ganz vereinzelt auch eine Diskalborste, Endsternit total 9–10 Borsten (davon 4 Tastborsten, Länge ca. 0,12 mm); Pedipalpen: Femur 2,5–2,8 × länger als breit, Tibia 2,1–2,2 ×, Hand mit Stiel 1,8–1,9 × länger als breit und 1,25–1,41 × länger als Finger, Schere mit Stiel 2,9–3,2 ×, ohne Stiel 2,7–3,0 ×; fester Finger mit 33–39 Zähnen, Nebenzähne lateral 3–10, medial 1–2, beweglicher Finger 37–42 Zähne, Nebenzähne lateral 5–8, medial fehlen sie; Trichobothrium *st* des beweglichen Fingers halbwegs zwischen *sb* und *t* oder etwas näher *sb* oder etwas näher *t*; nodus ramosus entweder bei *t* oder etwas proximal davon; Laufbein I: Basifemur 1,3–1,5 × länger als breit, Telofemur 2,4–2,7 × länger als breit und 1,41–1,59 × länger als Basifemur, Tibia 2,9–3,4 ×, Tarsus 4,0–4,8 × länger als breit und 1,05–1,25 × länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 3,4–4,1 × (bei 1 ♀ Basi- und Telofemur vollkommen verwachsen und deformiert: Fig. 10), Tibia 3,9–4,6 × länger als breit und 1,13–1,23 × länger als Tarsus, dieser 4,5–5,4 × länger als breit, am Ende des 2. Glied Drittels eine etwas verlängerte glatte oder gezähnte Borste (TS = 0,70–0,76, Länge 0,04–0,05 mm); Borsten auf der Aussenkante der Beinglieder deutlich gekielt.

Körpermasse der Adulti in mm (in Klammern die der ♀): Körperlänge 2,0–2,2 (2,4–2,6); Carapax 0,67–0,69/0,65–0,71 (0,69–0,78/0,74–0,83); Pedipalpen: Femur 0,53–0,55/0,21 (0,57–0,60/0,20–0,23), Tibia 0,50/0,23–0,24 (0,51–0,56/0,23–0,26), Hand mit Stiel 0,55–0,57/0,30 (0,57–0,63/0,32–0,36), Finger-L. 0,44–0,45 (0,44–0,48), Scheren-L. mit Stiel 0,92–0,97 (0,97–1,03); Laufbein I: Basifemur 0,16–0,17/0,12–0,13 (0,18–0,19/0,12–0,13), Telofemur 0,25–0,26/0,10–0,11 (0,27–0,29/0,11), Tibia 0,25/0,08 (0,24–0,28/0,07–0,09), Tarsus 0,27/0,06 (0,28–0,31/0,06–0,07); Laufbein IV: Femur 0,48–0,49/0,13–0,14 (0,52–0,59/0,14), Tibia 0,36–0,37/0,09 (0,40–0,44/0,09–0,10), Tarsus 0,31–0,32/0,07 (0,33–0,36/0,07–0,08).

Tritonymphe: Carapax 0,9 × länger als breit (0,69 mm/0,74 mm), 6 Hinterrandborsten; Halbtergite meist 3 Hinterrandborsten, keine Randborsten, Endtergit 6; Pedipalpencoxa 18, Coxa I 10/11, II 11/13, III 13/15, IV 26; Sternit II 4; Halbsternite: III 2/3, 1 Suprastigmalborste, IV 2, 1 Suprastigmalborste, weitere: 4–5, 6–8, 5, 4, 3–5, 4, VII–X mit medialer Randborste, Endsternit 9 (4 Tastborsten); Chelicere: Serrula externa 15 Lamellen, Galea mit 5 Seitenästen; Pedipalpen: Trochanter 1,7 × länger als breit (0,31/0,18), Femur 2,5 × (0,45/0,18), Tibia 2,0 × (0,44/0,22), Hand mit Stiel 1,9 × (0,53/0,29) länger als breit und 1,38 × länger als Finger, dieser 0,38 mm lang, Schere mit Stiel 3,0 ×, ohne Stiel 2,8 ×, Scheren-L. mit Stiel 0,87 mm; fester Finger mit 29 Zähnen, Nebenzähne lateral 3, medial 1; beweglicher Finger mit 31 Zähnen und 3 lateralen Nebenzähnen; Laufbein I: Basifemur 1,4 × (0,16/0,11), Telofemur 2,3 × (0,22/0,10) länger als breit und 1,41 × länger als Basifemur, Tibia 2,8 × (0,22/0,08), Tarsus 3,9 × (0,26/0,06) länger als breit und 1,08 × länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 3,5 × (0,44/0,12), Tibia 3,6 × (0,33/0,09) länger als breit und 1,13 × länger als Tarsus, dieser 4,1 × (0,29/0,07), eine verlängerte gezähnte Borste am Ende des 2. Drittels (TS = 0,67).

Deutonymphe: Carapax ungefähr so breit wie lang (0,49 mm/0,48 mm), mit 6 Hinterrandborsten; Augenflecken undeutlich, beide Querfurchen deutlich. Halbtergite mit je 3 Hinterrandborsten; Endtergit 5 (2 mediale Diskalborsten); Pedipalpencoxa 9/10, Coxa I und II 6, III 6/7, IV 7, Sternit II borstenlos, Halbsternite III–IV 2, je 1 Suprastigmalborste, die folgenden meist mit 4 (3–5), Endsternit 6 (4 Tastborsten); Chelicere:



Serrula externa 13 Lamellen, Galea mit Apikalgabel und 2 Seitenästen; Pedipalpen medial grob granuliert, Femur  $2,2 \times (0,31/0,14)$ , Tibia  $1,9 \times (0,30/0,16)$ , Hand mit Stiel  $1,8 \times (0,36/0,20)$  länger als breit und  $1,3 \times$  länger als Finger, diese 0,28 mm lang, Schere mit Stiel  $3,0 \times$ , ohne Stiel  $2,8 \times$ , Scheren-L. mit Stiel 0,61 mm; fester Finger mit 23, beweglicher Finger mit 27 Zähnen, Nebenzähne fehlen; Laufbein I: Basifemur  $1,2 \times (0,11/0,09)$ , Telofemur  $2,1 \times (0,16/0,08)$  länger als breit und  $1,46 \times$  länger als Basifemur, Tibia  $2,5 \times (0,15/0,06)$ , Tarsus  $3,7 \times (0,19/0,05)$  länger als breit und  $1,24 \times$  länger als Tibia; Laufbein IV: Femur  $3,3 \times (0,31/0,09)$ , Tibia  $3,2 \times (0,23/0,07)$  länger als breit und  $1,06 \times$  länger als Tarsus, dieser  $3,9 \times (0,21/0,06)$ , etwas verlängerte gezähnte Borste distal der Mitte (TS = 0,59).

Protonymph: Carapax  $0,9 \times$  länger als breit (0,42/0,45), Augenflecken sehr undeutlich, Granulation und Querrfurchen deutlich, 6 Hinterrandborsten; Halbtergite je 3 Hinterrandborsten, Endtergit 4; Lobus der Pedipalpencoxa 3 Borsten (Diskalborste fehlt), Pedipalpencoxa 4, Coxa I 5, II–III 5, IV 5/6; Halbsternite III–IV 2, auf IV 1 Suprastigmalborste, weitere mit 3 Borsten, Endsternit 4 Tastborsten; Chelicerenstamm mit 4 glatten Borsten (die gezähnte *db* fehlt), Galea mit Apikalgabel und 1 Seitenast, Serrula externa 13–14 Lamellen, Subgalealborste fehlt; Pedipalpen: Femur  $2,1 \times (0,23/0,11)$ , Tibia  $1,7 \times (0,23/0,13)$ , Hand mit Stiel  $1,7 \times (0,29/0,17)$  länger als breit und  $1,24 \times$  länger als Finger, dieser 0,23 mm lang, Schere mit Stiel  $3,0 \times$ , ohne Stiel  $2,8 \times$  (Scheren-L. mit Stiel 0,50 mm); fester Finger mit 16, beweglicher Finger mit 18 Zähnen; Laufbein I: Basifemur  $1,3 \times (0,10/0,08)$ , Telofemur  $1,9 \times (0,13/0,07)$  länger als breit und  $1,30 \times$  länger als Basifemur, Tibia  $2,3 \times (0,12/0,05)$ , Tarsus  $3,4 \times (0,15/0,05)$  länger als breit und  $1,27 \times$  länger als Tibia; Laufbein IV: Femur  $3,0 \times (0,25/0,08)$ , Tibia  $2,9 \times (0,18/0,06)$  länger als breit und  $0,96 \times$  länger als Tarsus, dieser  $3,5 \times (0,19/0,05)$ , etwas verlängerte gezähnte Borste in Gliedmitte (TS = 0,50).

Die Art scheint in den Waldgebieten zwischen östlichem Zaïre und westlichem Kenya verbreitet zu sein; es handelt sich um den Zweitfund dieser Art, die für die Fauna Kenyas bisher nicht gemeldet war. Sie zeichnet sich von allen *Caffrowithius*-Arten durch die spärliche Beborstung der Tergite aus, die sich im Vergleich zur Beborstung der Protonymph nur um 1 Borste (eine laterale Randborste) bereichert hat.

### *Caffrowithius exiguus* (Tullgren) (Fig. 12-13)

1907 *Chelifera exiguus* Tullgren, *Erg. schwed. Exp. Kilimandjaro*, vol. 3, nr. 20: 12, Taf. 1, Fig. 8a, b. (Kilimandjaro: Kibonoto).

1932 *Hansenius exiguus* (Tullgren), BEIER, *Tierreich* 58: 269–270.

1955 *Plesiochernes exiguus* (Tullgren), BEIER, *Ark. Zool.* 7 (25): 555. (Tabelle).

1962 *Plesiochernes exiguus* (Tullgren), BEIER, *Annl. Mus. v. Afr. centr.* in-8°, Zool. 107: 22–24, Fig. 9 (Kilimanjaro: Marangu).

Untersuchtes Material: Taita Hills, Mwarungu (N Wundanyi), 1700 m, Gesiebe, 3.XII.1974: 2 ♀; Nairobi, Rosslyn, 1750 m, Gesiebe unter *Passiflora*, 8.X.1977: 1 ♂ 5 ♀; Mahnert-Perret; Nairobi, chez *Anomma* (Dorylinae), lg. Meneghetti, 23.XI.1944: 1 Tritonymph; Namanga, 1330 m, Ol Doinyo (= ? Odinyo), Orok, 21.III.1969, lg. A. Holm (no. 227): 1 ♂.

Die Art ist durch die Neubeschreibung BEIERS (1962) genügend charakterisiert; ergänzend seien einige Merkmale erwähnt. Metazone des Carapax zweireihig beborstet (total ca. 20 Borsten, von denen sich ca. 10–12 am Hinterrand befinden); Länge der Tastborsten auf dem Endtergit 0,12 mm; Lobus der Pedipalpencoxa 3 Rand- und 1 Diskalborsten, Pedipalpencoxa 19–25, Coxa I 13–15, II 16–21, III 20–26, IV dicht beborstet;

Genitaloperkel des ♂ mit ca. 20 langen, gebogenen Borsten, der des ♀ mit 16–20 Borsten, Genitalkammer des ♂ total 4 (2–2) Börstchen, Spermathek des ♀ paarig; Halbsternite mit 6–8 Hinterrandborsten, ab VI–X je eine zusätzliche mediale und laterale Randborste und 3–4 Diskalborsten, Endsternit 10–12 Borsten, davon 4 Tastborsten; Chelicere mit 5 Stammborsten (*db* gezähnt), Serrula externa 16–17 Lamellen, Flagellum 3 Borsten (die beiden distalen oder nur eine spärlich gezähnt). Galea mit 6 Seitenästen.

Pedipalpen: Femur 2,2–2,5× länger als breit, Tibia 1,8–2,1×, Hand mit Stiel 1,6–1,8× länger als breit und 1,23–1,44× länger als Finger, Schere mit Stiel 2,6–2,9×, ohne Stiel 2,4–2,7×; fester Finger mit 30–34 Zähnen, Nebenzähne lateral 2–7, medial 2–3, beweglicher Finger mit 33–37 Zähnen, Nebenzähne lateral 2–6, medial 1–2; *st* immer etwas näher bei *t* als bei *sb*; Laufbein I: Basifemur 1,4–1,5×, Telofemur 2,2–2,4× länger als breit und 1,41–1,55 länger als Basifemur, Tibia 2,8–3,1×, Tarsus 4,5–5,2× länger als breit und 1,14–1,27× länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 3,4–3,8×, Tibia 3,6–3,9× länger als breit und 1,12–1,20× länger als Tarsus, dieser 4,2–4,9×, Tarsus mit kurzer glatter Borste am Ende des 2. Drittels (TS = 0,63–0,68), die kürzer ist als der Tarsus breit (Länge 0,04–0,05 mm); Borsten der Aussenkante der Glieder deutlich gekielt.

Körpermasse in mm (die der ♂ befinden sich an der unteren Grenze): Carapax 0,55–0,64/0,52–0,68; Pedipalpen: Femur 0,40–0,49/0,17–0,20; Tibia 0,39–0,45/0,19–0,23; Hand mit Stiel 0,42–0,52/0,25–0,30, Finger-L. 0,30–0,38, Scheren-L. mit Stiel 0,70–0,84; Laufbein I: Basifemur 0,13–0,16/0,09–0,11, Telofemur 0,19–0,22/0,08–0,09, Tibia 0,18–0,21/0,06–0,07, Tarsus 0,22–0,26/0,05; Laufbein IV: Femur 0,38–0,45/0,11–0,13, Tibia 0,29–0,32/0,08–0,09, Tarsus 0,25–0,28/0,06.

Erstnachweis für Kenya; *exiguus* scheint die (eher trockenen?) Gebiete des Savannenplateaus zwischen Kilimandjaro und Nairobi zu bewohnen.

### ***Caffrowithius elgonensis* (Vachon) (Fig. 14-15)**

1945 *Plesiochernes elgonensis* Vachon, *Mission scient. Omo* 6 (fasc. 57): 188–189, Fig. 1–6 (Kenya: Mt. Elgon).

1955 *Plesiochernes elgonensis*; BEIER, *Ark. Zool.* 7 (25): 551–553, Fig. 16 (Mt. Elgon).  
 Untersuchtes Material: Loita Hills, Morijo, Gesiebe im Wald, 2300 m, 4.XI.1977, Mahnert-Perret: 1 ♀ 2 Deutonymphen; Mt. Elgon, S side, at Kimilili river, 2400 m, 28.I.1965 (no. 111): 3 ♂ 1 ♀; gl. Fundort, 30.I.1965 (no. 115): 2 ♂; Mt. Elgon, E side, Kaptega R., 2950 m, 25.3.1969 (no. 233): 1 ♀; Mt. Kenya, 2 km N Sagana Fish. St., 2250 m, 26.II.1969 (no. 184): 16 ♂ 9 ♀ 5 Tritonymphen (alle lg. A. Holm); Tinderet Forest, Kipsigis farm, 2300 m, 20.8.1977 (no. 149.523): 6 ♂ 4 ♀ 17 Trito-, 7 Deutonymphen; gl. Fundort, 24.8.1977 (no. 149.517): 38 ♂ 28 ♀ 1 Tritonymphe (Mus. Tervuren, alle lg. G. Coulon).

Die Art ist durch die Originalbeschreibung und die Beschreibung BEIERS (1955) ausreichend gekennzeichnet; es sei angeführt, dass die Länge der Tastborsten auf dem Endtergit 0,14–0,16 mm beträgt, dass das Palpenfemur 2,5–2,6× länger als breit sein kann; die Zahl der Nebenzähne des festen Palpenfingers kann bis 11 sein; die Variabilität der Laufbeinglieder ist jedoch nachzutragen. Laufbein I: Basifemur 1,4–1,5×, Telofemur 2,4–2,6× länger als breit und 1,51–1,58× länger als Basifemur, Tibia 3,3–3,5×, Tarsus 5,0–5,4× länger als breit und 1,08–1,13× länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 3,6–3,9×, Tibia 4,2–4,6× länger als breit und 1,14–1,23× länger als Tarsus, dieser 4,9–5,2×, Tarsus am Beginn des letzten Drittels mit kurzer glatter Borste (TS = 0,68–0,78), die jedoch kürzer ist als die Gliedbreite.

Körpermasse in mm (die der ♀ in Klammern): Pedipalpen: Femur 0,52–0,57/0,21–0,22 (0,61–0,65/0,24–0,25), Tibia 0,52–0,56/0,23–0,25 (0,59–0,61/0,27–0,28), Hand mit Stiel 0,54–0,59/0,30–0,32 (0,63–0,69/0,35–0,39), Finger-L. 0,47–0,50 (0,50–0,53), Scheren-L. mit Stiel 0,95–1,01 (1,05–1,11); Laufbein IV: Femur 0,49–0,51/0,13–0,14 (0,58–0,64/0,15–0,17), Tibia 0,38–0,42/0,09–0,10 (0,44–0,48/0,10–0,11), Tarsus 0,31–0,37/0,06–0,07 (0,36–0,40/0,07–0,08).

Tritonymphe: Carapax 1,1 × länger als breit (0,68 mm/0,59 mm), Metozona mit 16 Borsten (davon ca. 9 am Hinterrand); Halbtergite mit meist 5–6 Hinterrandborsten, ab IV–X zusätzlich je 1 laterale und mediale Randborste und meist 2 Diskalborsten; Endtergit 7 (2 laterale Tastborsten); Lobus der Pedipalpencoxa 3 Rand- und 1 Diskal-

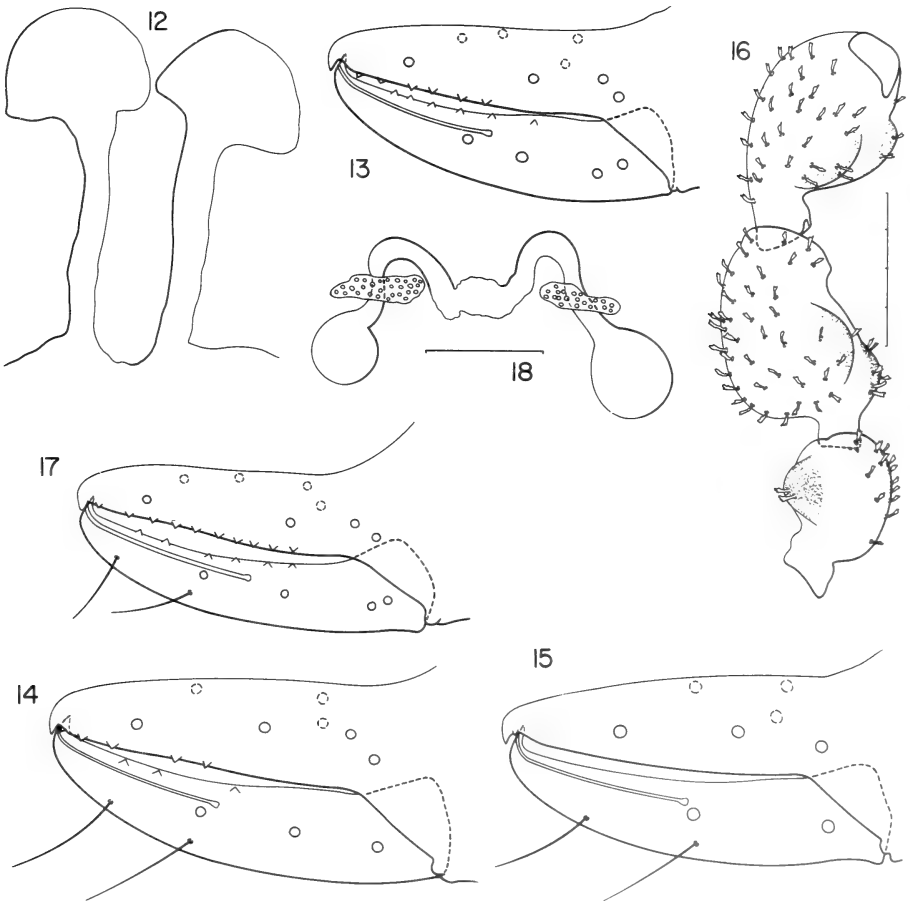


FIG. 12–18.

12–13: *Caffrowithius exiguus* (Tullgren); 12: Spermathek, 13: Trichobothrienverteilung bei Trito- und Deutonymphe; 16–18: *Caffrowithius uncinatus* (Beier), 16: Palpenfemur und -tibia, des ♂, 17: Trichobothrienverteilung beim ♂, 18: Spermathek; Massstabereinheit 0,1 mm.

borste, Pedipalpencoxa 22–23, Coxa I 14, II 11–14, III 18, IV 21; Sternit II 4, die folgenden Halbsternite mit meist 5–6 Hinterrandborsten, je 1 lateralen und medialen Randborste und 2–3 Diskalborsten, Endsternit 8 (4 Tastborsten); Chelicere: Serrula externa 16 Lamellen, Galea mit 5 Seitenästen; Pedipalpen: Femur  $2,2 \times (0,43/0,19)$ , Tibia  $1,9 \times (0,41/0,22)$ , Hand mit Stiel  $1,7 \times (0,48/0,29)$  länger als breit und  $1,22 \times$  länger als Finger, Finger-L. 0,39 mm, Schere mit Stiel  $2,8 \times$ , ohne Stiel  $2,7 \times$ , Scheren-L. mit Stiel 0,82 mm; fester Finger mit 30 Zähnen, Nebenzähne lateral 5, medial 2, beweglicher Finger mit 35 Zähnen, Nebenzähne lateral 3, medial einer; Laufbein I: Basifemur  $1,3 \times (0,16/0,12)$ , Telofemur  $2,2 \times (0,23/0,10)$  länger als breit und  $1,49 \times$  länger als Basifemur, Tibia  $2,8 \times (0,21/0,08)$ , Tarsus  $4,4 \times (0,26/0,06)$  länger als breit und  $1,25 \times$  länger als Tibia; Laufbein IV: Femur  $3,5 \times (0,45/0,13)$ , Tibia  $3,6 \times (0,33/0,09)$  länger als breit und  $1,15 \times$  länger als Tarsus, dieser  $4,2 \times (0,28/0,07)$ .

Deutonymph: Carapax so lang wie breit ( $0,54/0,53$  mm), die Querfurchen deutlich, spärlich granuliert; 10 Borsten in der Metazone; Augenflecken sehr undeutlich; Halbt tergite I–III mit 5 Hinterrandborsten, IV–X je 2–3 Hinterrandborsten, je 1 laterale und mediale Randborste und eine Diskalborste; Endtergit 8 (2 Tastborsten); Pedipalpencoxa 11–12, Coxa I 7–8, II 8, III 8–9, IV 11; Sternit II borstenlos, Halbsternit III 2, IV 3, jeweils eine Suprastigmalborste; die folgenden Halbsternite mit 4–5 Hinterrandborsten, einer lateralen Randborste und vereinzelt mit einer Diskalborste, Endsternit 6 (4 Tastborsten); Chelicere: Galea mit Apikalgabel und 2 Seitenästen, Serrula externa 14 Lamellen; Pedipalpen: Femur  $2,1 \times (0,31/0,15)$ , Tibia  $1,9 \times (0,32/0,17)$ , Hand mit Stiel  $1,7 \times (0,38/0,23)$  länger als breit und  $1,31 \times$  länger als Finger, Finger-L. 0,29 mm, Schere mit Stiel  $2,8 \times$ , ohne Stiel  $2,6 \times$ , Scheren-L. mit Stiel 0,64 mm, fester Finger mit 25 Zähnen, Nebenzähne lateral und medial je ein distaler, beweglicher Finger mit 29 Zähnen, Nebenzähne fehlen; Laufbein I: Basifemur  $1,5 \times (0,13/0,09)$ , Telofemur  $2,1 \times (0,16/0,08)$  länger als breit und  $1,31 \times$  länger als Basifemur, Tibia  $2,6 \times (0,16/0,06)$ , Tarsus  $4,2 \times (0,20/0,05)$  länger als breit und  $1,22 \times$  länger als Tibia; Laufbein IV: Femur  $3,5 \times (0,35/0,10)$ , Tibia  $3,3 \times (0,24/0,07)$  länger als breit und  $1,10 \times$  länger als Tarsus, dieser  $3,8 \times (0,22/0,06)$ .

Anscheinend auf die nähere Umgebung des Mt. Elgon beschränkt.

### ***Caffrowithius uncinatus* (Beier) (Fig. 16-18)**

1954 *Anepsiochernes uncinatus* Beier, *Zool. Anz.* 152: 84–86, Fig. 1 (Tanzania, Msingi).

1955 *Plesiochernes uncinatus*; BEIER, *Ark. Zool.* 7 (25): 555.

Untersuchtes Material: Diani Beach, 30 km S Mombasa, 5.–19.3.1970, lg. Th. Palm:

1 ♂; Shimba Hills, Mwangandi Forest, under bark, 17.3.1970, lg. A. Holm (no. 262a):

4 ♂ 1 ♀ (Inst. Zool. Uppsala, Mus. Genf).

Beschreibung: Carapax  $1,0$ – $1,1 \times$  länger als breit, körnelig granuliert (die regelmässigen Granula ca. um ihren Durchmesser voneinander entfernt), 23–25 gekulte Borsten in der Metazone (davon ca. 12 am Hinterrand), Augenflecken sehr undeutlich; Tergite mit Ausnahme des letzten geteilt, Halbt tergite I mit 7–9 Hinterrandborsten, die folgenden meist mit 6–8; bereits ab II je eine laterale und mediale Randborste und teilweise auch 1 Diskalborste, auf dem mittleren Halbt tergiten 2–3 Diskalborsten, Endtergit mit 14–18 Borsten, davon 2 laterale Tastborsten (Länge 0,09–0,10 mm); Lobus der Pedipalpencoxa 3 Rand- und 1–2 Diskalborsten, Pedipalpencoxa 30–37, Coxa I 16–22, II 19–28, III 24–29, IV dicht beborstet; Genitaloperkel des ♂ mit ca. 30 langen, gebogenen Borsten (in Halbkreis angeordnet), der des ♀ mit 19 in zweireihigem Halbkreis angeordneten Borsten, Spermathek paarig (Fig. 18), Genitalkammer des ♂ mit insgesamt 4–6

dicken, glatten Börstchen; Halbsternite: III 8–13 (ca. 6 diskal) ( $\delta$ ) bzw. 7–8 marginale Borsten, 2–3 Suprastigmalborsten, IV 7–8, 1–2 Suprastigmalborsten, folgende: 8–12, 9–11, 10–18, 8–14, 6–8, 6–8; zusätzlich treten je 1 laterale und mediale Randborste und 2–5 Diskalborsten auf, Endsternit 12–13 Borsten (2 laterale und 2 mediale, diskale, Tastborsten); Chelicere mit 5 Stammborsten (*db* gezähnt), Galea mit 6 Seitenästen (beim  $\delta$  länger als beim  $\delta$ ), beweglicher Finger mit zahnförmigem Subapikallobus, Serrula externa 17–18 Lamellen, Flagellum 3 Borsten (die distale spärlich gezähnt); Pedipalpen: grob granuliert, Femur des  $\delta$  allerdings stellenweise fast glatt, Trochanter mit hohem Dorsalhöcker, 1,5–1,6 $\times$  länger als breit, Femur des  $\delta$  mit typischer Beule und abrupt verdickt, mediobasal mit 2 kleinen Zähnen (nicht bei allen  $\delta$ ), 1,6–1,9 $\times$  länger als breit, Femur des  $\delta$  2,1 $\times$ , Tibia des  $\delta$  mit dorsalem und ventralem vorspringendem Höcker (der ventrale fast zahnartig), 1,6–1,8 $\times$ , die des  $\delta$  1,9 $\times$ , Hand mit Stiel 1,6–1,7 $\times$  länger als breit und 1,19–1,27 $\times$  ( $\delta$ ) bzw. 1,40 $\times$  ( $\delta$ ) länger als Finger, Schere mit Stiel 2,6–2,7 $\times$ , ohne Stiel 2,4–2,6 $\times$ ; fester Finger mit 30–34 Zähnen, Nebenzähne lateral 8–10, medial 3–5, beweglicher Finger mit 31–36 Zähnen, Nebenzähne lateral 6–8, medial 2–3; Trichobothrium *st* meist nur undeutlich näher *t* als *sb*; Laufbein I: Basifemur 1,2–1,3 $\times$ , Telofemur 2,1–2,2 $\times$  länger als breit und 1,47–1,57 $\times$  länger als Basifemur, Tibia 2,9–3,1 $\times$  länger als breit und 1,04–1,06 $\times$  länger als Tarsus, dieser 3,9–4,1 $\times$ ; Laufbein IV: Femur 2,7–3,0 $\times$ , Tibia 3,5–3,8 $\times$  länger als breit und 1,32–1,34 $\times$  länger als Tarsus, dieser 3,9–4,4 $\times$ ; die Borsten der Aussenkante der Glieder deutlich gekeult, Tarsus ohne verlängerte Borste.

Körpermasse in mm: Körperlänge 1,8–2,2; Carapax 0,72–0,80/0,66–0,82; Pedipalpen: Femur 0,53–0,62/0,28–0,32 ( $\delta$ : 0,54/0,25), Tibia 0,53–0,63/0,30–0,37 ( $\delta$ : 0,53/0,28), Hand mit Stiel 0,57–0,67/0,34–0,41, Finger-L. 0,45–0,52 ( $\delta$ : 0,43), Scheren-L. mit Stiel 0,94–1,08; Laufbein I: Basifemur 0,18–0,19/0,13–0,15, Telofemur 0,26–0,30/0,12–0,13, Tibia 0,25–0,29/0,09, Tarsus 0,24–0,27/0,06–0,07; Laufbein IV: Femur 0,48–0,55/0,17–0,20, Tibia 0,38–0,43/0,11, Tarsus 0,28–0,33/0,07–0,08.

Es bestehen zwischen diesen Exemplaren und den in der Originalbeschreibung erwähnten Merkmalen gewisse Unterschiede; so weisen die mir vorliegenden Exemplare keine oder weniger (und undeutliche) Zähne auf dem männlichen Palpenfemur auf, das darüberhinaus einen dorsobasalen Höcker aufweist, der in der Beschreibung nicht erwähnt wird; sie besitzen auf dem Endtergit 2 kurze Tastborsten (nach Originalbeschreibung ohne Tastborsten) und sind ausserdem etwas kleiner. Eine Überprüfung des Holotypus- $\delta$  war nicht möglich, das im Mus. Stuttgart deponierte Exemplar ist derzeit unauffindbar (Dr. W. Schawaller, *in litt.*), sodass die Beurteilung dieser Unterschiede nicht endgültig sein kann. Die aus Natal beschriebene ähnliche Art *Caffrowithius excellens* (Beier) weist zwar Tastborsten auf dem Endtergit auf, ist jedoch etwas grösser als die Tiere aus Kenya, besitzt auch anscheinend eine etwas andere Trichobothrienanordnung (*ib/isb* fast auf gleicher Höhe, *ist* näher *est* als *it*; bei *uncinatus* Beier und den Tieren aus Kenya *isb* deutlich distal *ib*, *ist* halbwegs zwischen *est* und *it*).

*Caffrowithius uncinatus* (Beier) war bisher nur aus Tanzania bekannt (Msingi; Mhonda: BEIER 1967; Kilimandjaro, Marangu: BEIER 1962).

### *Caffrowithius planicola* n. sp. (Fig. 19–27)

Untersuchtes Material: Lac Naivasha, nahe des Mundui Estate (Fishing Club), Gesiebe in Gebüsch, 1950 m, 8.XI.1977: 1  $\delta$  (Holotypus) 4  $\delta$  3  $\delta$  4 Protonymphen; Lac Nakuru Nat. Park, Gesiebe unter Akazien, 6.XI.1974: 24  $\delta$  21  $\delta$  11 Trito- 6 Deutonymphen; Loita Hills, Morijo, 2050 m, Gesiebe 5.XI.1977: 5  $\delta$  8  $\delta$  2 Trito-, 8 Deuto-,

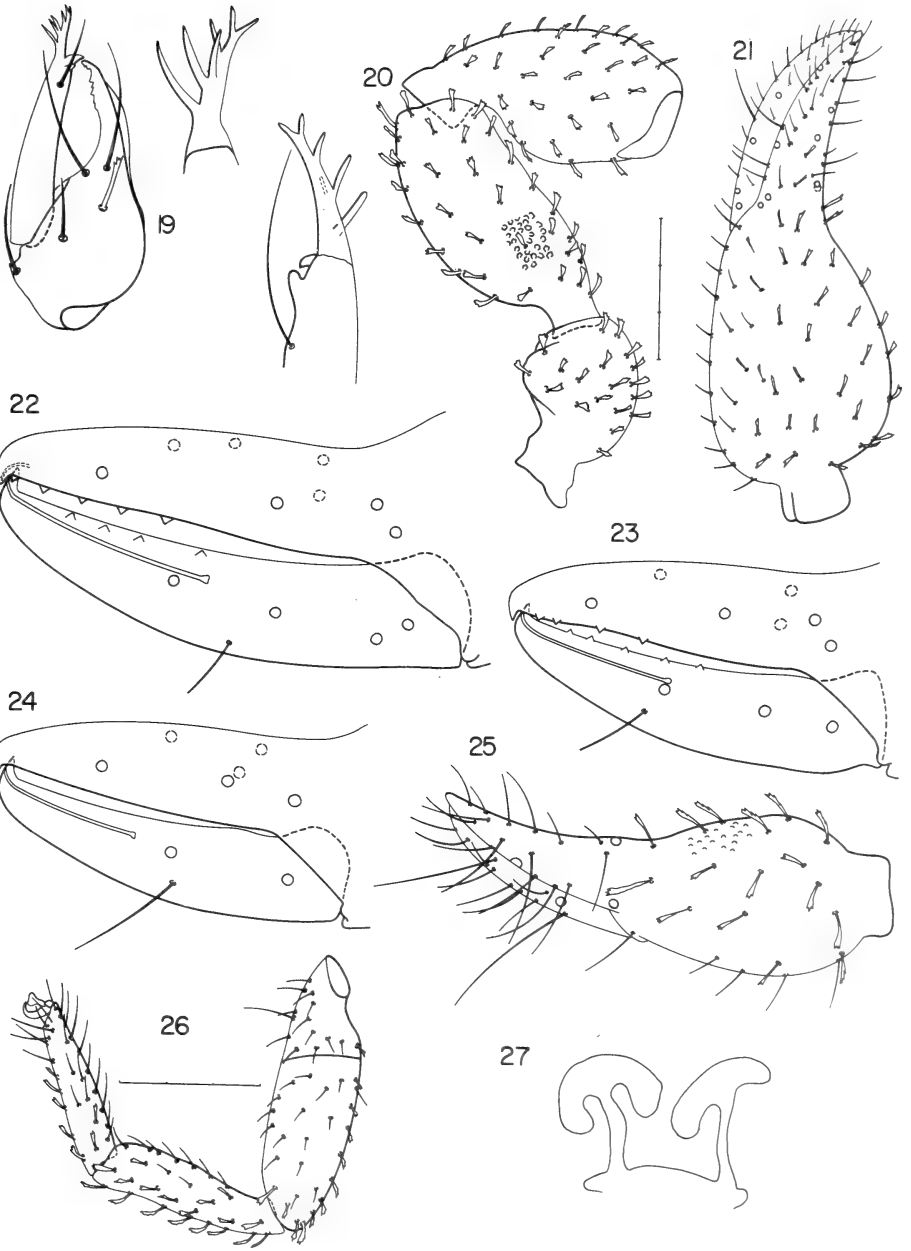
8 Protonymphen; (Paratypen) (alle lg. Mahnert-Perret, Mus. Genf); Kikuyu Escarpment, 2030 m, 3.III.1970 (no. 240): 1 ♂; gl. Fundort, 1840 m, 3.III.1970 (no. 238): 2 ♀; Lac Naivasha, 1885 m, 18.II.1969 (no. 164): 1 ♂ 6 ♀ (Paratypen; alle lg. A. Holm, Zool. Inst. Uppsala).

Beschreibung: Carapax körnelig granuliert, in der Prozone medial jedoch fast glatt, die Granula flach, in Mesozone um ca. ihren Durchmesser voneinander entfernt; 2 deutliche Querfurchen, beide fast gerade und am Grunde fein granuliert, subbasale Furche fast halbwegs zwischen Hinterrand und medialer Querfurchen liegend, Borsten deutlich gekielt, Metazone zweireihig beborstet, total ca. 22 Borsten, wovon 12–14 am Hinterrand stehen; zwei Augenflecken, z.T. mit flacher Linse; 1,0–1,2× länger als breit; Tergite mit Ausnahme des letzten geteilt, körnelig granuliert, Halbtergite meist mit 7–8 Hinterrandborsten, meist ab IV (vereinzelt aber auch auf I–III) je eine laterale und mediale Randborste und 1–4 Diskalborsten, Endtergit 11–13 Borsten (2 kurze laterale Tastborsten, Länge 0,11–0,13 mm) (1 ♀: linke Tastborste ersetzt durch normale gekielte Borste); Lobus der Pedipalpencoxa 3 Rand- und 1–2 Diskalborsten, Pedipalpencoxa 27–38, Coxa I 19–23, II 24–31, III 31–38, IV dicht beborstet; Genitaloperkel des ♂ mit 25–28 langen, z.T. gebogenen Borsten, der des ♀ mit 16–20 Borsten; Genitalkammer des ♂ meist 4 (2–2) Börstchen, Spermathek des ♀ paarig, apikal pilzförmig erweitert; Halbsternit III 7–12 z.T. diskal stehende Borsten, 2–3 Suprastigmalborsten, IV 4–9 (meist 5–6) (♂) bzw. 2 (♀), 1 Suprastigmalborste; die folgenden meist mit 7–9 Hinterrandborsten, je einer lateralen und medialen Randborste und meist 5–7 Diskalborsten; Endsternit mit 10–14 (4 Tastborsten); Chelicere mit 5 Stammborsten (*db* gezähnt), fester Finger mit 3 grösseren und 3 körnchenförmigen Zähnen, beweglicher Finger mit langem, kegelförmigem Subapikallobus, Galea des ♀ mit 6 langen Seitenästen, die des ♂ meist mit 6 etwas kürzeren Ästen (1 ♀: links 4, rechts 7 Äste); Serrula externa 17–18 Lamellen, Flagellum 3 Borsten, wenigstens die beiden distalen und oft alle drei gezähnt (bei 1 ♀ fehlt links das Flagellum); Pedipalpen: grob granuliert, Borsten deutlich gekielt, auf Tibia lateral etwas feiner, auf Hand lateral gezähnt und nur ganz leicht gekielt; Trochanter mit deutlichem Dorsalhöcker, Femur abrupt verdickt, basal am breitesten, distalwärts leicht verjüngt, 2,2–2,4× länger als breit, Tibia 2,0–2,2×, Hand mit Stiel 1,6–1,7× länger als breit und 1,14–1,24× (♂) bzw. 1,27–1,37× (♀) länger als Finger, Schere mit Stiel 2,8–3,0× (♂) bzw. 2,7–2,9× (♀); fester Finger mit 32–41 Marginalzähnen, Nebenzähne lateral 5–10, medial 3–4, beweglicher Finger 38–45 Zähne, Nebenzähne lateral 4–8, medial 0–3; Trichobothrium *st* meist etwas näher bei *t* als bei *sb*, *ib/ish* auf gleicher Höhe übereinander; Laufbein I: Basifemur 1,3–1,4×, Telofemur 2,3–2,5× länger als breit und 1,45–1,62× länger als Basifemur, Tibia 3,0–3,3×, Tarsus 4,7–5,3× länger als breit und 1,07–1,21× länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 3,5–3,7×, Tibia 3,9–4,5× länger als breit und 1,09–1,24× länger als Tarsus, dieser 4,4–5,3×, Tarsus zu Beginn des letzten Drittels mit kurzer, glatter Borste (TS = 0,68–0,73), Länge 0,05–0,06 mm (kürzer als die Gliedbreite).

FIG. 19–27.

*Caffrowithius planicola* n. sp.

19: Chelicere, Galea des ♀ und ♂ (unten) vergrössert, 20–21: Pedipalpe, 22–25: Trichobothrienverteilung beim Adulttier, bei der Trito-, Deuto- und Protonymphen, 26: Laufbein IV, 27: Spermathek; Massstab einheit 0,1 mm.



Körpermasse der Adulti in mm (die ♂ nur wenig kleiner als die ♀): Körperlänge 1,8–2,4; Carapax 0,73–0,83/0,65–0,85; Pedipalpen: Femur 0,55–0,63/0,23–0,27, Tibia 0,53–0,62/0,25–0,29, Hand mit Stiel 0,55–0,68/0,33–0,40, Finger-L. 0,47–0,53, Scheren-L. mit Stiel 0,96–1,11; Laufbein I: Basifemur 0,17–0,21/0,12–0,15, Telofemur 0,27–0,30/0,11–0,13, Tibia 0,26–0,31/0,08–0,10, Tarsus 0,31–0,34/0,06–0,07; Laufbein IV: Femur 0,51–0,60/0,14–0,17, Tibia 0,38–0,46/0,09–0,11, Tarsus 0,34–0,38/0,07–0,08.

Tritonymphe: Carapax so lang wie breit (0,73 mm/0,74 mm), Metazone zweireihig beborstet, mit 9 Borsten am Hinterrand, 2 Augenflecken; Halbtergite mit 5–6 Hinterrandborsten, IV–X auch je eine laterale und mediale Randborste und 1–3 Diskalborsten, Endtergit 9 (2 laterale Tastborsten); Pedipalpencoxa 23–26, Coxa I 15–16, II 15–17, III 23–24, IV ca. 40; Sternit II 4 (2–2), Halbsternit III 2–4, 2 Suprastigmalborsten, IV 2, 1 Suprastigmalborste, die weiteren mit 8/8/8/6–7/6/4 Hinterrandborsten, je einer lateralen und diskalen Randborste und 3–4 Diskalborsten, Endsternit 11 Borsten (4 Tastborsten); Chelicere: Galea mit 5 Seitenästen, Serrula externa 17 Lamellen; Pedipalpen: Femur 2,0 × (0,48/0,24), Tibia 1,9 × (0,49/0,26), Hand mit Stiel 1,6 × (0,56/0,35) länger als breit und 1,40 × länger als Finger, Finger-L. 0,40 mm, Schere mit Stiel 2,6 ×, ohne Stiel 2,5 ×, Scheren-L. mit Stiel 0,91 mm; fester Finger mit 33 Zähnen, Nebenzähne lateral 4, medial 2, beweglicher Finger mit 35, Nebenzähne lateral 5, medial 1; Laufbein I: Basifemur 1,4 × (0,17/0,12), Telofemur 2,3 × (0,26/0,11) länger als breit und 1,49 × länger als Basifemur, Tibia 3,0 × (0,24/0,08), Tarsus 4,5 × (0,28/0,06) länger als breit und 1,19 × länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 3,5 × (0,51/0,14), Tibia 3,9 × (0,38/0,10) länger als breit und 1,17 × länger als Tarsus, dieser 4,1 × (0,32/0,08).

Deutonymphe: Carapax etwas breiter als lang (0,46/0,50), mit 8 Hinterrandborsten, beide Querfurchen deutlich, Augenflecken undeutlich; Halbtergite mit 5 Hinterrandborsten, auf den hinteren die laterale und mediale Borste submarginal, Endtergit 6 (2 Tastborsten); Pedipalpencoxa 10–12, Coxa I 6–7, II 7–8, III 8–9, IV 11–13, Sternit II borstenlos, Halbsternite III–IV 3, je 1 Suprastigmalborste, die weiteren mit 5–6 Borsten, wobei die mediale Borste submarginal steht, Endsternit 6 (4 Tastborsten); Chelicere: Galea mit Apikalgabel und 2 Seitenästen, Serrula externa 12 Lamellen; Pedipalpen: Femur 2,2 × (0,29/0,13), Tibia 1,8 × (0,29/0,16), Hand mit Stiel 1,7 × (0,35/0,20) länger als breit und 1,25 × länger als Finger, Finger-L. 0,28 mm, Schere mit Stiel 2,9 ×, ohne Stiel 2,7 ×, Scheren-L. mit Stiel 0,59 mm; fester Finger mit 25, beweglicher Finger mit 28 Zähnen, Nebenzähne fehlen; Laufbein I: Basifemur 1,3 × (0,11/0,08), Telofemur 2,0 × (0,15/0,07) länger als breit und 1,41 × länger als Basifemur, Tibia 2,5 × (0,14/0,05), Tarsus 4,3 × (0,19/0,04) länger als breit und 1,36 × länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 3,5 × (0,30/0,09), Tibia 3,5 × (0,21/0,06) länger als breit und 1,00 × länger als Tarsus, dieser 4,3 × (0,21/0,05).

Protonymphe: Carapax 1,1 × länger als breit (0,42/0,38), deutlich granuliert, Querfurchen eher undeutlich; mit 6 Hinterrandborsten; Augenflecken sehr undeutlich; Halbtergite mit 3 Hinterrandborsten, Endtergit 4 (2 Tastborsten); Lobus der Pedipalpencoxa 3 Randborsten, Pedipalpencoxa 4–5, Coxa I 4, II–III 5, IV 6; Halbsternit III 1, keine Suprastigmalborste, IV 2, eine Suprastigmalborste, die weiteren 3, Endsternit 4 (Tastborsten); Chelicere mit 4 Stammborsten (*db* fehlt), Subgalealborste fehlt, beweglicher Finger ohne Subapikallobus, Serrula externa 11 Lamellen, Galea mit Apikalgabel und einem Seitenäst distal der Mitte; Flagellum 3 Borsten (distale spärlich gezähnt); Pedipalpen deutlich granuliert, Femur 2,0 × (0,22/0,11), Tibia 1,7 × (0,22/0,13), Hand mit Stiel 1,7 × (0,28/0,16) länger als breit und 1,17 × länger als Finger, Finger-L. 0,24, Schere mit Stiel 3,0 ×, ohne Stiel 2,8 ×, Scheren-L. mit Stiel 0,49 mm; Laufbein I: Basifemur 1,4 × (0,09/0,06), Telofemur 2,0 × (0,12/0,06) länger als breit und 1,30 × länger als Basifemur, Tibia 2,2 × (0,11/0,05), Tarsus 4,1 × (0,17/0,04) länger als breit und 1,48 ×



länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 3,4 (0,26/0,07), Tibia  $3,0 \times$  (0,18/0,06) länger als breit und  $0,97 \times$  länger als Tarsus, dieser  $4,0 \times$  (0,19/0,05), die kurze glatte Borste in Gliedmitte (TS = 0,49).

Innerhalb der *Caffrowithius*-Arten mit Diskalborsten auf den mittleren Tergiten ist *planicola* n. sp. der Art *bergeri* m. aus Congo-Brazzaville am ähnlichsten und stimmt in Palpenmassen, Proportionen der Beinglieder IV und der Tergalchaetotaxie mit dieser überein; die neue Art unterscheidet sich jedoch von *bergeri* durch die zweireihige Beborstung der Carapax-Metazone, die dem Hinterrand nicht genäherte subbasale Querfurche, feinere Carapax-Granulierung, längere Carapax- und Tergitborsten (Borsten des Carapax-Hinterrandes bei *planicola* 0,05–0,06 mm, bei *bergeri* 0,03–0,04) und auch die Form der Spermathek (die von *bergeri* ist ähnlich *elgonensis*); *elgonensis* Vachon weist deutlich schlankere Pedipalpen auf. Die aus Abessinien beschriebene Art *aethiopicus* Beier ist etwas grösser, das Palpenfemur distal mehr verjüngt, und besitzt medial an der Fingerbasis eine flache, beulenförmige (besonders beim ♂), stärker beborstete Erhebung; das Trichobothrium *est* ist weiter distal inseriert (deutlich näher *ist* als *ib/ish*).

Die Art bewohnt die Savannengebiete des zentralen Hochplateaus.

Bemerkung zur Tergalchaetotaxie: Das Vorhandensein oder Fehlen von Diskalborsten auf den mittleren und hinteren Tergiten wurde bereits von BEIER (1955) als artgruppenbildendes Merkmal erkannt und angewendet. Es liegen nun einige wenige Daten über die Verhältnisse auch bei Nymphenstadien vor, die die Bedeutung dieses Merkmals noch unterstreichen. Die Protonymphen der drei untersuchten Arten besitzen 3 Borsten auf den Halbtergiten und 4 auf dem Endtergit; ab der Deutonymphe (5 untersuchte Arten) lassen sich jedoch bereits die zwei Gruppen erkennen: die im Adultstadium mit Diskalborsten ausgestatteten Arten besitzen 5 Borsten pro Halbtergit, wobei z.T. bereits 1 Diskalborste auftreten kann (z.B. bei *elgonensis*), die im Adultstadium ohne Diskalborsten versehenen Arten besitzen nur 3 Borsten pro Halbtergit, wobei diese als reine Hinterrandborsten auftreten (*calvus*) oder aber die Randborsten submarginal oder diskal gerückt sein können (*rusticus*); Diskalborsten treten spätestens in der Tritonymphe auf. Auch die genaue Borstenzahl des Endtergits könnte gewisse Hinweise auf die Gruppenzugehörigkeit liefern: die Protonymphe aller Arten besitzen 4 Borsten, die Deutonymphe von *rusticus* und *calvus* (Adulttiere ohne Diskalborsten) besitzt 5–6, *elgonensis* (und eine derzeit unbeschriebene südafrikanische Art mit Diskalborsten im Adulttier) jedoch deren 8–9; *planicola* weicht hier mit 6 Borsten ab.

Unter Berücksichtigung der postembryonalen Entwicklung dieses Merkmals weist *calvus* wohl die ursprünglichsten Verhältnisse auf (nur höchstens 1 zusätzliche Borste beim Adulten), während *rusticus* deren 2–3 mehr aufweist als die Protonymphe; die übrigen hier besprochenen Arten weisen mindestens 6 zusätzliche Borsten pro Halbtergit im Vergleich zur Protonymphe auf, die Borstenzahl beträgt mindestens das dreifache der ursprünglichen Zahl.

#### *Nudochernes gracilimanus* n. sp. (Fig. 28-33)

Untersuchtes Material: Mt. Kenya, Naromuru-track, 2750 m, Bodenprobe in Bambusbestand, 23.XI.1974, Mahnert-Perret: 1 ♀ (Holotypus) 2 ♂ (Paratypen) (Mus. Genf); Mt. Kenya, Naromuru-track, 2300–2400 m, 7.IX.1977, lg. G. Coulon (no. 149524): 1 ♂ 2 ♀ (Paratypen; Mus. Tervuren).

Beschreibung: Carapax ca. so breit wie lang, dicht und flachkörnig granuliert, die Granula sich fast berührend; 2 deutliche, am Grunde glatte Querfurchen, die subbasale Querfurche halbwegs zwischen Hinterrand und medialer Furche; 12–14 Hinter-

randborsten, die Carapaxborsten kurz, gezähnt und undeutlich gekielt, Augenflecken fehlen; Tergite schmal und undeutlich geteilt, kleinschuppig skulpturiert, die Seitenränder leicht leistenförmig verdickt (beim ♂ deutlicher als beim ♀), Beborstung: meist 9–11 Hinterrandborsten, meist ab III je eine laterale und mediale Randborste, auf den hinteren Tergiten z.T. einige Borsten submarginal stehend, Endtergit 12–16 Borsten, 2 Lateral- und 2 mediale Diskalborsten nur wenig länger als die übrigen und gezähnt;

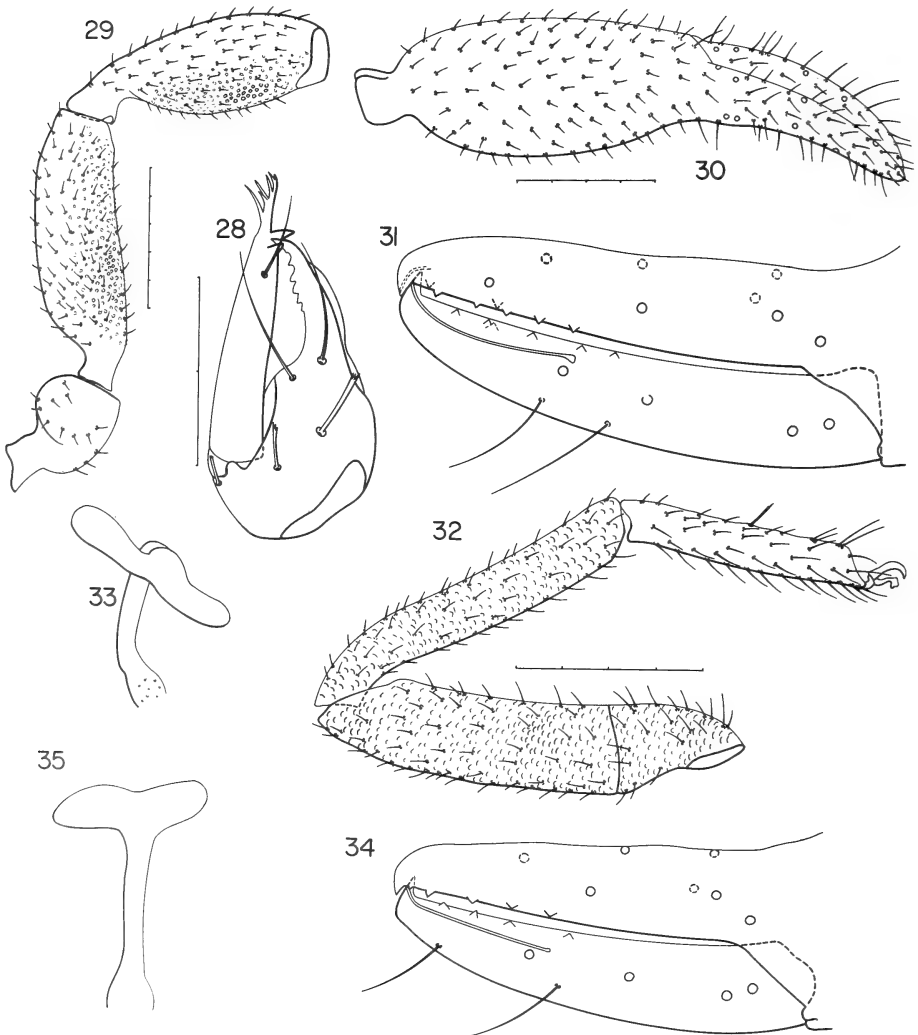


FIG. 28—35.

28—33: *Nudochernes gracilimanus* n. sp., ♀, 28: Chelicere, 29—30: Pedipalpe, 31: Trichobothrienverteilung, 32: Laufbein IV, 33: Spermathek; 34—35: *Nudochernes longipes* Beier ♀, 34: Trichobothrienverteilung, 35: Spermathek; Massstabeinheit 0,1 mm.

Lobus der Pedipalpencoxa 3–4 Rand- und 2 Diskalborsten, Pedipalpencoxa 38–46 Borsten, Coxa I 18–21, II 19–26, III 22–32, IV dicht beborstet; Genitaloperkel des ♂ mit zahlreichen, langen und z.T. gebogenen Borsten, der des ♀ mit 30–34 Borsten (in mehrreihigem Halbkreis), Genitalkammer des ♂ beiderseits mit je 2–4 einfachen Börstchen, Sternit III des ♂ mit insgesamt 18–25 Borsten, das des ♀ mit 9–11, je 3 Suprastigmalborsten, Halbs Sternit IV 7–9 (♂) bzw. 4–5 (♀), 3–4 Suprastigmalborsten, die folgenden Halbs Sternite mit meist 10–12 Hinterrandborsten und je einer lateralen und medialen Randborste, Endsternit 12–15 Borsten (4 Borsten etwas verlängert), Chelicere mit 5 Stammborsten (*db*, *id* und *vt* fein gezähnt); fester Finger mit 5 grösseren und 3 körnchenförmigen Zähnen, beweglicher Finger mit langem kegelförmigem Subapikallobus; Galea mit 5–6 Seitenästen; Serrula externa 18–20 Lamellen, Flagellum 3 Borsten, die distale mit 7–10 Zähnen; Pedipalpen: Femur und Tibia allseitig dicht, flach und eher kleinkörnig granuliert, Borsten kurz und fein gezähnt, auf Tibia dünner als auf Femur, Hand etwas feiner granuliert, gezähnte Borsten auf Dorsalseite des Fingers schlank und lang; Dorsalhöcker des Trochanters hoch, Femur 3,1–3,2 × (♂) bzw. 3,3–3,5 × (♀), Tibia 2,9–3,2 ×, Keule 2,0–2,4 ×, Hand mit Stiel 2,2–2,6 × länger als breit und 1,32–1,42 × länger als Finger, Schere mit Stiel 3,8–4,2 ×, ohne Stiel 3,6–4,0 ×; fester Finger mit 42–46 Zähnen, Nebenzähne lateral 2–7, medial 2, beweglicher Finger 47–53 Zähne, Nebenzähne lateral 3–5, medial 1–2; *ist* meist leicht proximal von *est* oder auf gleicher Höhe, *st* leicht näher *t* als *sb*; nodus ramosus ca. bei *t* (etwas proximal bis etwas distal); Laufbein I: Basifemur 1,5–1,8 ×, Telofemur 3,2–3,7 × länger als breit und 1,62–1,84 × länger als Basifemur, Tibia 4,8–5,2 × länger als breit und 1,06–1,13 × länger als Tarsus, dieser 5,7–6,3 ×; Laufbein IV: Femur 4,3–4,9 ×, Tibia 6,2–6,8 × länger als breit und 1,39–1,49 × länger als Tarsus, dieser 5,8–6,4 ×, mit kurzer gezähnter Borste ca. in Gliedmitte (TS = 0,40–0,52), Länge 0,05 mm.

Körpermasse in mm (die der ♀ in Klammern): Körperlänge 2,5–2,9 (2,9–3,3); Carapax 0,85–0,91/0,82–0,89 (0,91–0,95/0,91–1,01); Pedipalpen: Femur 0,89–0,97/0,29–0,30 (0,99–1,05/0,29–0,32), Tibia 0,88–0,98/0,31–0,32 (0,96–1,03/0,32–0,33), Hand mit Stiel 0,84–0,95/0,37–0,39 (0,99–1,05/0,39–0,44), Finger-L. 0,64–0,70 (0,72–0,75), Scheren-L. mit Stiel 1,40–1,56 (1,61–1,68); Laufbein I: Basifemur 0,24–0,30/0,16 (0,29–0,32/0,17–0,18), Telofemur 0,43–0,49/0,13–0,14 (0,50–0,55/0,14–0,15), Tibia 0,45–0,50/0,09–0,10 (0,52–0,55/0,10–0,11), Tarsus 0,42–0,47/0,07–0,08 (0,49–0,50/0,08); Laufbein IV: Femur 0,79–0,91/0,18 (0,92–1,01/0,19–0,21), Tibia 0,68–0,77/0,11–0,12 (0,79–0,87/0,12–0,13), Tarsus 0,48–0,55/0,08–0,09 (0,55–0,58/0,09).

Die neue Art ist eindeutig charakterisiert durch die schlanken Pedipalpen und nähert sich in gewissen Merkmalen *N. procerus* Beier aus Kabare (Kivu, Zaïre), mit dem sie die leichten Randleisten der Tergite, die stiftförmigen Tergalborsten und deren z.T. submarginale Stellung und die schlanken Palpen teilt. Sie unterscheidet sich jedoch von *procerus* durch die Palpenproportionen und etwas bedeutendere Körpergrösse.

### ***Nudochernes longipes* Beier (Fig. 34–35)**

1944 *Eos, Madr.*, 20: 193–195, Fig. 15 (Aberdare-Gebirge).

Untersuchtes Material: Mt. Kenya, above Meteorological Station, 3130 m, litter and moss at trees, 11.I.1975, lg. A. Holm (no. 298): 1 ♀.

Beschreibung: Carapax dicht, fast pflastersteinartig granuliert, Tergite kleinschuppig, Borsten des Carapax und der Tergite kurz, apikal krönchenförmig gezähnt, die der Coxen und der Sternite spitz und fein gezähnt; subbasale Querfurche etwas näher der mediale Furche als dem Hinterrand; 0,9 × länger als breit; Augenflecken fehlen, 13

Borsten am Hinterrand; Halbtergite meist mit 8–9 Hinterrandborsten, ab IV–X je eine zusätzliche laterale und mediale Randborste, Endtergit 12 (Lateralborsten und 2 mediale Diskalborsten etwas verlängert, apikal gezähnt); Lobus der Pedipalpencoxa 3 Rand- und 1–2 Diskalborsten, Pedipalpencoxa ca. 38, Coxa I 18–19, II 17–20, III 24–28, IV zahlreiche Borsten; Genitaloperkel 28, Spermathek pilzförmig; Sternit III 15, 3–4 Suprastigmalborsten, Halbsternit IV 5, 3 Suprastigmalborsten, V–IX 12–14 Hinterrandborsten und je 1 laterale und mediale Randborste, X 7–8, XI 13 (4 Borsten etwas verlängert); Chelicere mit 5 Stammborsten (*db*, *ib* und *vt* gezähnt), beweglicher Finger mit grossem kegelförmigem Subapikallobus, Galea mit Apikalgabel und 3 langen Seitenästen, Serrula externa 20 Lamellen, Flagellum 3 Borsten (distale mit 10 Zähnen); Pedipalpen: Femur  $2,7 \times$  länger als breit, Tibia  $2,6 \times$ , Keule  $1,9 \times$ , Hand mit Stiel  $2,0 \times$  länger als breit und  $1,26 \times$  länger als Finger, Schere mit Stiel  $3,4 \times$ , ohne Stiel  $3,2 \times$ , fester Finger mit 40 Zähnen, Nebenzähne lateral 5, medial 2, beweglicher Finger 45 Zähne, Nebenzähne lateral 4, medial 1; Trichobothrien: auf der linken Schere fehlt *et*, rechts fehlt *ist*; Laufbein I: Basifemur  $1,8 \times$ , Telofemur  $3,4 \times$  länger als breit und  $1,54 \times$  länger als Basifemur, Tibia  $4,9 \times$  länger als breit und  $1,09 \times$  länger als Tarsus, dieser  $6,1 \times$ ; Laufbein IV: Femur  $4,5 \times$ , Tibia  $6,4 \times$  länger als breit und  $1,41 \times$  länger als Tarsus, dieser  $6,1 \times$ , Tastborste (Länge 0,16 mm) in Gliedmitte (TS=0,42).

Körpermasse in mm: Körperlänge 2,3; Carapax 0,93/1,06; Pedipalpen: Femur 0,87/0,33, Tibia 0,90/0,35, Hand mit Stiel 0,89/0,44, Finger-L. 0,70, Scheren-L. mit Stiel 1,52; Laufbein I: Basifemur 0,30/0,17, Telofemur 0,46/0,14, Tibia 0,48/0,10, Tarsus 0,44/0,07; Laufbein IV: Femur 0,90/0,20, Tibia 0,75/0,12, Tarsus 0,53/0,09.

Das ♀ vom Mt. Kenya weicht nur geringfügig von der Originalbeschreibung ab (etwas schlankere Palpentibia, etwas geringere Länge der Palpenglieder). Von dieser Art war neben dem Typus-♀ nur ein weiteres ♀ aus Kivu bekannt, die Länge des Pedipalpenfemurs kann demnach von 0,87 mm bis 1,05 mm variieren.

### **Nudochernes nidicola** Beier

1935 *Mission scient. Omo.*, vol. 2, fasc. 6: 122-123, Fig. 5 (Mt. Elgon).

1945 *Nudochernes nidicola*; VACHON, *Mission scient. Omo* vol. 6, fasc. 57: 189-191, Fig. 7-12, 14 (Mt. Elgon; Marakwet).

1962 *Nudochernes nidicola*; BEIER, *Annl. Mus. r. Afr. centr.*, in-8°, Zool. 107: 22 (Kukuya, Muguga).

Untersuchtes Material: Mt. Elgon, 2650 m, Nest eines Kleinsäugers, 14.XI.1974, Mahnert-Perret: 1 ♀ 1 Trito-, 1 Protonympe (gemeinsam mit *N. monticola*).

Beschreibung: Carapax breiter als lang, ca. 10 Hinterrandborsten, Augenflecken fehlen; Halbtergite mit meist 6–7 Hinterrandborsten, ab III zusätzlich je eine laterale und mediale Randborste, Endtergit 11 (Lateralborsten nur wenig verlängert); Chelicere mit 5 Stammborsten (*ib* und *db* gezähnt), beweglicher Finger mit langem Subapikallobus, Galea 6 Seitenäste, Serrula externa ca. 17 Lamellen, Flagellum 3 Borsten (distale mit 6 Zähnen); Lobus der Pedipalpencoxa 3 Randborsten, Pedipalpencoxa ca. 31, Coxa I 12, II 19, III 23, IV zahlreiche Borsten, Genitaloperkel 11 Randborsten und ca. 13 Borsten in zentraler Gruppe, Spermathek pilzförmig, Apikalteil verrundet; Pedipalpen: Femur  $2,6 \times$ , Tibia  $2,5 \times$ , Keule  $1,8 \times$ , Hand mit Stiel  $1,9$  länger als breit und  $1,14 \times$  länger als Finger, Schere mit Stiel  $3,3 \times$ , ohne Stiel  $3,1 \times$ , fester Finger mit 43 Zähnen, Nebenzähne lateral 2, medial 2, beweglicher Finger mit 47, Nebenzähne lateral 2, medial einer; Laufbein I: Basifemur  $1,5 \times$ , Telofemur  $2,8 \times$  länger als breit und  $1,61 \times$  länger als Basifemur, Tibia  $4,1 \times$  länger als breit und  $1,04 \times$  länger als Tarsus, dieser  $5,2 \times$ ;

Laufbein IV: Femur  $3,6 \times$ , Tibia  $4,5 \times$  länger als breit und  $1,27 \times$  länger als Tarsus, dieser  $5,1 \times$ , Tarsus ohne verlängerte Borste.

Körpermasse in mm: Carapax 0,69/0,75; Pedipalpen: Femur 0,60/0,23; Tibia 0,55/0,22, Hand mit Stiel 0,57/0,31, Finger-L. 0,50, Scheren-L. mit Stiel 1,02; Laufbein I: Basifemur 0,20/0,13, Telofemur 0,32/0,12, Tibia 0,33/0,08, Tarsus 0,32/0,06; Laufbein IV: Femur 0,60/0,17, Tibia 0,50/0,11, Tarsus 0,39/0,08.

Mit gewissem Vorbehalt stelle ich dieses Exemplar zu *N. nidicola* Beier, unterscheidet es sich doch durch bedeutendere Körpergrösse (*nidicola*: Femur-L. 0,46 ( $\sigma$ )-0,50 ( $\text{♀}$ ) mm) und etwas schlankeres Palpenfemur vom Originalmaterial. Die von VACHON (1945) zu *nidicola* gestellten Exemplare aus Marakwet weisen eine Femurlänge von 0,56 mm auf und nähern sich darin unserem Exemplar. Von unseren *montanus*-Exemplaren unterscheidet sich das  $\text{♀}$  (das im gleichen Kleinsäugerbau gefunden wurde) durch die Spermathekenform, durch das Fehlen einer verlängerten Tarsalborste, durch geringere Zahl der Borsten auf dem Genitaloperkel und durch kaum verlängerte Borsten auf dem Endtergit. Bei Fehlen von Vergleichsmaterial kann jedoch die Unterscheidung dieser beider Arten Probleme stellen, einzig die Spermathekenform scheint ein gutes Merkmal darzustellen.

#### **Nudochernes montanus Beier**

1935 *Mission scient. Omo*, Vol. 2, fasc. 6: 124–125, Fig. 6 (Mt. Elgon).

1945 *Nudochernes montanus*, VACHON, *Mission scient. Omo*, Vol. 6, fasc. 57: 191–193, Fig. 13, 15. (Mt. Elgon).

Untersuchtes Material: Mt. Elgon, 2650 m, Nest eines Kleinsäugers, 14.XI.1974, Mahnert-Perret: 2  $\text{♀}$  1 Trito-, 3 Protonymphen.

Beschreibung des Adulti: Carapax  $0,9\text{--}1,1 \times$  länger als breit, mit 13–14 Hinterrandborsten; Halbtergite mit meist 8–9 Hinterrandborsten, je 1–2 laterale und 1 mediale Randborsten, Endtergit 9–11 (Lateralborsten etwas verlängert); Lobus der Pedipalpen-coxa 3 Rand- und 1–2 Diskalborsten, Pedipalpen-coxa 32–38, Coxa I 19–22, II 22–28, III 30–31, IV dicht beborstet; Genitaloperkel mit 32–36 Borsten; Spermathek pilzförmig, Apikalteil in der Mitte deutlich eingebuchtet; Halbsternit III 3–5, 3 Suprastigmalborsten, IV 5, 4 Suprastigmalborsten, V–IX meist 10–12 Hinterrandborsten, 1 laterale und 2 mediale Randborsten, X 6–8, XI 9–11 (2 mediale Diskalborsten verlängert, glatt oder gezähnt); Chelicere: 5 Stammborsten (2 oder 3 basale fein gezähnt), Serrula externa 18–19 Lamellen, Galea 6 Seitenäste, Flagellum 3 (distale spärlich gezähnt); Pedipalpen: Femur  $2,5\text{--}2,6 \times$  länger als breit, Tibia  $2,5 \times$ , Hand mit Stiel  $2,0 \times$  länger als breit und  $1,14 \times$  länger als Finger, Schere mit Stiel  $3,5 \times$ , ohne Stiel  $3,2 \times$ ; fester Finger mit 43–45 Zähnen, Nebenzähne lateral 4, medial 2, beweglicher Finger mit 47–49 Zähnen, Nebenzähne lateral 4, medial 1; Laufbein I: Basifemur  $1,5 \times$ , Telofemur  $2,8\text{--}3,0 \times$  länger als breit und  $1,64\text{--}1,73 \times$  länger als Basifemur, Tibia  $4,1 \times$  länger als breit und  $1,01\text{--}1,06 \times$  länger als Tarsus, dieser  $4,8\text{--}5,1 \times$ ; Laufbein IV: Femur  $4,0\text{--}4,1 \times$ , Tibia  $5,0\text{--}5,2 \times$  länger als breit und  $1,32\text{--}1,36 \times$  länger als Tarsus, dieser  $5,0\text{--}5,6 \times$ , mit kurzer gezähnter Borste etwas proximal der Mitte (TS=0,44), Länge der Borste 0,04–0,05 mm.

Körpermasse in mm: Körperlänge 2,6–3,1; Carapax 0,75–0,80/0,69–0,86; Pedipalpen: Femur 0,65–0,66/0,25–0,26, Tibia 0,66–0,67/0,26–0,27, Hand mit Stiel 0,61–0,63/0,32, Finger-L. 0,55–0,56, Scheren-L. 1,10–1,11; Laufbein I: Basifemur 0,19–0,21/0,13–0,14, Telofemur 0,33–0,34/0,11–0,12, Tibia 0,34–0,35/0,08–0,09, Tarsus 0,32–0,34/0,06–0,07; Laufbein IV: Femur 0,65/0,16, Tibia 0,54–0,55/0,10–0,11, Tarsus 0,40–0,41/0,07–0,08.

Die Art ist bisher nur aus Kleinsäugernestern vom Mt. Elgon bekannt.

**Nudochernes lucifugus** Beier

1935 *Mission scient. Omo*, vol. 2, fasc. 6: 125–126, Fig. 7 (Mt. Elgon).

1945 VACHON, *Mission scient. Omo*, vol. 6, fasc. 57: Bestimmungsschlüssel; Fig. 16 (Spermathek des Typus).

Die Art lag mir nicht vor; sie wurde von BEIER (1962) aus Tanzania (Ngorongoro, Mt. Oldeani) gemeldet.

**Nudochernes robustus** Beier

1935 *Mission scient. Omo*, vol. 2, fasc. 6: 126, Fig. 8 (Mt. Elgon).

1945 VACHON, *Mission scient. Omo*, vol. 6, fasc. 57: Bestimmungsschlüssel; Fig. 17 (Spermathek des Typus).

Nur vom weiblichen Holotypus bekannt.

**Nudochernes crassus** Beier

1944 *Eos, Madr.*, 20: 192–193, Fig. 14 (Aberdare Gebirge, Mutaragwa).

Von BEIER (1955) auch vom Mt. Elgon gemeldet.

**Pilanus proximus** Beier

1955 *Boll. Soc. ent. ital.* 85: 7–9, Fig. 1 (Elementeita).

Eine myrmecophile Art, die nur vom Typenmaterial bekannt ist.

## BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL DER CHERNETIDAE KENYAS

- |    |   |   |
|----|---|---|
| 1  | Cephalothorax basal gerade abgestutzt oder leicht verrundet, in der Mitte nicht winklig vorgezogen . . . . .  | 2 |
| 1* | Hinterrand des Cephalothorax in der Mitte deutlich winklig vorgezogen (Subfam. Goniochernetinae); 1 Art: <i>Goniochernes goniothorax</i> (Red.) (Uganda: Mabira Forest, nördlich Jinga)   |   |
| 2  | Vestituralborsten kurz, gezähnt und gekeult; Cephalothorax deutlich granuliert; Tasthaar des Tarsus IV (wenn vorhanden) nahe der Mitte oder weiter distal gelegen (Subfam. Chernetinae) . . . . .   | 3 |
| 2* | Vestituralborsten lang und spitz, nicht gekeult; Cephalothorax glatt oder nur seitlich ganz fein granuliert; Tasthaar des Tarsus IV lang, an der Basis des Gliedes gelegen (Subfam. Lamprochernetinae) . . . . .<br>. . . . . <i>Lamprochernes cf. savignyi</i> (Simon) |   |
| 3  | Flagellum normalerweise mit 3 Borsten; Borsten auf der Medialseite der Pedipalpen nicht auffallend lang und keulenförmig . . . . .  | 4 |
| 3* | Flagellum mit 2 Borsten; Borsten auf der Medialseite der Pedipalpen auffallend lang und keulenförmig; Palpenfemur 2,8–3,0× länger als breit (L. 0,59–0,65 mm), Tibia 2,5–2,7× (L. 0,57–0,65 mm) . . . . . <i>Pilanus proximus</i> Beier                                 |   |

- 4 Trichobothrium *ist* des festen Palpenfingers deutlich distal von *est*; Chelicerenstamm mit nur einer gezähnten Borste (*db*)<sup>1</sup>; Endsternit mit 4 langen Tastborsten<sup>1</sup>; Spermathek des ♀ paarig (Gattung *Caffrowithius*) . . . . . 5
- 4\* Trichobothrium *ist* des festen Palpenfingers ungefähr auf gleicher Höhe mit *est*; Chelicerenstamm mit 2 oder 3 gezähnten Borsten (*ib*, *db* und z.T. *vt*)<sup>1</sup>; Endsternit ohne Tastborsten oder höchstens mit etwas verlängerten Borsten<sup>1</sup>; Spermathek des ♀ unpaar (Gattung *Nudochernes*) . . . . . 10
- 5 Mittlere Abdominaltergite ohne Diskalborsten . . . . . 6
- 5\* Mittlere Abdominaltergite mit einer oder mehreren Diskalborsten . . . . . 7
- 6 Halbtergite mit meist 3 relativ langen Hinterrandborsten, Endtergit ohne Tastborsten; Spermathek apikal mässig erweitert; Palpenfemur 2,5–2,8 × länger als breit (L. 0,53–0,55 ♂ bzw. 0,57–0,60 mm) . . . . . *Caffrowithius calvus* (Beier)
- 6\* Halbtergite mit 4–5 kürzeren Hinterrandborsten, Endtergit mit 2 Tastborsten; Spermathek apikal stark pilzartig erweitert; Palpenfemur 2,3–2,6 × länger als breit (L. ♂ 0,55–0,59 bzw. ♀ 0,60–0,66 mm) . . . . . *Caffrowithius rusticus* (Beier)
- 7 Grössere Arten, Länge des Palpenfemurs in beiden Geschlechtern mind. 0,52 mm . . . . . 8
- 7\* Kleinere Art, Länge des Pedipalpenfemurs 0,40–0,41 mm (♂) bzw. 0,44–0,49 mm (♀); Palpenschere mit Stiel 2,6–2,9 ×, Tibia 1,8–2,1 ×, Femur 2,2–2,5 ×; Endtergit mit 2 Tastborsten (L. 0,12 mm) . . . . . *Caffrowithius exiguus* (Tullgren)
- 8 Pedipalpenfemur plump, höchstens 2,4 × länger als breit, distalwärts deutlich verjüngt . . . . . 9
- 8\* Pedipalpenfemur schlanker, mindestens 2,5 × länger als breit, distalwärts nicht verjüngt, parallelseitig; Palpenschere mit Stiel 3,0–3,3 ×, Tibia 2,1 (♂)–2,4 (♀), Femur-L. 0,52–0,57 mm (♂) bzw. 0,60–0,65 mm (♀); Länge der Tastborsten auf dem Endtergit 0,14–0,16 mm. . . . . *Coffrowithius elgonensis* (Vachon)
- 9 Tarsus des Laufbeins IV ohne verlängerte, glatte Borste; Palpenfemur und -tibia mit beulenförmigen Verdickungen, Femur 1,6–1,9 ×, das des ♀ 2,1 ×, Tibia 1,6–1,8 × (♂) bzw. 1,9 × (♀), Schere 2,6–2,7 × länger als breit; Tastborsten auf dem Endtergit kurz (L. 0,09–0,10 mm) . . . . . *Caffrowithius uncinatus* (Beier)
- 9\* Tarsus des Laufbeins IV mit etwas verlängerter, glatter Borste zu Beginn des letzten Drittels; Palpenfemur des ♂ ohne besondere Auszeichnung, 2,2–2,4 × länger als breit, Tibia 2,0–2,2 ×, Schere 2,7–3,0 × länger als breit; Tastborsten auf dem Endtergit länger (0,11–0,13 mm). . . . . *Caffrowithius planicola* n. sp.
- 10 Pedipalpen plumper, Femur höchstens 2,9 ×, Tibia 2,6 × länger als breit . . . . . 11
- 10\* Pedipalpen schlank, Femur 3,1–3,5 ×, Tibia 2,9–3,2 ×, Schere 3,8–4,2 × länger als breit, grosse Art: Femur-L. 0,89–0,97 mm (♂) bzw. 0,99–1,05 mm (♀) . . . . . *Nudochernes gracilimanus* n.

<sup>1</sup> Diese Merkmale sind vielleicht generisch nicht allgemein gültig, erlauben jedoch im behandelten Gebiet eine Gattungsbestimmung selbst der Nymphen.

- 11 Grössere Arten, Palpenfemurlänge mindestens 0,80 mm (♀), taktile Borste auf Tarsus IV vorhanden, glatt, so lang wie Gliedbreite oder länger . . . . 12
- 11\* Kleinere Arten, Palpenfemurlänge höchstens 0,67 mm (♀), pseudotaktile Borste auf Tarsus IV kurz, gezähnt, so lang wie Gliedbreite oder kürzer . 15
- 12 Pedipalpen und Glieder des Laufbeins IV schlanker, Palpenfemur mind. 2,7 ×, Tibia 2,4 × länger als breit, Bein IV: Femur mind. 4,2 ×, Tibia 5,4 × länger als breit . . . . . 13
- 12\* Pedipalpen und Laufbein IV plumper, Palpenfemur 2,8 × (L. 0,81 mm), Tibia 2,2 × (L. 0,78 mm) länger als breit; Bein IV: Femur 3,3 ×, Tibia 4,7 × länger als breit . . . . . *Nudochernes crassus* Beier
- 13 Kleinere Arten mit plumperen Pedipalpen und Laufbeinen. Palpenfemurlänge höchstens 0,82 mm, Tibialänge 0,81 mm, Palpenschere höchstens 3,1 × länger als breit, Tibia des Laufbeins IV höchstens 5,8 × länger als breit . . . . . 14
- 13\* Grössere Art, Palpenfemur 2,7 × (L. 0,87–0,95 mm), Tibia 2,4–2,6 × (L. 0,90–0,92 mm), Palpenschere 3,4–3,6 × länger als breit, Tibia des Laufbeins IV 6,2–6,4 × länger als breit . . . . . *Nudochernes longipes* Beier
- 14 Tastborste des Tarsus IV doppelt so lang wie die Gliedbreite; Serrula externa 19 Lamellen; Spermathek des ♀ pilzförmig erweitert . *Nudochernes lucifugus* Beier
- 14\* Tastborste des Tarsus IV etwa so lang wie Gliedbreite; Serrula externa 23 Lamellen; Spermathek des ♀ blasenartig erweitert . . *Nudochernes robustus* Beier
- 15 Palpenfemur 2,5–2,7 × länger als breit (L. 0,64 mm ♂ bzw. 0,65–0,67 mm ♀), Tibia 2,5–2,6 ×; Laufbein IV: Femur 4,0–4,2 ×, Tibia 5,0–5,2 ×, Tarsus 5,6–5,8 × länger als breit; Spermathek des ♀ pilzförmig mit konkaver Apikalkontur . . . . . *Nudochernes montanus* Beier
- 15\* Palpenfemur 2,4–2,6 × länger als breit (L. 0,46–0,56 mm ♂ bzw. 0,50–0,60 mm ♀), Tibia 2,3–2,5 ×; Laufbein IV: Femur 3,6–3,7 ×, Tibia 4,5–4,6 ×, Tarsus 5,1–5,2 ×; Spermathek des ♀ pilzförmig mit konvexer Apikalkontur . . . . . *Nudochernes nidicola* Beier

## ERWÄHNTE LITERATUR

- BEIER, M. 1955. Pseudoscorpionidea, gesammelt während der schwedischen Expeditionen nach Ostafrika 1937-38 und 1948. *Ark. Zool.* 7 (25): 527-558.
- 1959. Pseudoscorpione aus dem Belgischen Congo gesammelt von Herrn N. Leleup. *Annls Mus. r. Congo belge*, in-8°, Sci. zool. 72: 69 pp.
- 1962. Mission zoologique de l'I.R.S.A.C. en Afrique orientale (P. Basilewsky et N. Leleup, 1957). LVIII. Pseudoscorpionidea. *Annls Mus. r. Afr. centr.*, in-8°, Zool. 107: 9-37.
- 1967. Pseudoskorpione aus dem tropischen Ostafrika (Kenya, Tansania, Uganda, etc.). *Annln naturhist. Mus. Wien* 70: 73-93.
- MAHNERT, V. 1983. Remarks on the genus *Caffrowithius* Beier, 1932, with description of a new species from South Africa. *Ann. Natal Mus.* (im Druck)
- SIMON, E. 1885. Etude sur les Arachnides recueillis en Tunisie en 1883 et 1884 par MM. Letourneux, Sédillot et V. Mayet. *Explor. scient. Tunisie, Paris*: 55 pp.
- VACHON, M. 1945. Faune des terriers des rats-taupes. X. Chernètes. *Mission scient. Omo* 6 (57): 187-197.



The tarsal sensory system  
of *Amblyomma variegatum* Fabricius  
(Ixodidae, Metastrata)

I. Wall pore and terminal pore sensilla

by

Ernst HESS \* and Michèle VLIMANT \* <sup>1</sup>

With 22 figures

ABSTRACT

Seven different types of wall pore and terminal pore sensilla of larvae, nymphs, male and female of *A. variegatum* are described. Wall pore single-walled (wp-sw) sensilla A and B have numerous plugged pores with pore tubules. Types A and B differ mainly in the thickness and the structure of the shaft wall. Wall pore double-walled (wp-dw) sensilla A and B have continuous longitudinal grooves. Vase-shaped radial canals lead from the central cavity to the grooves. Types A and B differ in the structure of the base and in the mode of innervation. Wp-dw/C sensilla have interrupted grooves and fine, somewhat twisted radial canals. Terminal pore (tp) sensilla have a terminal pore opening which is slit-like in type A and starfish-shaped in type B. Type A has two lumina while type B possesses a single lumen and a striking electron-dense intermediate layer in the tip. Wall pore and terminal pore sensilla are supposed to be mono- or multimodal chemosensory hairs.

INTRODUCTION

In spite of the information available from an increasing number of papers, knowledge of the structure and specific function of tick sensory organs is still fragmentary

---

<sup>1</sup> Supported by the Swiss National Foundation, Grant 3.303.78, and by the Stanley Thomas Johnson Foundation.

\* Institut de Zoologie de l'Université, Chantemerle 22, 2000 Neuchâtel, Switzerland.

Most of the published studies are purely morphological, and ultrastructural works are often incomplete. Physiological studies based on structurally analyzed sensilla are still inadequate.

In this paper data on the ultrastructure of wall pore single-walled (wp-sw) sensilla, wall pore double-walled (wp-dw) sensilla, and terminal pore (tp) sensilla, occurring on adults (A), nymphs (N), and larvae (L) of *Amblyomma variegatum* are presented.

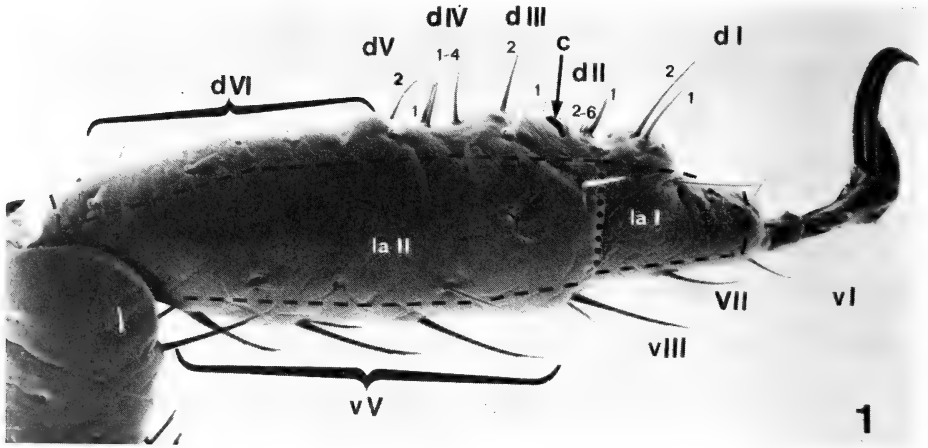


FIG. 1.

Nymphal tarsus with dorsal (d I - d VI, c: capsule of Haller's organ), ventral (v I - v V), and lateral anterior (la I, II) groups of sensilla. Group v IV is lacking in larvae and nymphs. In the groups d I to d V the mode of individual numbering of the hairs by ciphers is indicated. Dashed lines designate the limits between the dorsal, lateral anterior, and ventral faces. The dotted line indicates the pseudosegmental groove which is the limit between the groups la I and la II. Further information in the text. (224 $\times$ ).

Such hairs are presumed mono- or multimodal chemosensory hairs (Altner and Prillinger, 1980). Further papers in preparation will deal with no pore sensilla and the distribution of the sensory hairs on the tarsus I.

The nomenclature of tarsal tick sensilla is a matter of conjecture. Both, numbering and naming are used and both have disadvantages: For example "the four group" of *Amblyomma* species has only two sensilla in larvae, and "the distal group" is often missing in Argasids, where it is probably integrated in the "anterior pit". In this paper the conventional names introduced by previous authors will be given but the designations used in our laboratory will also be indicated. This designation uses letters (d for dorsal, v for ventral, lp for lateral posterior, la for lateral anterior) for the four faces of the tarsus, a roman figure to designate a group of sensilla (numbering from distal to proximal) and a cipher to designate the position of a distinct sensillum within the group (numbering from anterior to posterior and from distal to proximal) (fig. 1).

## MATERIAL AND METHODS

Larvae, nymphs, male, and female from the *A. variegatum* colony of our institute were used for this study. These ticks were reared on bovines generously placed at our disposal by Ciba-Geigy Ltd (Domaine des Barges, Vouvry, Switzerland). For scanning electron microscopy (SEM), ticks were killed, and fixed in 80% ethanol for several days, cleaned in a solution of 20% detergent in 80% ethanol by ultra-sound and then rinsed and dehydrated in acetone, and critical point dried in CO<sub>2</sub> in a Balzers CPD device. The mounted specimens were coated with carbon in an Edwards evaporator prior to be gold sputtered in a Balzers sputtering apparatus. The animals were observed in a PHILIPS 500 PSEM. Other specimens were fixed as for TEM.

For transmission electron microscopy (TEM) the tarsi were cut into small pieces in the fixing solution. Usually 3 different fixations were applied in parallel: glutaraldehyde (SABATINI *et al.* 1963) for at least 1 week, a modified Karnowsky's fixation (800 mosm) (KARNOWSKY 1965), both followed by OsO<sub>4</sub> post-fixation (PALADE 1952), and Dalton's fixation (DALTON 1955). The ultrathin sections were observed in a PHILIPS 201 EM.

## RESULTS

### Observations concerning all types of sensilla

There is no structural difference between male and female tarsal sensilla. Slight differences in length are observed between smaller and larger individuals. The surface of all sensilla is longitudinally striated (periodicity 50-60 nm) in freshly hatched animals. In older ones, the striation becomes weaker or disappears.

The cuticle of ticks is traversed by pore canals as in other arthropods. Their distal part as well as the outermost layers of the cuticle are electron-dense. These canals occur also in sensory hairs where they have their origin in the outer receptor lymph cavity. In the porous part of wp-sw sensilla they are extremely scarce. We will not mention these canals again in the description of the different types of sensilla except for a particular reason.

The sensory cells of tick sensilla have the typical structure of arthropod sensory cells with a thick inner and a thin branched or non-branched outer dendritic segment. Their ciliary region is however of special interest. In *A. variegatum*, it shows always a "(12 × 2) + 0" pattern of microtubules (fig. 21).

The pair of mechanoreceptors associated with the base of tick sensilla chaetica are typical tubular bodies (THURM 1964). Their fine structure has been described in detail by CHU-WANG & AXTELL (1973), FOELIX & AXTELL (1972), FOELIX & CHU-WANG (1972) and ROSHDY *et al.* (1972) for ticks. They will not be treated further in this paper.

### Wp-sw/A sensilla

Wp-sw/A sensilla are sensilla basiconica. Two of them are found on each tarsus I. The distal one (sensillum d I 1) (fig. 1) is 50-60 μm long and has a base diameter of 10 μm (N: 50-60/5 μm; L: 40-50/4 μm). The second one which is situated in the anterior

pit of Haller's organ (sensillum d II 1) (fig. 1) is 45-50  $\mu\text{m}$  long and 10  $\mu\text{m}$  large at the base (N: 25-35/5-6  $\mu\text{m}$ ; L: 12-14/2  $\mu\text{m}$ ).

The wall of these sensilla is pierced by a large number of evenly distributed plugged pores (pore diameter about 0,1  $\mu\text{m}$ ) (fig. 2). The minimum distance (centre to centre) between the pores is about 0,3  $\mu\text{m}$  in all instars. In adults, the shaft of wp-sw/A sensilla is relatively thick-walled (0,6-1  $\mu\text{m}$ ) but much thinner in nymphs and larvae (N: 0,3-0,7  $\mu\text{m}$ ; L: 0,2-0,3  $\mu\text{m}$ ) (figs. 3, 4).

The pore system is studied best in cross sections (figs. 3-6). In nymphs and adults, radial canals (diameter 0,2  $\mu\text{m}$ ) lead from the central cavity to the surface. In larvae which have a thinner setal wall (0,2-0,3  $\mu\text{m}$ ) the radial canals are missing or very short

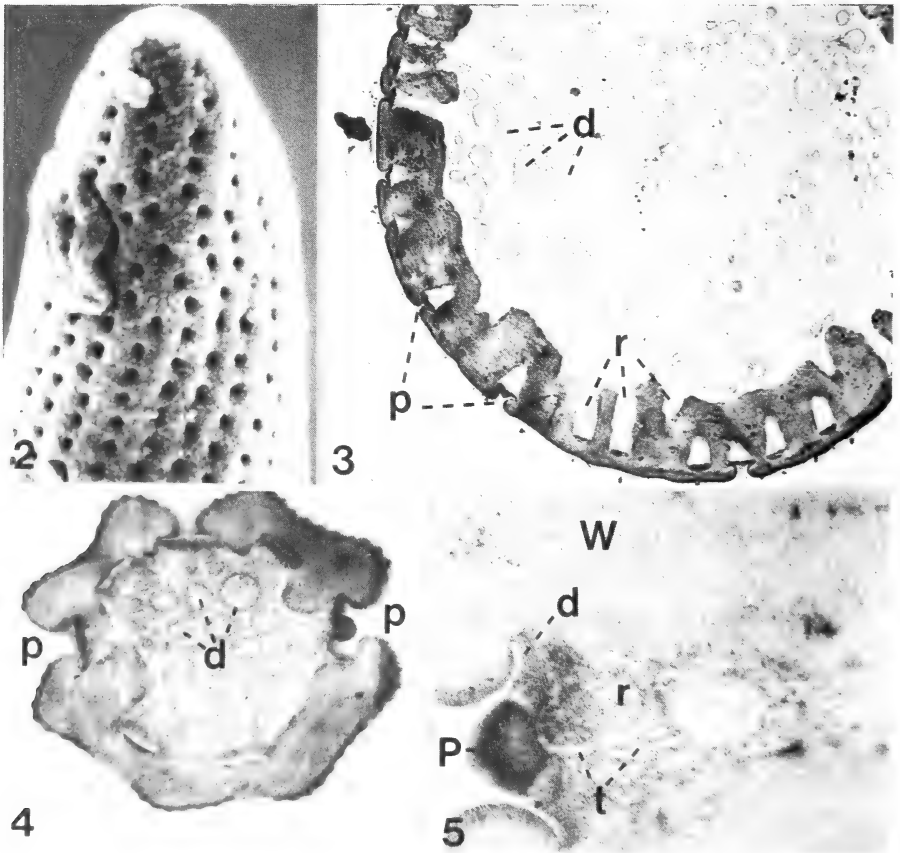


FIG. 2-5.

Fig. 2. Tip of a wp-sw/A sensillum of an adult with numerous pores. (18.000 $\times$ ).— Fig. 3. Cross section of an adult wp-sw/A sensillum. p: plugged pores; r: radial canals; d: dendritic branches. (9840 $\times$ ).— Fig. 4. Cross section of a larval wp-sw/A sensillum without radial canals. p: plugged pore; d: dendritic branches. (41.350 $\times$ ).— Fig. 5. Detail of a plugged pore. P: plug; d: diaphragm; t: pore tubules; r: radial canal filled with liquor; W: setal wall. (130.000 $\times$ ).

(fig. 4). Each of the radial canals narrows 0,15-0,16  $\mu\text{m}$  below the setal surface and opens, through a pore of about 0,1  $\mu\text{m}$  diameter, to the exterior. A 30-40 nm thick diaphragm separates the radial canal from the pore. It bears a lens-shaped cuticular plug (0,12-0,14  $\times$  0,08  $\mu\text{m}$ ) at the external face. Pore tubules or pore strands of 9-10 nm diameter

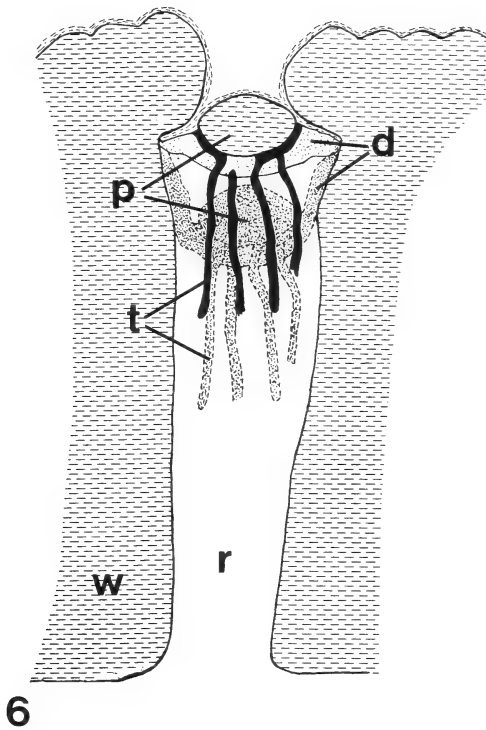


FIG. 6.

Wp-sw/A sensillum. Semi schematic representation of the pore system in its two extreme positions.

p: plug; d: diaphragm; pt: pore-tubules; r: radial canal; w: setal wall. (approx. 100.000  $\times$ ).

cross the diaphragm. They have their origin at the periphery of the plug and extend into the radial canal (fig. 5). The diaphragm-plug system is more or less retracted into the radial canal (fig. 6). The maximum distance which has been measured between the two extreme positions of the plugs is of about 0,08  $\mu\text{m}$ .

The distal wp-sw/A sensillum (d I 1) of all instars and the larval wp-sw/A sensillum of the anterior pit of Haller's organ (d II 1) are innervated by 5 neurons each. The wp-sw/A sensillum of the anterior pit of Haller's organ (d II 1) of nymphs and adults is however innervated by 3 distinct groups of sensory cells. Two of them have 5 neurons and the third, 4 (fig. 7). Each of the neurons projects a branching dendrite into the receptor lymph cavity of the hair shaft. In adults, the outer dendritic segments are about 0,7  $\mu\text{m}$  thick at the base (N: 0,4  $\mu\text{m}$ ; L: 0,3  $\mu\text{m}$ ). Distally, they have at least

10 branches each. The smallest ramifications have diameters of 70-90 nm and contain a single microtubule. The dendrites float in the receptor lymph cavity. Accidentally, one of them has been seen to extend into a radial canal, ending just behind the plug

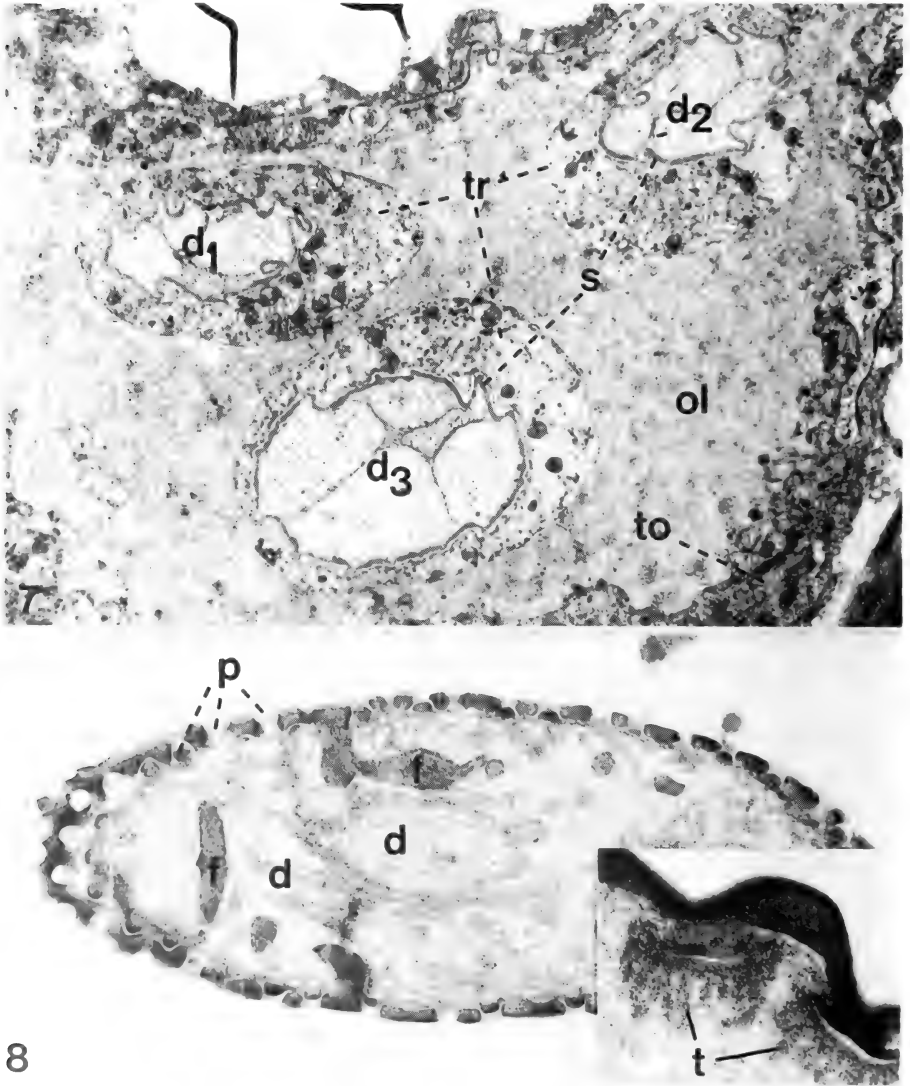


FIG. 7-8.

Fig. 7. Wp-sw/A sensillum d II 1 (anterior pit of Haller's organ) possessing 3 groups of neurons.  $d_1$ ,  $d_2$ ,  $d_3$ : dendrites; s: sheaths; tr: trichogen cells; ol: common outer receptor lymph cavity; to: tormogen cells. (9750 $\times$ ). — Fig. 8. Wp-sw/B sensillum. p: plugged pores; f: cuticular framework; d: dendrites. (17,950 $\times$ ).

Inset: Parasagittal sections of two pores. t: pore tubules. (55,740 $\times$ ).

diaphragm. The dendrites are surrounded by a cuticular sheath which has its origin in the sheath cell and frays out at the base of the hair shaft.

In wp-sw/A sensilla with a single set of neurons (d I 1 all instars and larval d II 1), the sensory cells are surrounded concentrically by a thecogen cell, and two enveloping cells supposed to be the trichogen and tormogen cells. This group of cells is enclosed by the hypoderm. In sensilla with 3 groups of neurons (nymphal and adult d II 1), each group possesses a thecogen cell and a trichogen cell of its own, the tormogen cells form a common outer receptor lymph cavity (fig. 7).

### Wp-sw/B sensilla

Sensory hairs of this type are restricted to the capsule of Haller's organ which consists of 2 compartments partially separated by a transverse cuticular wall. The roof of the capsule is perforated by a transverse slit. The orifices of cuticular glands are

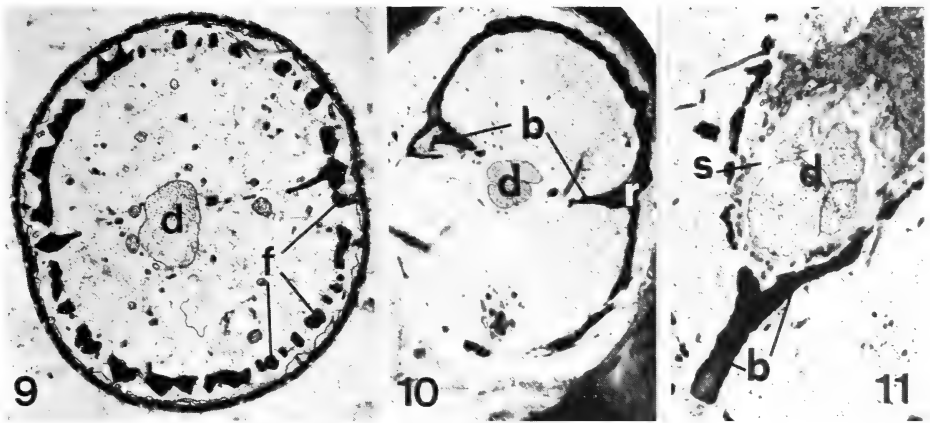


FIG. 9-11.

Fig. 9. Wp-sw/B sensillum sectioned near the base. f: longitudinal rods of the cuticular framework. d: dendrites. (5570 $\times$ ). — Fig. 10. Wp-sw/B sensillum. Section proximal to that in figure 9. r: basal ring of the cuticular framework; b: centrally directed bars of the central framework; d: dendrites. (4350 $\times$ ). — Fig. 11. Wp-sw/B sensillum. Section proximal to that in figure 10. b: centrally directed bar of the cuticular framework surrounding the dendrites. s: dendritic sheath. (6800 $\times$ ).

concentrated in the smaller distal chamber, while the proximal part is equipped with 7 wp-sw/B setae (N: 7; L: 4) and some pleomorphic cuticular projections. The sensilla (basiconica or trichodea) project from the floor and from the proximal and lateral walls of their compartment towards the slit opening. Occasionally, they are bifid. At the base they are 6  $\mu\text{m}$  thick (N: 3  $\mu\text{m}$ ; L: 2  $\mu\text{m}$ ). The shaft wall is very thin (0.08-0.14  $\mu\text{m}$ , in all instars) and pierced by numerous pores, spaced by 0.25  $\mu\text{m}$  (fig. 8). It is supported by a cuticular framework which consists of a basal ring from which irregularly shaped rods project distally. The latter attach at several points to the setal

wall (figs. 8-10). Two bars project centrally from opposite places of the basal ring towards the bundle of dendrites, partially surrounding them (fig. 11). In nymphs and larvae, the framework and the basal ring are less developed than in adults.

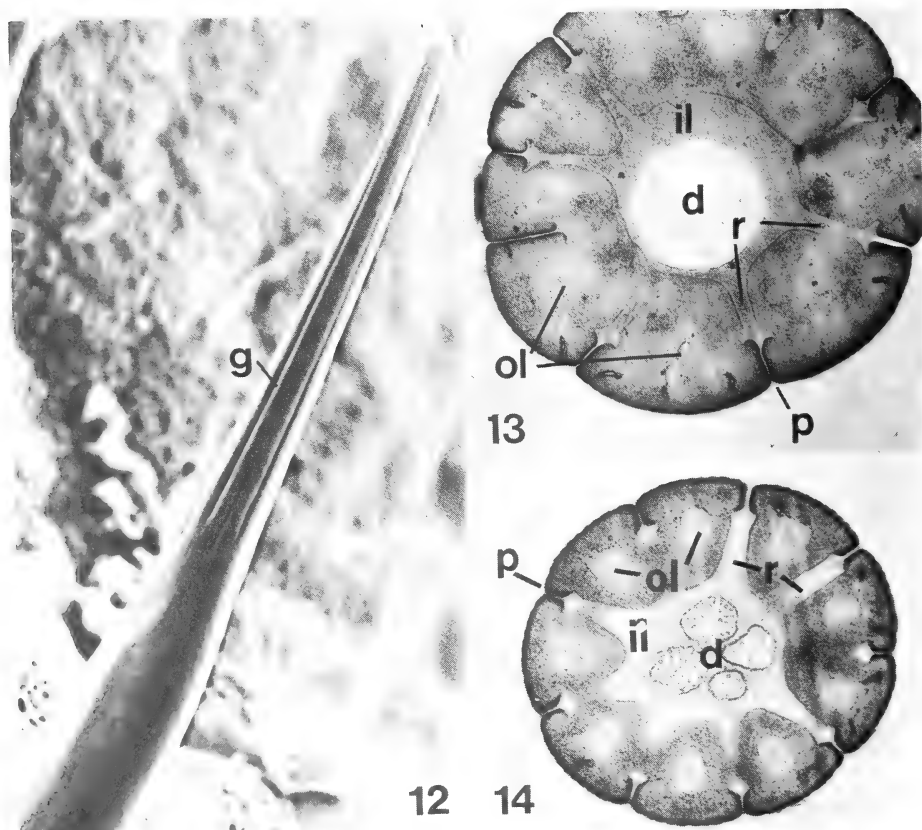


FIG. 12-14.

Fig. 12. Wp-dw/A and B sensilla have both continuous longitudinal grooves (g). (2100 $\times$ ). — Fig. 13. Wp-dw/A sensillum. p: pores opening into the grooves; r: radial canals; il: inner receptor lymph cavity; ol: outer receptor lymph cavity; d: dendrite. (22.860 $\times$ ). — Fig. 14. Wp-dw/B sensillum. Legend as for figure 13. (10.150 $\times$ ).

As wp-sw/B sensilla are thin-walled, there are no radial canals leading to the pores. The pores resemble minute funnels with the wide opening at the inside of the sensillum, the plug bearing diaphragms attached to the edges. Compared to wp-sw/A sensilla, the pores of wp-sw/B sensilla are wider (0,1-0,16  $\mu\text{m}$  in all instars) while the plugs have the same dimensions in both types (0,12-0,14  $\times$  0,08  $\mu\text{m}$ ). The pore tubules which cross the diaphragm in the same manner as in wp-sw/A sensilla are particularly well preserved in larvae fixed with Karnovsky's solution (800 mosm) (fig. 8 inset). They are 0,11-



0,14  $\mu\text{m}$  long and 26 nm thick. They seem to have a trilaminated wall and a slightly electron-dense centre. Contact between pore tubules and dendrites was not observed.

Wp-sw/B sensilla are innervated by 3-5 neurons with branching dendrites. The degree of branching varies from one sensillum to the other. Microvilli are frequently observed in the receptor lymph cavity. They may even reach the tip of the sensillum. The microvilli are almost lacking in some bristles in which case the shaft wall is covered

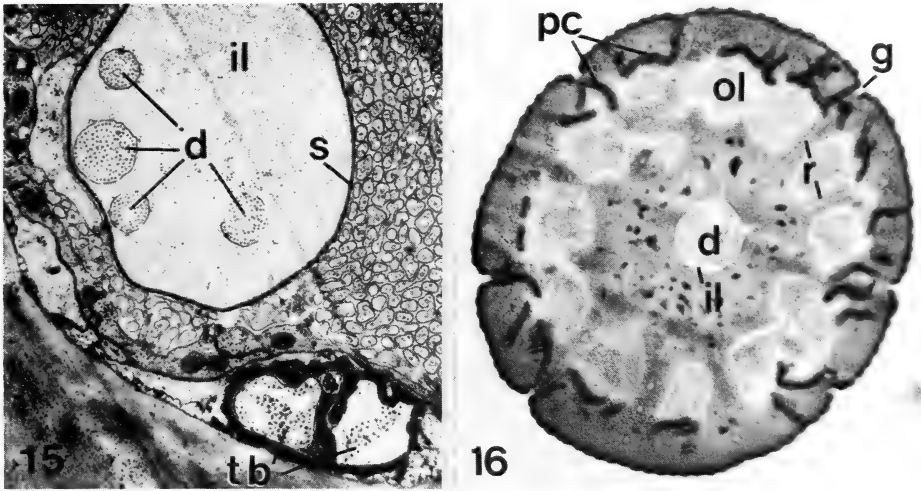


FIG. 15-16.

Fig. 15. Wp-dw/B sensillum sectioned at the base. d: outer dendritic segments projecting into the shaft. il: inner receptor lymph cavity; s: sheath; tb: tubular bodies. (14.500 $\times$ ). — Fig. 16. Wp-dw/C sensillum. r: fine radial canals opening into the surface grooves (g); il: inner receptor lymph cavity; d: dendrites; pc: pore canals converging to the surface grooves. (33.770 $\times$ ).

by a cytoplasmic layer. The latter as well as the microvilli originate, probably, from the trichogen cell. The proximal part of the dendrite bundle is surrounded by a sheath which ends at the base of the shaft where it may be fixed to the centrally directed rods of the central cuticular ring.

#### Wp-dw/A sensilla

Wp-dw/A sensilla are sensilla trichodea. They are 40-50  $\mu\text{m}$  long (N: 35-40  $\mu\text{m}$ ; L: 20-25  $\mu\text{m}$ ), and have a base diameter of 4,5  $\mu\text{m}$  (N: 3,5  $\mu\text{m}$ ; L: 3  $\mu\text{m}$ ). They are only found in the group d IV, "the four group". These sensilla have 9-12 longitudinal grooves on the upper 2/3-4/5 of the shaft (N: 7-8; L: 6-7) (fig. 12).

The basal ungrooved part is slightly thicker than the distal one. The shaft is single-walled at its base but becomes double-walled in the grooved part (wall thickness at mid-length, A: 0,7-1  $\mu\text{m}$ ; N: 0,5  $\mu\text{m}$ ; L: 0,4  $\mu\text{m}$ ). Cross sections of the shaft have a spoke wheel appearance. Vase-shaped radial canals placed one above another are situated in the spokes. They lead from the central cavity (inner receptor lymph cavity) to the

grooves. Each radial canal has a long proximal part with a diameter of  $0,08-0,1 \mu\text{m}$  (all instars), widens distally into a pore chamber ( $0,15-0,2 \mu\text{m}$  in all instars), and opens finally into the groove by a  $10-20 \text{ nm}$  narrow pore (fig. 13). The spaces between the spokes are extensions of the outer receptor lymph cavity and have no transverse communi-

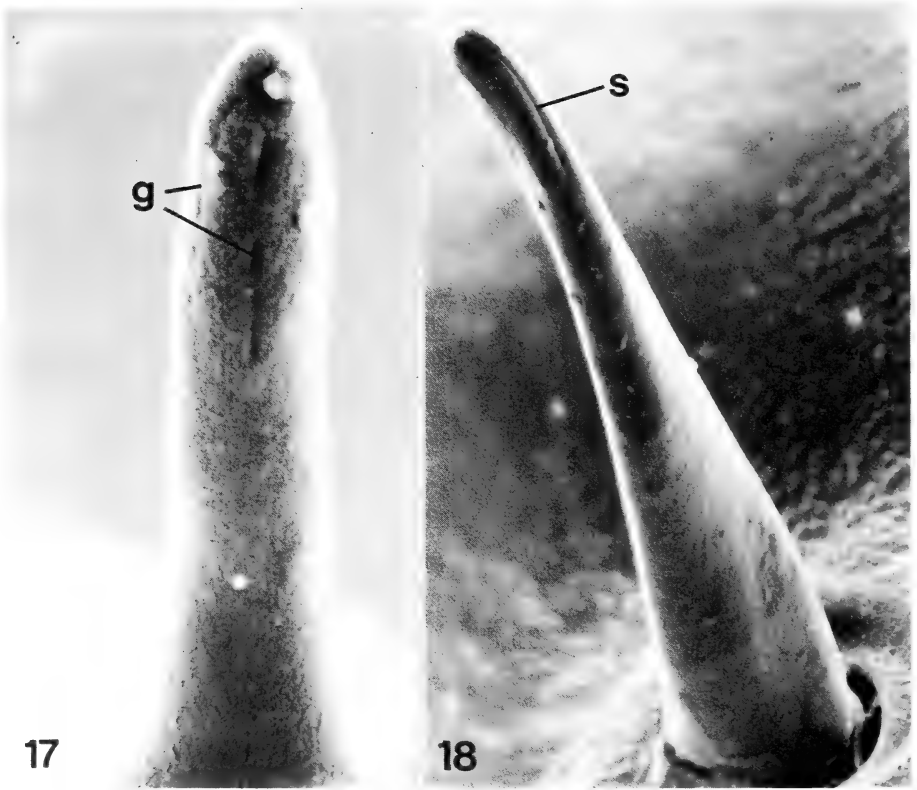


FIG. 17-18.

Fig. 17. Wp-dw/C sensillum with interrupted longitudinal grooves (g). ( $16.130\times$ ).  
 Fig. 18. Tp/A sensillum with terminal slit opening (s) and distorted shaft. ( $4570\times$ ).

cations. In the single-walled basal part, the sheath separates completely the inner receptor lymph cavity from the outer. The lymph of the inner cavity seems to be electron-denser than the liquid of the outer. Wp-dw/A sensilla possess only one or two sensory cells (fig. 13). In group d IV ("the four group") of adults and nymphs there are always 2 sensilla with 2, and 2 sensilla with 1 neuron. Larvae have only 2 wp-dw/A sensilla innervated by 2 neurons each. The unbranched outer dendritic segments of the sensory cells reach the tip. They are thick, measuring up to  $0,8 \mu\text{m}$  (N:  $0,3 \mu\text{m}$ ; L:  $0,2 \mu\text{m}$ ) in diameter.

**Wp-dw/B sensilla**

These are sensilla chaetica and they are slightly longer and larger than wp-dw/A sensory hairs (A: 60-70/7  $\mu\text{m}$ ; N: 40-50/4  $\mu\text{m}$ ; L: 30-40/3  $\mu\text{m}$ ). They appear in various groups of sensilla of the dorsal, ventral and lateral faces (d III, v I, v III, 1a II, 1p II). Except for the socketed base the morphology and structure of the wd-dw/B shaft is identical to the wp-dw/A type (fig. 14). The innervation differs however radically from the former type.

Wp-dw/B sensilla have a double innervation. Two neurons forming a tubular body each are attached to the membranous base of the hair (fig. 15). Another group of 4-7

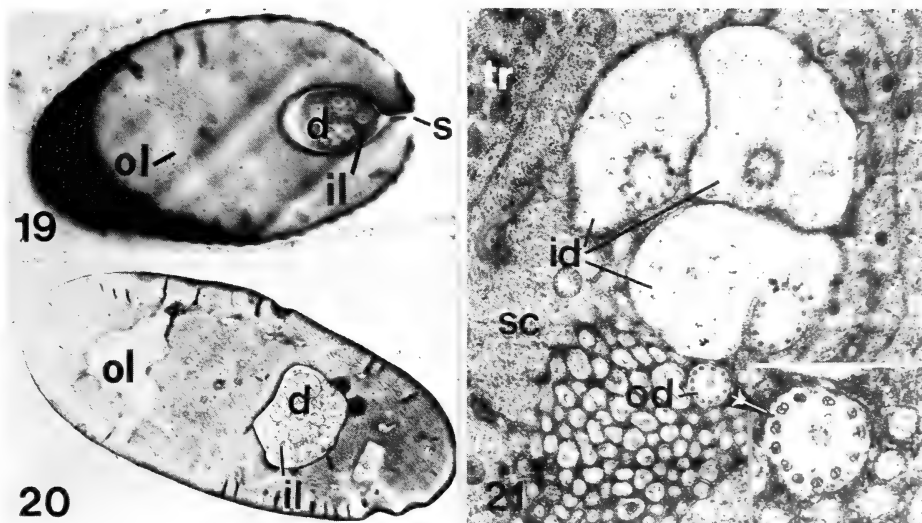


FIG. 19-21.

Fig. 19. Tp/A sensillum sectioned at the tip. s: slit opening; d: dendrites; il: inner receptor lymph cavity; ol: outer receptor lymph cavity. (44.950 $\times$ ). — Fig. 20. Tp/A sensillum. Section proximal to that in figure 19. Legend as in figure 19. (7900 $\times$ ). — Fig. 21. Tp/A sensillum. Section through dendritic ciliary region showing four sensory cells. id: inner dendritic segments; od: outer dendritic segment; sc: sheath cell; tr: trichogen cell. (18.400 $\times$ ). Inset: Base of the outer dendritic segment with “(12 $\times$ 2) + 0” arrangement of microtubules. (46.300 $\times$ ).

neurons projects dendrites into the shaft (fig. 14). Their outer unbranched dendritic segments (diameter, A: 0,15-0,35  $\mu\text{m}$ ; N: 0,15  $\mu\text{m}$ ; L: 0,1  $\mu\text{m}$ ) end at different levels. The liquor of the inner receptor lymph cavity is less electron-dense than in wp-dw/A sensilla.

**Wp-dw/C sensilla**

Wp-dw/C sensilla are confined to the anterior pit of Haller's organ (sensilla d II 5 and 6). They are small sensilla basiconica with about 12 interrupted longitudinal grooves (N: 8; L: 6) on the distal 2/3-3/4 of the shaft (fig. 17). They are 15  $\mu\text{m}$  long (N: 7-9  $\mu\text{m}$ ;

L: 7  $\mu\text{m}$ ) and have a base diameter of 4  $\mu\text{m}$  (N: 2-3  $\mu\text{m}$ ; L: 1,5-2  $\mu\text{m}$ ). Like wp-dw/A and B sensilla, they are single-walled at the base and double-walled in the distal part (fig. 16). The inner receptor lymph cavity is a cuticular tube which terminates underneath the tip. Fine somewhat twisted radial canals (diameter 30 nm in all instars) enclosed in cuticular spokes lead from the central cavity to the grooves. The spokes in wp-dw/C sensilla are not continuous as in wp-dw/A and B hairs but are interrupted by transverse

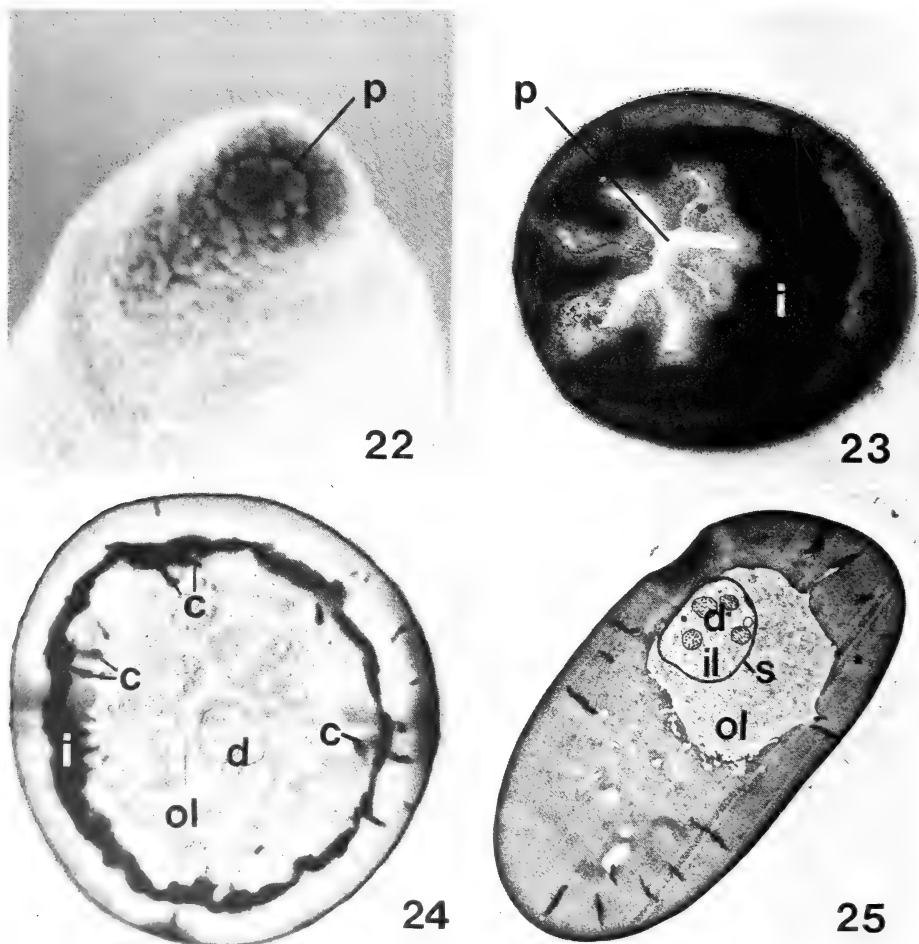


FIG. 22-25.

Fig. 22. Tip of a tp/B sensillum. p: terminal starfish-shaped pore. (37.210 $\times$ ). — Fig. 23. Tp/B sensillum sectioned at the tip. p: starfish-shaped pore; i: intermediate layer. (50.340 $\times$ ). — Fig. 24. Tp/B sensillum. Section proximal to that in figure 23. il: intermediate layer of lamellated structure; ol: outer receptor lymph cavity and the intermediate layer; s: sheath; d: dendrites. (26.030 $\times$ ). — Fig. 25. Tp/B sensillum at mid-length of the shaft. ol: outer receptor lymph cavity; il: inner receptor lymph cavity; s: sheath; d: dendrites. (9700 $\times$ ).

canals which connect the longitudinally running lumina of the outer receptor lymph cavity. The latter join in the tip to form a small terminal sinus. The interruptions of the spokes are externally visible as interruptions of the grooves. The pore canals originating from the outer receptor lymph cavity tend to converge to the grooves which is not the case in wp-dw/A and B sensilla.

Wp-dw/C sensilla are innervated by 3 (rarely 1 or 2) neurons with unbranched dendrites extending into the shaft.

### **Tp/A sensilla**

Tp/A sensilla are sensilla chaetica with a terminal slit opening (fig. 18). The slit is always oriented proximally. These sensilla are found on all faces of the tarsus I and even on other articles of the legs. They are 60 to 90  $\mu\text{m}$  long (N: 30-65  $\mu\text{m}$ ; L: 20-50  $\mu\text{m}$ ), the shortest being those of the lateral faces. In the ventral group v V of adults, tp/A sensilla are inserted perpendicularly to the leg surface while the other sensilla are directed distally. Their cross sections are elliptic (diameters near the base, A:  $6 \times 9 \mu\text{m}$ ; L:  $2,5 \times 4 \mu\text{m}$ ; L:  $3 \times 3 \mu\text{m}$ ). The shaft is distorted by about 60 to 90° from the base to the tip. Thus these sensory hairs are easily recognizable by SEM (fig. 18). Tp/A sensilla are thick walled (minimum diameter near base, A: 1,3  $\mu\text{m}$ ; N and L: 0,5  $\mu\text{m}$ ). At the base, the inner and outer receptor lymph cavities are completely separated by the cuticular sheath which is attached to the shaft. Distally, the two cavities run in separate canals (figs. 19, 20). The inner receptor lymph cavity which contains the dendrites opens to the outside through a slit which is situated subterminally or extends over the tip (fig. 19). The outer receptor lymph cavity does not open to the exterior.

Tp/A sensilla are innervated by 2 sets of neurons. Two sensory cells form a tubular body each at the base. Another set of 3-6 neurons projects unbranched dendrites into the hair shaft, most of them reaching the tip (figs. 19-21).

### **Tp/B sensilla**

Sensory hairs of this type are blunt-tipped sensilla chaetica with a starfish shaped terminal pore (figs. 22, 23). Two of them occur in the group v I (claw sensilla) of all instars. They are 100  $\mu\text{m}$  long (N: 60  $\mu\text{m}$ ; L: 40  $\mu\text{m}$ ). Their cross section is elliptic (A:  $6 \times 3 \mu\text{m}$ ; N:  $4 \times 3 \mu\text{m}$ ; L:  $3 \times 2 \mu\text{m}$ ) at the base. The shaft is not distorted but slightly bent medially towards the long axis of the tarsus. These sensilla have a single central lumen the surface of which is smooth in the lower part but scalloped in the tip (figs. 24, 25). The wall of the shaft is at least 0,4  $\mu\text{m}$  thick (N: 0,3  $\mu\text{m}$ ; /: 0,2  $\mu\text{m}$ ). The dendritic sheath which separates the inner from the outer receptor lymph cavities seems to consist of several layers, at least in the tip. It forms a wide tube at the base of the hair and narrows distally. In the tip where it fuses with the shaft wall it encloses tightly the 4 unbranched dendrites (fig. 24). The outer receptor lymph cavity contains cell fragments, probably remains of the trichogen cell. In the upper part of the shaft, it communicates by numerous canaliculi with a large sinus filled with an extremely electron-dense substance which often is of lamellated structure (intermediate layer) (figs. 23, 24). The pore canals originating from this sinus are also entirely electron-dense.

Tp/B sensilla are innervated by 2 sets of neurons. One group of 4 sensory cells has dendrites which ascend into the tip of the shaft without branching. Two sensory cells having a tubular body each terminate at the socket.

## DISCUSSION

Sensilla with plugged pores have been described first by FOELIX & AXTELL (1971) from *Amblyomma americanum*. Since then, this type of sensory hair has been found to be common in ixodid and argasid ticks (FOELIX & AXTELL 1972; LEONOWITCH 1977, 1978, 1979, 1980; HESS & VLIMANT 1980; ROSHDY *et al.* 1972; THONNEY 1980). In mites of the genus *Dermanyssus* and *Mesonyssus* (DAVIS & CAMIN 1976; MORITSCH *et al.* 1974) 3 porous sensilla which appear to belong to the wp-sw/A type have been identified on the distal sensory field of tarsus I which is considered to be homologous to the Haller's organ of ticks. Thus sensilla with plugged pores are typical for Acari.

Two distinct types of sensilla with plugged pores are distinguished in *Amblyomma variegatum*: wp-sw/A and wp-sw/B sensory hairs. Both lack a specialized socket region with mechanoreceptive function. If sockets appear in SEM they are due to inadequate drying of the specimens. Wp-sw/A sensilla are relatively thick-walled in adults and nymphs but thin-walled in larvae. Thus the thickness of the wall and the length of the radial canals do not seem to be modality specific structures. The pore system (pore, diaphragm, plug, pore tubules) on the other hand does not vary in dimension or structure from one instar to the other. Wp-sw/B sensilla which are restricted to the capsule of Haller's organ are thin-walled and possess a complicated cuticular framework the exact function of which remains enigmatic.

Further differences between wp-sw/A and wp-sw/B sensilla concern the pore system. In wp-sw/A sensilla, the pores have equal or smaller diameters than the plugs while the pores of wp-sw/B sensilla are slightly larger than the corresponding plugs. Another difference concerns the chemical structure of the pore tubules. These stimulus conducting structures which have first been described in olfactory sensilla of *Necrophorus* (ERNST 1969) occur also in ticks, contrary to the note of FOELIX (1972). In wp-sw/A sensilla they are more difficult to preserve than in wp-sw/B sensory hairs where they are numerous and easily demonstrated by adequate fixation (modified Karnowsky's). Thus one can admit chemical differences between the two types of pore tubules which should have modality specific consequences.

As to wp-sw/A sensilla, there is evidence that they are olfactory chemoreceptors. In electrophysiological experiments they respond to short-chain carboxylic acids, the corresponding aldehydes, 2,6-dichlorophenol and extracts of *A. variegatum* assembly pheromone (HESS and VLIMANT 1980 and in preparation). Recently, HAGGART & DAVIS (1981) also presented electrophysiological evidence for the olfactive activity of these sensilla.

FOELIX (1972) has demonstrated that the diaphragm which bears the cuticular plug is impermeable to Protargol®. The more or less retracted positions of the plugs could be a fixation artefact, but we cannot exclude the possibility that the plug-diaphragm system is mobile, capable of moving there and back on the long axis of the radial canal. The function of such a system would however remain enigmatic.

The mode of innervation of the wp-sw/A sensillum of the anterior pit of Haller's organ (sensillum d II 1) of *A. variegatum* is worth mentioning. In larvae there is one set of neurons but nymphs and adults have 3 distinct groups of 5, 5 and 4 neurons respectively. Thus the number of neurons increases during the development of the animal. The situation is identical in *Hyalomma asiaticum* (LEONOWITCH 1978). In *Amblyomma americanum* the corresponding larval sensillum has also 5 neurons but nymphs and adults possess two wp-sw/A sensilla in the anterior pit of Haller's organ

(FOELIX & AXTELL 1972). The one is innervated by 2 distinct groups of 5 and 4 neurons respectively and the other has a single set of 5 neurons. This could imply that wp-sw/A sensilla innervated by 2 or 3 distinct groups of neurons have evolved by the fusion of sensilla with a single set of neurons. Prostriata (genus *Ixodes*) have 1 sensillum of this type innervated by 6 neurons in the anterior pit (LEONOWITCH 1977; Thonney, personal communication).

Sensilla with longitudinal grooves belong to the wp-dw type. They are characterized by wall pores which open into the bottom of the grooves, and they lack pore tubules. On tarsi I of *A. variegatum*, wp-dw/A, B, and C sensilla have to be distinguished. Wp-dw/A and B sensilla have an identical structure of the shaft. They differ however by the structure of the base, their innervation and their location. Previous authors did not distinguish between grooved sensilla trichodea (wp-dw/A) and chaetica (wp-dw/B). They must however be considered as two different types. Their function is still unknown apart from the mechanosensibility of the wp-dw/B sensilla tubular bodies.

Wp-dw/C sensilla occur only in the anterior pit of Haller's organ. Their function is unknown. They resemble the grooved sensilla described by ALTNER *et al.* (1977) on the antennae of *Periplaneta americana* responding to odors and temperature decrease as well as the grooved pegs (c) of *Cimex lectularius* whose function are unknown (LEVINSON *et al.* 1974).

Two types of tp sensilla have been distinguished. The typical morphological features of tp/A sensilla are the terminal or subterminal slit opening and the distorted shaft. For the rest, tp/A sensilla are not restricted to the tarsi I but are also found on most articles of all the legs. They are common for the legs of ticks (CHU-WANG & AXTELL 1973; FOELIX & AXTELL 1971). Similar or identical sensilla have been reported from the palpal organ of *Hyalomma asiaticum* and *Amblyomma americanum* (BALASHOV *et al.* 1976; FOELIX & AXTELL 1972). Following the electro-physiological recordings presented by BALASHOV *et al.* (1976), they contain units reacting to NaCl and water. Tp/A sensilla are very similar to blunt tipped mechano-gustatory sensilla chaetica on the antennal flagellum of the second nymphal stage of the Pyrrhocorid *Dysdercus intermedius* (GAFFAL 1979).

In conclusion one might admit that tick tp/A sensilla could be mechano-gustatory sensilla. It can however not be excluded that they also contain thermosensitive units. The sensillum "Md7" of *Rhipicephalus appendiculatus* which contains a unit reacting to temperature drop (WALADDE *et al.* 1981) is probably situated in a tp/A sensillum. Unfortunately the structural description of the hair given by these authors does not permit to identify unequivocally the mentioned sensillum.

A pair of tp/B sensilla is found on each tarsus I of *A. variegatum* in the group v I (claw sensilla) of all instars. In *Amblyomma americanum* and *Argas arboreus* they are found at the same place (CHU-WANG & AXTELL 1973). Sensory hairs which are possibly identical to tp/B sensilla are situated in the palpal organ of *Hyalomma asiaticum* (BALASHOV *et al.* 1976) and *Amblyomma americanum* (FOELIX & CHU-WANG 1972). The presence of tubular bodies indicates mechanical sensibility but the functions of the remaining 4 units are unknown in spite of the electrophysiological research of BALASHOV *et al.* (1976).

The fact that tp/B sensilla are only found on the most distal parts of the legs and palps could indicate that they are involved in gustatory exploration. This hypothesis is supported by the fact that tp sensilla of insects mostly contain chemosensory units and by the observation that sensilla chaetica with an almost identical structure occur on the tip of the labia of *Dysdercus intermedius* (GAFFAL 1979). BRESCH (1973) demonstrated the gustatory function (sugar receptors) of these sensilla.

An interesting feature of tick sensory cells is the great difference in organization of the basal ciliary region. LEONOWITCH (1977, 1979) found a number of " $(9 \times 2) + 0$ " microtubules in *Ixodes persulcatus* and *Argas tridentatus*. This number has also been detected in *Ixodes ricinus* (THONNEY, personal communication). This is the most common type in invertebrates. WALADDE & RICE (1977) observed a " $(10 \times 2) + 0$ " configuration in *Boophilus microplus*, *Amblyomma americanum* and *Hyalomma asiaticum* sensory cells have a " $(11 \times 2) + 0$ " pattern of microtubules in the ciliary region (FOELIX & AXTELL 1972; LEONOWITCH 1978) while it is " $(12 \times 2) + 0$ " in *Amblyomma variegatum*. This uncommon variation of the number of the ciliary microtubules in ixodid ticks would be worth examining in detail.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to express their indebtedness to M. Bouvard, Ciba-Geigy Ltd., for rearing the ticks, to Prof. Dr. H. Altner for critical reading of the manuscript, and to Mrs. J. Schaer for help with the English translation.

#### REFERENCES

- ALTNER, H., L. PRILLINGER. 1980. Ultrastructure of Invertebrate Chemo-, Thermo- and Hygro-receptors and its Functional Significance. *Int. Rev. Cytol.* 67: 69-139.
- ALTNER, H., H. SASS and I. ALTNER. 1977. Relationship between Structure and Function of Antennal Chemo-, Hygro- and Thermoreceptive Sensilla in *Periplaneta americana*. *Cell. Tiss. Res.* 176: 389-405.
- BALASHOV, YU. S., V. P. YVANOV and A. M. IGNATIEV. 1976. Fine structure and function of the palpal receptor organ in ixodid ticks (Acari, Ixodoidea). *Russk. zool. Zh.* 55: 1308-1317.
- BRESCH, E. 1973. Der Zuckerrezeptor eines labialen Schmeckhaares der Baumwollwanze *Dysdercus intermedius*. Eine elektrophysiologische Untersuchung. *Thesis Univ Heidelberg*.
- CHU-WANG, I. W. and R. C. AXTELL. 1973. Comparative fine structure of the claw sensilla of a soft tick, *Argas (P.) arboreus* Kaiser, Hoogstaal and Kohls, and a hard tick, *Amblyomma americanum* L. *J. Parasit.* 59: 545-555.
- DALTON, A. J. 1955. A chrome-osmium fixative for electron microscopy. *Anat. Rec.* 121: 281.
- DAVIS, Jr., and J. H. CAMIN. 1976. Setae of the anterior tarsi of the martin mite, *Dermanyssus prognepphilus* (Acari: Dermanyssidae). *J. Kans. ent. Soc.* 49 (3): 441-449.
- ERNST, K. D. 1969. Die Feinstruktur von Riechensensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera). *Z Zellforsch* 94: 72-102.
- FOELIX, R. F. 1972. Permeability of tarsal sensilla in the tick *Amblyomma americanum* L. (Acarina, Ixodidae). *Tissue and Cell* 4: 130-135.
- FOELIX, R. F. and R. C. AXTELL. 1971. Fine structure of tarsal sensilla in the Tick *Amblyomma americanum* L. *Z Zellforsch* 114: 22-37.
- 1972. Ultrastructure of Haller's Organ in the Tick *Amblyomma americanum* (L.) *Z Zellforsch* 124: 275-292.
- FOELIX, R. F. and I. WU CHU-WANG. 1972. Fine Structural Analysis of Palpal Receptors in the Tick *Amblyomma americanum*. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 129: 548-560.
- GAFFAL, K. P. 1979. An ultrastructural study of the tips of 4 classical bi-modal sensilla with 1 mechano-sensitive and several chemo-sensitive receptor cells. *Zoomorphologie* 92: 273-292.



- HAGGART, D. A. and E. E. DAVIS. 1981. Neurons sensitive to 2,6-dichlorophenol on the tarsi of the tick *Amblyomma americanum* (Acari; Ixodidae). *J. med Entomol.* 18: 187-193.
- HESS, E. and M. VLIMANT. 1980. Morphology and fine structure of tarsal chemosensory hairs of the tick *Amblyomma variegatum* (Acarina, Ixodidae, Metastrata), including preliminary electrophysiological results. *Proc. Olfaction and Taste VII*, p. 190.
- KARNOWSKY, M. J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 1965: 27, 137 A.
- LEONOWITCH, S. A. 1977. Electron-Microscopy Studies of Haller's Organ of the Tick *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). *Parazitologija* 11: 340-347.
- 1978. Fine structure of Haller's Organ in the tick *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). *Rev. Ent. URSS* 57 (1) 1978: 221-225.
- 1979. Ultrastructural investigations of Haller's organ in the Argasid tick, *Argas tridentatus* (Argasinae). *Parazitologija* 13 (5): 483-487.
- 1980. Fine structural investigation of Haller's organ in the argasid ticks, *Ornithodoros moubata* and *Alveonatus lahorensis*. *Parazitologija* 14 (5): 376-385.
- LEVINSON, H. Z., A. R. LEVINSON, B. MÜLLER and R. A. STEINBRECHT. 1974. Structure of the Bedbug, *Cimex lectularius*, in response to its Alarm Pheromone. *J. Insect Physiol.* 20: 1231-1248.
- MORITSCH, Ch., B. SIXL-VOIGT, W. SIXL and A. FAIN. 1974. Das Sinnesfeld am Tarsus I bei nasalen Milben am Beispiel von *Mesonysus melleri*. *Proc. 4th Int. Congr. Acarology*: 717-723.
- PALADE, G. E. 1952. A study of fixation for electron microscopy. *J. exp. Med.* 1952: 95, 285.
- ROSHDY, M. A. R. F. FOELIX and R. C. AXTELL. 1972. The subgenus *Persicargas* (Ixodidea: Argasidae: *Argas*). 16. Fine Structure of Haller's Organ and associated tarsal setae of adult *A. (P.) arboreus* Kaiser, Hoogsstraal and Kohls. *J. Parasit.* 58: 805-816.
- SABATINI, D. D., K. G. BENSCH, R. J. BARNETT, 1963. Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell Biol.* 17: 19-58.
- THONNEY, F. 1980. Morphology and structure of presumed tarsal chemoreceptors of the first pair of legs of *Ixodes ricinus* L. (Acarina, Ixodidae, Prostriata). *Proc. Olfaction and Taste VII*, p. 191.
- THURM, U. 1964. Mechanoreceptors in the Cuticle of the Honey Bee: Fine Structure and Stimulus Mechanisms. *Science* 145: 1063-1065.
- WALADDE, S. M., E. D. KOKWARD and M. CHIMTAWI. 1981. A cold receptor on the tick, *Rhipicephalus appendiculatus*: Electrophysiological and ultrastructural observations. *Insect Sci. Applications* 1: 191-196.
- WALADDE, S. W. and M. J. RICE. 1977. The sensory nervous system of the adult cattle tick *Boophilus microplus* (Canestrini), Ixodidae. Part III. Ultrastructure and Electrophysiology of cheliceral receptors. *J. Aust. ent. Soc.* 16: 441-453.
-



# Diploures Campodéidés de Papouasie

par

**B. CONDÉ \***

Avec 4 figures

## ABSTRACT

**Diplura Campodeidae from Papua.** — 116 Campodeids, collected in Papua New Guinea, New Britain and New Ireland, comprise eight taxa, six of them being properly named and two others dubious. Two genera (*Papucampa*, *Leletocampa*) are new for science, as well as three species (*Campodea deharvengi*, *Papucampa coineae*, *Leletocampa marthaleri*).

*Lepidocampa*, with two subspecies (or morphs), is the commonest genus — 89,6% of the whole collection — and occurs from sea level to 4290 m. *Campodea (Indocampa) deharvengi* n. sp. and cf. *deharvengi* are very noticeable by the occurrence of glandular setae on the 1st urosternite of male, female and, for the first time, larva. *Papucampa coineae* n. sp., discovered ca 3700 m height, shares some characters with *Cocytocampa solomonis*. At last, *Leletocampa marthaleri* n. sp. is a true troglobiont, the first known from Oceania, exhibiting convergent adaptations with regard to cave dwelling species from other parts of the world.

Les 116 Campodéidés étudiés dans ce mémoire ont été récoltés en Nouvelle-Guinée-Papouasie (98), par L. Deharveng et, en Nouvelle-Bretagne (10) et Nouvelle-Irlande (8), par J. D. Bourne et M<sup>lle</sup> R. Emery, ces deux derniers collecteurs étant membres d'une expédition de la Société suisse de Spéléologie.

Il s'agit, à une exception près, d'endogés récoltés par triage sur entonnoir de Berlese ou par tamisage. Le genre *Lepidocampa* y est largement dominant, puisque 104 des 116 spécimens lui appartiennent<sup>1</sup>. Les 12 restants se répartissent entre les genres *Campodea* (8), *Cocytocampa* (2), *Papucampa* (1) et *Leletocampa* (1).

<sup>1</sup> C'est aussi un représentant de ce genre que WOMERSLEY (1945:228) a cité de Goodenough Island, New Guinea, sous *L. cf. weberi*.

\* Université de Nancy I, Zoologie approfondie, 34, rue Sainte-Catherine, F-54 Nancy, France.

Parmi les 8 formes présentes dans ce matériel 6, réparties entre 5 genres, ont pu être nommées spécifiquement, 3 d'entre elles étant des espèces inédites dont 2 appartiennent aux nouveaux genres *Papucampa* et *Leletocampa*.

Les deux formes les plus originales ont été rencontrées, l'une en altitude, vers 3700 m, en Papouasie (*Papucampa coineae* n. gen., n. sp.) et l'autre dans la partie profonde d'une grotte de Nouvelle-Irlande (*Leletocampa marthaleri* n. gen., n. sp.). Ce dernier est le seul Campodéidé connu d'Océanie qui présente des caractères morphologiques communs à de nombreux troglobies d'autres parties du monde.

### ***Lepidocampa weberi* s. lat. Oudemans, 1890**

#### NOUVELLE-GUINÉE-PAPOUASIE (L. Deharveng leg.)

Pap — 13. Environs de Port Moresby, Rauna Falls, au-dessus des chutes, banquettes sèches, brèches volcaniques, racines de graminées, 5.XI.78: 1 ♂ juv., 1 ♀ juv., 1 l.

Pap — 27. Savane un peu avant Varirata National Park, au sud de Port Moresby, humus sur sol humide, fond de ruisseau à sec, 7.XI.78: 1 ♀.

Pap — 34. Brown River, au nord de Port Moresby, forêt primitive humide, sur sol plat, litière, 7.XI.78: 2 ♂, 1 ♀, 3 l.

Pap — 36. Comme le précédent, litière près d'un arbre à contreforts: 1 ♂.

Pap — 51. Wau, collines au-dessus du Wau Ecology Institute, lieu très humide, bord de ruisseau, 1500 m, zone sans arbres, humus sous tronc très humide, 8.XI.78: 1 ♀, 1 l.

Pap — 52. Comme le précédent, mousses sur rocher très humide: 1 ♀.

Pap — 61. Sur le chemin, un peu plus bas que Pap — 51 et 52, 1350 m, litière au pied d'un rocher: 1 ♀, 4 l.

Pap — 63. Comme le précédent, litière d'humus sur banquette rocheuse: 1 ♂, 1 l.

Pap — 66. Comme le précédent, humus sous litière fraîche: 1 ♀, 1 l.

Pap — 70. Wau, route de Kaindi, sommet, 2400 m, humus sous litière: 2 ♂.

Pap — 75. Sur le chemin, un peu plus bas, 2100 m, mousses sur talus: 1 l.

Pap — 155. Mt Wilhelm, 4290 m, diaclase sombre et fraîche (un peu de neige), mousses rougeâtres sur rocher, 12.XI.78: 1 ♀.

Pap — 178. Chuave (Chimbu), Gomia - Cave, 22.XI.78: 1 l.

Pap — 185. De Laïa - Cave à Chuave, vers la rivière, litière sous caféiers, 25-26.XI.78: 1 ♀, 1 l.

Pap — 190. Lumbira - Cave: 2 ♀, 1 l.

Pap — 220. Wau, route de Kaindi, 2000 m, petite forêt de bambous, humus et sol, 29.XI.78: 1 l.

Pap — 229. Un peu plus bas, litière: 1 l.

Pap — 230. Humus sous la litière précédente: 3 ♂.

Pap — 231. Sol brûlé, 10 cm de profondeur: 1 ♂.

Pap — 234. Route de Bulolo à Wau, au-dessus de la route, sous *Araucaria hunsteinii*, humus, sol, 30.XI.78: 1 l.

Pap — 237. Ecorce d'*Araucaria hunsteinii*: 1 l.

Pap — 245. Humus et sol au pied d'un *A. h.*: 1 ♂.

Pap — 247. Litière: 2 ♀, 2 l.

Pap — 248. Litière épaisse de *Ficus*: 2 ♂, 2 ♀.

Pap — 249. Litière d'*Araucaria cunninghami*: 2 ♂, 2 ♂ juv.

Pap — 266. Wau, Bulldog road, 2600 m, litière 50% bambou, 1.XII.78: 1 l.

- Pap — 275. Comme le précédent, 2300 m, litière assez épaisse: 1 ♀ juv., 2 l.  
 Pap — 285. Wau, Kaindi, 2250 m, litière feuilles de 0 à 5 cm, 6.XII.78: 1 l.  
 Pap — 290. Comme le précédent, litière *Rhododendron* très épaisse: 1 ♀.  
 Pap — 317. Wau, tronc pourri de bananier, 15.XII.78: 1 ♀.  
 Pap — 318. Comme le précédent, humus et sol sous caféier: 3 ♂, 2 ♀.  
 Pap — 319. Comme le précédent, litière sous caféier: 2 ♂, 4 ♀, 2 ♀ juv., 5 l.

## NOUVELLE-BRETAGNE (J. D. Bourne leg.)

- NG — 32/79. Pomio, prélèvement de sol suspendu, 0 m, 10.VII.79: 1 ♀, 1 l.  
 NG — 35/79. Comme le précédent, sous troncs pourris: 1 ♀.  
 NG — 56/79. Karavat, sous des arbres pourris, 0 m, 18.VII.79: 3 ♀.  
 NG — 59/79. A 20 km de Karavat, tamisage de sol sous de vieilles souches, 300 m, 18.VII.79: 1 ♀.  
 NG — 61/79. Rabaul, tamisage de sol sous arbres morts, 100 m, 20.VII.79: 1 ♀.

## NOUVELLE-IRLANDE (J. D. Bourne leg.)

- NG — 72/79. Lelet Plateau, Limbin, tamisage de sol parmi des fougères, dans la jungle, 1100 m, 24.VII.79: 1 l.  
 NG — 99/79. Lelet Plateau, à 1 h 30 de marche de Limbin, le long d'un chemin, tamisage du sol de la jungle, 1200 m, 27.VII.79: 1 ♂ (incomplet), 1 ♀.

Au total 90 exemplaires (24 ♂ dont 3 juv., 34 ♀ dont 4 juv., 32 larves dont 1 larve I).

## DISCUSSION

Une forme nominale de cette espèce a été établie par SILVESTRI (1931) sur des spécimens du Japon (Kyoto), la diagnose originale due à OUDEMANS (1890) n'étant pas suffisamment précise<sup>1</sup>. SILVESTRI (1933) distingue en outre deux sous-espèces, *borneensis* de Sarawak (Bornéo) et *ceylonica* de Namunakuli (Sri Lanka), les différences les plus évidentes concernant les longueurs relatives des macrochètes médiaux antérieurs (*ma*) méso- et métanotaux, plus courts chez *borneensis*, plus longs chez *ceylonica*. Récemment enfin, BARETH & CONDÉ (1972) ont séparé une troisième sous-espèce, *lawrencei*, fondée sur les 35 mâles connus des îles Salomon chez lesquels les soies *C* du sternite VIII sont toutes parfaitement glabres, les 62 femelles correspondantes ne présentent aucune particularité permettant de les identifier.

Des 24 mâles énumérés ci-dessus, l'un est incomplet (NG — 99/79), un autre, très jeune, est dépourvu de soies *C* (Pap — 13), mais tous les autres possèdent 3 à 15 soies *C* fortement barbelées, ce qui les écarte formellement de la ssp. *lawrencei*, également présente dans le matériel étudié. Presque tous les spécimens ayant perdu leurs macrochètes thoraciques, le critère invoqué pour départager *borneensis* et *ceylonica* de la f. typ. est ici caduque; cependant, un exemplaire en bon état au moins (Pap — 318) est conforme à la f. typ.

<sup>1</sup> Elle est fondée sur 6 spécimens provenant de Sumatra (1), de Java (3), de Saleyer (1) et de Flores (1), sans désignation de type.

TABLEAU I

| Nombre<br>de<br>soies   | C    |    |    |    |    |    |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|-------------------------|------|----|----|----|----|----|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
|                         |      | 0  | 1  | 2  | 3  | 4  | 5 | 6 | 7 | 8 | 9  | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
| Nbre de cas             | ♂    | 1  | —  | —  | 1  | 1  | — | — | — | 1 | 1  | 4  | 2  | 5  | 4  | 2  | 1  | —  | —  | —  |
|                         | ♀    | —  | —  | —  | —  | 1  | — | 1 | 3 | — | 1  | 3  | 3  | 1  | 3  | 4  | 6  | 3  | 3  | 2  |
|                         | l.   | 21 | 2  | 1  | 2  | 4  | 1 |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|                         | l. I | 1  |    |    |    |    |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| Nbre maxi.<br>art. ant. | ♂    | 18 | 20 | —  | 22 |    |   |   |   |   | 24 | 25 | —  | 28 | —  | 31 | —  | —  | —  | —  |
|                         | ♀    | —  | —  | —  | —  |    |   |   |   |   | —  | 27 | 31 | —  | 27 | —  | 26 | 29 |    | 27 |
|                         | l.   | 22 | 22 | 21 | —  | 23 |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|                         | l. I | 18 |    |    |    |    |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |

Les femelles et les larves (66 exemplaires) ont été rassemblées sous *weberi* s. lat., car certaines doivent être les partenaires des mâles *lawrencei*, en particulier en Nouvelle-Bretagne où ces derniers seuls sont représentés (NG — 35/79, NG — 56/79). Les femelles ont 4 à 18 soies C, les larves 0 à 5. Le nombre de ces phanères, comme celui des articles antennaires, est *grosso modo* fonction de l'âge. Le tableau I résume les diverses données numériques.

### *Lepidocampa weberi lawrencei* Bareth et Condé, 1972

#### NOUVELLE-GUINÉE-PAPOUASIE (L. Deharveng leg.)

Pap — 34. 2 ♂ dont 1 juv., avec 2 ♂ *weberi* s. lat.

Pap — 52. 1 ♂

Pap — 61. 1 ♂.

Pap — 63. 1 ♂, avec 1 ♂ *weberi* s. lat.

Pap — 66. 1 ♂.

Pap — 186. De Laïa-Cave à Chuave, vers la rivière, humus sous litière sous caféiers, 25-26.XI.78: 1 ♂.

Pap — 275. 1 ♂.

Pap — 318. 1 ♂, avec 3 ♂ *weberi* s. lat.

Pap — 319. 3 ♂, avec 2 ♂ *weberi* s. lat.

#### NOUVELLE-BRETAGNE (J. D. Bourne leg.)

NG — 35/79. 1 ♂.

NG — 56/79. 1 ♂.

Au total 14 ♂, dont 7 coexistaient, dans 4 prélèvements, avec 8 ♂ *weberi* s. lat.

Ces spécimens ont 22 à 31 articles antennaires et 1 à 17 soies *C*, toutes glabres; je n'ai trouvé aucun type intermédiaire entre eux et les individus à soies *C* barbelées, groupés ici sous *weberi* s. lat. Alors que les mâles *lawrencei* sont seuls présents sur les Salomon (35 exemplaires), ils ne forment que le  $\frac{1}{3}$  de la population des mâles en Nouvelle-Guinée-Papouasie (12/35); leur appartiennent aussi les 2 seuls ♂ connus de Nouvelle-Bretagne. L'attribution des femelles et des larves qui, aux Salomon, était basée uniquement sur l'homogénéité des 35 mâles est ici impossible, au moins actuellement.

## DISCUSSION

Le concept de sous-espèce qui postule l'allopatricité et semblait justifié pour les populations homogènes et isolées des îles Salomon, doit être révisé ici, puisque 4 prélèvements ont fourni les deux types de mâles parfaitement individualisés. Il semble très hasardeux d'avancer que les deux types soient isolés, dans une même station, par leurs *preferenda* microclimatiques différents. On peut évidemment avancer l'hypothèse d'un dimorphisme du mâle qui comporterait deux morphes en Papouasie et l'une ou l'autre seulement ailleurs (morphe « *lawrencei* » aux Salomon, morphe « *weberi* » dans toutes les autres régions explorées)<sup>1</sup>.

### *Campodea (Indocampa) deharvengi* n. sp.

NOUVELLE-GUINÉE-PAPOUASIE (L. Deharveng leg.)

Pap — 201. Wau, route de Kaindi, fougère et tronc, 29.XI.78: 1 ♀ juv.

Pap — 203. Comme le précédent, humus entre racines d'arbres, 29.XI.78: 2 l.

Pap — 205. Comme le précédent, humus sous litière, 29.XI.78: 1 ♀ (paratype).

Pap — 230. Comme le précédent, humus sous litière, 29.XI.78: 1 ♂ (holotype).

LONGUEURS. — ♂ holotype: 2,09 mm; ♀ paratype: 2,63 mm; ♀ juv: 2,20 mm; larves: 1,45 et 1,56 mm.

TÉGUMENTS. — Epicuticule sans ornementation. Soies de revêtement glabres, régulièrement atténuées, leur calibre moyen légèrement supérieur à celui des sensilles sétiformes.

TÊTE. — Antennes brisées après le 14<sup>e</sup> et le 12<sup>e</sup> articles chez l'holotype; de 20 et 16 (régénérat typique) articles chez le paratype; de 16 et 16 articles chez la ♀ juv., et de 19 et 20 chez les larves. On peut donc admettre que les nombres moyens sont 19 ou 20 articles. Le sensille du III<sup>e</sup> article est postéro-sternal (entre *d* et *e*), claviforme. Le sensille latéro-externe du palpe labial et celui du palpe maxillaire sont en forme de massue coudée, un peu plus courts que le sensille antennaire (8/11). Palpe labial ovalaire, avec 7 (♀ para.), 6 (♂ holo.), 5 ou 6 (larve de 1,45 mm) poils banaux au bord antérieur et 77-84 (adultes) ou 30-31 (larve) phanères sensoriels (gustatifs).

Les 3 macrochètes du processus frontal sont faiblement barbelés à l'apex, l'antérieur un peu plus long que les postérieurs (41/35). Macrochètes de la ligne d'insertion des

<sup>1</sup> C'est l'interprétation déjà proposée par J. PAULT (1957:8), sous le nom de poecilogynie, pour expliquer les femelles pourvues de champs glandulaires décrites comme des espèces particulières (*Lepidocampa giffardii* Silv., *Campodea franzi* Cédé.).

antennes glabres ou à peine barbelés, de longueurs faiblement croissantes ( $a = 31$ ,  $i = 39$ ,  $p = 41$ ).

THORAX. — Les longueurs relatives des macrochètes tergaux sont les suivantes (holotype et, entre parenthèses, paratype):

|         | $ma/la$     | $lp/ma$     | $\frac{lp}{\Sigma p/N}$ | $\frac{lp \text{ II}}{lp \text{ III}}$ |
|---------|-------------|-------------|-------------------------|--|
| Th. I   | 1,17 (1,28) | 1,82 (1,74) | 2,14 (1,98)             |  |
| Th. II  | 0,74 (0,75) | 2,09 (1,86) | 2,42 (2,05)             |  |
| Th. III | —           | 1,39 (1,67) | 1,66 (1,91)             | 1,50 (1,11)                            |

Les macrochètes latéraux postérieurs portent des barbules peu nombreuses (4 à 6), mais assez longues et bien distinctes les unes des autres sur leur  $\frac{1}{2}$  ou leurs  $\frac{2}{3}$  distaux; les autres macrochètes n'ont qu'un petit nombre (2 à 4) de barbules subapicales ou sont simplement fourchus à l'apex (médiaux antérieurs du métanotum). Soies marginales glabres, sauf la plus latérale (et quelquefois la suivante), pourvue de rares denticules apicaux; en II et III, des sensilles sétiformes (respectivement 2 + 2 et 1 + 1), s'insèrent entre certaines soies, les formules étant les suivantes pour un demi-tergite gauche (holotype et paratype): 2 +  $s$  + 2 +  $s$  + 1, 1 +  $s$  + 3.

Trochanters sans sensilles: tibia III avec 1 macrochète fourchu vers le milieu du bord sternal; griffes coudées, avec 6 ou 7 stries transversales sur la région basilaire.

ABDOMEN. — Tergite VIII avec 2 + 2 macrochètes latéraux postérieurs légèrement inégaux (tergal: 89,5, sternal: 84), analogues à ceux des tergites thoraciques par la longueur et l'ornementation; tergite IX avec 4 + 4 (total).

Aux tergites I à VIII, les sensilles sétiformes submédians que j'ai décrits chez *C. (I.) sutteri* (1953: 116 et fig. 1, *D* et *F*, *s*) sont insérés, comme chez cette espèce, nettement en avant des soies marginales postérieures de I à VII et à leur niveau en VIII.

Valvule supra-anale avec une seule soie subapicale.

Sternite I avec 5 + 5 macrochètes bien différenciés (les médiaux postérieurs manquent) et un champ marginal de poils glandulaires  $g_1$ , présent chez tous les individus, sexués ou non. Ces phanères sont courts et larges à la base, de forme subconique, pourvus de volumineux réservoirs, souvent plus longs qu'eux: il y en a 14 sur 1 rang, avec une ébauche de 2<sup>e</sup> rangée au milieu, chez le ♂ holotype; au moins 54 sur 2 à 4 rangs chez la ♀ paratype; 30 sur 1 à 3 rangs chez la ♀ juv.; 22 sur 2 ou 3 rangs chez la larve de 1,56 mm et 18 sur 1 ou 2 rangs chez la larve de 1,45 mm. C'est donc le ♂ qui, de façon paradoxale, possède le plus petit nombre de phanères  $g_1$  (14), la densité de ces derniers augmentant progressivement de la plus jeune larve connue (18) à la femelle la plus âgée (54).

Les appendices, au contraire, présentent l'évolution habituelle des phanères  $a_2$  et de la forme générale, le nombre des phanères  $a_1$  étant ici constant (5). Les larves sont dépourvues d' $a_2$ , la ♀ juv. en a 6 ou 7, la ♀ ad. 8 et le ♂ 38 au moins. Chez ce dernier, les appendices sont élargis et ovalaires (forme de palette ou de raquette); chez tous les autres individus, ils sont subcylindriques.



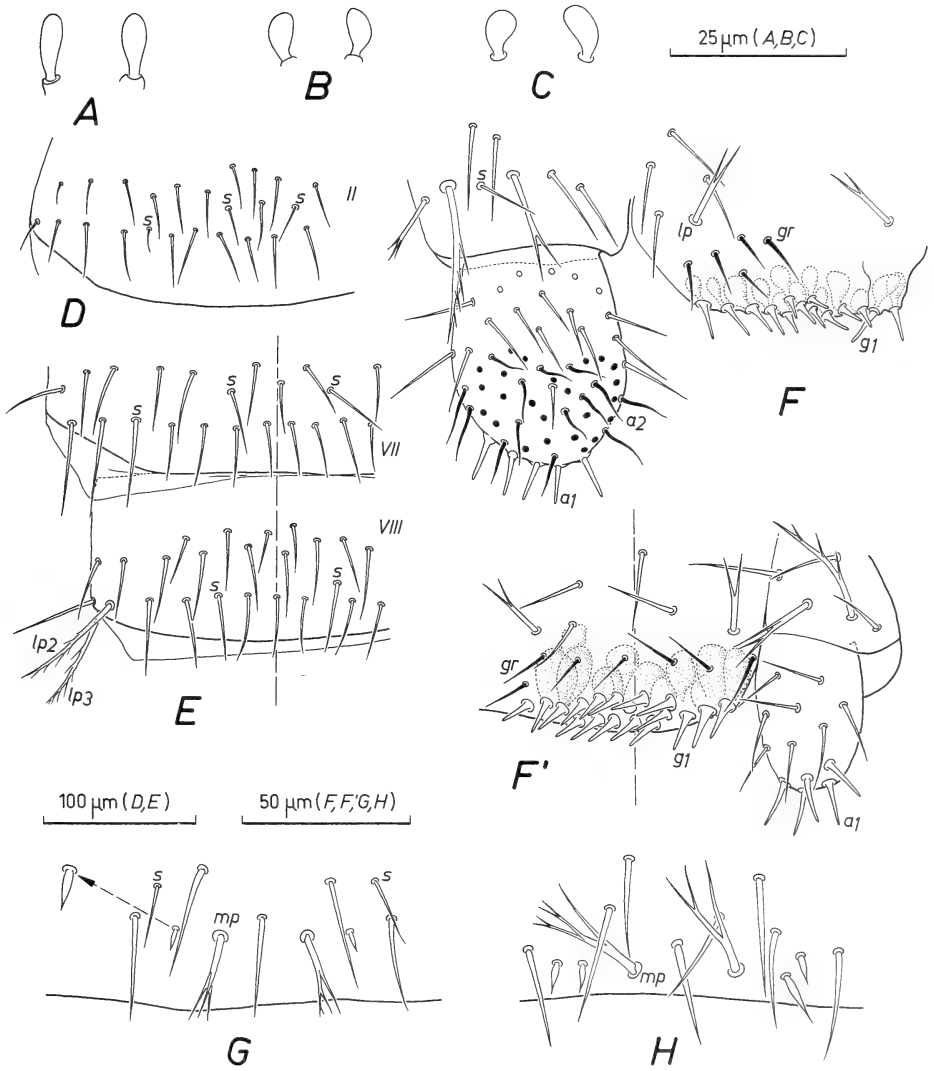


FIG. 1.

*Campodea (Indocampa) deharvengi* n. sp.

Holotype mâle. A. Sensilles du III<sup>e</sup> article des antennes droite et gauche. — B. Sensilles des palpes maxillaires droit et gauche. — C. Sensilles des palpes labiaux droit et gauche. — D. Urotergite II. — E. Urotergites VII et VIII. — F. Urosternite I. — G. Portion médiane du bord postérieur de l'urosternite VI.

Holotype Larve Paratype. Larve de 1,45 mm. F'. Urosternite I.

Paratype femelle. H. Portion médiane du bord postérieur de l'urosternite II avec subsistance d'un phanère conique de type larvaire.

$a_1, a_2$  = phanères glandulaires des appendices;  $g_1$  = phanères glandulaires de l'urosternite I;  $gr$  = poils grêles;  $lp$  = macrochète latéral postérieur;  $mp$  = macrochète médial postérieur;  $s$  = sensille sétiforme.

Sternites II à VII avec 4 + 4 macrochètes très différenciés. De part et d'autre des médiaux postérieurs, il existe 1 ou 2 courts phanères coniques, identiques à ceux que j'ai signalés chez mon *C. (I.) sutteri* (1953: 117), la ♀ adulte étant la mieux pourvue. Chez les larves, ces poils sont plus allongés que chez les individus sexués, sauf de rares exceptions chez ces derniers (subsistance accidentelle d'un phanère de type larvaire au sternite II de la femelle paratype).

| Sternites | ♀     | ♂     | ♀ juv. | I.    |
|-----------|-------|-------|--------|-------|
| II        | 2 + 2 | 1 + 2 | 2 + 1  | 1 + 1 |
| III       | 2 + 2 | 1 + 1 | 1 + 1  | 1 + 1 |
| IV        | 2 + 2 | 1 + 1 | 1 + 1  | 1 + 1 |
| V         | 2 + 1 | 1 + 1 | 1 + 1  | 1 + 1 |
| VI        | 1 + 2 | 1 + 1 | 1 + 1  | 1 + 1 |
| VII       | 1 + 1 | 1 + 1 | 1 + 1  | 1 + 1 |

Sternite VIII avec 1 + 1 macrochètes. Papille ♂ avec 12 soies à la rosette; papilles ♀ avec 3 + 3 poils sur le tubercule, 3 + 3 sur les volets de la ♀ juv. et 5 + 6 sur ceux de l'autre ♀.

Cerques absents.

AFFINITÉS. — *C. (I.) deharvengi* ressemble à *C. (I.) sutteri* Condé, 1953, de Sumba, par la présence de poils coniques sur les sternites II à VII, ces phanères faisant défaut chez toutes les autres espèces du sous-genre. Les différences sont toutefois assez nombreuses, les principales étant: le sensille antennaire postéro-sternal et plus claviforme, les griffes coudeés et surtout les phanères glandulaires à tous les stades sur la marge du sternite I. L'unique spécimen de *C. (I.) sutteri* est une ♀ juv. (3 phanères sur chaque volet) qui est donc parfaitement comparable à l'une des deux ♀ de *C. (I.) deharvengi*.

### **Campodea (Indocampa) cf. deharvengi n. sp.**

#### NOUVELLE-GUINÉE-PAPOUASIE

Pap — 290. Kaindi (Wau), litière *Rhododendron*, très épaisse, 2250 m, 6.XII.78 (L. Deharveng leg.): 1 l.

LONGUEUR. — 1,90 mm.

TÊTE. — Antennes incomplètes. Le sensille de l'article III, de même que ceux des palpes maxillaire et labial, comme chez *C. (I.) deharvengi*.

THORAX. — Macrochètes longs et grêles, à barbules peu nombreuses, comme chez *deharvengi*; les valeurs des rapports de longueurs des macrochètes se tiennent, en général, à l'extérieur des limites constatées chez *deharvengi* (ces dernières rappelées entre parenthèses), mais il faut tenir compte qu'il s'agit ici d'une larve.

|         | <i>ma/la</i>     | <i>lp/ma</i>     | $\frac{lpII}{lpIII}$ |
|---------|------------------|------------------|----------------------|
| Th. I   | 1,33 (1,17-1,28) | 1,44 (1,74-1,82) | 1,03 (1,11-1,50)     |
| Th. II  | 0,90 (0,74-0,75) | 1,64 (1,86-2,09) |                      |
| Th. III | —                | 1,55 (1,39-1,67) |                      |

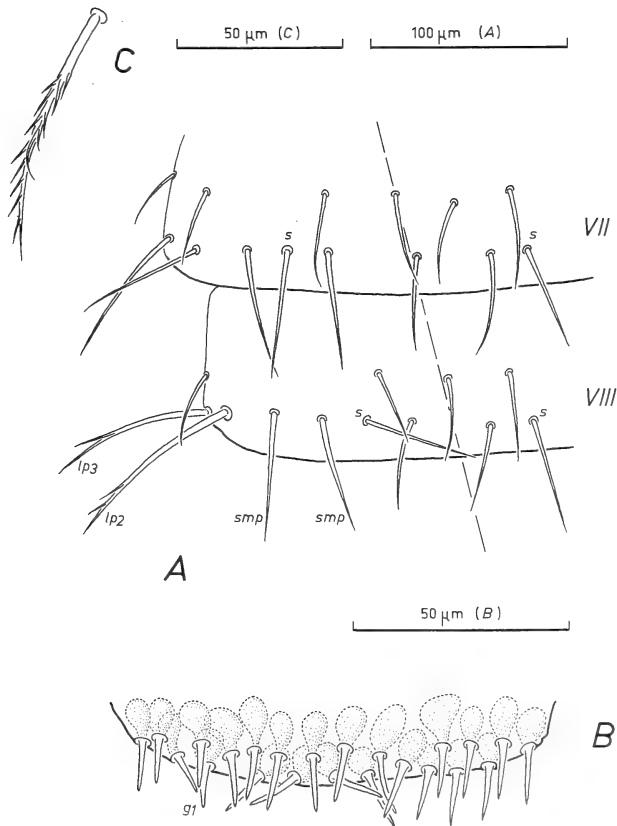


FIG. 2.

*Campodea (Indocampa) cf. deharvengi* n. sp.

Larve de 1,90 mm. A. Urotergites VII et VIII. B. Marge postérieure de l'urosternite I.

*Campodea (Indocampa)* sp.

Mâle juvénile. C. Macrochète latéral postérieur du mésonotum.

$g_1$  = phanères glandulaires de l'urosternite I; *lp* = macrochète latéral postérieur; *s* = setille sétiforme; *smp* = soie marginale postérieure.

ABDOMEN. — Aux tergites I à VII, les sensilles sétiformes submédiaux sont insérés sensiblement au même niveau que les soies marginales postérieures.

Marge du sternite I avec 23 phanères  $g_1$  à réservoirs volumineux, identiques à ceux de *deharvengi*, formant 1 à 2 rangs. Appendices avec 5 poils  $a_1$ . Sternites II à VII sans poils coniques. Ce dernier caractère, joint à la position des sensilles sétiformes des tergites I à VII, me fait écarter cet individu de la série des *C. (I.) deharvengi* typiques, de laquelle il se rapproche par les autres critères et en particulier par les phanères glandulaires du sternite I.

**Campodea (Indocampa) sp.**

NOUVELLE-IRLANDE

NG — 104/79. Kavieng, à 3 km env., tamisage de sol sous banyan, 0 m, 29.VII.79 (J. D. Bourne leg.): 1 ♂ juv., 1 ♂.

Spécimens en mauvais état, la ♀ surtout. Une antenne du ♂ compte 21 articles, avec un sensille assez volumineux, mais non claviforme, entre *d* et *e* (postéro-sternal). Le seul macrochète thoracique, présent et intact (le *lp* mésonotal droit), est long, avec de longues et nombreuses barbules (plus de 12) sur ses  $\frac{3}{4}$  distaux. Pas de sensille trochantérien. Griffes coudeées.

Sternite I sans poils glandulaires, ce qui, pour le ♂, peut être en relation avec le jeune âge. Pas de poils coniques aux sternites II à VII.

A défaut d'attribution spécifique, on peut affirmer que l'espèce est éloignée de *C. (I.) deharvengi*.

**Cocytocampa solomonis** Bareth et Condé, 1972, *stat. nov.*

(sub *Litocampa (Cocytocampa) solomonis*)

NOUVELLE-IRLANDE

NG — 121/79. Lelet Plateau, dans le sol, 1250 m, VIII.79 (M<sup>lle</sup> R. Emery leg.): 1 ♀.

NG — 122/79. Dalum, au bord d'une rivière, 0 m, VIII.79 (M<sup>lle</sup> R. Emery leg.): 1 ♀.

La plus jeune des deux ♀ (7 phanères à chaque volet de la papille, NG — 122/79) est la moins épilée et possède des antennes de 16 articles. Les longueurs relatives de certains macrochètes thoraciques sont un peu différentes de celles des types (îles Salomon); en particulier, les *lp* sont moins développés. Ces divergences ne sont cependant pas suffisantes pour justifier une quelconque séparation sur la base d'un unique individu (tableau II, dans lequel les valeurs les plus fréquemment observées chez les spécimens des Salomon sont placées entre parenthèses).

TABLEAU II

|         | <i>ma/la</i> | <i>lp/ma</i>    | <i>lpII/lpIII</i> |
|---------|--------------|-----------------|-------------------|
| Th. I   | 1,54 (1,3)   | 1,32 (1,8)      |                   |
| Th. II  | 0,96 (0,9)   | 1,38 (1,8 et 2) | 1,56 (1,4-1,8)    |
| Th. III | —            | 0,94 (1,3)      |                   |

La densité des poils coniques des urosternites correspond, *grosso modo*, aux âges respectifs des 2 ♀. Les ? signalent les sternites qui n'ont pu être correctement observés.

| Sternites                                   | II | III | IV | V   | VI | VII | Total |
|---|----|-----|----|-----|----|-----|-------|
| NG — 122/79 (7 phanères par volet génital): | 6  | 13  | 13 | 12? | 13 | 10  | 67    |
| NG — 121/79 (9 phanères par volet génital): | 9  | 5?  | 5  | 16  | 20 | 17  | 72    |

L'espèce est très répandue sur les Salomon où elle représente 73% des récoltes étudiées (BARETH & CONDÉ, *loc. cit.*: 255).

*Cocytocampa* semble devoir être séparé de *Litocampa*, genre très artificiel (CONDÉ & BARETH, *loc. cit.*: 236). Ses trois espèces forment, au contraire, un ensemble homogène méritant, soit le statut générique que nous lui accordons provisoirement, soit la réunion à des formes réellement apparentées, comme le groupe des *Indocampa* (actuel sous-genre de *Campodea*).

#### **Papucampa**<sup>1</sup> n. gen.

Les caractères du genre sont ceux de la seule espèce connue. On retiendra en particulier la simplification de la chétotaxie tergale, combinée à la forme des soies de revêtement et aux caractères du télotarse et des griffes.

Espèce type: *Papucampa coineae* n. sp.

#### **Papucampa coineae**<sup>2</sup> n. sp.

##### PAPOUASIE-NOUVELLE-GUINÉE

Pap — 81. Mont Wilhelm, près des huttes, 3700 m, lavage de sol en zone découverte, 12.XI.78 (L. Deharveng leg.): 1 ♂ (holotype).

LONGUEUR. — 2,20 mm, sans les cerques qui manquent.

TÉGUMENTS. — Epicuticule sans ornementation. Soies de revêtement de la face tergale courtes, épaisses, non atténuées, se terminant en un groupe de denticules fins et serrés, dans le prolongement de l'axe du phanère. Les soies marginales et les macrochètes sont du même style. Sensilles sétiformes courts, mais d'aspect habituel et donc excessivement distincts des autres phanères.

TÊTE. — Antennes brisées après le 4<sup>e</sup> et le 9<sup>e</sup> articles. Le sensille du III<sup>e</sup> article est postéro-sternal (entre *d* et *e*), subcylindrique, légèrement arqué et atténué (bananiforme). Le sensille latéro-externe du palpe labial est volumineux, bananiforme et coudé à angle droit; celui du palpe maxillaire lui ressemble en moins fortement coudé. L'un et l'autre sont flanqués d'une paire de courts phanères renflés à l'apex, déjà décrits chez *Cocytocampa solomonis* (239 et fig. 1, *D*). Un phanère semblable sur l'admen-

<sup>1</sup> De Papua (Papouasie), genre grammatical féminin.

<sup>2</sup> A Mademoiselle Paulette COINE, technicienne principale à l'Université de Nancy I, ma collaboratrice de vingt années dans le tri, le montage des micro-Arthropodes et la préparation des manuscrits.

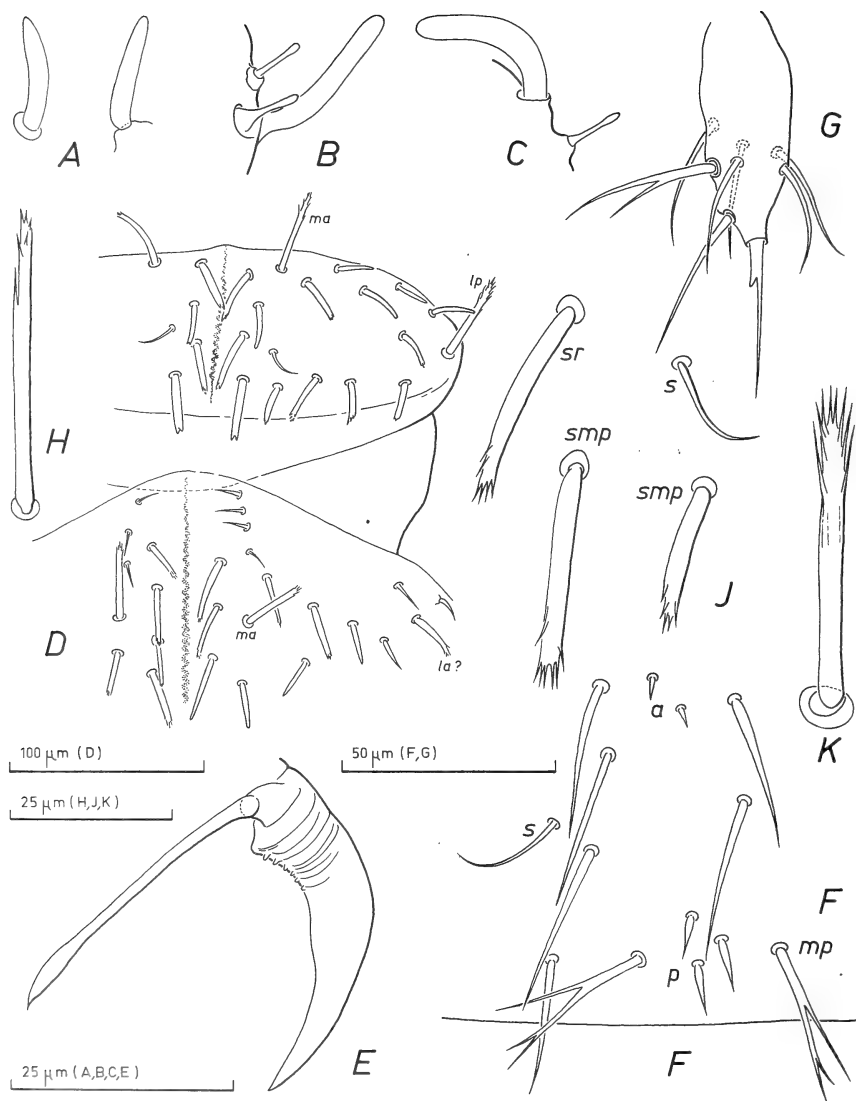


FIG. 3.

*Papucampa coineae* n. gen., n. sp.

Holotype mâle. *A*. Sensilles du III<sup>e</sup> article des antennes gauche et droite. — *B*. Sensille du palpe maxillaire gauche, avec une paire de courts phanères renflés. — *C*. Sensille du palpe labial gauche, avec un court phanère renflé. — *D*. Pro- et portion antérieure du mésonotum. — *E*. Griffes antérieures de la patte II gauche, face antérieure. — *F*. Portion médiane de l'urosternite II. — *G*. Style VI droit. — *H*. Macrochète médial antérieur du pronotum. — *J*. Phanères du pronotum. — *K*. Macrochète latéral postérieur du pronotum.

*a* = groupe antérieur de phanères coniques; *la?* = macrochète latéral antérieur possible; *lp* = macrochète latéral postérieur; *ma* = macrochète médial antérieur; *mp* = macrochète médial postérieur; *p* = groupe postérieur de phanères coniques; *s* = sensille sétiforme; *smp* = soie marginale postérieure; *sr* = soie de revêtement.

tum, un peu en avant du palpe labial. Ce dernier, légèrement ovalaire, ne porte que 6 ou 7 poils banaux le long de son bord antérieur, tout le reste étant recouvert de poils sensoriels (gustatifs) un peu plus courts et moins effilés à l'apex, au nombre de 37 ou 38.

Les 2 macrochètes postérieurs du processus frontal (l'antérieur est arraché) sont un peu plus longs (48) et plus atténués que les autres phanères de la capsule céphalique. Les macrochètes bordant la ligne d'insertion des antennes sont un peu plus longs que les soies de revêtement voisines ( $a=39$ ,  $i=35$ ,  $p=38$ ), mais de forme identique.

THORAX. — Le pronotum ne possède que 2 paires de macrochètes ( $ma$ ,  $lp$ ), le méso- et le métanotum n'en ayant chacun qu'une seule sûre ( $ma$ )<sup>1</sup>. Les  $lp$  sont les plus longs (53), suivis par les  $ma$  I, II et III (respectivement 48,5-42-36). Dans ces conditions, le calcul des rapports est inutile. Tous ces macrochètes ont une morphologie comparable à celle des soies de revêtement, l'extrémité apicale étant plus ou moins entaillée; les plus développés (pronotum) ont en outre quelques barbules subterminales, l'ensemble évoquant l'extrémité d'un épi.

Pattes métathoraciques dépassant un peu le bord postérieur du tergite V. Pas de sensille trochantérien. Macrochètes marginaux antérieurs du fémur glabres; un macrochète tibial brièvement fourchu; soies sternales du tarse toutes glabres; griffes semblables entre elles, coudées, ne présentant pas de crêtes latérales, mais dont la région basilaire montre 6 à 10 stries transversales saillantes; processus télotarsaux sétiformes, glabres, élargis sur leur  $\frac{1}{4}$  apical.

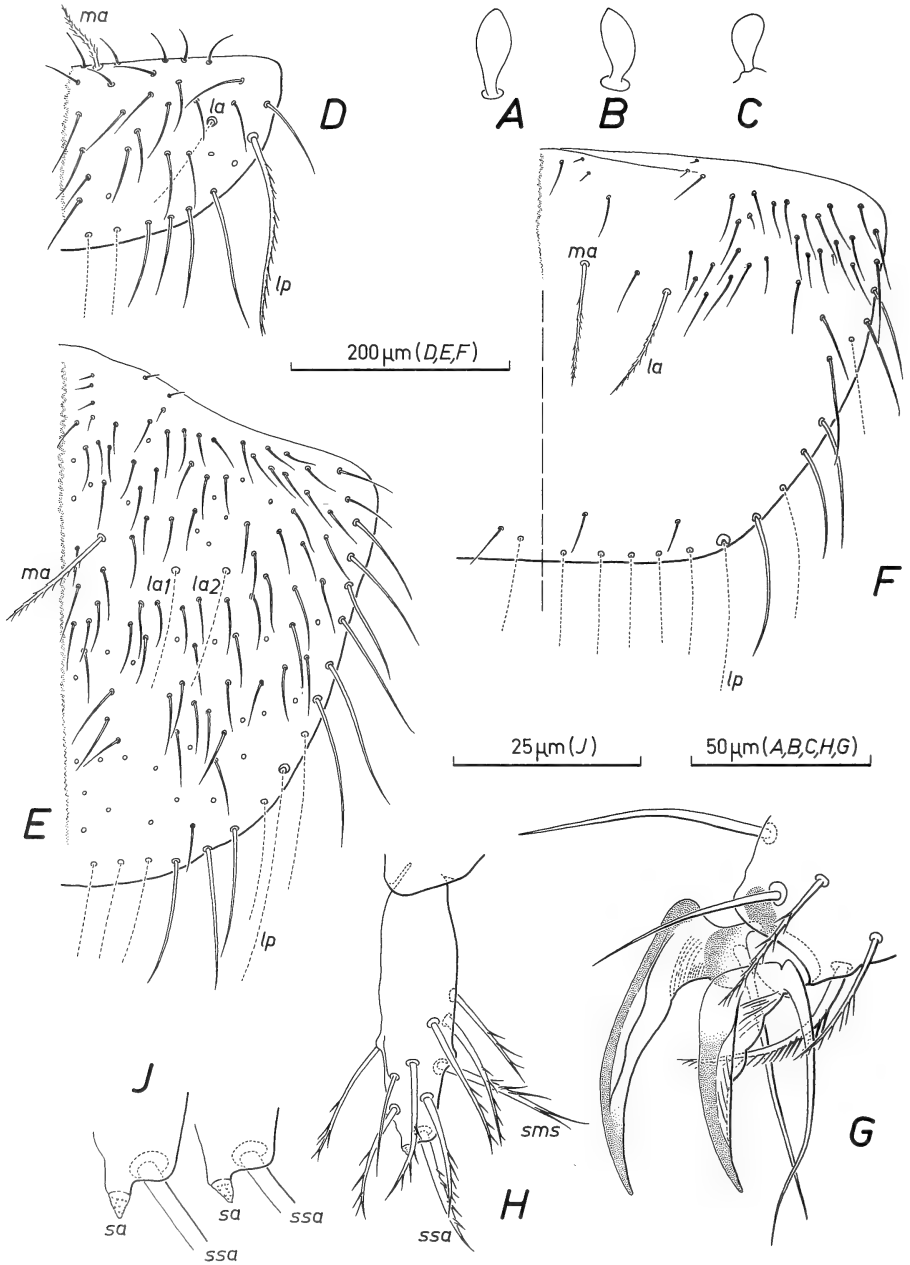
ABDOMEN. — Le tergite VIII porte une seule paire de macrochètes grêles, simplement fourchus (latéraux postérieurs), environ 1 fois  $\frac{1}{2}$  aussi longs que leurs homologues du pronotum (80/53). Segment IX avec 3 + 3 macrochètes (total) semblables à ceux du tergite VIII. Valvule supra-anale avec 1 soie subapicale.

Sternite I avec 5 + 5 macrochètes très nets (les médiaux postérieurs manquent), sans champ glandulaire marginal. Appendices tronconiques, avec 7 poils  $a_1$  apicaux et le même nombre de  $a_2$  vers le milieu de l'organe, parmi les soies ordinaires qui sont glabres comme eux, mais plus longues et plus raides.

Sternites II à VII avec 4 + 4 macrochètes. Sur la région médiane, on rencontre un petit nombre de poils coniques insérés, les uns vers le bord antérieur, les autres près du bord postérieur (entre les embases des macrochètes médiaux postérieurs); les poils antérieurs ( $a$ ) sont plus courts de moitié environ que les postérieurs ( $p$ ), moins nombreux et absents au sternite IV:

| Sternites | $a$ | $p$ |
|-----------|-----|-----|
| II-III    | 2   | 3   |
| IV        | 0   | 2   |
| V         | 1   | 3   |
| VI        | 2   | 2   |
| VII       | 1   | 3   |

<sup>1</sup> Sur le mésonotum, on distingue une paire de phanères semblables aux soies de revêtement voisines, mais d'un calibre un peu plus fort et pourvus d'une embase plus grande; leur longueur est égale au  $\frac{3}{4}$  de celle des  $ma$  (31, 5/42) et au  $\frac{1}{3}$  environ de la distance séparant leur embase de celle des  $ma$  (31, 5/93,5); par leur position, ils correspondent sensiblement à des  $la$  et il est possible qu'ils représentent une rudimentation de ces macrochètes (submacrochètes).





Soie apicale des styles avec une seule dent basilaire, émoussée et située assez haut sur la tige; soie subapicale glabre; soie moyenne sternale bifurquée.

Sternite VIII avec 1 + 1 macrochètes; rosette de 13 soies entourant le gonopore. Cerques absents.

**Leletocampa**<sup>1</sup> n. gen.

Les caractères du genre sont ceux de la seule espèce connue. On retiendra en particulier la duplication des macrochètes latéraux antérieurs au mésonotum et la présence d'une paire de ces phanères au métanotum, la chétotaxie tergale du thorax et de l'abdomen étant pour le reste conforme à celle du sous-genre *Indocampa*. L'allongement des appendices et le grand développement des griffes sont communs aux troglobies, à quelque lignée qu'ils appartiennent. En revanche, la rudimentation de la soie apicale des styles était encore inconnue chez un Campodéidé.

Espèce-type: *Leletocampa marthaleri* n. sp.

**Leletocampa marthaleri**<sup>2</sup> n. sp.

NOUVELLE-IRLANDE

NG — 124/79. Lelet Plateau, grotte Lamerigamas, 1260 m, faune de la partie profonde, VIII. 79 (M<sup>lle</sup> R. Emery leg.): 1 ♂ (holotype).

LONGUEUR. — 3,55 mm, sans les cerques qui manquent.

TÉGUMENTS. — Epicuticule sans ornementation. Soies de revêtement de la face tergale grêles et délicatement barbelées au moins sur leur moitié distale.

TÊTE. — Antenne gauche de 33 articles. Le sensille du III<sup>e</sup> article est postéro-sternal (entre *d* et *e*), volumineux (28) et nettement claviforme; l'organe cupuliforme de l'article apical renferme 10 sensilles de forme assez complexe. L'article apical étant environ 3 fois  $\frac{1}{2}$  aussi long que le précédent (68/19) et présentant une constriction vers son  $\frac{1}{3}$  distal, il est possible qu'il s'agisse d'un régénérat.

Sensille latéro-externe du palpe labial fortement claviforme, plus court que celui de l'antenne (19/28); celui du palpe maxillaire est de taille intermédiaire (25) et de même forme que celui de l'antenne. Palpe labial ovalaire portant 10 poils banaux le long de son bord antérieur et 55-57 poils sensoriels (gustatifs).

<sup>1</sup> De Lelet Plateau, genre grammatical féminin.

<sup>2</sup> A Monsieur René Marthaler qui trouva la mort au cours de l'expédition de la Société suisse de Spéléologie, à laquelle nous devons la découverte de cette espèce.

FIG. 4.

*Leletocampa marthaleri* n. gen., n. sp.

Holotype mâle. *A.* Sensille du III<sup>e</sup> article de l'antenne gauche. — *B.* Sensille du palpe maxillaire droit. — *C.* Sensille du palpe labial gauche. — *D.* Pronotum. — *E.* Mésonotum (soies de revêtement arrachées représentées par leurs embases). — *F.* Métanotum (soies de revêtement arrachées non représentées). — *G.* Extrémité distale du tarse III droit et télotarse, face antérieure. — *H.* Style III droit. — *J.* Apex des styles V (à gauche) et IV droits: rudimentation de la soie apicale. *la* = macrochète latéral antérieur; *lp* = macrochète latéral postérieur; *ma* = macrochète médial antérieur; *sa* = soie apicale; *sms* = soie moyenne sternale; *ssa* = soie subapicale.

Processus frontal peu développé, son macrochète antérieur, barbelé sur sa moitié distale, presque 2 fois plus court que les deux postérieurs (50/95), barbelés sur leurs  $\frac{3}{4}$  distaux. Les macrochètes bordant la ligne d'insertion des antennes ressemblent aux précédents et sont de longueurs très légèrement croissantes de *a* à *p* (92,5-95,5-98), les phanères *x* étant plus courts (81).

THORAX. — La formule thoracique est la suivante:

|         | <i>ma</i> | <i>la</i>   | <i>lp</i> |
|---------|-----------|---|-----------|
| Th. I   | 1 + 1     | 1 + 1   | 1 + 1     |
| Th. II  | 1 + 1     | 2 + 2 ( <i>la</i> <sub>1</sub> , <i>la</i> <sub>2</sub> ) | 1 + 1     |
| Th. III | 1 + 1     | 1 + 1   | 1 + 1     |

Il ne subsiste que 10 des 20 macrochètes: 5 au pronotum, 3 au mésonotum (*ma*, *la*<sub>1</sub>) et 2 au métanotum (*ma*, *la*). En I, le *lp* droit est le plus long macrochète thoracique (205); le *la* gauche (non-plan) atteint environ 120 et les *ma* ne sont pas mesurables. En II, les *ma* sont un peu plus courts que le *la*<sub>1</sub> (135/144). En III, *ma* et *la* sont égaux (126).

Soies marginales longues, grêles et toutes barbelées, au nombre de 7 + 7 en I et II, de 6 + 6 en III; en I  $\frac{lp}{\sum p/N} = 1,70$ .

Les pattes métathoraciques atteignent l'extrémité de l'abdomen (celui-ci étant en extension moyenne). Pas de sensille trochantérien; la face externe de cet article est très densément pileuse. Fémurs sans macrochète tergal. Tibia III droit avec 2 macrochètes sternaux presque équidistants; le tibia gauche est atypique, dépourvu de macrochètes, mais portant 2 calcars surnuméraires situés face sternale, au-dessus des calcars apicaux habituels; tibias I et II avec un seul macrochète, correspondant au plus distal du tibia III droit. Soies tarsales barbelées comme celles des tergites, à l'exception de 4 longs phanères subapicaux dorsaux (2 dorso-antérieurs et 2 dorso-postérieurs) qui sont glabres; soies des rangées sternales barbelées, au moins sur leur portion proximale, celles de la paire subapicale étant barbelées sur toute leur longueur.

Griffes faiblement inégales (87/95 en III), le talon de la postérieure étant toutefois mieux marqué; les crêtes latérales sont très facilement lisibles, avec une striation oblique à peine indiquée; processus télotarsaux sétiformes, glabres.

ABDOMEN. — Les macrochètes ne débutent qu'au tergite VIII qui en possède 3 paires très différenciées. Sur la moitié droite seulement du tergite VII, une soie marginale latérale, plus volumineuse que les autres, simule un macrochète faible; il n'est pas pris en compte, en raison de son asymétrie et de sa morphologie de type intermédiaire. Segment IX avec 5 + 5 macrochètes (total), semblables à ceux du tergite VIII. Valvule supra-anale avec 2 + 1 + 2 soies faiblement barbelées.

Sternite I avec 6 + 6 macrochètes (les médiaux postérieurs présents), sans champ glandulaire marginal. Appendices subcylindriques, avec 23 ou 24 *a*<sub>1</sub> apicaux, mais aucun *a*<sub>2</sub>; toutes les soies de revêtement étant barbelées, aucune confusion n'est possible.

Sternites II à VII avec 4 + 4 macrochètes. Soie apicale des styles réduite à un cône dont la surface est irrégulière et la coloration très légèrement ambrée par rapport à la cuticule de l'appendice; soie subapicale barbelée; soie moyenne sternale fourchue avec 2 ou 3 barbules en deçà de la bifurcation et une au-delà.

Sternite VIII avec 1 + 1 macrochètes; soies de la rosette au nombre d'une douzaine (orientation défectueuse).

Cerques absents.

### CONCLUSION

Le peuplement de la Nouvelle-Guinée-Papouasie et des îles voisines ne peut être comparé utilement qu'à celui des îles Salomon, de l'Australie et de la Nouvelle-Calédonie, seuls territoires océaniques où la faune des Campodéidés ait été quelque peu étudiée.

L'abondance des représentants du genre *Lepidocampa* (89,6% des récoltes) qui ont été rencontrés depuis le niveau de la mer jusqu'à 4290 m, n'est en commun qu'avec les Salomon, car ce genre pantropical est encore inconnu en Australie — bien que sa présence au Queensland soit à peu près certaine — et j'ai été surpris de ne pas le rencontrer en Nouvelle-Calédonie. En Nouvelle-Guinée, les ♂ de la forme *lawrencei*, seuls présents aux Salomon, cohabitent quelquefois avec des ♂ typiques (forme *weberi* s. lat.), mais se trouvent en minorité (12/23); en Nouvelle-Bretagne, les deux seuls ♂ connus appartiennent au type *lawrencei*; l'unique ♂ de Nouvelle-Irlande étant incomplet est rangé, faute de mieux, avec les *weberi* s. lat.

La présence, en Nouvelle-Irlande, de *Cocytocampa solomonis*, l'espèce dominante des Salomon (73,3% des récoltes), constitue le second point de ressemblance, la pauvreté des récoltes sur cette île ne permettant pas de comparaison statistique.

Les autres espèces sont soit des *Indocampa* (sous-genre oriental de *Campodea*), soit des formes qui, de même que *Cocytocampa*, paraissent en être issues par spécialisation de la chétotaxie thoracique (réduction du nombre des macrochètes chez *Papucampa*, augmentation chez *Leletocampa*) et éventuellement des griffes (*Leletocampa*), l'abdomen étant privé de macrochètes aux 7 premiers tergites.

*Papucampa* possède des poils coniques sternaux, en partage avec l'une des 3 espèces de *Cocytocampa* (*solomonis*) et 2 des 10 espèces d'*Indocampa* (*sutteri*, *deharvengi*). Les soies de revêtement, courtes et épaisses, ainsi que le pronotum dépourvu de *la*, rappellent *Campodea pagei* Silv., curieuse espèce de Chine méridionale (Kwangtung) qui ressemble à un *Paurocampa* (CONDÉ 1956: 39) par le méso- et le métanotum<sup>1</sup>.

*Leletocampa* est un extraordinaire troglobie que j'avais reconnu comme tel avant de savoir qu'il avait été pris dans la partie profonde d'une grotte. Ses caractères convergents avec des troglobies d'autres lignées (augmentation du nombre des macrochètes méso- et métanotaux, crêtes latérales développées et ornementées, jointes à l'allongement des appendices) méritent d'être soulignés.

Parmi les *Indocampa*, enfin, *C. (I.) deharvengi* est remarquable par les phanères glandulaires du sternite I rencontrés, pour la première fois, à tous les stades.

### BIBLIOGRAPHIE

- BARETH, C. et B. CONDÉ. 1972. Diploures Campodéidés des Îles Salomon. *Revue Ecol. Biol. Sol* 9 (2): 235-256.
- CONDÉ, B. 1953. Campodeidae (Entotrophi) de Sumba. *Verh. naturf. Ges. Basel* 64 (1): 115-117.
- 1956. Matériaux pour une monographie des Diploures Campodéidés. *Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris* (A) 12: 202 pp. (1955).

<sup>1</sup> PAULT (1957:25) place *C. pagei* dans le sous-genre *Paurocampa*, malgré l'absence de la pronotaux qui correspondrait plutôt à son nouveau genre *Ombrocampa* (*loc. cit.*: 39).

- OUDEMANS, J. T. 1890. *Apterygota* des Indischen Archipels, in M. Weber: *Zool. Erg. niederl. Ost-Indien*: 73-92, Leiden.
- PACLT, J. 1957. Diplura, in P. WYTSMAN: *Genera Insectorum*, 212 E, 123 pp., Grainhem.
- SILVESTRI, F. 1931. Campodeidae (Insecta Thysanura) dell'Estremo Oriente. *Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici* 25: 286-320.
- 1933. First Contribution to the knowledge of the Indo-Malayan Campodeidae (Thysanura-Entotropha). *Rec. Indian. Mus.* 35: 379-392.
- WOMERSLEY, H. New species of Diplura (Insecta Apterygota) from Australia and New Guinea. *Trans. R. Soc. S. Austr.* 69 (2): 223-228.
-

# Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia)<sup>1</sup>

par

Jean-Daniel GRAF \*

Avec 6 figures et 17 tableaux

## ABSTRACT

**Biochemical genetics, zoogeography and taxonomy in the family Arvicolidae (Mammalia, Rodentia).** — We have examined genetic variation at 19 to 25 loci coding for enzymes and nonenzymatic proteins in 60 populations belonging to 24 species (8 genera) of the family Arvicolidae. The purpose of this study was to estimate the level of genetic differentiation associated with various stages of evolutionary divergence.

1. Intraspecific variation was studied in four species: *Microtus arvalis*, *Microtus multiplex*, *Chionomys nivalis* and *Arvicola terrestris*. The genetic distance (calculated according to Nei's formula) between different populations of the same subspecies ranges from 0,00 to 0,08, with a mean of 0,013, whereas between subspecies it ranges from 0,01 to 0,18 (mean: 0,064). The geographic isolation of populations is generally accompanied by an increase of the amount of genetic differentiation.

2. For intrageneric comparisons (within the genera *Microtus*, *Arvicola* and *Clethrionomys*), interspecific coefficients of genetic distance range from 0,03 to 0,64 ( $\bar{D}$  0,267). Mean genetic distance between genera of the same tribe is 0,601. It is 0,751 for comparisons between different tribes.

3. The genetic distances associated with the various taxonomic categories, in the family Arvicolidae, are quite low in comparison with the values found in other classes (insects, fishes, amphibians). On the other hand, they are quite close to the values found for other rodents (*Peromyscus*, *Thomomys*, *Spalax*).

<sup>1</sup> Travail de thèse à l'Université de Lausanne. Le texte original peut être obtenu au Service des thèses de la Bibliothèque cantonale et universitaire, Place de la Riponne, CH-1005 Lausanne. Ce travail a bénéficié du subside 3.644-0.75 du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

\* Institut de zoologie et d'écologie animale de l'Université de Lausanne, Place du Tunnel 19, CH-1005 Lausanne, Suisse.

The Arvicolidae seem to be characterized by a relatively rapid morphological and chromosomal evolution as compared to their molecular evolution.

4. The genetic distances between the 24 species compared were used to construct a dendrogram. This classification is, as a whole, in good agreement with the systematic relationships within the family.

## TABLE DES MATIÈRES

|  |     |
|--|-----|
| INTRODUCTION . . . . .   | 751 |
| MATÉRIEL ET MÉTHODES . . . . .   | 752 |
| RÉSULTATS ET DISCUSSION . . . . .                                      | 756 |
| 1. VARIATIONS INTRASPÉCIFIQUES . . . . .                               | 756 |
| 1.1. <i>Microtus arvalis</i> . . . . .                                 | 756 |
| 1.2. <i>Microtus (Pitymys) multiplex</i> . . . . .                     | 759 |
| 1.3. <i>Chionomys nivalis</i> . . . . .                                | 760 |
| 1.4. <i>Arvicola terrestris</i> . . . . .                              | 764 |
| 1.5. Autres espèces . . . . .  | 768 |
| 1.5.1. <i>Microtus agrestis</i>  |     |
| 1.5.2. <i>Microtus mariae</i>  |     |
| 1.5.3. <i>Arvicola sapidus</i>   |     |
| 1.6. Synthèse . . . . .  | 770 |
| 1.6.1. Variabilité génétique   |     |
| 1.6.2. Variations intraspécifiques et zoogéographie                    |     |
| 2. VARIATIONS INTERSPÉCIFIQUES . . . . .                               | 774 |
| 2.1. Variations intragénériques . . . . .                              | 774 |
| 2.1.1. <i>Microtus</i>   |     |
| 2.1.2. <i>Arvicola</i>   |     |
| 2.1.3. <i>Clethrionomys</i>  |     |
| 2.2. Variations intergénériques . . . . .                              | 777 |
| 2.2.1. Tribu des Microtini   |     |
| 2.2.2. Tribu des Lemmini   |     |
| 2.2.3. Comparaisons entre genres et entre tribus                       |     |
| 3. TAXONOMIE . . . . .   | 778 |
| 3.1. Différenciation génétique entre populations locales . . . . .     | 778 |
| 3.2. Différenciation génétique entre sous-espèces . . . . .            | 778 |
| 3.2.1. Sous-espèces morphologiques                                     |     |
| 3.2.2. Formes chromosomiques   |     |
| 3.3. Différenciation génétique entre espèces d'un même genre . . . . . | 781 |
| 3.4. Différenciation génétique entre genres et entre tribus . . . . .  | 782 |
| 3.5. Synthèse . . . . .  | 782 |
| REMERCIEMENTS . . . . .  | 783 |
| RÉSUMÉ . . . . .   | 784 |
| BIBLIOGRAPHIE . . . . .  | 784 |

## INTRODUCTION

L'évolution, à son niveau élémentaire, peut être définie comme une transformation graduelle de la composition génétique des populations. Une des étapes fondamentales de ce processus est la spéciation, qui érige des barrières d'isolement reproductif entre des populations ayant partagé un même pool génétique, les transformant en unités évolutives indépendantes. Ces nouvelles unités, ou espèces, continueront de diverger génétiquement les unes des autres en proportion des mutations différentes qu'elles incorporeront dans leurs pools génétiques respectifs.

L'avènement de la génétique biochimique, et en particulier le développement de la technique d'électrophorèse des protéines, ont permis de quantifier la variabilité génétique entre les populations et à l'intérieur de celles-ci (LEWONTIN & HUBBY 1966). L'étude du processus de spéciation était ainsi plus directement accessible à la génétique des populations. Les premiers travaux portant sur des populations naturelles ont révélé un degré de polymorphisme bien supérieur à ce que l'on attendait (LEWONTIN & HUBBY 1966). Ils ont aussi montré que le degré de différenciation génétique entre des espèces proches (HUBBY & THROCKMORTON 1968) ou entre des sous-espèces (SELANDER *et al.* 1969) était appréciable, voire très élevé. Il est alors apparu assez clairement que la spéciation, génétiquement parlant, résultait de la transformation du polymorphisme existant à l'intérieur des populations en variation entre populations (LEWONTIN 1967). Cette continuité de la variation, de la population à l'espèce, a été démontrée par AYALA *et al.* (1974) dans le genre *Drosophila*. S'appuyant sur l'analyse de la composition génétique d'un grand nombre de populations appartenant à plusieurs espèces, semi-espèces et sous-espèces du groupe *Drosophila willistoni*, AYALA propose un « paradigme de la spéciation » qui se révèle être conforme au modèle géographique de MAYR (1963). Ce paradigme décrit cinq degrés successifs de divergence évolutive. Le premier degré, celui des populations locales d'un même taxon, est caractérisé par une différenciation génétique quasi nulle. Le deuxième niveau correspond à des populations allopatriques qui, du fait d'un isolement géographique prolongé, ont divergé génétiquement au point de présenter les premiers signes d'un isolement reproductif; c'est le stade de la sous-espèce. Vient ensuite le stade de la semi-espèce, caractérisé par le développement d'un isolement sexuel (mécanismes prézygotiques) et la possibilité d'une coexistence sympatrique. Le quatrième niveau correspond à la notion d'espèces jumelles: en dépit d'une grande ressemblance morphologique, la différenciation génétique est importante, et l'isolement reproductif est total. Le cinquième degré est marqué par l'acquisition de différences morphologiques. La spéciation étant achevée, les espèces pourront continuer de diverger génétiquement.

Les travaux de HEDGECOCK & AYALA (1974), AVISE & SMITH (1977) et ZIMMERMAN *et al.* (1978) ont montré que ce modèle était applicable à des représentants de classes très différentes (Amphibiens, Poissons et Mammifères). De plus, ils ont révélé, à l'intérieur de chacun des groupes systématiques étudiés, une bonne corrélation entre le niveau taxonomique et la « distance génétique » séparant deux populations, et ceci pour des comparaisons intraspécifiques, interspécifiques et intergénériques. Ainsi, les classifications basées sur les seuls caractères biochimiques concordent relativement bien avec les vues des systématiciens, au point que la technique d'électrophorèse des protéines peut être considérée comme complémentaire aux méthodes classiques de la taxonomie et de la systématique.

La famille des Arvicolidae est un groupe de Rongeurs d'origine récente. Au cours du Pléistocène, ses représentants ont colonisé toute la zone holarctique, montrant une évolution morphologique particulièrement rapide (CHALINE & MEIN 1979), associée

à un taux de spéciation très élevé: le genre *Microtus*, apparu il y a un million d'années, compte plus de 50 espèces. MATTHEY (1957) a montré que cette évolution s'était accompagnée de nombreux remaniements chromosomiques. Actuellement encore, plusieurs espèces et groupes d'espèces sont engagés dans un processus de diversification, qui se traduit par des variations chromosomiques ou morphologiques souvent localisées géographiquement. L'espèce *Microtus (Pitymys) multiplex*, par exemple, comprend plusieurs formes chromosomiques, et trois sous-espèces. Le campagnol des neiges, *Chionomys nivalis*, se distingue par une aire de répartition très morcelée, consistant en de nombreux isolats élevés généralement au rang de sous-espèces. Doit-on considérer toutes ces formes locales comme représentatives de stades intermédiaires du processus de spéciation? Quelle est l'influence de l'isolement géographique sur la différenciation génétique des populations?

Pour répondre à ces questions, nous disposons d'une méthode, l'électrophorèse des protéines, et d'un modèle, le paradigme de la spéciation développé par AYALA *et al.* (1974).

La seconde partie de ce travail consistera à estimer les relations de parenté génétique entre 24 espèces de la famille des Arvicolidae. Les résultats seront comparés à la classification des Arvicolidae, dans le but de tester la correspondance, mise en évidence dans d'autres groupes systématiques, entre distance génétique et niveau taxonomique.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données relatives au matériel étudié figurent dans le tableau 1. Les animaux ont été capturés par nos soins, à l'aide de trappes Sherman ou Longworth, ou nous ont été fournis par des collègues. Les différents échantillons de populations n'ont pas été récoltés à la même période de l'année. Dans certains cas (*M. arvalis*, *M. multiplex*, *Ch. nivalis*), les prélèvements de deux années successives ont été cumulés, leurs fréquences alléliques ne présentant pas de différences significatives. Les populations utilisées pour les comparaisons intraspécifiques, et représentées par plus de trois individus, ont été échantillonnées de façon à réduire la probabilité de capturer des animaux appartenant à un même groupe familial (prélèvement en plusieurs points éloignés les uns des autres, dans un rayon de 500 m à 5 km). La détermination des spécimens a été effectuée sur la base de la forme extérieure, de la morphologie crânienne et dentaire, et, dans certains cas, du caryotype. La classification et la nomenclature adoptées sont celles de GROMOV & POLIAKOV (1977).

Les animaux ont été anesthésiés à l'éther. Le plasma et divers organes (foie, rein, cœur) ont été prélevés selon la méthode décrite par SELANDER *et al.* (1971) et conservés à  $-30^{\circ}\text{C}$ . ou dans l'azote liquide, jusqu'au moment de l'électrophorèse. Les organes ont alors été homogénéisés dans 9 volumes de tampon tris-HCl (0,1 M; pH 8,0) à l'aide d'un broyeur de verre rôdé. Les homogénats ont été centrifugés à 18000 g pendant 15 minutes à la température de  $4^{\circ}\text{C}$ . Les séparations ont été réalisées par électrophorèse verticale sur gel d'amidon (instrument Buchler, Fort Lee, N. J., U.S.A.). Les gels ont été préparés selon la méthode décrite par BREWER (1970), en utilisant de l'amidon hydrolysé Connaught (Ontario, Canada) à la concentration de 13%. Les systèmes tampon et les méthodes de coloration utilisés ont été décrits dans un précédent article (GRAF & MEYLAN, 1980). Il faut cependant leur ajouter les deux recettes suivantes:

Leucine aminopeptidase (LAP). Plasma. Système utilisé: hydroxyde de lithium. Coloration: 50 ml  $\text{K}_2\text{HPO}_4/\text{KH}_2\text{PO}_4$  0,1M (pH 7,0), 20 mg L-leucyl- $\beta$ -naphthylamide, 0,5 ml  $\text{MgCl}_2$  0,2M, 20 mg Fast Black K.



TABLEAU 1.

Liste du matériel étudié (la classification adoptée est celle de GROMOV & POLIAKOV, 1977).

Lorsque les animaux analysés proviennent d'un élevage, la localité d'origine de la colonie d'élevage est indiquée entre parenthèses.

| TRIBU<br>Espèce                 | Nombre<br>d'individus | Localité                                 |
|---------------------------------|-----------------------|--|
| <b>CLETHRIONOMYINI</b>          |                       |  |
| <i>Clethrionomys glareolus</i>  | 5                     | Bassins, Vaud, SUISSE                    |
|                                 | 5                     | Font-Romeu, Pyrénées-Or., FRANCE         |
| <i>Clethrionomys rufocanus</i>  | 2                     | Inari, Laponie, FINLANDE                 |
| <b>DICROSTONYCHINI</b>          |                       |  |
| <i>Dicrostonyx torquatus</i>    | 4                     | (Churchill, Manitoba, CANADA)            |
| <b>LEMMINI</b>                  |                       |  |
| <i>Lemmus lemmus</i>            | 2                     | (Kilpisjärvi, Laponie, FINLANDE)         |
| <i>Synaptomys cooperi</i>       | 1                     | Lawrence, Kansas, U.S.A.                 |
| <b>MICROTINI</b>                |                       |  |
| <i>Phenacomys longicaudus</i>   | 2                     | (Jenner, Californie, U.S.A.)             |
| <i>Arvicola sapidus</i>         | 4                     | Goudargues, Gard, FRANCE                 |
|                                 | 2                     | Candelario, Salamanca, ESPAGNE           |
| <i>Arvicola terrestris</i>      | 1                     | Mikkeli, FINLANDE                        |
|                                 | 1                     | Podersdorf, Burgenland, AUTRICHE         |
|                                 | 9                     | Sceut, Jura, SUISSE                      |
|                                 | 8                     | Nyon, Vaud, SUISSE                       |
|                                 | 4                     | Pralognan-la-Vanoise, Savoie, FRANCE     |
|                                 | 6                     | Gudo, Tessin, SUISSE                     |
|                                 | 4                     | Opi, Aquila, ITALIE                      |
| <i>Microtus agrestis</i>        | 7                     | Chevilly, Vaud, SUISSE                   |
|                                 | 6                     | Oulens, Vaud, SUISSE                     |
|                                 | 5                     | Vufflens, Vaud, SUISSE                   |
|                                 | 3                     | Sion, Valais, SUISSE                     |
|                                 | 3                     | Font-Romeu, Pyrénées-Or., FRANCE         |
| <i>Microtus arvalis</i>         | 3                     | Neusiedlersee, Burgenland, AUTRICHE      |
|                                 | 18                    | Fionnay, Valais, SUISSE                  |
|                                 | 12                    | Bourg-St-Pierre, Valais, SUISSE          |
|                                 | 7                     | Diesse, Berne, SUISSE                    |
|                                 | 5                     | Vufflens, Vaud, SUISSE                   |
|                                 | 4                     | Lyon, Rhône, FRANCE                      |
|                                 | 2                     | Sorpe, Lerida, ESPAGNE                   |
|                                 | 7                     | Albaracin, Teruel, ESPAGNE               |
| <i>Microtus californicus</i>    | 4                     | (Sea Ranch, Mendocino Co., Cal., U.S.A.) |
| <i>Microtus guentheri</i>       | 4                     | (Tel Aviv, ISRAEL)                       |
| <i>Microtus longicaudus</i>     | 4                     | Sagehen Creek, Nevada Co., Cal., U.S.A.  |
| <i>Microtus montanus</i>        | 4                     | Sagehen Creek, Nevada Co., Cal., U.S.A.  |
| <i>Microtus oeconomus</i>       | 2                     | Ile de Texel, PAYS-BAS                   |
| <i>Microtus townsendi</i>       | 3                     | Lopez Island, Washington, U.S.A.         |
| <i>M. (Pedomys) ochrogaster</i> | 2                     | (Lawrence, Kansas, U.S.A.)               |

TABLEAU 1 (*suite*)

| TRIBU<br>Espèce                      | Nombre<br>d'individus | Localité                               |
|--------------------------------------|-----------------------|--|
| MICROTINI ( <i>suite</i> )           |                       |  |
| <i>M. (Pitymys) duodecimcostatus</i> | 6                     | Goudargues, Gard, FRANCE               |
| <i>M. (Pitymys) mariaae</i>          | 8                     | Candelario, Salamanca, ESPAGNE         |
|                                      | 6                     | Piedrahita, Avila, ESPAGNE             |
| <i>M. (Pitymys) multiplex</i>        | 12                    | Fivizzano, Massa, ITALIE               |
|                                      | 12                    | Varenzo, Tessin, SUISSE                |
|                                      | 13                    | Zermatt, Valais, SUISSE                |
|                                      | 2                     | Bourg-St-Pierre, Valais, SUISSE        |
|                                      | 2                     | Montgenèvre, Hautes Alpes, FRANCE      |
|                                      | 12                    | La Chapelle-en-Vercors, Drôme, FRANCE  |
| <i>M. (Pitymys) pinetorum</i>        | 3                     | (Lawrence, Kansas, U.S.A.)             |
| <i>M. (Pitymys) savii</i>            | 3                     | Pisa, ITALIE                           |
| <i>M. (Pitymys) subterraneus</i>     | 4                     | (Champéry, Valais, SUISSE)             |
| <i>Chionomys nivalis</i>             | 11                    | Zermatt, Valais, SUISSE                |
|                                      | 32                    | Fionnay, Valais, SUISSE                |
|                                      | 10                    | Bourg-St-Pierre, Valais, SUISSE        |
|                                      | 5                     | Pont-de-Nant, Vaud, SUISSE             |
|                                      | 5                     | Col de Jaman, Vaud, SUISSE             |
|                                      | 1                     | Pralognan-la-Vanoise, Savoie, FRANCE   |
|                                      | 2                     | Col de La Cayolle, H. Alpes, FRANCE    |
|                                      | 4                     | Col de Turini, Alpes Maritimes, FRANCE |
|                                      | 4                     | Gran Sasso, Aquila, ITALIE             |
|                                      | 6                     | Châteaubourg, Ardèche, FRANCE          |
|                                      | 1                     | Meyrueis, Lozère, FRANCE               |
|                                      | 3                     | Font-Romeu, Pyrénées-Or., FRANCE       |
|                                      | 6                     | Sorpe, Lerida, ESPAGNE                 |
|                                      | 5                     | Sierra Nevada, Granada, ESPAGNE        |

Transferrine (TF). Plasma. Système utilisé: hydroxyde de lithium (SELANDER *et al.* 1971). Coloration (selon ROGERS 1973): une part de citrate de fer ammoniacal (0,3% dans tris 0,005M) est ajoutée à 2 parts de plasma, puis 3 parts de rivanol (1,2% dans tris 0,005M) sont ajoutées à ce mélange. Le tout est centrifugé à 18000 g pendant 15 minutes, et le surnageant est ensuite soumis à l'électrophorèse. Le gel est coloré par immersion dans une solution d'Amidoblack 10 B (1% dans acide acétique 7%) pendant 30 minutes, puis différencié dans de l'acide acétique à 7%.

Les variations de 19 loci ont été analysées dans tous les échantillons, et ont servi de base aux comparaisons interspécifiques (Aat-1, Aat-2, Ak, Ck-1, Ck-2,  $\alpha$ -Gpd, Idh-1, Idh-2, Ipo-1, Ipo-2, Ldh-1, Ldh-2, Mdh-1, Mdh-2, 6-Pgd, Pgi, Pgm, Sdh, Tf). Pour les comparaisons intraspécifiques, de 19 à 25 loci ont été considérés, en fonction des possibilités techniques.

#### INTERPRÉTATION GÉNÉTIQUE DES RÉSULTATS

La technique utilisée permet de comparer, sur un même gel, les extraits de 10 ou 15 animaux différents. Les bandes apparaissant sur le gel après une coloration spéci-

fique sont considérées comme les produits de gènes homologues (une bande — un gène). Certaines colorations révèlent, chez tous les individus, deux ou plusieurs bandes (isozymes), qui sont interprétées comme étant l'expression de deux ou de plusieurs loci, par analogie avec les données de la littérature (SELANDER *et al.* 1971; HARRIS 1975; MASTERS & HOLMES 1975). Les bandes produites par un même locus et montrant, sur un même gel, une différence de mobilité « appréciable » (de l'ordre du millimètre) et reproductible sont considérées comme les produits d'allèles différents. Les individus homozygotes à un locus se caractérisent par un phénotype à une bande, alors que les hétérozygotes présentent deux ou plusieurs bandes, selon la structure quaternaire de la protéine en question. Il faut cependant relever que l'électrophorèse ne permet de détecter qu'une fraction des mutations affectant la structure des protéines. La présence d'une seule bande électrophorétique n'implique donc pas obligatoirement un état homozygote.

De nombreux travaux ont démontré la transmission mendélienne de caractères électrophorétiques, en particulier chez la souris (*Mus musculus*). En ce qui concerne les Arvicolidae, on peut citer les travaux de BOWEN & YANG (1978), ENGEL *et al.* (1970), GAINES & KREBS (1971) et MAURER (1967). Nous avons admis que le contrôle génétique des caractères s'exerçait de la même manière chez les espèces que nous avons étudiées.

#### TRAITEMENT MATHÉMATIQUE DES RÉSULTATS

##### A. Hétérozygotie et distance génétique

L'hétérozygotie (H), ou proportion moyenne de loci hétérozygotes par individu, apparaît comme la mesure la plus appropriée de la variation génétique à l'intérieur des populations (DOBZHANSKI *et al.* 1977). Pour estimer H, nous avons utilisé la formule de NEI (1978), qui est particulièrement adaptée à l'analyse de petits échantillons.

Le degré de différenciation des populations comparées peut être mesuré par la distance génétique (D), estimée à partir des fréquences alléliques observées aux différents loci. NEI (1978) a proposé une méthode d'estimation « non biaisée » de D, que nous avons suivie dans le présent travail.

Pour toutes les populations étudiées et pour toutes les comparaisons effectuées, les valeurs de H et de D ont été calculées à l'aide d'un ordinateur CDC Cyber 7328 et du programme AHGD réalisé par A. K. Roychoudhury et Y. Tateno, dont une copie nous a été transmise par M. Nei.

Pour les comparaisons intraspécifiques, seules les valeurs obtenues sur la base d'échantillons de quatre individus au moins ont été retenues pour le calcul des moyennes, la construction des dendrogrammes et la discussion. En revanche, lors des comparaisons interspécifiques, nous avons parfois pris en considération des valeurs de D établies à partir de deux ou même d'un seul individu, ce qui se justifie dans la mesure où l'hétérozygotie n'est pas trop élevée ( $< 0,06$ ) et la distance génétique est assez grande, c'est-à-dire supérieure à 0,15 (NEI 1978). Dans ces conditions, en effet, l'erreur relative sur l'estimation de D n'est pas très importante (NEI 1978).

##### B. Représentation graphique des résultats

Les résultats se présentent sous la forme de matrices de distance, qui contiennent l'information relative aux relations de parenté génétique à l'intérieur des groupes. Pour rendre plus aisé la compréhension globale des matrices, nous les avons interprétées graphiquement selon une méthode de classification hiérarchique. Ces représentations, ou « dendrogrammes », ont été obtenues à l'aide du programme CLUSTAN 1 C, réalisé

par David Wishart<sup>1</sup>, en utilisant la méthode *AVERAGE (PROCEDURE HIERARCHY)*, qui correspond à la méthode *UPGMA* (moyennes arithmétiques) de SOKAL & SNEATH (1963).

Il est clair que le dendrogramme ne représente qu'une interprétation simplifiée de la matrice originale, interprétation qui peut s'accompagner de distorsions plus ou moins graves. Par conséquent, il ne doit pas être considéré comme l'expression ultime de nos résultats, mais plutôt comme une indication des groupements les plus probables.

La fidélité d'un dendrogramme à la matrice originale peut cependant être mesurée par le « coefficient de corrélation cophénétique » (SOKAL et SNEATH 1963), qui n'est autre qu'un coefficient de Pearson calculé entre les distances originales (*D*) et les valeurs transformées par la méthode de groupement utilisée. Le dendrogramme sera d'autant plus fidèle que le coefficient de corrélation sera proche de l'unité.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### 1. VARIATIONS INTRASPÉCIFIQUES

Nos recherches ont porté principalement sur quatre espèces (*Microtus arvalis*, *M. multiplex*, *Chionomys nivalis* et *Arvicola terrestris*), qui présentent toutes un intérêt particulier en raison de leur subdivision en populations géographiquement isolées, en races chromosomiques ou en sous-espèces bien différenciées. Quelques populations locales appartenant à d'autres espèces (*M. agrestis*, *M. mariae*, *A. sapidus*) ont aussi été comparées, dans le seul but d'obtenir une information supplémentaire sur l'amplitude de la variabilité intraspécifique.

#### 1.1. *Microtus arvalis*

*M. arvalis* est une espèce de steppe continentale, dont la répartition européenne actuelle est liée à l'extension de la steppe cultivée (SPITZ 1977). Il est vraisemblable, comme l'indique KRATOCHVIL (1959), que l'invasion récente de l'Europe se soit réalisée à partir de plusieurs refuges würmiens. Il est possible aussi que des isolats post-würmiens se soient constitués dans plusieurs massifs montagneux au niveau des pelouses ou des steppes d'altitude, *M. arvalis* n'étant pas une espèce forestière. Dans tous les cas, il apparaît clairement que la répartition actuelle de l'espèce en Europe résulte d'un phénomène relativement récent (post-würmien), et que l'extension de la steppe cultivée a supprimé les barrières géographiques qui ont pu séparer anciennement les différents groupes de populations.

Près de 50 sous-espèces ont été décrites (CORBET 1978), souvent sur des bases très fragiles. Il faut cependant relever que certaines formes marginales montrent une différenciation morphologique assez prononcée. Ainsi, les sous-espèces *asturianus* (Espagne) et *orcadensis* (Iles Orcades) se caractérisent par une plus grande taille, alors que la sous-espèce alpine *incertus* se distingue par des traits d'adaptation à la vie fouguse affectant la morphologie externe aussi bien que les caractères crâniens (MILLER 1912).

<sup>1</sup> Computer Center, University College, London (1975).

TABLEAU 2.

*Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans 8 populations de Microtus arvalis.*

Les valeurs de H placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus). Elles ne sont prises en considération ni dans la discussion, ni dans le calcul de la moyenne.

| Locus             | Localité<br>N. génomes<br>analysés<br>Allèle | 1                       | 2             | 3                         | 4            | 5              | 6         | 7          | 8               |
|-------------------|--|-------------------------|---------------|---------------------------|--------------|----------------|-----------|------------|-----------------|
|                   |  | Neusied-<br>lersee<br>6 | Fionnay<br>36 | Bourg-<br>St-Pierre<br>24 | Diesse<br>14 | Vufflens<br>10 | Lyon<br>8 | Sorpe<br>4 | Albaracin<br>14 |
| Aat-1             | 70   | 1.00                    | 1.00          | 1.00                      | 1.00         | 0.90           | 1.00      | 1.00       | 1.00            |
|                   | 62   | —                       | —             | —                         | —            | 0.10           | —         | —          | —               |
| Aat-2             | -100   | 1.00                    | —             | 0.12                      | 0.64         | 0.60           | 0.62      | —          | 1.00            |
|                   | -87  | —                       | 1.00          | 0.88                      | 0.36         | 0.40           | 0.38      | 1.00       | —               |
| Idh-1             | 104  | —                       | 0.03          | 0.04                      | —            | —              | —         | —          | —               |
|                   | 94   | —                       | 0.06          | —                         | —            | —              | —         | —          | —               |
|                   | 80   | 1.00                    | 0.88          | 0.96                      | 1.00         | 1.00           | 1.00      | 1.00       | 1.00            |
|                   | 64   | —                       | 0.03          | —                         | —            | —              | —         | —          | —               |
| Ak                | 100  | 1.00                    | 1.00          | 1.00                      | 1.00         | 0.90           | 1.00      | 1.00       | 1.00            |
|                   | 90   | —                       | —             | —                         | —            | 0.10           | —         | —          | —               |
| Ldh-2             | 526  | —                       | —             | —                         | —            | —              | —         | —          | 0.43            |
|                   | 100  | 1.00                    | 1.00          | 1.00                      | 1.00         | 1.00           | 1.00      | 1.00       | 0.57            |
| 6-Pgd             | 116  | 0.17                    | —             | —                         | —            | —              | —         | —          | —               |
|                   | 104  | —                       | 0.11          | —                         | —            | —              | —         | —          | —               |
|                   | 100  | 0.33                    | —             | —                         | —            | —              | —         | —          | —               |
|                   | 65   | 0.50                    | 0.89          | 1.00                      | 1.00         | 1.00           | 1.00      | 1.00       | 1.00            |
| Pgi               | 92   | —                       | 0.05          | —                         | —            | 0.30           | —         | —          | 0.14            |
|                   | 62   | 1.00                    | 0.95          | 1.00                      | 1.00         | 0.70           | 1.00      | 1.00       | 0.86            |
| Sdh               | -110   | —                       | 0.36          | 0.33                      | 0.07         | —              | —         | 0.50       | —               |
|                   | -106   | 0.50                    | —             | —                         | —            | —              | —         | —          | —               |
|                   | -100   | 0.50                    | 0.53          | 0.67                      | 0.93         | 1.00           | 1.00      | 0.50       | 1.00            |
|                   | -55  | —                       | 0.11          | —                         | —            | —              | —         | —          | —               |
| H (hétérozygotie) | (0.070)                                      | 0.059                   | 0.043         | 0.033                     | 0.074        | 0.028          | (0.035)   | 0.041      |                 |

1.1.1. *Polymorphisme biochimique*

Les variations de 19 loci ont été analysées dans 8 populations; 8 loci se sont révélés polymorphes. Les fréquences alléliques sont données dans le tableau 2.

Le taux moyen d'hétérozygotie est de 4,6% (étendue 3,3%-7,4%), ce qui est proche de la valeur moyenne de 3,6% (écart-type 2,4%) donnée par NEVO (1978a) pour les Mammifères.

1.1.2. *Variations géographiques*

Les populations alpines (2 et 3), représentant la sous-espèce *incertus*, se caractérisent par les variations d'Idh-1 et de Sdh, et par la fréquence élevée de l'allèle Aat-z<sup>87</sup>, qui semble même être fixé dans la population 2.

La population 5 est caractérisée par la présence des allèles Aat-1<sup>62</sup> et Ak<sup>90</sup>, portés par le même individu à l'état hétérozygote (Aat-1<sup>62</sup>/Aat-1<sup>70</sup>; Ak<sup>90</sup>/Ak<sup>100</sup>). Or l'allèle Aat-1<sup>62</sup> est caractéristique de *M. agrestis*, alors que Ak<sup>90</sup> a été trouvé chez tous les *Microtus* examinés, à l'exception d'*arvalis*. La présence de ces deux allèles chez un même individu est-elle le résultat d'une introgression entre *M. arvalis* et *M. agrestis*? Cela paraît difficile à concevoir, les cariotypes de ces deux espèces étant très dissemblables. Il faut cependant relever la présence sympatrique (et même syntopique) des deux espèces dans la localité 5.

La population d'Albaracin (8), représentant la sous-espèce *asturianus*, se distingue par la présence de l'allèle Ldh-2<sup>526</sup>, qui n'a été trouvé dans aucune autre localité.

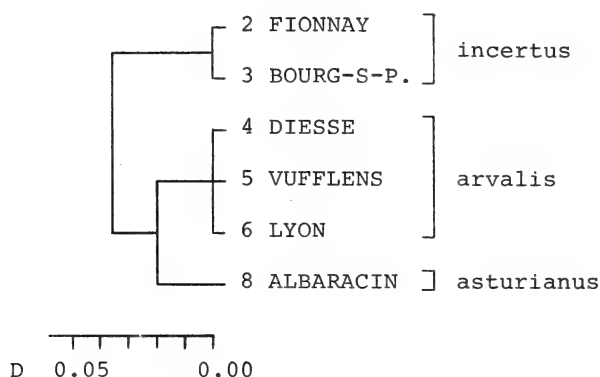


FIG. 1.

*Microtus arvalis* : dendrogramme dérivé du tableau 3 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques). Le coefficient de corrélation cophénétique vaut 0,71.

### 1.1.3. Analyse quantitative et taxonomie

La distance génétique entre les différentes populations varie de 0,00 à 0,08 (tableau 3).

Un dendrogramme (fig. 1) résume les relations de similitude génétique à l'intérieur de notre échantillon.

Une première dichotomie ( $D \simeq 0,04$ ) sépare le groupe alpin (2 et 3) des autres populations. Sur le plan systématique, les populations 2 et 3 appartiennent à la sous-espèce *incertus*, qui est relativement bien différenciée morphologiquement des autres *M. arvalis* : les yeux (et les cristallins) sont plus petits (LE LOUARN *et al.* 1970), alors que le crâne présente un aspect « fousseur » caractéristique, marqué par la proéminence des incisives et par l'aplatissement de la boîte crânienne (MILLER 1912). Cependant, les sous-espèces *arvalis* et *incertus* s'hybrident facilement en captivité, et leurs descendants sont fertiles (LE LOUARN *et al.* 1970; GRAF, résultats non publiés).

La population 8, représentant *M. arvalis asturianus*, est assez proche des populations 4, 5 et 6, qui appartiennent à la sous-espèce *arvalis*. Morphologiquement, la sous-espèce *asturianus* se distingue d'*arvalis* par une plus grande taille (MILLER 1912). Elle occupe les massifs montagneux du centre et du nord de l'Espagne.

TABLEAU 3.

*Distances génétiques (calculées selon NEI 1978) entre 8 populations de Microtus arvalis.*

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus).

|                    | 1      | 2      | 3      | 4      | 5      | 6      | 7      |
|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 1. Neusiedlersee   |        |        |        |        |        |        |        |
| 2. Fionnay         | (0.07) |        |        |        |        |        |        |
| 3. Bourg-St-Pierre | (0.06) | 0.00   |        |        |        |        |        |
| 4. Diesse          | (0.02) | 0.03   | 0.02   |        |        |        |        |
| 5. Vufflens        | (0.03) | 0.03   | 0.02   | 0.00   |        |        |        |
| 6. Lyon            | (0.02) | 0.03   | 0.02   | 0.00   | 0.00   |        |        |
| 7. Sorpe           | (0.07) | (0.00) | (0.00) | (0.03) | (0.03) | (0.03) |        |
| 8. Albaracin       | (0.03) | 0.08   | 0.06   | 0.02   | 0.02   | 0.02   | (0.08) |

En conclusion, la valeur moyenne de  $D$  est de 0,00 pour les comparaisons à l'intérieur des sous-espèces et de 0,036 entre les sous-espèces. Le degré de différenciation génétique des sous-espèces étudiées est donc bien inférieur aux valeurs trouvées dans d'autres classes (Insectes, Poissons, Amphibiens) et même chez d'autres Rongeurs (*Mus musculus*, par exemple), qui sont généralement comprises entre 0,1 et 0,3 (AYALA 1975).

### 1.2. *Microtus (Pitymys) multiplex*

*M. multiplex* occupe les prairies, pâturages et forêts ouvertes (mélézins) du versant sud des Alpes et de la partie nord de l'Apennin. Sa sous-espèce *fatiosi* est endémique de la vallée de Zermatt, qui est une des rares stations du versant nord des Alpes où l'on ait trouvé *M. multiplex*. Il s'agit d'ailleurs d'un isolat géographique. Quant à la sous-espèce *druentius*, elle occupe la partie sud-ouest de l'arc alpin, son aire de répartition s'étendant jusqu'à la vallée du Rhône (BROSSET & HEIM DE BALSAC 1967).

D'autre part, *M. multiplex* se caractérise par un polymorphisme chromosomique à caractère géographique (GRAF et MEYLAN 1980): une population de l'Apennin toscan (Fivizzano) présente un nombre diploïde réduit ( $2N=46$ , remplaçant la formule classique à  $2N=48$ ), alors que la population marginale du Vercors se distingue par une inversion péricentrique affectant le chromosome X. Des représentants des trois formes ont pu être hybridés en captivité (GRAF & MEYLAN 1980).

Le degré de différenciation génétique entre 6 populations de cette espèce a été estimé sur la base d'une étude comparative de 25 loci, dont 9 se sont révélés polymorphes. Les résultats ont déjà été publiés et discutés dans un précédent article (GRAF & MEYLAN 1980). Nous ne donnerons par conséquent que la matrice de distance (tableau 4) et le dendrogramme (fig. 2), ces résultats étant utilisés pour le calcul des moyennes et la discussion générale.

TABLEAU 4.

*Distances génétiques (calculées selon NEI 1978) entre 6 populations de Microtus multiplex.*

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif.

|                    | 1      | 2      | 3      | 4      | 5      | 6 |
|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|---|
| 1. Fivizzano       |        |        |        |        |        |   |
| 2. Varenzo         | 0.01   |        |        |        |        |   |
| 3. Zermatt         | 0.06   | 0.06   |        |        |        |   |
| 4. Bourg-St-Pierre | (0.03) | (0.02) | (0.04) |        |        |   |
| 5. Montgenèvre     | (0.03) | (0.03) | (0.03) | (0.03) |        |   |
| 6. Vercors         | 0.09   | 0.10   | 0.18   | (0.15) | (0.15) |   |

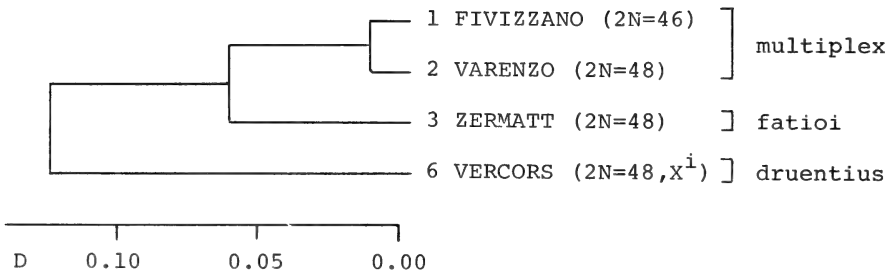


FIG. 2.

*Microtus multiplex*: dendrogramme dérivé du tableau 4 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques).

Le coefficient de corrélation cophénétique vaut 0,84.

### 1.3. *Chionomys nivalis*

*Ch. nivalis* occupe les parties élevées des principaux massifs montagneux des domaines médio-européen, méditerranéen et pontique. Il y fréquente essentiellement les milieux ouverts et rocaillieux (éboulis) caractérisés par un faible recouvrement végétal. En raison de son inféodation à un milieu de type alpin, *Ch. nivalis* présente une répartition remarquablement discontinue, les populations des différents massifs constituant des isolats géographiques. On le trouve cependant exceptionnellement dans plusieurs stations de basse altitude, en France méridionale (voir MEYLAN & GRAF 1973); il s'agit vraisemblablement de populations relictées. On sait en effet que l'espèce a occupé, lors de la glaciation würmienne, la majeure partie de l'Europe, y compris les régions basses (TERZEA 1972), et que la fragmentation de son aire de répartition coïncide avec le réchauffement postglaciaire (Chaline, *in litt.*).

Plus de 20 sous-espèces ont été décrites (CORBET 1978), correspondant généralement à des isolats géographiques. Nous avons examiné dans ce travail des échantillons provenant de cinq groupes de populations isolés.



TABLEAU 5.

Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans 14 populations de *Chionomys nivalis*.  
*Adh-1*, *Adh-2* et *Lap* ont été examinés en plus des 19 loci étudiés chez toutes les espèces.

Les valeurs de H placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus).

|           | Localité | 1     | 2     | 3      | 4     | 5     | 6      | 7      | 8     | 9     | 10    | 11     | 12     | 13     | 14     |
|-----------|----------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|
|           | Zer-     | Fion- | Bourg | P. de- | Jaman | Pral. | Cay-   | Turi-  | Gran  | Chât- | Mey-  | Font-  | Sorpe  | S. Ne- |        |
|           | matt     | nay   | St-P. | Nant   |       | la-V. | olle   | ni     | Sasso | bourg | rueis | Romeu  |        | vada   |        |
|           | N. gé-   |       |       |        |       |       |        |        |       |       |       |        |        |        |        |
|           | nomes    |       |       |        |       |       |        |        |       |       |       |        |        |        |        |
|           | analysés | 22    | 64    | 20     | 10    | 10    | 2      | 4      | 8     | 8     | 12    | 2      | 6      | 12     | 10     |
| Locus     | Allèle   |       |       |        |       |       |        |        |       |       |       |        |        |        |        |
| Aat-1     | 90       | 1.00  | 1.00  | 0.95   | 0.50  | 0.90  | 0.50   | —      | —     | —     | —     | —      | —      | —      | —      |
|           | 47       | —     | —     | 0.05   | 0.50  | 0.10  | 0.50   | 1.00   | 1.00  | 1.00  | 1.00  | 1.00   | 1.00   | 1.00   | 1.00   |
| Ck-1      | 100      | 1.00  | 0.98  | 1.00   | 1.00  | 1.00  | 1.00   | 1.00   | 1.00  | 0.63  | 1.00  | 1.00   | 1.00   | 1.00   | 1.00   |
|           | 96       | —     | 0.02  | —      | —     | —     | —      | —      | —     | 0.37  | —     | —      | —      | —      | —      |
| Idh-1     | 100      | 0.77  | 0.81  | 0.55   | 1.00  | 1.00  | 1.00   | 1.00   | 1.00  | 1.00  | 1.00  | 1.00   | 1.00   | 1.00   | 1.00   |
|           | 56       | 0.23  | 0.19  | 0.45   | —     | —     | —      | —      | —     | —     | —     | —      | —      | —      | —      |
| Lap       | 110      | —     | 0.02  | 0.05   | —     | —     | —      | 0.25   | 0.12  | 0.75  | —     | —      | —      | 0.42   | = *    |
|           | 100      | 1.00  | 0.98  | 0.95   | 1.00  | 1.00  | 1.00   | —      | 0.50  | —     | 1.00  | 1.00   | 1.00   | 0.58   |        |
|           | 92       | —     | —     | —      | —     | —     | —      | 0.75   | 0.38  | 0.25  | —     | —      | —      | —      |        |
| 6-Pgd     | 80       | 0.91  | 0.98  | 1.00   | 1.00  | 1.00  | 1.00   | 1.00   | 1.00  | 1.00  | 1.00  | 1.00   | 1.00   | 1.00   | 1.00   |
|           | 60       | 0.09  | 0.02  | —      | —     | —     | —      | —      | —     | —     | —     | —      | —      | —      | —      |
| Pgm-1     | 117      | —     | —     | —      | —     | —     | —      | —      | —     | —     | —     | —      | 0.50   | 0.83   | = *    |
|           | 111      | 0.09  | 0.02  | 0.05   | —     | 0.10  | —      | —      | —     | —     | —     | —      | —      | —      | —      |
|           | 100      | 0.91  | 0.98  | 0.95   | 1.00  | 0.90  | 1.00   | 1.00   | 1.00  | 1.00  | 1.00  | 1.00   | 0.50   | 0.17   |        |
| Hétérozy- |          |       |       |        |       |       |        |        |       |       |       |        |        |        |        |
| gotie     |          | 0.032 | 0.021 | 0.037  | 0.025 | 0.018 | (.045) | (.023) | 0.031 | 0.044 | 0.000 | (.000) | (.027) | 0.038  | (.000) |

\* Note: Les loci suivants n'ont pas été étudiés dans la population 14: Lap, Pgm-1, Adh-1, -2, Pgi, Tf.

### 1.3.1. Polymorphisme biochimique

Les variations de 22 loci ont été analysées dans 13 populations; 6 loci se sont révélés polymorphes (tableau 5). Un échantillon supplémentaire (Sierra Nevada) a été examiné pour les variations de 15 loci.

Le taux moyen d'hétérozygotie est de 2,7% (0,0%-4,4%), ce qui est inférieur aux valeurs trouvées dans les deux espèces précédemment traitées. L'échantillon de Châteaubourg (10) est monomorphe pour tous les loci étudiés.

### 1.3.2. Variations géographiques

Les fréquences alléliques observées dans les différentes populations sont données dans le tableau 5.

Le locus *Aat-1* sépare très nettement un groupe alpin (*Aat-1*<sup>90</sup> fixé ou majoritaire) d'un groupe méridional (*Aat-1*<sup>47</sup> apparemment fixé). Les populations des Préalpes vaudoises et des Alpes de Savoie constituent une zone de transition (Fig. 3).

*Idh-1* est polymorphe dans les trois populations des Alpes valaisannes, et monomorphe dans les autres échantillons étudiés.

*Pgm-1* est polymorphe dans les populations des Alpes et des Pyrénées. Ces deux zones de polymorphisme sont cependant caractérisées par des allèles différents: *Pgm-1*<sup>111</sup> pour les Alpes et *Pgm-1*<sup>117</sup> pour les Pyrénées (tableau 5).

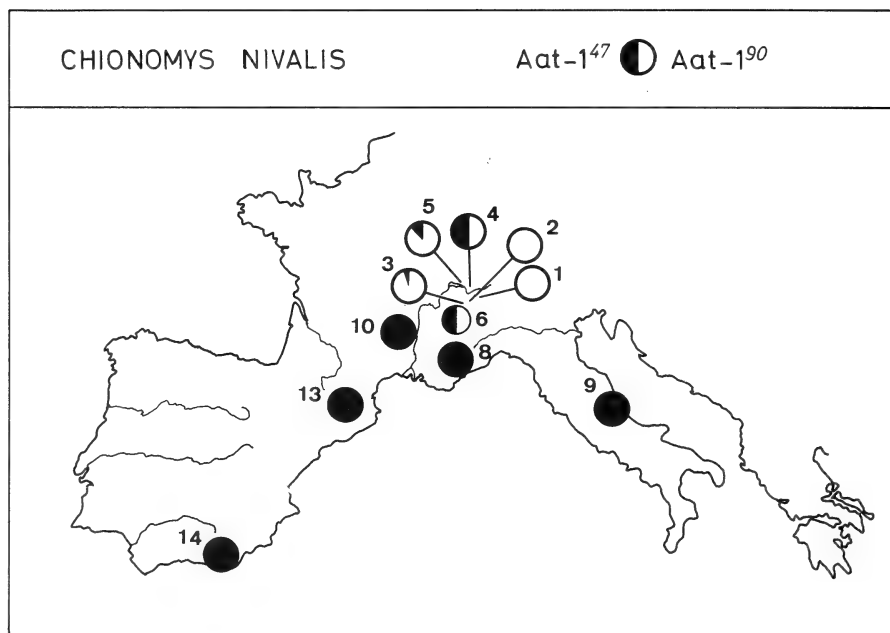


FIG. 3.

Répartition géographique des allèles *Aat-1*<sup>47</sup> et *Aat-1*<sup>90</sup>.

La numérotation des localités correspond à celle du tableau 5.

A l'exception de l'échantillon 6, qui indique la présence des deux allèles, seules les populations représentées par 4 individus au moins ont été prises en considération.

*Ck-1* est polymorphe dans la population du Gran Sasso, et pratiquement monomorphe dans les autres échantillons.

*Lap* est largement polymorphe dans les Alpes maritimes (7,8) et dans la population du Gran Sasso (9), ainsi que dans une localité des Pyrénées (13).

La localisation des cas de polymorphisme dans certaines populations ou groupes de populations reflète bien le caractère discontinu de l'aire de répartition de *Ch. nivalis*, ainsi que l'absence d'échanges génétiques entre les différents isolats. Les massifs montagneux constituent des « îles », et les populations qu'ils abritent sont apparemment engagées dans la première phase d'un processus de diversification. Plusieurs cas de polymorphisme (*Idh-1*, 6-*Pgd*, *Pgm-1*) sont vraisemblablement apparus postérieurement à l'isolement des différents groupes.

TABLEAU 6.

*Distances génétiques (calculées selon NEI 1978) entre 13 populations de Chionomys nivalis.*

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif.  
La population 14, qui n'a été étudiée que pour 15 loci, n'est pas incluse dans ce tableau.

|                     | 1      | 2      | 3      | 4      | 5      | 6      | 7      | 8      | 9      | 10     | 11     | 12     |
|---------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 1. Zermatt          |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
| 2. Fionnay          | 0.00   |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
| 3. Bourg-St-Pierre  | 0.00   | 0.00   |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
| 4. Pont-de-Nant     | 0.01   | 0.01   | 0.02   |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
| 5. C. de Jaman      | 0.00   | 0.00   | 0.01   | 0.01   |        |        |        |        |        |        |        |        |
| 6. Pralognan-la-V.  | (0.00) | (0.00) | (0.01) | (0.00) | (0.00) |        |        |        |        |        |        |        |
| 7. C. de la Cayolle | (0.09) | (0.09) | (0.09) | (0.05) | (0.07) | (0.04) |        |        |        |        |        |        |
| 8. C. de Turini     | 0.06   | 0.06   | 0.06   | 0.02   | 0.05   | (0.01) | (0.00) |        |        |        |        |        |
| 9. Gran Sasso       | 0.10   | 0.09   | 0.09   | 0.05   | 0.08   | (0.04) | (0.01) | 0.02   |        |        |        |        |
| 10. Châteaubourg    | 0.05   | 0.05   | 0.05   | 0.01   | 0.04   | (0.00) | (0.04) | 0.01   | 0.04   |        |        |        |
| 11. Meyrueis        | (0.05) | (0.05) | (0.05) | (0.01) | (0.04) | (0.00) | (0.04) | (0.01) | (0.04) | (0.00) |        |        |
| 12. Font Romeu      | (0.06) | (0.06) | (0.06) | (0.02) | (0.05) | (0.01) | (0.05) | (0.02) | (0.05) | (0.01) | (0.01) |        |
| 13. Sorpe           | 0.09   | 0.09   | 0.09   | 0.05   | 0.08   | (0.04) | (0.05) | 0.04   | 0.05   | 0.04   | (0.04) | (0.01) |

### 1.3.3. Analyse quantitative taxonomie et zoogéographie

La distance génétique entre les populations étudiées varie de 0,00 à 0,10 (tableau 6). Un dendrogramme (Fig. 4) résume les relations de similitude génétique à l'intérieur de notre échantillon.

Les populations des Alpes valaisannes (1, 2 et 3) forment un groupe très homogène, auquel il faut rattacher les deux échantillons des Préalpes vaudoises (4 et 5). Ces cinq populations appartiennent à la sous-espèce *nivalis* (Miller, 1912). Elles se différencient relativement bien du groupe méridional ( $D = 0,063$ ), qui comprend les sous-espèces *leucurus* (8), *lebrunii* (10) et *aquitanius* (13), ainsi que la « forme » du Gran Sasso (9).

Comme nous l'avons déjà mentionné, la fragmentation de l'aire de répartition de *Ch. nivalis* résulte vraisemblablement du réchauffement postglaciaire. Les populations méridionales peuvent donc être considérées comme des populations relictées témoignant de l'ancienne extension de cette espèce dans tout le sud de l'Europe. Les rares populations de basse altitude trouvées dans la vallée du Rhône, le Var et le Languedoc présentent le même caractère résiduel, formant vraisemblablement des isolats de petite taille confinés dans des biotopes rocaillieux ouverts.

Dans toute la partie centrale de l'arc alpin, en revanche, *Ch. nivalis* est relativement abondant au-dessus de 1500 m; les populations alpines semblent former un groupe cohérent et numériquement important. Génétiquement, ce groupe se différencie des populations méridionales (Fig. 4). En particulier, les variations du locus Aat-1 (Fig. 3) séparent très nettement les deux formes. De plus, la répartition géographique des allèles Aat-1<sup>47</sup> et Aat-1<sup>90</sup> suggère un contact secondaire entre deux groupes préalablement

isolés et différenciés, conduisant à la formation d'une zone d'hybridation au niveau des Préalpes vaudoises et des Alpes de Savoie. Ce phénomène peut être expliqué par l'hypothèse suivante :

A la fin du Würm, la partie ouest de l'arc alpin a été colonisée par des populations d'origine méridionale et occidentale, caractérisées par l'allèle Aat-1<sup>47</sup>, alors que les Alpes centrales étaient occupées par des populations autochtones (refuges glaciaires) ou par des immigrants d'origine orientale, portant l'allèle Aat-1<sup>90</sup>. Les deux groupes sont entrés en contact sur leurs fronts nord-est et sud-ouest.

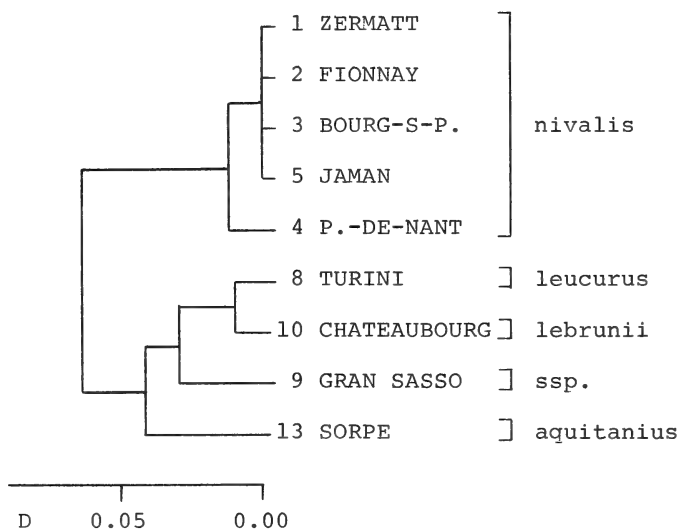


FIG. 4.

*Chionomys nivalis* : dendrogramme dérivé du tableau 6 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques). Le coefficient de corrélation cophénétique est de 0,80.

Une étude des variations biochimiques dans les populations d'Europe orientale permettrait de préciser cette hypothèse.

En conclusion, la valeur moyenne de D est de 0,006 pour les comparaisons à l'intérieur de la sous-espèce *nivalis* et de 0,043 entre les sous-espèces. L'isolement géographique des populations s'accompagne généralement d'une divergence génétique mesurable.

#### 1.4. *Arvicola terrestris*

Cette espèce comprend deux formes écologiques bien distinctes, l'une aquatique, de grande taille, et l'autre fouisseuse, généralement plus petite. La première a une répartition euro-sibérienne, alors que la seconde est limitée au centre et à l'ouest de l'Europe, où elle occupe plus particulièrement les massifs montagneux et les régions avoisinantes.

TABLEAU 7.

Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans 7 populations d'*Arvicola terrestris*. *Mod-1* a été examiné en plus des 19 loci étudiés chez toutes les espèces.

Les valeurs de H placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus).

| Locus         | Localité            | 1       | 2          | 3     | 4     | 5                    | 6     | 7     |
|---------------|---------------------|---------|------------|-------|-------|----------------------|-------|-------|
|               | N. génomes analysés | Mikkeli | Podersdorf | Seeut | Nyon  | Pralognan la-Vanoise | Gudo  | Opi   |
| Allèle        | 2                   | 2       | 18         | 16    | 8     | 12                   | 8     |       |
| Ck-2          | 192                 | —       | —          | —     | —     | —                    | 0.08  | —     |
|               | 100                 | 1.00    | 1.00       | 1.00  | 1.00  | 1.00                 | 0.92  | 1.00  |
| $\alpha$ Gpd  | 80                  | —       | —          | —     | —     | —                    | —     | 0.37  |
|               | 65                  | 1.00    | 1.00       | 1.00  | 1.00  | 1.00                 | 1.00  | 0.63  |
| Mdh-1         | 100                 | 1.00    | 1.00       | 1.00  | 1.00  | 0.25                 | 1.00  | 1.00  |
|               | 69                  | —       | —          | —     | —     | 0.75                 | —     | —     |
| Mod-1         | 92                  | = *     | 1.00       | 1.00  | 1.00  | —                    | —     | —     |
|               | 85                  | —       | —          | —     | —     | 1.00                 | 0.17  | 1.00  |
|               | 73                  | —       | —          | —     | —     | —                    | 0.83  | —     |
| 6-Pgd         | 118                 | 0.50    | —          | —     | —     | —                    | —     | —     |
|               | 100                 | 0.50    | 1.00       | 1.00  | 1.00  | 1.00                 | 1.00  | 1.00  |
| Pgi           | 62                  | 1.00    | 1.00       | 1.00  | 1.00  | 1.00                 | —     | —     |
|               | 33                  | —       | —          | —     | —     | —                    | 1.00  | 1.00  |
| Sdh           | -87                 | 1.00    | —          | —     | —     | —                    | —     | —     |
|               | -84                 | —       | 1.00       | 1.00  | 1.00  | 1.00                 | 1.00  | 1.00  |
| Tf            | 97                  | 1.00    | 0.50       | 1.00  | 1.00  | 1.00                 | 1.00  | 1.00  |
|               | 91                  | —       | 0.50       | —     | —     | —                    | —     | —     |
| Hétérozygotie |                     | (0.050) | (0.050)    | 0.000 | 0.000 | 0.021                | 0.023 | 0.027 |

\* Note: Le locus Mod-1 n'a pas été étudié dans l'échantillon 1.

La forme fousseuse fréquente essentiellement les milieux ouverts caractérisés par un sol riche et profond, et ne se trouve pas dans les forêts denses (MOREL 1979). Ces exigences écologiques peuvent expliquer sa répartition liée aux régions montagneuses, qui daterait du Postglaciaire.

Actuellement, on tend à ranger les formes fousseuses dans deux sous-espèces, *scherman* (du Massif Central aux Carpates) et *monticola* (Pyrénées), alors que les formes aquatiques européennes constituent cinq sous-espèces: *terrestris*, *amphibius*, *italicus*, *musignani* et *illyricus*.

Dans ce travail, nous nous sommes attachés à comparer des populations du nord des Alpes (*scherman*) aux formes aquatiques de la Péninsule italienne (*italicus* et *musignani*). Ces deux groupes présentent en effet un intérêt particulier en raison de leur isolement géographique et de leur interstérilité partielle (MOREL 1979).

1.4.1. *Polymorphisme biochimique*

Les variations de 20 loci ont été analysées dans 7 populations; 8 loci se sont révélés polymorphes (tableau 7).

Le taux moyen d'hétérozygotie est de 1,4% (0,0%-2,7%), ce qui est nettement inférieur aux valeurs trouvées pour les autres espèces. Les échantillons de Sceut et de Nyon sont monomorphes pour tous les loci examinés.

1.4.2. *Variations géographiques*

Parmi les 8 loci polymorphes, quatre (Mdh-1, Mod,  $\alpha$ Gpd, Pgi) montrent des variations relativement importantes, qui peuvent être caractérisées de la manière suivante:

1. Deux loci présentent des variations très localisées: *Mdh-1* est polymorphe dans la population 5 (Alpes de Savoie),  $\alpha$ *Gpd* dans la population 7 (Abruzzes).

2. Aux deux autres loci (Mod et Pgi), nous avons trouvé des allèles différents fixés dans certains échantillons. Ainsi, les variations de *Pgi* séparent nettement les populations du sud des Alpes de celles situées au nord de l'arc alpin. Aucun hétérozygote n'a été trouvé. Les allèles de *Mod* présentent une répartition un peu différente, rapprochant la population de Savoie des populations situées au sud des Alpes.

1.4.3. *Analyse quantitative, taxonomie et zoogéographie*

La distance génétique entre les populations étudiées varie de 0,00 à 0,12 (tableau 8). Un dendrogramme (Fig. 5) résume les relations de similitude génétique à l'intérieur de notre échantillon.

1. Une première dichotomie ( $D = 0,11$ ) divise l'échantillon en deux groupes, situés géographiquement de part et d'autre de l'arc alpin et représentant les sous-espèces *scherman* (3, 4 et 5) pour le nord, *italicus* (6) et *musignani* (7) pour le sud. Cette division concorde avec la répartition des allèles de *Pgi*, qui suggère une absence d'échanges génétiques entre les deux groupes. Elle coïncide d'ailleurs avec un isolement géographique très probable (MOREL 1979): la sous-espèce *scherman* est limitée au versant nord de l'arc alpin, alors qu'*italicus*, qui occupe la péninsule italienne (avec *musignani*) ne s'élève pas au-dessus de 500 m dans les vallées du versant sud des Alpes. MOREL (1979) a pu

TABLEAU 8.

*Distances génétiques (calculées selon NEI 1978) entre 6 populations d'Arvicola terrestris.*

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif. L'échantillon 1 (Mikkeli), qui n'a pas été examiné pour Mod-1, n'est pas inclus dans ce tableau.

|                    | 2      | 3    | 4    | 5    | 6    | 7 |
|--------------------|--------|------|------|------|------|---|
| 2. Podersdorf      |        |      |      |      |      |   |
| 3. Sceut           | (0.00) |      |      |      |      |   |
| 4. Nyon            | (0.00) | 0.00 |      |      |      |   |
| 5. Pralognan-la-V. | (0.08) | 0.08 | 0.08 |      |      |   |
| 6. Gudo            | (0.11) | 0.11 | 0.11 | 0.12 |      |   |
| 7. Opi             | (0.12) | 0.11 | 0.11 | 0.09 | 0.04 |   |

hybrider, en élevage, des représentants des deux sous-espèces *scherman* et *italicus*. La fécondité des couples hétérogènes était cependant inférieure à celle des couples formés d'individus de la même sous-espèce. De plus, la majorité des mâles hybrides (7 sur 8) présentaient une spermatogenèse incomplète, et la plupart des couples formés à partir d'hybrides de première génération (y compris les essais de croisement de retour) se révélaient stériles.

Les sous-espèces *scherman* et *italicus* peuvent donc être considérées comme représentatives d'un stade intermédiaire du processus de spéciation. Leur divergence génétique est relativement importante, et leur isolement reproductif est presque total.

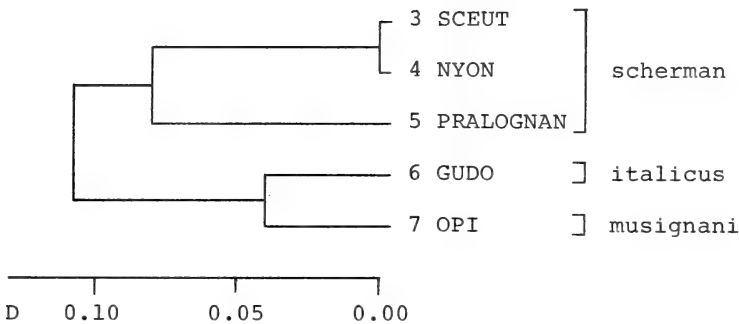


FIG. 5.

*Arvicola terrestris* : dendrogramme dérivé du tableau 8 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques). Le coefficient de corrélation cophénétiq ue vaut 0,94.

2. Le groupe *scherman* (pop. 3, 4 et 5) est lui-même assez hétérogène, les populations suisses (Plateau et Jura) étant séparées de celle des Alpes de Savoie par une distance génétique relativement élevée ( $D = 0,08$ ). Ces trois populations appartiennent à la forme fousseuse d'*A. terrestris*, dont la répartition est liée aux régions montagneuses et à leur voisinage (MOREL 1979). Les exigences écologiques de ce rongeur souterrain (prairies à sol riche et profond) déterminent une répartition « en taches », qui peuvent être plus ou moins isolées lorsqu'elles sont situées en altitude ou dans des zones boisées (MEYLAN *et al.* 1971; MOREL 1979). Ce phénomène devait d'ailleurs être plus accentué avant l'extension de la steppe cultivée. En outre, MOREL (1979) a mis en évidence, dans deux populations dont il a suivi l'évolution durant plusieurs années, des fluctuations numériques très importantes; ainsi, dans une population jurassienne isolée, l'effectif passait d'un maximum de 600 individus à un minimum d'environ 10 individus. Il est évident qu'une telle situation est particulièrement favorable à l'action de la dérive génétique, qui pourrait expliquer l'hétérozygotie réduite et la divergence importante de certaines populations.

3. Les deux populations (6 et 7) représentant la forme aquatique du sud des Alpes sont relativement bien différenciées l'une de l'autre ( $D = 0,04$ ). Elles appartiennent à deux sous-espèces morphologiquement très semblables: *italicus* et *musignani*, qui occupent respectivement le nord et le centre de l'Italie (MILLER 1912).

TABLEAU 9.

*Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans 5 populations de Microtus agrestis.*

Les valeurs de H placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus).

| Locus         | Localité<br>N. génomes<br>analysés<br>Allèle | 1              | 2            | 3              | 4         | 5               |
|---------------|--|----------------|--------------|----------------|-----------|-----------------|
|               |  | Chevilly<br>14 | Oulens<br>12 | Vufflens<br>10 | Sion<br>6 | Font-Romeu<br>6 |
| Aat-1         | 76   | 0.43           | 0.92         | 0.30           | 0.50      | 0.33            |
|               | 62   | 0.57           | 0.08         | 0.70           | 0.50      | 0.67            |
| Ldh-1         | 100  | 1.00           | 0.92         | 0.70           | 0.67      | 1.00            |
|               | 97   | —              | 0.08         | 0.30           | 0.33      | —               |
| 6-Pgd         | 100  | 1.00           | 1.00         | 1.00           | 1.00      | 0.83            |
|               | 65   | —              | —            | —              | —         | 0.17            |
| Hétérozygotie |  | 0.028          | 0.017        | 0.049          | (0.059)   | (0.046)         |

## 1.5. Autres espèces

### 1.5.1. *Microtus agrestis*

*M. agrestis* est une espèce relativement ubiquiste, qui fréquente les forêts aussi bien que les prairies humides, les berges des cours d'eau et les pelouses d'altitude. Sa répartition peut être considérée comme « continue », au moins dans la région étudiée.

Les variations de 19 loci ont été analysées dans 5 populations (tableau 9). Le taux moyen d'hétérozygotie est de 3,2%. La distance génétique entre les différentes populations varie de 0,00 à 0,02 (tableau 10). Ces valeurs très réduites reflètent l'homogénéité de notre échantillon.

### 1.5.2. *Microtus mariae*

*M. mariae* est une espèce de milieux ouverts (steppe méditerranéenne et pelouses), qui occupe le nord-ouest de l'Espagne, ainsi que le nord et le centre du Portugal (WINKING 1976). Les variations de 23 loci ont été analysées dans deux populations (tableau 11). Le taux moyen d'hétérozygotie est de 9,3%. La distance génétique entre les deux populations est de 0,01.

### 1.5.3. *Arvicola sapidus*

*A. sapidus* est une espèce aquatique, qui fréquente les berges des cours d'eau et les prés marécageux. Elle occupe la Péninsule ibérique et la majeure partie de la France.

Les variations de 19 loci ont été analysées dans deux populations. L'échantillon de Goudargues s'est révélé monomorphe pour tous les loci étudiés, alors que deux loci étaient polymorphes dans l'échantillon de Candelario (tableau 12). La distance génétique est estimée à 0,02.



TABLEAU 10.

*Distances génétiques (calculées selon NEI 1978)  
entre 5 populations de Microtus agrestis.*

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif.

|               | 1      | 2      | 3      | 4      | 5 |
|---------------|--------|--------|--------|--------|---|
| 1. Chevilly   |        |        |        |        |   |
| 2. Oulens     | 0.01   |        |        |        |   |
| 3. Vufflens   | 0.00   | 0.02   |        |        |   |
| 4. Sion       | (0.00) | (0.01) | (0.00) |        |   |
| 5. Font-Romeu | (0.00) | (0.02) | (0.00) | (0.00) |   |

TABLEAU 11.

*Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans deux populations de Microtus mariae. Adh-1, Adh-2, G-6-pd et Mod-1 ont été examinés en plus des 19 loci étudiés chez toutes les espèces.*

| Locus         | Localité<br>N. génomes<br>analysés<br>Allèle | 1                | 2                |
|---------------|--|------------------|------------------|
|               |  | Candelario<br>16 | Piedrahita<br>12 |
| Aat-1         | 100  | 0.12             | 0.08             |
|               | 81   | 0.88             | 0.92             |
| Adh-1         | -100   | 1.00             | 0.92             |
|               | -79  | —                | 0.08             |
| Ak            | 90   | 0.69             | 0.83             |
|               | 78   | 0.31             | 0.17             |
| Idh-1         | 80   | 0.94             | 0.92             |
|               | 65   | —                | 0.08             |
|               | 56   | 0.06             | —                |
| Mdh-1         | 115  | 0.12             | —                |
|               | 100  | 0.88             | 1.00             |
| Mod-1         | 114  | 0.06             | —                |
|               | 90   | 0.94             | 1.00             |
| Pgm-1         | 100  | 0.19             | 0.58             |
|               | 83   | 0.81             | 0.42             |
| Sdh           | -145   | 0.25             | —                |
|               | -100   | 0.75             | 1.00             |
| Hétérozygotie |  | 0.106            | 0.081            |

TABLEAU 12.

Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans deux populations d'*Arvicola sapidus*.

| Locus         | Localité<br>N. génomes<br>analysés<br>Allèle | 1               | 2               |
|---------------|--|-----------------|-----------------|
|               |  | Goudargues<br>8 | Candelario<br>4 |
| Pgi           | 31   | —               | 0.50            |
|               | -2   | 1.00            | 0.50            |
| Pgm-1         | 83   | 1.00            | 0.50            |
|               | 63   | —               | 0.50            |
| Hétérozygotie |  | 0.000           | (0.070)         |

## 1.6. Synthèse

### 1.6.1. Variabilité génétique

Chez les Mammifères, la moyenne des taux d'hétérozygotie connus est de 3,6% (NEVO 1978a). Cette valeur peut cependant varier de façon importante d'une espèce à l'autre et d'une population à l'autre, le domaine de variation étant compris entre 0% et 10% pour les espèces, et pouvant atteindre 17% (PATTON & YANG 1977) dans certaines populations.

Dans notre exemple, le taux d'hétérozygotie enregistré dans les différentes populations varie de 0% à 11%. Les taux moyens, dans les 6 espèces représentées par deux échantillons au moins, sont donnés dans le tableau 13. La moyenne générale pour ces 6 espèces est de  $0,043 \pm 0,025$  (écart-type). Nos résultats sont donc proches des valeurs généralement observées chez les Mammifères.

NEVO (1978a) a mis en évidence, chez les Vertébrés en particulier, une relation entre le taux d'hétérozygotie et certains paramètres écologiques caractérisant les espèces et les populations. Ainsi, les espèces largement répandues et occupant des habitats variés montrent un taux d'hétérozygotie plus élevé que les espèces endémiques ou écologiquement spécialisées. De même, les populations continentales sont plus variables génétiquement que les populations insulaires. Si nous essayons d'appliquer cette règle à nos résultats, nous nous heurtons au problème de l'insuffisance des connaissances sur la niche écologique des espèces étudiées: nous ne disposons pas d'une mesure « objective » du degré de spécialisation de chaque espèce. On peut cependant relever que les populations occupant une aire restreinte et isolée montrent un degré d'hétérozygotie réduit (*M. multiplex*, Zermatt; *Ch. nivalis*, Châteaubourg). Ce phénomène a été observé par plusieurs auteurs (SELANDER *et al.* 1971; AVISE *et al.* 1974); il peut s'expliquer, au moins partiellement, par l'action de la dérive génétique.

### 1.6.2. Variations intraspécifiques et zoogéographiques

Généralement, la distance génétique entre deux populations conspécifiques est inférieure à 0,1, la distance entre deux espèces étant supérieure à 0,3. La frange grossièrement comprise entre ces deux valeurs caractérise, selon AYALA (1975), les stades

TABLEAU 13.

Moyennes arithmétiques, par espèce, des taux d'hétérozygotie calculés pour chaque population, selon la formule de NEI (1978).

| Espèce                                     | Hétérozygotie ( $\bar{H}$ ) |
|--|-----------------------------|
| <i>Microtus arvalis</i> (6 populations)    | 0.046                       |
| <i>Microtus agrestis</i> (3 populations)   | 0.032                       |
| <i>Microtus multiplex</i> (4 populations)  | 0.048                       |
| <i>Microtus mariae</i> (2 populations)     | 0.093                       |
| <i>Chionomys nivalis</i> (9 populations)   | 0.027                       |
| <i>Arvicola terrestris</i> (5 populations) | 0.014                       |

intermédiaires du processus de spéciation, assimilés aux catégories de sous-espèce et de semi-espèce.

Dans les espèces que nous avons étudiées, la distance génétique entre populations est toujours comprise entre 0,0 et 0,2. Les valeurs les plus élevées (supérieures à 0,05) résultent des comparaisons entre sous-espèces et entre populations géographiquement isolées; cette situation se traduit généralement par la fixation d'allèles différents par certains loci (Sdh chez *M. multiplex*; Aat-1 chez *Ch. nivalis*; Pgi chez *A. terrestris*) ou par l'endémisme de certains allèles (Idh-1<sup>56</sup> et Pgm-1<sup>117</sup> chez *Ch. nivalis*, par exemple).

La mise en évidence de l'isolement géographique de populations terrestres se fonde sur les données récoltées sur le terrain (piégeages, analyse de pelotes de réjection de rapace), ainsi que sur les connaissances « qualitatives » des exigences écologiques de l'espèce en question. Si cette méthode permet de montrer des discontinuités dans la distribution d'une espèce, elle ne permet toutefois pas d'exclure la possibilité de migrations entre certains « isolats » présumés. A fortiori, les hypothèses relatives à l'isolement des populations au cours de la dernière glaciation et de la période post-glaciaire doivent être formulées avec prudence. Dans le cas des Arvicolidae, on peut cependant admettre que les capacités de déplacement individuel sont relativement limitées et qu'une discontinuité de l'ordre de 20 à 50 km doit réduire le taux de migration à une valeur bien inférieure au seuil (un individu par génération, selon KIMURA & OHTA 1971) qui permet de maintenir la cohésion du pool génétique.

Parmi les espèces étudiées, trois (*M. arvalis*, *Ch. nivalis* et *A. terrestris*) fréquentent essentiellement ou exclusivement les milieux ouverts. Cette tendance était déjà marquée au Pléistocène supérieur: dans les gisements würmiens et post-würmiens, ces espèces sont toujours liées à des associations steppiques (TERZEA 1972; CHALINE 1977). Au cours du Postglaciaire, lorsque la forêt a recouvert l'Europe, ces formes ont dû trouver refuge dans les massifs montagneux, formant des isolats dans les parties non boisées. Ce morcellement post-würmien est encore parfaitement visible dans la répartition actuelle de *Ch. nivalis*, espèce liée aux pentes rocheuses et aux éboulis à faible recouvrement végétal (LE LOUARN & JANEAU 1975), et l'isolement géographique des groupes de populations occupant les Alpes, les Abruzzes et les Pyrénées s'accompagne d'une différenciation génétique appréciable.

La répartition des deux autres espèces, en revanche, s'est vraisemblablement modifiée à la suite de l'extension de la steppe cultivée (CHALINE 1977; SPITZ 1977). Si A.

TABLEAU 14.

Liste des électromorphes détectés à chacun des 19 loci, dans les 24 espèces étudiées.

Les électromorphes sont désignés par leur mobilité relative dans un des systèmes-tampon suivants:

- I. Tris-citrate (AYALA *et al.* 1972).
- II. Tris-borate-EDTA (AYALA *et al.* 1972).
- III. Tris-borate-EDTA (système recommandé pour G-6-PD par BREWER 1970).
- IV. Phosphate (SELANDER *et al.* 1971).
- V. Phosphate-citrate (SELANDER *et al.* 1971).
- VI. Poulík (SELANDER *et al.* 1971).
- VII. Hydroxyde de lithium (SELANDER *et al.* 1971).

Dans le cas de Pgi, certains électromorphes présentant une mobilité semblable dans le système VI ont pu être séparés en utilisant le système V. Ils sont différenciés, dans le tableau, par l'adjonction d'une lettre.

Lorsqu'une espèce s'avère polymorphe à un certain locus, les mobilités correspondant aux allèles minoritaires (dans notre échantillon) sont indiquées entre parenthèses. Lorsque deux allèles ont été trouvés avec une fréquence identique (0,5), les deux valeurs qui les désignent figurent dans la même case, sans parenthèses.

| Espèce                 | Locus      |      | Système-tampon |     |     |     |    |     |     |    |     |     |     |      |     | Sdh<br>V    | Pgm-1<br>VI | Pgi<br>VI    | 6-Pgd<br>III | Mdh-2<br>I | Mdh-1<br>I | Ldh-2<br>I | Ldh-1<br>I | Ipo-2<br>VI | Ipo-1<br>VI | Idh-2<br>I | Idh-1<br>I | $\alpha$ Gpd<br>I | Ck-2<br>II | Ck-1<br>II | Ak<br>I | Aat-2<br>II | Aat-1<br>II | Tf<br>VII |
|------------------------|------------|------|----------------|-----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|-----|------|-----|-------------|-------------|--------------|--------------|------------|------------|------------|------------|-------------|-------------|------------|------------|-------------------|------------|------------|---------|-------------|-------------|-----------|
|                        | II         | I    | 75             | 100 | 100 | -86 | 80 | -65 | 50  | 27 | 100 | 100 | 74  | -100 | 100 |             |             |              |              |            |            |            |            |             |             |            |            |                   |            |            |         |             |             |           |
| 1. <i>C. glareolus</i> | 65         | -100 | 75             | 100 | 100 | -86 | 80 | -65 | 50  | 27 | 100 | 100 | 74  | -100 | 100 | 65          | 100         | -75          | 97           |            |            |            |            |             |             |            |            |                   |            |            |         |             |             |           |
| 2. <i>C. rufocanus</i> | 80         | -100 | 90             | 96  | 100 | -54 | 76 | -20 | 100 | 27 | 100 | 100 | 74  | -100 | 100 | 39          | 100         | -75          | 82           |            |            |            |            |             |             |            |            |                   |            |            |         |             |             |           |
| 3. <i>D. torquatus</i> | 49<br>(70) | -100 | 90             | 100 | 100 | -70 | 80 | -20 | 100 | 27 | 100 | 100 | 100 | -100 | 100 | 72<br>(102) | 79          | -50          | 108          |            |            |            |            |             |             |            |            |                   |            |            |         |             |             |           |
| 4. <i>L. lemnius</i>   | 44         | -24  | 90             | 100 | 100 | -54 | 80 | -65 | 100 | 27 | 95  | 100 | 100 | -100 | 100 | -40         | 100         | -126<br>(65) | 53<br>(65)   |            |            |            |            |             |             |            |            |                   |            |            |         |             |             |           |

|                                |             |      |     |     |     |      |                     |      |     |      |                     |     |     |     |     |     |     |                               |     |      |     |
|--------------------------------|-------------|------|-----|-----|-----|------|---------------------|------|-----|------|---------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------------------------------|-----|------|-----|
| 5. <i>S. cooperi</i>           | 53          | -100 | 90  | 100 | 60  | -54  | 80                  | -65  | 131 | 27   | 95                  | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 34                            | 100 | -126 | 90  |
| 6. <i>Ph. longicaudus</i>      | 88          | -100 | 90  | 100 | 100 | -26  | 80                  | -65  | 94  | 27   | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 38                            | 83  | -115 | 116 |
| 7. <i>A. sapidus</i>           | 86          | -90  | 90  | 100 | 100 | -50  | 74                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | -2                            | 83  | -84  | 90  |
| 8. <i>A. terrestris</i>        | 87          | -100 | 90  | 100 | 100 | -80  | 74                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 62a                           | 83  | -84  | 100 |
| 9. <i>M. agrestis</i>          | 62<br>76    | -100 | 90  | 100 | 100 | -73  | 80                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 35                            | 100 | -100 | 93  |
| 10. <i>M. arvalis</i>          | 70<br>(62)  | -100 | 100 | 100 | 100 | -73  | 80<br>(104)<br>(94) | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 65<br>(100)<br>(104)<br>(116) | 100 | -100 | 80  |
| 11. <i>M. californicus</i>     | 70<br>(86)  | -100 | 90  | 100 | 100 | -100 | 80                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100                           | 100 | -100 | 98  |
| 12. <i>M. guentheri</i>        | 72          | -100 | 90  | 100 | 24  | -73  | 80                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 97                            | 100 | -100 | 90  |
| 13. <i>M. longicaudus</i>      | 70          | -100 | 90  | 100 | 100 | -100 | 80                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 90                            | 100 | -105 | 90  |
| 14. <i>M. montanus</i>         | 70          | -100 | 90  | 100 | 100 | -100 | 80                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 62c                           | 100 | -100 | 87  |
| 15. <i>M. oeconomus</i>        | 70          | -100 | 90  | 100 | 100 | -100 | 80                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 69a                           | 100 | -131 | 97  |
| 16. <i>M. townsendi</i>        | 70          | -100 | 90  | 100 | 100 | -100 | 92<br>(80)          | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 62d                           | 100 | -100 | 85  |
| 17. <i>M. ochrogaster</i>      | 70          | -100 | 90  | 100 | 100 | -100 | 80                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 69b                           | 100 | -100 | 78  |
| 18. <i>M. duodecimcostatus</i> | 83<br>(100) | -100 | 90  | 100 | 100 | -73  | 80                  | -65  | 50  | -100 | 97                  | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 62b                           | 100 | -100 | 81  |
| 19. <i>M. mariae</i>           | 83<br>(100) | -100 | 90  | 100 | 100 | -73  | 80<br>(64)<br>(56)  | -65  | 50  | -100 | 97<br>(100)<br>(90) | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 62b                           | 83  | -100 | 81  |
| 20. <i>M. multiplex</i>        | 83<br>(100) | -100 | 90  | 100 | 100 | -41  | 80                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 24                            | 100 | -21  | 81  |
| 21. <i>M. pinetorum</i>        | 70          | -100 | 90  | 100 | 100 | -100 | 80                  | -65  | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100                           | 100 | -100 | 84  |
| 22. <i>M. savii</i>            | 83          | -100 | 90  | 100 | 100 | -78  | 80                  | -65  | 50  | -100 | 93                  | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 17                            | 100 | -100 | 90  |
| 23. <i>M. subterraneus</i>     | 100<br>83   | -100 | 90  | 100 | 100 | -73  | 80                  | -100 | 50  | -100 | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 29                            | 100 | -100 | 90  |
| 24. <i>Ch. nivalis</i>         | 90<br>47    | -100 | 90  | 100 | 100 | -85  | 100<br>(56)         | -65  | 50  | 27   | 100                 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100                           | 100 | -92  | 100 |

*terrestris scherman* est encore partiellement lié aux régions montagneuses (MOREL 1979), *M. arvalis* a colonisé toutes les plaines cultivées de la zone médio-européenne, où sa répartition peut être considérée comme continue. Toutefois, il est possible que la différenciation génétique et morphologique observée dans certaines populations marginales (Alpes, Espagne) témoigne encore d'un isolement postglaciaire.

Une autre cause d'isolement a dû jouer, et joue encore, un rôle important dans la séparation de certaines populations: il s'agit de la barrière formée par l'arc alpin. Cette barrière a été particulièrement efficace pendant le Würm, lors de l'extension maximale du glacier alpin. Actuellement encore, elle divise partiellement l'aire de répartition d'*Arvicola terrestris* et de *Microtus multiplex*. Les populations ainsi isolées montrent un degré de différenciation génétique relativement important (0,06-0,18).

## 2. VARIATIONS INTERSPÉCIFIQUES

Le degré de différenciation génétique entre des populations appartenant à 24 espèces (8 genres) d'Arvicolidae a été estimé sur la base de l'étude comparative de 19 loci. La liste des électromorphes détectés à chacun des 19 loci est donnée dans le tableau 14, et les distances génétiques figurent dans le tableau 15. Les relations de similitude génétique entre les différentes populations sont représentées graphiquement sous la forme d'un dendrogramme (Fig. 6).

### 2.1. Variations intragénériques

#### 2.1.1. *Microtus*

Nous avons suivi la classification de GROMOV & POLIAKOV (1977), qui incluent dans ce genre les *Pitymys*, et qui en excluent les *Chionomys*, dont ils font un genre séparé.

Le genre *Microtus* comprend environ 60 espèces, qui fréquentent généralement les milieux ouverts (steppe, prairie, etc.) et présentent un habitus plus ou moins modifié dans le sens d'une adaptation à la vie fouisseuse. Ces espèces sont souvent très semblables morphologiquement; dans plusieurs cas, seule la cytotaxonomie a permis d'établir le statut spécifique de formes douteuses. Certaines de ces formes, comme *subterraneus* et *multiplex* (MEYLAN 1972) ou *duodecimcostatus* et *mariae* (WINKING 1976), s'hybrident facilement en captivité. D'autres s'hybrident même localement dans leur milieu naturel (*multiplex* et *liechtensteini*, selon STORCH & WINKING 1977); ce dernier cas semble cependant être exceptionnel. Enfin, certaines espèces proches peuvent être groupées en super-espèces: les *Microtus* eurasiatiques du groupe *arvalis* (MALYGIN & ORLOV 1974), par exemple, ainsi que les *Microtus* « arvaloïdes » américains (CHALINE & MEIN 1979). La distance génétique entre les 15 espèces étudiées varie de 0,02 à 0,53, avec une moyenne de  $0,263 \pm 0,008$  (erreur standard). Le genre se révèle relativement homogène (Fig. 6). La division en sous-genres n'apparaît pas de façon rigoureuse. En revanche, un groupement géographique se dessine assez clairement: les espèces américaines (*longicaudus*, *townsendi*, *ochrogaster*, *montanus*, *californicus* et *pinetorum*) forment un groupe très homogène, indépendamment de leur appartenance à des sous-genres différents. De même, les *Pitymys* européens sont relativement bien groupés, tout en étant proches de certains *Microtus* paléarctiques.

Il nous paraît illusoire de vouloir tirer de ce dendrogramme une information plus détaillée sur les relations entre espèces du genre *Microtus*. En effet, la plupart des espèces comparées sont représentées par un seul échantillon; l'estimation de *D* doit donc être affectée d'une erreur due aux variations intraspécifiques. Or, pour de petites valeurs de *D*,

l'erreur *relative* due à l'échantillonnage peut être élevée (NEI 1978). Méthodologiquement parlant, nous ne pouvons comparer que des populations allospécifiques, et non des espèces.

### 2.1.2. *Arvicola*

La systématique des *Arvicola* a été longtemps un sujet de controverse. MILLER (1912) reconnaissait 7 espèces, HINTON (1926) en admettait quatre, alors qu'ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) n'en retenaient qu'une seule. Actuellement, on reconnaît deux espèces *A. sapidus* et *A. terrestris*, qui sont bien différenciées par leur morphologie et leurs formules chromosomiques (GROMOV & POLIAKOV, 1977). Les autres « espèces » de Miller, dont *scherman*, *italicus* et *musignani*, sont considérées comme des sous-espèces d'*A. terrestris*.

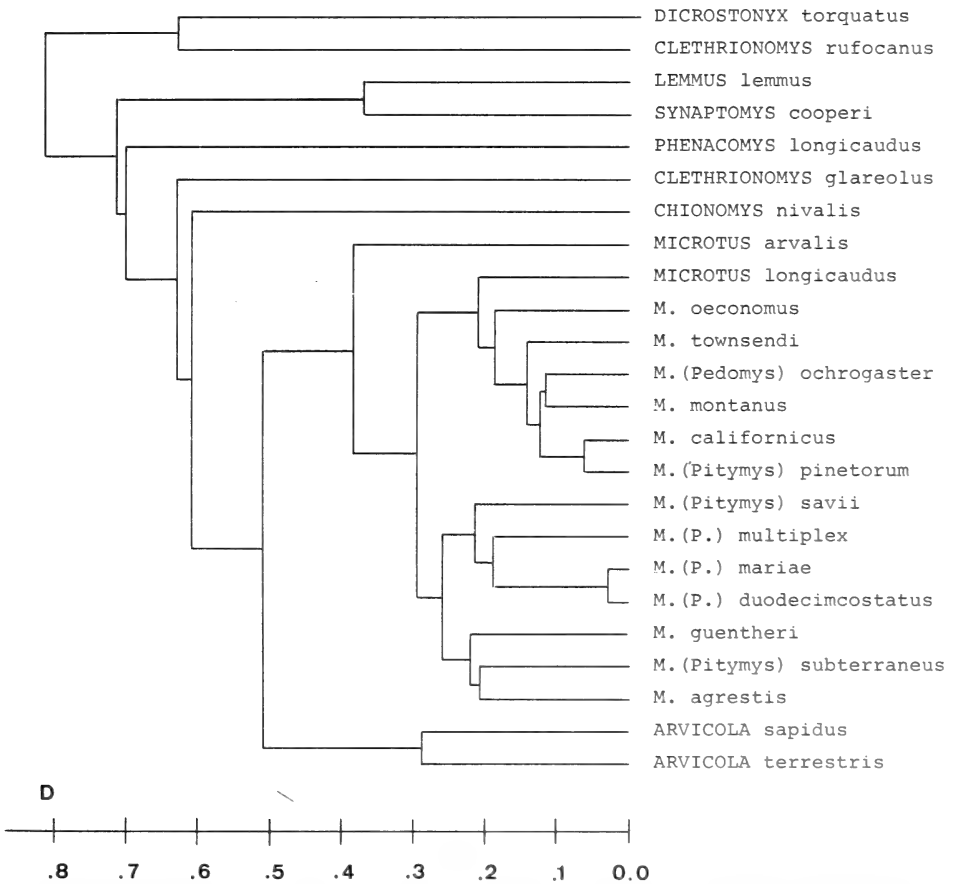


FIG. 6.

Dendrogramme dérivé du tableau 15 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques).  
 Le coefficient de corrélation cophénétique est de 0,92.

TABLEAU 15.

Distances génétiques, calculées selon la formule de NEI (1978) entre les échantillons de populations représentant 24 espèces de la famille des Arvicolidae. Cette matrice est fondée sur l'analyse des variations de 19 loci.

Les chiffres qui suivent le nom de certaines espèces désignent les populations choisies pour représenter les espèces en question (v. tableaux 2 à 12).

|                                   | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    | 10   | 11   | 12   | 13   | 14   | 15   | 16   | 17   | 18   | 19   | 20   | 21   | 22   | 23   |  |
|-----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|--|
| 1. <i>C. glareolus</i>            |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 2. <i>C. rufocanus</i>            | 0.64 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 3. <i>D. torquatus</i>            | 0.73 | 0.63 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 4. <i>L. lemmus</i>               | 0.73 | 0.73 | 0.62 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 5. <i>S. cooperi</i>              | 0.75 | 0.86 | 0.73 | 0.37 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 6. <i>Ph. longicaudus</i>         | 0.75 | 1.00 | 0.63 | 0.73 | 0.75 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 7. <i>A. sapidus</i>              | 0.86 | 1.15 | 0.85 | 0.85 | 0.86 | 0.75 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 8. <i>A. terrestris</i> (3, 8)    | 0.74 | 0.99 | 0.73 | 0.84 | 0.86 | 0.63 | 0.29 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 9. <i>M. agrestis</i> (1)         | 0.53 | 0.85 | 0.61 | 0.61 | 0.63 | 0.63 | 0.53 | 0.44 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 10. <i>M. arvalis</i> (2, 4)      | 0.70 | 1.25 | 0.91 | 0.84 | 0.94 | 0.94 | 0.73 | 0.68 | 0.34 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 11. <i>M. californicus</i>        | 0.55 | 0.88 | 0.62 | 0.63 | 0.64 | 0.64 | 0.53 | 0.45 | 0.19 | 0.30 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 12. <i>M. guentheri</i>           | 0.66 | 0.95 | 0.70 | 0.75 | 0.56 | 0.76 | 0.56 | 0.55 | 0.23 | 0.45 | 0.28 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 13. <i>M. longicaudus</i>         | 0.58 | 0.93 | 0.65 | 0.58 | 0.55 | 0.68 | 0.45 | 0.47 | 0.26 | 0.34 | 0.21 | 0.30 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 14. <i>M. montanus</i>            | 0.55 | 0.87 | 0.62 | 0.63 | 0.65 | 0.65 | 0.55 | 0.46 | 0.22 | 0.35 | 0.13 | 0.31 | 0.21 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 15. <i>M. oeconomus</i>           | 0.46 | 0.86 | 0.62 | 0.63 | 0.64 | 0.64 | 0.55 | 0.45 | 0.29 | 0.42 | 0.19 | 0.39 | 0.21 | 0.17 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 16. <i>M. townsendi</i>           | 0.60 | 0.85 | 0.67 | 0.68 | 0.70 | 0.70 | 0.53 | 0.44 | 0.25 | 0.39 | 0.16 | 0.35 | 0.24 | 0.14 | 0.20 |      |      |      |      |      |      |      |      |  |
| 17. <i>M. chrogaster</i>          | 0.55 | 0.86 | 0.62 | 0.63 | 0.64 | 0.64 | 0.64 | 0.55 | 0.45 | 0.22 | 0.36 | 0.13 | 0.31 | 0.20 | 0.11 | 0.17 | 0.14 |      |      |      |      |      |      |  |
| 18. <i>M. duodecimcostatus</i>    | 0.66 | 1.04 | 0.72 | 0.64 | 0.66 | 0.69 | 0.59 | 0.49 | 0.22 | 0.34 | 0.26 | 0.31 | 0.30 | 0.30 | 0.38 | 0.34 | 0.30 | 0.03 |      |      |      |      |      |  |
| 19. <i>M. mariae</i> (1, 2)       | 0.61 | 1.00 | 0.67 | 0.68 | 0.69 | 0.62 | 0.51 | 0.42 | 0.21 | 0.33 | 0.26 | 0.31 | 0.31 | 0.30 | 0.37 | 0.33 | 0.30 | 0.03 | 0.18 |      |      |      |      |  |
| 20. <i>M. multiplex</i> (2)       | 0.53 | 0.85 | 0.62 | 0.61 | 0.63 | 0.63 | 0.53 | 0.44 | 0.24 | 0.45 | 0.24 | 0.33 | 0.30 | 0.26 | 0.29 | 0.29 | 0.25 | 0.21 | 0.18 |      |      |      |      |  |
| 21. <i>M. pinetorum</i>           | 0.54 | 0.86 | 0.61 | 0.62 | 0.62 | 0.63 | 0.52 | 0.44 | 0.21 | 0.35 | 0.06 | 0.29 | 0.19 | 0.10 | 0.16 | 0.13 | 0.10 | 0.29 | 0.29 | 0.24 |      |      |      |  |
| 22. <i>M. savii</i>               | 0.62 | 0.98 | 0.66 | 0.66 | 0.66 | 0.57 | 0.62 | 0.43 | 0.42 | 0.26 | 0.48 | 0.26 | 0.28 | 0.28 | 0.35 | 0.31 | 0.28 | 0.22 | 0.21 | 0.22 | 0.25 |      |      |  |
| 23. <i>M. subterraneus</i>        | 0.63 | 0.85 | 0.61 | 0.72 | 0.63 | 0.73 | 0.53 | 0.52 | 0.21 | 0.42 | 0.25 | 0.21 | 0.27 | 0.29 | 0.36 | 0.32 | 0.29 | 0.25 | 0.25 | 0.27 | 0.27 | 0.22 |      |  |
| 24. <i>Ch. nivalis</i> (2, 9, 13) | 0.67 | 0.87 | 0.74 | 0.77 | 0.78 | 0.75 | 0.75 | 0.54 | 0.56 | 0.73 | 0.45 | 0.69 | 0.61 | 0.57 | 0.58 | 0.56 | 0.58 | 0.65 | 0.65 | 0.56 | 0.47 | 0.61 | 0.66 |  |



La distance génétique entre les deux espèces *sapidus* et *terrestris* est de 0,29, alors que la distance séparant les sous-espèces *scherman*, *italicus* et *musignani* varie entre 0,06 et 0,12 (voir le chapitre 1). Nos résultats sont donc en accord avec la systématique actuelle du genre.

### 2.1.3. *Clethrionomys*

Ce genre holarctique compte 8 espèces actuelles. Les deux espèces étudiées représentent, selon HINTON (1926), deux types morphologiques extrêmes: *C. glareolus* apparaît comme une espèce peu spécialisée, montrant de nombreux caractères primitifs, alors que *C. rufocanus* est une forme hautement spécialisée, qui a été parfois placée dans un sous-genre particulier (*Craseomys*).

La distance génétique entre les représentants de ces deux espèces est relativement élevée ( $D = 0,64$ ), en comparaison des valeurs trouvées dans les genres *Microtus* et *Arvicola*. Dans le dendrogramme (Fig. 6), les deux espèces ne forment pas un groupe. Il y a donc, dans ce cas, une certaine contradiction entre la classification fondée sur la biochimie et la systématique morphologique.

## 2.2. Variations intergénériques

### 2.2.1. Tribu des *Microtini*

Sur le plan morphologique, les trois genres *Microtus*, *Arvicola* et *Chionomys* présentent une parenté évidente (CORBET 1978). *Phenacomys* se différencie par contre très bien de ce groupe par ses caractères archaïques, et GROMOV & POLIAKOV (1977, page 64) lui assignent une position isolée.

La valeur moyenne de  $D$  à l'intérieur de la tribu est de  $0,640 \pm 0,034$  (erreur standard). Dans le dendrogramme (Fig. 6), les quatre genres forment des unités bien distinctes, *Phenacomys* occupant la position la plus isolée. Cette « classification » concorde avec la conception de GROMOV & POLIAKOV (1977).

### 2.2.2. Tribu des *Lemmini*

Les genres *Lemmus* et *Synaptomys* illustrent deux types morphologiques très différents: le premier (type « lemming ») montre une adaptation extrême à la vie fouisseuse et aux conditions boréales (corps ramassé, fourrure épaisse, extrémités réduites, crâne massif), alors que le second, moins spécialisé, se caractérise par un habitus de campagnol du type « *Clethrionomys* ». Les représentants des deux genres montrent par contre une morphologie dentaire très similaire et originale. GROMOV & POLIAKOV (1977) relèvent le caractère isolé et monophylétique de cette tribu.

La distance génétique entre les échantillons représentant les genres *Lemmus* et *Synaptomys* est de 0,37. Dans le dendrogramme, ces deux genres forment un groupe isolé, en accord avec la systématique.

### 2.2.3. Comparaisons entre genres et entre tribus

En plus des *Microtini* et des *Lemmini*, nous avons examiné des représentants de deux genres appartenant à deux tribus différentes: les *Dicrostonychini* et les *Clethrionomyini*. La première tribu comprend un seul genre, *Dicrostonyx*, qui se caractérise par un habitus de type lemminien extrêmement spécialisé, et n'est représenté que dans la zone boréale. Les *Dicrostonyx* se distinguent cependant des « vrais » lemmings (*Lemmini*) par une morphologie dentaire totalement différente. La tribu des *Clethrionomyini* est représentée dans notre échantillon par le genre *Clethrionomys*, composé d'espèces forestières et boréales qui se caractérisent par la persistance de certains traits archaïques.

La distance génétique moyenne (intergénérique) à l'intérieur des tribus (Lemmini et Microtini) est de  $0,601 \pm 0,048$  (e.s.). Elle est de  $0,751 \pm 0,017$  entre genres appartenant à des tribus différentes. D'une manière générale, la classification fondée sur les relations de similitude génétique a reproduit le groupement des espèces en genres et en tribus selon les conceptions de GROMOV & POLIAKOV (1977). Si l'on excepte le cas des *Clethrionomys*, nos résultats sont en bon accord avec la systématique des Arvicolidae, au moins au niveau de la hiérarchie des différentes catégories.

### 3. TAXONOMIE

Les valeurs moyennes de  $D$  trouvées pour chaque niveau taxonomique, chez les Arvicolidae, sont données dans le tableau 16.

TABLEAU 16.

*Distances génétiques moyennes (avec erreur standard)  
entre des taxons à différents niveaux de divergence évolutive,  
dans la famille des Arvicolidae.*

| Niveau taxonomique    | $\bar{D}$ ( $\pm E.S.$ ) |
|-----------------------|--------------------------|
| Populations locales   | $0.013 \pm 0.006$        |
| Sous-espèces          | $0.064 \pm 0.011$        |
| Formes chromosomiques | $0.088 \pm 0.030$        |
| Espèces               | $0.267 \pm 0.009$        |
| Genres                | $0.601 \pm 0.048$        |
| Tribus                | $0.751 \pm 0.017$        |

#### 3.1. Différenciation génétique entre populations locales

La distance génétique entre populations d'une même sous-espèce est généralement inférieure à 0,1 (AYALA 1975). Le plus souvent, elle est même inférieure à 0,05 (tableau 17).

Dans notre échantillon de quatre espèces (*M. arvalis*, *M. multiplex*, *Ch. nivalis* et *A. terrestris*), la valeur moyenne de  $D$  est de 0,013 (0,00-0,08) pour les comparaisons à l'intérieur des sous-espèces. Ce chiffre est très proche des valeurs trouvées dans d'autres groupes systématiques (tableau 17). Il traduit un niveau de différenciation génétique extrêmement réduit, qui peut s'expliquer par le flux génique entretenu par les migrations entre les différentes populations, selon le modèle développé par MARUYAMA (1970, cité par KIMURA & OHTA 1971). A cet égard, on peut relever que les comparaisons entre populations insulaires, caractérisées par une interruption du flux génique, révèlent généralement une différenciation génétique plus importante (SCHMITT 1978).

#### 3.2. Différenciation génétique entre sous-espèces

##### 3.2.1. Sous-espèces morphologiques

AYALA (1975), s'appuyant sur les résultats de plusieurs auteurs, a montré que la distance génétique séparant deux sous-espèces était généralement comprise entre 0,10

TABLEAU 17.

*Distances génétiques caractérisant différents niveaux taxonomiques,  
dans plusieurs groupes systématiques.*

|  | $\bar{D}$ (étendue) | Référence                       |
|--|---------------------|---------------------------------|
| <b>POPULATIONS LOCALES</b>                         |                     |                                 |
| Groupe <i>Drosophila willistoni</i>                | 0.031 (.01-.09)     | AYALA <i>et al.</i> (1974)      |
| <i>Drosophila mojavensis</i>                       | 0.001               | ZOUROS (1974)                   |
| <i>Lepomis</i> (Poissons)                          | 0.024 (.00-.06)     | AVISE & SMITH (1977)            |
| <i>Taricha</i> (Amphibiens)                        | 0.017               | HEDGECK & AYALA (1974)          |
| Gr. <i>Peromyscus boylii</i>                       | 0.030 (.01-.07)     | ZIMMERMANN <i>et al.</i> (1978) |
| Arvicolidae (4 espèces)                            | 0.013 (.00-.08)     | présent travail                 |
| <b>SOUS-ESPÈCES</b>                                |                     |                                 |
| Groupe <i>Drosophila willistoni</i>                | 0.230 (.21-.25)     | AYALA <i>et al.</i> (1974)      |
| <i>Drosophila mojavensis</i>                       | 0.130               | ZOUROS (1974)                   |
| <i>Lepomis macrochirus</i> (Poissons)              | 0.171               | AVISE & SMITH (1977)            |
| <i>Taricha torosa</i> (Amphibiens)                 | 0.181               | HEDGECK & AYALA (1974)          |
| Gr. <i>Peromyscus boylii</i>                       | 0.052 (.04-.06)     | ZIMMERMANN <i>et al.</i> (1978) |
| Arvicolidae (4 espèces)                            | 0.064 (.01-.18)     | présent travail                 |
| <b>FORMES CHROMOSOMIQUES</b>                       |                     |                                 |
| <i>Spalax ehrenbergi</i>                           | 0.022 * (.00-.04)   | NEVO & SHAW (1972)              |
| <i>Thomomys talpoides</i>                          | 0.078 (.00-.15)     | NEVO <i>et al.</i> (1974)       |
| <i>Microtus multiplex</i>                          | 0.088 (.01-.18)     | présent travail                 |
| <b>SEMI-ESPÈCES</b>                                |                     |                                 |
| Groupe <i>Drosophila willistoni</i>                | 0.226               | AYALA <i>et al.</i> (1974)      |
| <i>Mus musculus</i>                                | 0.174 *             | SELANDER <i>et al.</i> (1969)   |
| <i>Peromyscus leucopus-gossypinus</i>              | 0.178               | ZIMMERMANN <i>et al.</i> (1978) |
| <b>ESPÈCES JUMELLES</b>                            |                     |                                 |
| Groupe <i>Drosophila willistoni</i>                | 0.581 (.22-1.27)    | AYALA <i>et al.</i> (1974)      |
| Gr. <i>Peromyscus truei</i>                        | 0.057 (.05-.06)     | ZIMMERMANN <i>et al.</i> (1978) |
| <b>ESPÈCES MORPHOLOGIQUEMENT<br/>DIFFÉRENCIÉES</b> |                     |                                 |
| Groupe <i>Drosophila willistoni</i>                | 1.056 (.84-1.27)    | AYALA <i>et al.</i> (1974)      |
| <i>Lepomis</i> (Poissons)                          | 0.609               | AVISE & SMITH (1977)            |
| <i>Taricha</i> (Amphibiens)                        | 0.296               | HEDGECK & AYALA (1974)          |
| <i>Anolis</i> (Reptiles)                           | 0.404               | YANG <i>et al.</i> (1974)       |
| Icteridae (Oiseaux)                                | 0.227 (.01-.45)     | SMITH & ZIMMERMANN (1976)       |
| Groupe <i>Peromyscus boylii</i>                    | 0.323 (.15-.40)     | ZIMMERMANN <i>et al.</i> (1978) |
| Arvicolidae (3 genres)                             | 0.267 (.03-.64)     | présent travail                 |

\* Coefficients de Nei calculés par AYALA (1975) d'après les données originales.

et 0,25. D'autres travaux, en particulier sur des Mammifères (PATTON *et al.* 1972; ZIMMERMAN *et al.* 1978), ont révélé un degré de différenciation génétique (entre sous-espèces) souvent bien inférieur à l'intervalle 0,10-0,25.

Dans notre échantillon de quatre espèces, la distance génétique moyenne séparant les sous-espèces est de 0,064. Cette valeur est supérieure à celle qui résulte des comparaisons entre populations locales ( $D = 0,013$ ), mais elle est faible en regard des exemples donnés par AYALA (1975). Cette différence peut s'expliquer par le caractère mal défini et relativement arbitraire de la catégorie de sous-espèce: « No nonarbitrary criterion is available to define the category subspecies. Nor is the subspecies a unit of evolution, except when it happens to coincide with a geographical or other genetic isolate ». (MAYR 1969, p. 41).

Les exemples choisis par AYALA *et al.* (1974) dans le groupe *Drosophila willistoni* sont de toute évidence des cas limite: il s'agit de groupes de populations allopatriques dont les représentants, hybridés en laboratoire, produisent une *F1* partiellement stérile. Ces sous-espèces peuvent donc être considérées, sur une base biologique, comme des « espèces naissantes » (« incipient species »). Les sous-espèces que nous avons étudiées, en revanche, ont été définies sur des bases purement morphologiques, voire typologiques. Elles correspondent à des groupes de populations allopatriques, parfois à des isolats géographiques, qui se distinguent de façon plus ou moins significative par des différences de coloration, de mensurations ou de morphologie crânienne ou dentaire.

Dans certains cas, toutefois, le niveau de différenciation entre des sous-espèces a été confirmé par une étude biologique. Ainsi, MOREL (1979) a mis en évidence une interstérilité partielle entre *Arvicola terrestris scherman* et *A. t. italicus*. Ces deux formes strictement allopatriques sont donc comparables aux « espèces naissantes » étudiées par AYALA *et al.* (1974). Elles montrent d'ailleurs un degré de différenciation génétique appréciable. Dans d'autres cas, les sous-espèces correspondent à de simples isolats géographiques limités à une aire très réduite (*M. multiplex fatioi*, par exemple), dont la différenciation résulte vraisemblablement de la dérive génétique.

La catégorie subspécifique définit donc un ensemble très hétérogène, dont la composition dépend partiellement de la subjectivité du systématicien. Il n'est par conséquent pas étonnant que le degré de différenciation génétique des sous-espèces varie beaucoup d'un cas à l'autre. Au contraire, il serait peu réaliste de vouloir assigner un  $D$  standard à une catégorie qui recouvre un processus continu de divergence évolutive. Dans notre exemple (Arvicolidae), la sous-espèce occupe bien une position intermédiaire entre la « population locale » et l'espèce (tableau 16). De plus, la distance génétique moyenne caractérisant les sous-espèces étudiées est très proche des valeurs moyennes trouvées chez d'autres Rongeurs, en particulier dans le genre *Peromyscus* (tableau 17), et qui sont généralement faibles en comparaison des exemples pris chez les Poissons, les Amphibiens, les Reptiles et dans le genre *Drosophila* (AYALA 1975). Cette tendance générale concorde avec les observations de WILSON *et al.* (1974a), qui montrent que, chez les Mammifères, le rapport de la différenciation morphologique à la différenciation « génétique » (protéines) est plus élevé que dans d'autres groupes systématiques.

### 3.2.2. Formes chromosomiques

Les formes chromosomiques allopatriques peuvent être considérées comme relevant de la catégorie subspécifique, dans la mesure où leur isolement reproductif n'est pas démontré. En fait, la plupart des exemples ayant fait l'objet d'une analyse génétique (NEVO & SHAW 1972; NEVO *et al.* 1974) représentent des cas limite, le processus de spéciation étant pratiquement achevé (hybrides rares, localisés dans des zones de contact étroites). D'une manière générale, la distance génétique entre de telles formes n'est pas

supérieure aux valeurs caractérisant les comparaisons entre populations ou entre sous-espèces (tableau 17).

Dans le cas de *M. multiplex*, la distance génétique entre les trois types chromosomiques étudiés ( $2N=48$ ;  $2N=48$ , X avec inversion péricentrique;  $2N=46$ ) varie de 0,01 à 0,18, avec une moyenne de 0,088. Ce résultat est comparable aux valeurs trouvées dans les genres *Thomomys* et *Spalax* (tableau 17). Le degré de différenciation observé chez ces espèces suggère une indépendance entre les mécanismes de divergence au niveau chromosomique et au niveau des gènes de structure. AYALA (1975) a décrit un aspect de ce phénomène sous le terme de « spéciation saltatoire »: alors que des remaniements chromosomiques (fusions, translocations) peuvent conduire très rapidement à l'isolement génétique d'une population, sous forme d'incompatibilité de reproduction, la différenciation du génome résulte d'un processus continu (anagenèse) et dépend du temps écoulé depuis l'isolement effectif (géographique ou sexuel) des populations. Il semble que la spéciation elle-même ne nécessite pas une réorganisation majeure du génome.

### 3.3. Différenciation génétique entre espèces d'un même genre

Parmi toutes les catégories taxonomiques, l'espèce occupe une position unique par le fait qu'elle peut être définie sur la base d'un critère objectif: l'isolement reproductif (MAYR 1969). Cette règle admet évidemment des exceptions (formes parthénogénétiques) et des cas limite; elle est néanmoins applicable dans la plupart des cas.

La distance génétique entre deux espèces est généralement supérieure à 0,2 (AYALA 1975). Dans notre échantillon, elle varie de 0,03 à 0,64, avec une moyenne de 0,267. Cette valeur est assez semblable à celle trouvée chez d'autres Rongeurs, et en particulier dans le groupe *Peromyscus boylii* (ZIMMERMAN *et al.* 1978). Elle est en revanche très faible en comparaison de la valeur caractérisant les espèces morphologiquement différenciées du groupe *Drosophila willistoni*, alors qu'elle est très proche de la distance moyenne entre les sous-espèces de ce même groupe (tableau 17).

Cette divergence n'est pas en soi contradictoire avec la théorie de la spéciation défendue par AYALA (1975). Il nous paraît toutefois intéressant d'en rechercher les causes. Dans cette perspective, la première question que l'on peut se poser est celle des critères utilisés pour l'attribution du statut spécifique ou sub-spécifique. Dans le groupe *Drosophila willistoni* (AYALA *et al.* 1974), les catégories de sous-espèce et de semi-espèce sont définies sur la base d'un isolement reproductif partiel mis en évidence en laboratoire. Or, chez les Rongeurs, une telle barrière permet pratiquement de conférer aux groupes qu'elle sépare un statut spécifique, au moins lorsque ces groupes peuvent être distingués par leur morphologie ou leur formule chromosomique. Ainsi, dans le genre *Microtus*, les espèces *subterraneus* et *multiplex* (MEYLAN 1972), *subterraneus* et *savii* (MEYLAN, comm. pers.) ainsi que *duodecimcostatus* et *mariae* (WINKING 1976) ont produit, en captivité, des hybrides tout à fait viables, mais partiellement stériles. Ces exemples pris dans les genres *Drosophila* et *Microtus* représentent donc des cas limite, dont le classement dans l'une ou l'autre des catégories d'espèce ou de semi-espèce relèvent d'un choix taxonomique subjectif. Il n'est par conséquent pas étonnant que les distances génétiques caractérisant les catégories subsppécifiques et spécifique présentent une zone de recouvrement correspondant aux cas intermédiaires de la spéciation (« incipient species »).

Cette ambiguïté taxonomique n'est cependant pas la seule cause de la divergence entre les valeurs trouvées dans les différentes classes examinées. Il ressort clairement des travaux d'AYALA *et al.* (1974), de CARSON *et al.* (1975) et de NEVO (1978b) que la phase du processus de spéciation qui consiste en l'acquisition de l'isolement reproductif n'im-

plique pas une augmentation substantielle de la différenciation génétique. En fait, il apparaît que la divergence mesurée au niveau moléculaire résulte d'un processus continu et relativement régulier (anagenèse), alors que la spéciation peut se réaliser « rapidement » selon des modalités diverses (réarrangements chromosomiques, isolement éthologique ou physiologique). D'une manière plus générale, on constate que la différenciation biochimique, la divergence morphologique et l'isolement reproductif sont des phénomènes relativement indépendants. Il est donc compréhensible que la distance génétique entre espèces varie beaucoup d'un cas à l'autre. Cette valeur dépend d'une part de la stratégie évolutive propre au groupe systématique en question et d'autre part du temps écoulé depuis l'isolement des espèces étudiées (AYALA 1975; NEVO 1978b).

Le genre *Microtus* a une origine récente, qui remonte à un million d'années environ. Il a subi pendant cette période une diversification écologique, morphologique et chromosomique particulièrement rapide (CHALINE 1974). Le genre *Drosophila*, en revanche, est caractérisé par une grande stabilité morphologique, son évolution procédant apparemment par adaptation physiologique (DOBZHANSKY 1956). Ceci peut expliquer que le rapport de la différenciation biochimique à la différenciation morphologique soit plus élevé dans le second cas que dans le premier.

### 3.4. Différenciation génétique entre genres et entre tribus

Le genre et la tribu, comme toutes les catégories supérieures à l'espèce, ne peuvent pas être définis sur la base d'un critère objectif et universel. En pratique, un genre correspond à un groupe monophylétique d'espèces séparé des autres groupes de même rang par une discontinuité marquée (MAYR, 1969). Mais il n'existe pas de « caractère générique »: le critère de décision taxonomique dépend des particularités de la famille ou de la classe en question, et peut varier beaucoup d'un cas à l'autre. De même, la tribu correspond à un groupement relativement arbitraire de genres présentant entre eux des affinités marquées.

Le genre est souvent considéré comme représentant la limite supérieure d'application de la méthode d'électrophorèse (AVISE, 1974). Ainsi, les données relatives à des comparaisons intergénériques sont assez rares. La distance génétique entre genres d'une même famille a été estimée chez des Poissons et des Amphibiens (AVISE & SMITH 1977; HEDGE-COCK & AYALA 1974): elle est généralement supérieure à 1. Chez les Arvicolidae, la distance moyenne entre genres ( $\bar{D} \simeq 0,60$ ) est nettement supérieure à la distance entre espèces congénériques (tableau 16). De même, la distance entre tribus ( $\bar{D} \simeq 0,75$ ) est plus élevée que la distance entre genres. Il y a donc, à l'intérieur de la famille, une certaine corrélation entre la différenciation biochimique et la divergence morphologique. Il faut cependant relever que la valeur de  $D$  caractérisant les comparaisons entre genres d'Arvicolidae est très proche de la distance moyenne observée entre espèces jumelles du groupe *Drosophila willistoni*. Ce décalage montre à nouveau que le rapport entre distance génétique et différenciation morphologique peut présenter des variations importantes suivant la classe considérée. A ce propos, on peut signaler la distance génétique relativement faible ( $D = 0,62$ ) observée entre l'homme et le chimpanzé, qui appartiennent pourtant à deux familles différentes (KING & WILSON 1975).

### 3.5. Synthèse

La distribution des distances génétiques chez les arvicolidae et dans d'autres groupes systématiques (tableau 17) révèle certaines tendances générales, qui peuvent être résumées de la manière suivante:

1. A l'intérieur d'un groupe donné, il existe un parallélisme entre la différenciation génétique et la hiérarchie taxonomique. Dans la mesure où les niveaux taxonomiques correspondent à des degrés de divergence morphologique et phylogénétique, on peut en déduire que l'évolution divergente s'accompagne d'une augmentation graduelle de la distance génétique.

2. La catégorie spécifique ne peut pas être définie sur la base d'une distance génétique minimale. La spéciation semble bien s'accompagner d'une augmentation de la différenciation génétique, mais cette augmentation n'est pas une condition nécessaire. Elle résulte plutôt d'un phénomène anagénétique (AYALA 1975), qui peut précéder ou suivre l'acquisition de l'isolement reproductif. A première vue, ces résultats sont en contradiction avec la théorie de MAYR (1963), qui considère que le processus de spéciation implique une réorganisation majeure du génome, ou « révolution génétique ». Cependant, WILSON *et al.* (1974a et b) ont émis l'hypothèse que l'isolement reproductif pouvait être dû à des réarrangements chromosomiques et à des modifications de gènes régulateurs, alors que la « distance génétique » ne traduit que les mutations touchant les gènes de structure. La révolution génétique se produirait donc au niveau des gènes régulateurs et de l'organisation spatiale du génome, et ne serait pas détectée par les méthodes courantes de taxonomie biochimique. Cette hypothèse est particulièrement intéressante dans la mesure où elle permet d'expliquer le phénomène de « spéciation saltatoire » observé chez les Rongeurs (AYALA 1975), et qui s'accompagne presque toujours de réarrangements chromosomiques décelables.

3. A catégorie égale, les Arvicolidae présentent un degré de différenciation génétique qui se situe à la limite inférieure des valeurs trouvées dans d'autres groupes. Cette caractéristique correspond d'ailleurs à une tendance assez générale qui a été observée chez d'autres Mammifères ayant fait l'objet d'études semblables (AYALA 1975; ZIMMERMAN *et al.* 1978). On peut alors se demander si ce « décalage » recouvre une réalité biologique, ou s'il n'est qu'un artefact dû à l'absence de critères taxonomiques universels. Il est évident que les caractères permettant de classer deux drosophiles dans un même genre ne sont pas « comparables » aux traits qui différencient un campagnol d'un lemming. Cependant, CHERRY *et al.* (1978) ont montré que, indépendamment de la subjectivité taxonomique, certains Mammifères se caractérisent par une évolution morphologique particulièrement rapide, et que le rapport entre la différenciation morphologique et la différenciation biochimique peut être beaucoup plus élevé chez les Mammifères que dans d'autres groupes systématiques. L'évolution moléculaire, en revanche, apparaît comme un processus régulier, presque linéaire (FITCH 1976).

#### REMERCIEMENTS

Qu'il me soit permis de remercier ici tous ceux qui m'ont apporté leur aide lors de la réalisation de ce travail :

MM. Peter Vogel, Adolf Scholl et André Meylan, dont les conseils et les critiques m'ont été précieux.

M. Masatoshi Nei, qui m'a gracieusement envoyé une copie du programme d'ordinateur AHGD.

M<sup>lle</sup> Camie Ivarsson, qui m'a assisté dans la capture des animaux.

MM. Jean-Pierre Airoidi, François Estoppey, Murray L. Johnson, Vincent van Laar, Frank F. Mallory, H. Mendelssohn, Erkki Pankakoski, Richard D. Sage, Luciano Santini et Nils C. Stenseth, qui m'ont envoyé un important matériel d'étude.

MM. Roland Gander et Oscar Schneider, dont l'aide technique m'a été très utile.

## RÉSUMÉ

Le degré de différenciation génétique entre 60 populations, représentant 24 espèces (8 genres) de la famille des Arvicolidae, a été estimé sur la base d'une étude comparative de 19 à 25 loci (enzymes et protéines sériques). Le but de ce travail est double :

- évaluer le degré de différenciation génétique correspondant aux stades intermédiaires du processus de spéciation (sous-espèces, formes chromosomiques)
- étudier, d'une manière plus générale, la relation entre la hiérarchie des catégories taxonomiques et l'amplitude de la différenciation génétique.

1. Les variations intraspécifiques ont été étudiées chez quatre espèces: *Microtus arvalis*, *Microtus multiplex*, *Chionomys nivalis* et *Arvicola terrestris*. La distance génétique (calculée selon Nei) entre populations d'une même sous-espèce varie de 0.00 à 0.08, avec une moyenne de 0,013 alors que la distance entre sous-espèces se situe entre 0.01 et 0.18 (moyenne: 0.064). D'une manière générale, il apparaît que l'isolement géographique s'accompagne d'une augmentation de la différenciation génétique des populations.

2. A l'intérieur des genres *Microtus*, *Arvicola* et *Clethrionomys*, la distance génétique entre espèces varie de 0.03 à 0.64 ( $\bar{D} = 0.267$ ). La distance moyenne entre genres d'une même tribu (Microtini et Lemmini) est de 0.601. Elle est de 0.751 pour les comparaisons entre tribus.

3. Les valeurs de D caractérisant les différentes catégories taxonomiques, chez les Arvicolidae, sont particulièrement faibles en comparaison des moyennes trouvées dans d'autres classes (Insectes, Poissons, Amphibiens). Elles sont par contre assez proches des valeurs trouvées chez d'autres Rongeurs (*Peromyscus*, *Thomomys*, *Spalax*). Il semble que les Arvicolidae soient caractérisés, comme d'autres Mammifères, par une évolution morphologique et chromosomique relativement rapide en comparaison de leur évolution moléculaire.

4. Un dendrogramme a été construit sur la base des distances génétiques entre les 24 espèces comparées. D'une manière générale, cette classification concorde avec les vues de la systématique classique. Certaines contradictions peuvent cependant être relevées.

## BIBLIOGRAPHIE

- AVISE, J. C. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.* 23: 465-481.
- AVISE, J. C. et M. H. SMITH. 1977. Gene frequency comparisons between sunfish (Centrarchidae) populations at various stages of evolutionary divergence. *Syst. Zool.* 26: 319-335.
- AVISE, J. C., M. H. SMITH, R. K. SELANDER, T. E. LAWLOR et P. R. RAMSEY. 1974. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland species of the subgenus *Haplomylomys*. *Syst. Zool.* 23: 226-238.
- AYALA, F. J. 1975. Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.* 8: 1-78.
- AYALA, F. J., M. L. TRACEY, D. HEDGECOCK et R. C. RICHMOND. 1974. Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila*. *Evolution* 28: 576-592.
- BOWEN, B. S. et S. Y. YANG. 1978. Genetic control of enzyme polymorphisms in the California vole, *Microtus californicus*. *Biochem. Genet.* 16: 455-468.
- BREWER, G. J. 1970. An introduction to isozyme techniques. *Academic Press, New York*.
- BROSSET, A. et H. HEIM DE BALSAC. 1967. Les micromammifères du Vercors. *Mammalia* 31: 325-346.



- CARSON, H. L., W. E. JOHNSON, P. S. NAIR et F. M. SENE. 1975. Allozymic and chromosomal similarity in two *Drosophila* species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 72: 4521-4525.
- CHALINE, J. 1974. Esquisse de l'évolution morphologique, biométrique et chromosomique du genre *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le Pléistocène de l'hémisphère nord. *Bull. Soc. géol. Fr.* 16: 440-450.
- 1977. Les rongeurs et l'évolution des paysages et des climats au Pléistocène supérieur en France. In: Approche écologique de l'Homme fossile. *Suppl. au Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, vol. 47: 161-170.
- CHALINE, J. et P. MEIN. 1979. Les Rongeurs et l'évolution. *Doin, Paris*.
- CHERRY, L. M., S. M. CASE et A. C. WILSON. 1978. Frog perspective on the morphological difference between humans and chimpanzees. *Science* 200: 209-211.
- CORBET, G. B. 1978. The Mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. *Brit. Mus. (Nat. Hist.) and Cornell University Press, London and Ithaca*.
- DOBZHANSKI, T. 1956. What is an adaptive trait? *Amer. Nat.* 90: 337-347.
- DOBZHANSKY, T., F. J. AYALA, G. L. STEBBINS et J. W. VALENTINE. 1977. *Evolution*. Freeman, San Francisco.
- ELLERMAN, J. R. et T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758-1946. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), London*.
- ENGEL, W., K. BENDER, S. KADIR, J. OP'T HOF et U. WOLF. 1970. Zur Genetik der 6-Phosphogluconatdehydrogenase (EC: 1.1.1.44) bei Säugern. *Humangenetik* 10: 151-157.
- FITCH, W. M. 1976. Molecular evolutionary clocks. In: *Molecular Evolution*, F. J. Ayala ed., pp. 160-178. *Sinauer, Sunderland, Mass.*
- GAINES, M. S. et C. J. KREBS. 1971. Genetic changes in fluctuating vole populations. *Evolution* 25: 702-723.
- GRAF, J. D. et A. MEYLAN. 1980. Polymorphisme chromosomique et biochimique chez *Pitymys multiplex* (Mammalia, Rodentia). *Z. Säugetierkunde* 45: 133-148.
- GROMOV, I. M. et I. A. POLIAKOV. 1977. Campagnols (Microtinae). *Faune d'U.R.S.S. Académie des Sciences de l'U.R.S.S. Institut de Zoologie, Leningrad, Moscou*. (En russe).
- HARRIS, H. 1975. The principles of human biochemical genetics. *North Holland, Amsterdam and Oxford*.
- HEDGECOCK, D. et F. J. AYALA. 1974. Evolutionary divergence in the genus *Taricha* (Salamandridae). *Copeia* 1974: 738-747.
- HINTON, M. A. C. 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. Vol. 1. *British Museum (Nat. Hist.), London*.
- HUBBY, J. L. et L. H. THROCKMORTON. 1968. Protein differences in *Drosophila*. IV. A study of sibling species. *Amer. Nat.* 102: 193-205.
- KIMURA, M. et T. OHTA. 1971. Theoretical aspects of population genetics. *Princeton University Press, Princeton, N. J.*
- KING, M. C. et A. C. WILSON. 1975. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science* 188: 107-116.
- KRATOCHVIL, J. 1959. Le campagnol des champs, *Microtus arvalis*. *CSAV, Praha*. (En tchèque, avec résumé en allemand).
- LE LOUARN, H. et G. JANEAU. 1975. Répartition et biologie du campagnol des neiges *Microtus nivalis* Martins dans la région de Briançon. *Mammalia* 39: 589-604.
- LE LOUARN, H., F. SPITZ et G. GROLLEAU. 1970. Le campagnol des champs *Microtus arvalis* Pallas dans le Briançonnais. *Ann. Zool. Ecol. anim.* 2: 423-436.
- LEWONTIN, R. C. 1967. Population genetics. *Ann. Rev. Genet.* 1: 37-70.
- LEWONTIN, R. C. et J. L. HUBBY. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 595-609.
- MALYGIN, V. M. et V. N. ORLOV. 1974. Areas of 4 species of voles (superspecies *Microtus arvalis*) by karyological data. *Zool. Zh.* 53: 616-622. (En russe, avec résumé en anglais).
- MARUYAMA, T. 1970. Effective number of alleles in a subdivided population. *Theor. Pop. Biol.* 1: 273-306.

- MASTERS, C. J. et R. S. HOLMES. 1975. Hemoglobin, isoenzymes and tissue differentiation. *North Holland, Amsterdam and Oxford*.
- MATTHEY, R. 1957. Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia, Muridae). *Revue suisse Zool.* 64: 39-71.
- MAURER, F. W. 1967. Heritability of the plasma transferrin protein in three species of *Microtus*. *Nature* 215: 95-96.
- MAYR, E. 1963. Animal Species and Evolution. *Harvard University Press, Cambridge, Mass.*  
— 1969. Principles of Systematic Zoology. *McGraw-Hill, New York*.
- MEYLAN, A. 1972. Caryotypes de quelques hybrides interspécifiques de *Pitymys* (Mammalia, Rodentia). *Experientia* 28: 1507-1510.
- MEYLAN, A. et J. D. GRAF. 1973. Caryotype du campagnol des neiges, *Microtus nivalis* (Martins), en Europe occidentale (Mammalia, Rodentia). *Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat.* 71: 441-446.
- MEYLAN, A., J. MOREL et J. C. PRAZ. 1971. Le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), en Valais (Mammalia, Rodentia). *Bull. Murithienne* 88: 69-82.
- MILLER, G. S. 1912. Catalogue of the Mammals of Western Europe. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), London*.
- MOREL, J. 1979. Le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), en Suisse: biologie et systématique (Mammalia, Rodentia). *Thèse de doctorat, Université de Lausanne*.
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- NEVO, E. 1978a. Genetic variation in natural populations: patterns and theory. *Theor. Pop. Biol.* 13: 121-177.  
— 1978b. Genetic differentiation during speciation. *Nature* 275: 125-126.
- NEVO, E. et C. R. SHAW. 1972. Genetic variation in a subterranean mammal *Spalax ehrenbergi*. *Biochem. Genet.* 7: 235-241.
- NEVO, E., Y. J. KIM, C. R. SHAW et C. S. THAELER. 1974. Genetic variation, selection and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers. *Evolution* 28: 1-23.
- PATTON, J. L. et S. Y. YANG. 1977. Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. *Evolution* 31: 697-720.
- PATTON, J. L., R. K. SELANDER et M. H. SMITH. 1972. Genic variation in hybridizing populations of gophers (genus *Thomomys*). *Syst. Zool.* 21: 263-275.
- ROGERS, J. S. 1973. Protein polymorphism, genic heterozygosity and divergence in the toads *Bufo cognatus* and *B. speciosus*. *Copeia* 1973: 322-330.
- SCHMITT, L. H. 1978. Genetic variation in isolated populations of the Australian bush-rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution* 32: 1-14.
- SELANDER, R. K., W. G. HUNT et S. Y. YANG. 1969. Protein polymorphism and genic heterozygosity in two European subspecies of the house mouse. *Evolution* 23: 379-390.
- SELANDER, R. K., M. H. SMITH, S. Y. YANG, W. E. JOHNSON et J. B. GENTRY. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in Genetics VI. Univ. Texas Publ.* 7103: 49-90.
- SMITH, J. K. et E. G. ZIMMERMAN. 1976. Biochemical genetics and evolution of North American blackbirds, family Icteridae. *Comp. Biochem. Physiol.* 53B: 319-324.
- SOKAL, R. R. et P. H. A. SNEATH. 1963. Principles of numerical taxonomy. *Freeman, San Francisco*.
- SPITZ, F. 1977. Le campagnol des champs (*Microtus arvalis* (Pallas)) en Europe. *Bull. OEPP* 7: 165-175.
- STORCH, G. et H. WINKING. 1977. Zur Systematik der *Pitymys multiplex*-*Pitymys liechtensteini*-Gruppe (Mammalia: Rodentia). *Z. Säugetierkunde* 42: 78-88.
- TERZEA, E. 1972. Remarques sur la morphologie dentaire et la répartition de *Microtus nivalis* Martins dans le Pléistocène de Roumanie. *Trav. Inst. Spéol. « Emile Racovitza »* 11: 271-298.
- WILSON, A. C., V. M. SARICH et L. M. MAXSON. 1974a. The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein and anatomical evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 3028-3030.

- WILSON, A. C., L. R. MAXSON et V. M. SARICH. 1974b. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2843-2847.
- WINKING, H. 1976. Karyologie und Biologie der beiden iberischen Wühlmausarten *Pitymys mariae* und *Pitymys duodecimcostatus*. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 14: 104-129.
- YANG, S. Y., M. SOULE et G. C. GORMAN. 1974. *Anolis* lizards of the eastern Caribbean: a case study in evolution. I. Genetic relationships, phylogeny, and colonization sequence of the *roquet* group. *Syst. Zool.* 23: 387-399.
- ZIMMERMAN, E. G., C. W. KILPATRICK et B. J. HART. 1978. The genetics of speciation in the rodent genus *Peromyscus*, *Evolution* 32: 565-579.
- ZOUROS, E. 1974. Genic differentiation associated with the early stages of speciation in the *mulleri* subgroup of *Drosophila*. *Evolution* 27: 601-621.
-



# Sur l'identité de trois « *Amalocera* » de Bornéo (Coleoptera, Scaphidiidae)

par

Ivan LÖBL \*

Avec 11 figures

## ABSTRACT

**On the identity of three "Amalocera" of Borneo.** — *Amalocera sparsepunctata* Pic is transferred to *Pseudobironium* Pic, *Morphoscapa banguyi* Achard is relegated to its synonymy; *Amalocera doriai* Pic is transferred to *Baeocera* Erichson; for *Amalocera borneensis* Pic a new genus, *Kathetopodion* is established. Diagnostic characters of these species are described and figured, lectotypes are designated.

Le genre *Amalocera* Erichson n'est connu, à ce jour, que par cinq espèces brésiliennes (LÖBL 1974). Cependant certains auteurs ont encore rattaché aux *Amalocera* neuf espèces d'Asie équatoriale et de la Nouvelle-Guinée. Celles-ci ne sont pas congénères: six d'entre elles, déjà traitées dans mes notes précédentes (LÖBL 1970, 1973, 1975a, 1975b), appartiennent à quatre genres. Ainsi, *achardi* Pic est placé dans *Pseudobironium* Pic, *convexa* Pic dans *Baeocera* Erichson (le nom *Eubaeocera* Cornell utilisé en 1975 n'étant pas valide), *birmanica* Pic, *quadripunctata* Pic et *suturalis* Achard dans *Scaphisoma* Leach; enfin, le genre *Birocera* Löbl a été établi pour *punctatissima* Reitter. L'étude des trois « *Amalocera* » asiatiques pas encore révisés fait l'objet de la présente note. Ces espèces doivent être réparties chacune dans un genre différent, dont un nouveau créé pour *borneensis* Pic.

Remarques. La longueur du corps est mesurée du bord apical du pronotum aux angles apicaux internes des élytres; seules les parties découvertes des mésépimères et métépisternes sont mesurées.

---

\* Muséum d'Histoire naturelle, Case postale 284, CH 1211 Genève 6.

Abréviations utilisées pour les collections:

|      |   |   |
|------|---|---|
| BMNH | — | British Museum (Natural History), London    |
| MCSG | — | Museo Civico di Storia Naturale, Genova     |
| MNHP | — | Muséum National d'Histoire naturelle, Paris |
| MHNG | — | Muséum d'Histoire naturelle, Genève         |
| NMP  | — | Národní Museum, Praha.                      |

Je remercie très sincèrement M<sup>lle</sup> N. Berti (Paris), MM. R. Poggi (Genova) et P. M. Hammond (Londres) qui ont bien voulu me confier l'étude de ces Scaphidiides.

### **Pseudobironium sparsepunctatum** (Pic), comb. n.

*Amalocera sparsepunctata* Pic, 1915: 31. Lectotype ♀: île Banguey (MNHP) désigné ici.  
*Morphoscapha bangueyi* Achard, 1920: 134. Lectotype ♂: île Banguey (NMP, Kat. n° 18720), désigné ici — **syn. n.**

Matériel étudié: MALAISIE: 6, y compris les types, île Banguey/= Banggi/; 1, Sabah, Kinabalu; 20, Sarawak, 4. Division, Gunong Mulu NP, près du camp de base, 50-100 m, V.-VIII.1978, leg. P. M. Hammond & J. E. Marschall; PHILIPPINES: 1, Palawan, leg. M. E. Walsh (MNHP, NMP, BMNH, MHNG).

Cette espèce est très proche de *languei* (Achard); elle n'en diffère que par la taille plus petite (corps long de 2,05-2,25 mm, largeur maximum 2 mm), par les antennes plus courtes et par l'édéage avec les paramères très grêles et le sac interne bien caractéristique (fig. 3 et 4). Par contre, la sinuosité du bord interne des yeux est la même chez ces deux espèces, les différences notées par ACHARD (l.c.) n'existant pas. *P. sparsepunctatum* et *languei* se singularisent par les palpes maxillaires particulièrement trapus (fig. 1), par la conformation des antennes (fig. 2) et par la microsculpture et la ponctuation du métasternum et du premier sternite apparent. Ceux-ci ont une microsculpture formée de points bien marqués sur leurs parties médianes respectives (comme sur la surface entière des sternites suivants et sur les tergites visibles), mais complètement effacée sur leurs côtés. La ponctuation de la partie médiane du métasternum est grosse et assez dense; quelques points plus ou moins gros sont situés encore en arrière et latéralement aux cavités coxales II; la surface restante des côtés du métasternum est très finement et éparsement ponctuée. La ponctuation du 1. sternite apparent est très fine et très éparse, sauf sur une aire transverse ornée de points plus gros et denses (mais nettement plus fins que ceux du milieu du métasternum), située de chaque côté assez près du bord apical.

### **Baeocera doriai** (Pic), comb. n.

*Amalocera doriai* Pic, 1920: 95. Lectotype ♂: Sarawak (MCSG) désigné ici.

Matériel étudié: MALAISIE: unique exemplaire type (immature) étiqueté « Borneo Sarawak 1865-66. Coll. G. Doria ».

Longueur 1,9 mm. Corps assez convexe. Yeux grands. Antennes assez longues, rapport des longueurs/largeurs des articles: III 10/5, IV 12/4, V 15/5, VI 15/8, VII 26/10, VIII 20/8, IX 26/10, X 28/10, XI 53/8. Pronotum à côtés régulièrement arrondis; carènes latérales en vue dorsale non visibles; ponctuation éparse et très fine, peu marquée au grossissement × 24; largeur basale: 1,22 mm. Extrémité du scutellum visible. Elytres longs sur la suture de 1,07 (longueur maximum 1,28 mm); largeur maximum (1,33 mm)

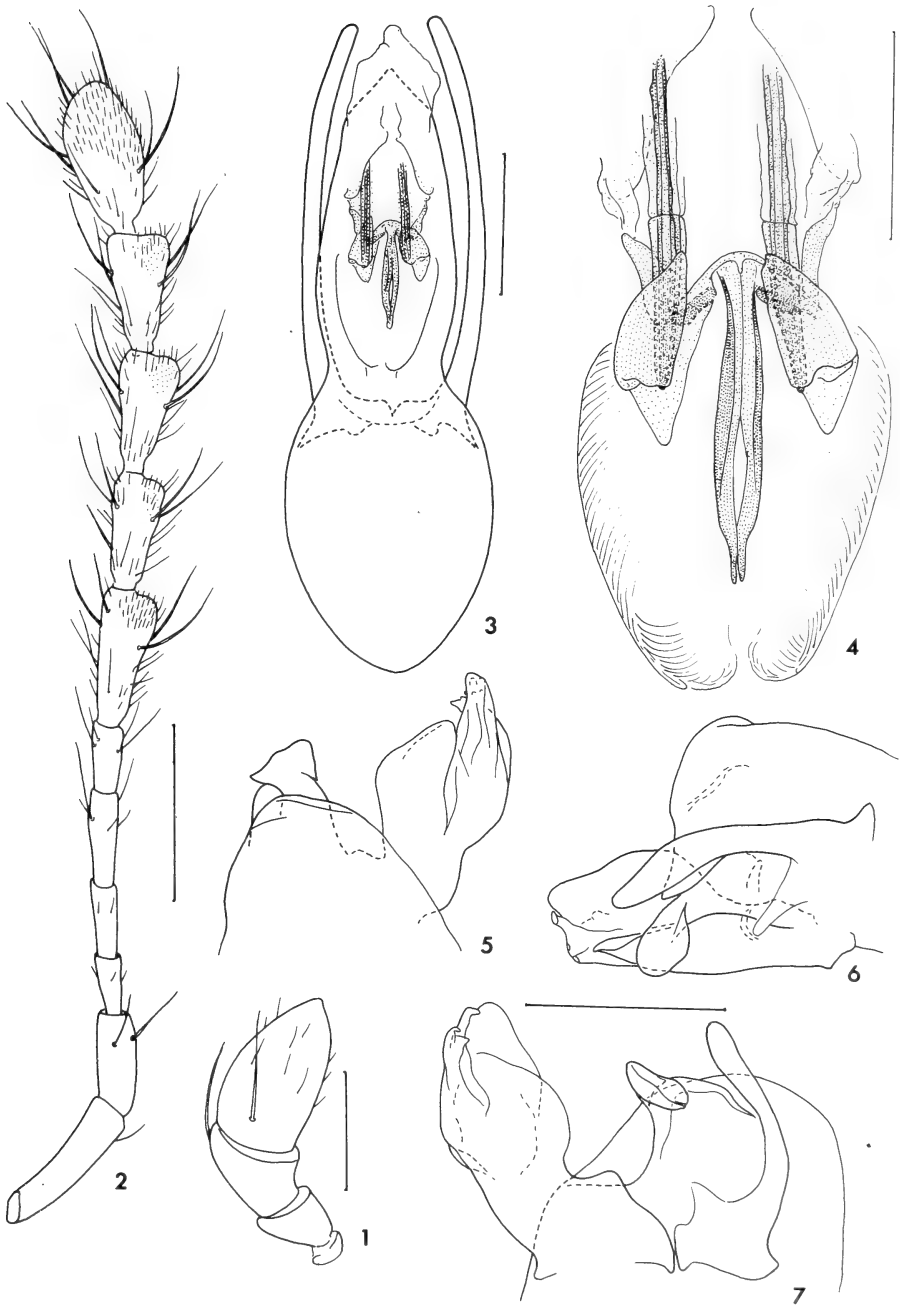


FIG. 1-7.

Fig. 1 à 4. *Pseudobironium sparsepunctatum* (Pic); 1. palpe maxillaire (échelle = 0,1 mm); 2. antenne (échelle = 0,2 mm); 3. édéage (échelle = 0,2 mm); 4. sac interne (échelle = 0,1 mm).  
 Fig. 5 à 7. *Baocera doriai* (Pic), édéage (sans partie basale du lobe médian), en vue dorsale, latérale et ventrale (échelle = 0,2 mm).

située derrière le quart basal; bord latéral presque régulièrement et légèrement arrondi, bord apical nettement convexe; carènes latérales en vue dorsale visibles sur toute leur longueur; bord sutural non relevé; stries suturales profondes, prolongées sur la base jusqu'aux côtés et réunies avec les stries latérales; espace entre la suture et la strie suturale plat, orné d'une rangée de points, large de 0,06 mm au milieu; ponctuation discale irrégulière; éparsé et à peu près aussi fine ou un peu moins fine que celle du pronotum sur la base et sur la moitié interne du disque, dense et grosse au milieu de la moitié externe du disque, de là vers l'apex progressivement plus fine. Ponctuation du pygidium assez grosse sur sa base, progressivement plus fine vers le milieu, sur la moitié apicale extrêmement fine. Mésépimères très grands, rapprochés aux cavités coxales. Méta-sternum très légèrement bombé au milieu, avec une rangée de points assez gros devant l'apophyse intercoxale postérieure; ponctuation sur les côtés et au milieu éparsé et très fine. Aires derrière les cavités coxales II longues de 0,03 mm, leurs points marginaux denses et très gros. Métépisternes légèrement bombés, à peine élargis du bord antérieur au tiers apical, nettement élargis en arrière (largeur maximum 0,13 mm); angle interne intérieur arrondi, postérieur anguleux. Ponctuation du 1. sternite apparent éparsé et très fine, à l'exception des gros points basaux non allongés; pas de carènes longitudinales basales. Tibias assez épais, I droits, II très légèrement courbés, III longs de 0,62 mm, nettement courbés dans leur deux tiers apicaux.

Caractères sexuels du mâle: articles I à III des tarsi antérieurs et article I des tarsi intermédiaires fortement élargis mais nettement moins larges que les tibias; articles II et III des tarsi intermédiaires légèrement élargis. Lobe du 6. sternite apparent long de 0,06 mm. Edéage: fig. 5-7.

### **Kathetopodion gen. n.**

Genre: neutre.

Espèce type: *Amalocera borneensis* Pic.

Cette curieuse espèce était primitivement rattachée aux *Amalocera*, avec des doutes. Elle représente en réalité un genre nouveau très particulier par la conformation des pattes, des tarsi notamment, et devrait se placer près de *Scaphisoma* plutôt que dans la lignée de *Baeocera* à qui, semble-t-il, *Amalocera* appartient.

Taille relativement grande, corps peu convexe. Tête large. Bord interne des yeux sinué à proximité de l'insertion antennaire; celle-ci située au niveau de la suture fronto-clypéale dans une petite fossette non tangente à l'œil. Maxilles à large lacinia, palpes petits (fig. 8). Mandibule avec une seule dent apicale. Antennes longues, semblables à celles des *Scaphisoma* (fig. 9). Pronotum progressivement rétréci en avant, à bord apical large; lobe basal et carènes latérales bien développés; angles basaux, en vue dorsale, rectangulaires, prolongés ventralement mais n'atteignant pas les métépisternes. Élytres plus larges que le pronotum; stries suturale, latérale et apicale entières; épipleures étroits, pseudopleures nettement plus larges. Propodeum pas déprimés. Carène médiane du prosternum entière, élargie au bord apical. Mésosternum large, soudé aux mésépisternes, dépourvu de carène médiane, à l'apophyse intercoxale saillante et entourée d'une carène. Mésépimères distincts. Méta-sternum large au milieu, à côtés relativement peu déclinés; apophyses intercoxales antérieure et postérieure à peu près de même largeur. Métépisternes et mésépimères grands. Abdomen à six sternites apparents, bord basal du 1. sternite apparent à rebord interrompu sur l'apophyse intercoxale. Aires postcoxales étroites. Carènes marginales du 1. et 2. sternites apparents entières. Cavités coxales I et II largement séparées. Hanches normalement grandes; face interne des hanches antérieures ornée d'une carène longitudinale. Pattes de longueur moyenne.



Fémurs latéralement peu comprimés, renflés sur les faces dorsale et ventrale, plus épais au milieu. Tibias robustes, non comprimés, sans carènes ni sillons longitudinaux, avec deux éperons apicaux sur la face ventrale; tibias antérieurs et intermédiaires ornés de plusieurs rangées de soies; tibias postérieurs munis d'une seule rangée de soies sur leur

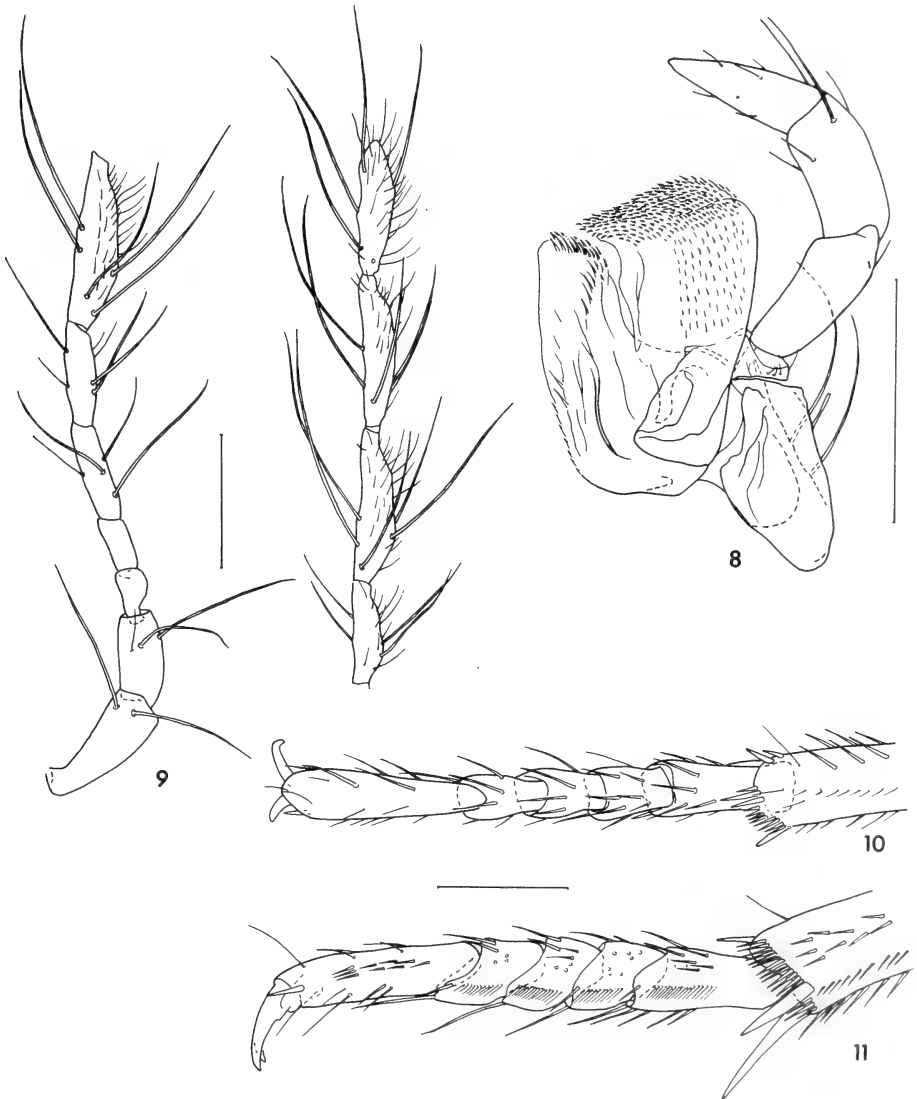


FIG. 8-11.

*Kathetopodion borneense* (Pic);

8. maxille avec palpe; 9. antenne; 10. tarsi intermédiaires en vue dorsale;  
11 dtto. en vue latérale. Echelle = 0,2 mm.

face ventrale. Tarses courts, très robustes par rapport aux autres Scaphisomini, comprimés latéralement; segments I allongés, plus courts que V, segments II à IV très courts et de même longueur, en vue dorsale plus longs que larges, en vue latérale plus larges que longs (fig. 10 et 11). Ailes fonctionnelles.

Caractères sexuels du mâle inconnus.

Ce nouveau genre se rapproche de *Scaphisoma* Leach par la forme générale du corps, par la conformation des antennes et des maxilles, ainsi que par la forme des pièces thoraciques. Il se singularise par les pattes, en particulier par les tarses trapus et comprimés, ce qui permet de le distinguer facilement de tous les Scaphisomini connus à ce jour.

### **Kathetopodion borneense (Pic), comb. n.**

*Amalocera borneensis* Pic, 1935: 471. Lectotype ♀: Bornéo, Bettotan (BMNH), ici désigné.

Matériel étudié: 2 ♀, MALAISIE, Sabah, Bettolan nr. Sandakan, 12.VIII.1927 (lectotype; paralectotype au MHNP). Ces deux exemplaires sont en mauvais état.

Longueur 3 mm (4 mm, tête et abdomen compris). Corps entièrement d'un brun rougeâtre peu foncé, pattes un peu plus claires. Pubescence du corps limitée aux métasternum et segments abdominaux apparents, très fine et courte. Tête, partie médiane du métasternum et abdomen ornés d'une microsculpture formée de points. Ponctuation de la tête éparse et très fine. Yeux grands, non saillants. Pronotum, largeur basale, 1,8 mm; largeur apicale, 1,1 mm; côtés légèrement arrondis dans le tiers apical, presque droits entre celui-ci et la base, sinués en vue latérale; carènes latérales entièrement distinctes en vue dorsale; ponctuation grosse et dense, bien marquée au grossissement  $\times 10$ . Partie découverte du scutellum grande. Elytres, longueur suturale, 1,7 mm; réunis larges de 2 mm; côtés légèrement arrondis dans les tiers basal et apical, droits au milieu; carènes latérales entièrement distinctes en vue dorsale; bord apical arrondi; angles apicaux convexes, situés au même niveau; stries suturales profondes, prolongées le long de la base jusqu'aux côtés et réunies avec les stries latérales; espaces entre la suture et les stries suturales plats et déprimés; ponctuation discale encore plus grosse mais nettement moins dense que celle du pronotum. Ponctuation de l'abdomen éparse et extrêmement fine, à l'exception d'une rangée basale de gros points sur le 1. sternite apparent. Mésépimères aussi longs que la moitié de la distance entre eux et les hanches II. Mésosternum légèrement bombé au milieu, avec une petite bosse sur chaque côté. Métasternum presque plat au milieu, avec une ponctuation dense et assez fine, plus fine et éparse sur les côtés. Aires derrière les cavités coxales II longues de 0,05 mm, avec une rangée de gros points marginaux prolongée sur le bord du métasternum vers les mésépimères. Métépisternes bombés, larges de 0,23 mm, légèrement rétrécis en avant. Tibias droits, plus épais vers l'apex, les postérieurs longs de 1,12 mm, un peu plus longs que les intermédiaires. Tarses intermédiaires et postérieurs de même longueur.

### **BIBLIOGRAPHIE**

- ACHARD, J. 1920. Notes sur les Scaphidiidae de la faune Indo-Malaise. *Anns Soc. ent. Belg.* 60: 123-136.
- LÖBL, I. 1970. Über einige Scaphidiidae (Coleoptera) aus der Sammlung des Muséum National d'Histoire naturelle de Paris. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 43: 125-132.

- 1973. Über einige orientalische Scaphidiidae (Coleoptera) aus dem Museo Civico di Storia Naturale di Genova und Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. *Nouv. Revue Ent.* 43: 149-160.
  - 1974. New species of the genus *Amalocera* Erichson from Brazil (Coleoptera, Scaphidiidae). *Studies neotr. Fauna* 9: 39-45.
  - 1975a. Beitrag zur Kenntnis der Scaphidiidae (Coleoptera) von Neuguinea. *Revue suisse Zool.* 82: 369-420.
  - 1975b. Beitrag zur Kenntnis der orientalischen Scaphisomini (Coleoptera, Scaphidiidae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 48: 269-290.
- Pic, M. 1915. Diagnose de nouveaux genres et nouvelles espèces de Scaphidiides. *Echange* 31: 30-32.
- 1920. Scaphidiides nouveaux de diverses origines. *Annals Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, Ser. 3., 9 (49): 93-97.
  - 1935. Nouveaux Coléoptères exotiques. *Annls Mag. nat. Hist.* 10. ser., 16: 470-473.
-



# Le genre *Neopselaphus* Jeann. (Coleoptera: Pselaphidae)

par

**Claude BESUCHET \***

Avec 12 figures

## ABSTRACT

**The genus *Neopselaphus* Jeann. (Coleoptera: Pselaphidae).** — The author redescribes the genus *Neopselaphus* Jeann. and the species *bizonatus* (Schauf.) from Amazon and *mexicanus* (Park) from Mexico, describes six new species from Brazil, French Guiana, Surinam and Panama, with a key for the eight known species.

La tribu des Pselaphini, richement représentée dans l'Ancien-Monde, l'est beaucoup moins en Amérique, où seuls trois genres sont actuellement connus: *Pselaphus* Hbst. (5 espèces néarctiques; nombreuses espèces paléarctiques, éthiopiennes et orientales), *Pselaphellus* Raffr. (7 espèces néotropicales) et *Neopselaphus* Jeann. (8 espèces néotropicales, dont 6 décrites dans ce travail).

Le genre *Neopselaphus* Jeann., 1951, a été créé et sommairement décrit pour le *Pselaphus bizonatus* Schauf., 1886, représenté par un exemplaire unique. C'est tout ce que l'on savait de ce genre.

MM. N. Degallier et G. Tavakilian ont récolté en Guyane française, à la lumière (piège américain du type « Ellisco »), d'assez nombreux Pselaphides, dont une belle série de *Neopselaphus*, appartenant à quatre espèces. L'étude de ce matériel, jointe à celle des *Pselaphini* américains que j'ai pu emprunter dans différents musées, me permet de donner une bonne diagnose du genre *Neopselaphus* Jeann., de placer dans celui-ci le *Pselaphellus mexicanus* Park, de redécrire le *Pselaphus bizonatus* Schauf. et de faire connaître six espèces nouvelles.

---

\* Muséum d'Histoire naturelle, case postale 284, CH-1211 Genève 6, Suisse.

### Neopselaphus Jeann.

*Neopselaphus* Jeannel, 1951: 7 et 8; espèce-type: *Pselaphus bizonatus* Schauffuss, 1886 — Monotypie (gen.)

Corps garni de petites écailles (fig. 1) couchées, assez serrées, mais entre lesquelles il est cependant possible d'observer le tégument; ces écailles sont remplacées par des soies sur les tibias et les tarsi ainsi que sur les articles 3 à 11 des antennes. Tête nettement plus longue que large, non gibbeuse. Lobe frontal allongé, plus ou moins sillonné dans la partie antérieure, toujours convexe dans la moitié postérieure, celle-ci limitée en arrière par une zone tomenteuse bien développée, en forme de V, qui s'étend du bord antérieur des yeux aux fossettes interoculaires, en recouvrant complètement celles-ci. Yeux bien développés, saillants. Saillie gulaire généralement peu marquée, transverse, aplatie, limitée en arrière, entre les yeux et jusqu'à la constriction collaire, par une zone tomenteuse très fournie. Palpes maxillaires longs et grêles (fig. 2, 3 et 4), le 1<sup>er</sup> article remarquablement grand; dernier article terminé par une petite massue plus ou moins renflée, lisse et glabre, généralement ornée sur la face externe d'un sillon longitudinal bien marqué, atténué de l'apex de la massue à la base de celle-ci. Antennes normalement développées, le scape plus allongé, subcylindrique; massue (fig. 6) formée par les articles 10 et 11, ce dernier étant courbé de façon plus ou moins prononcée. Pronotum petit, en forme de tonneau, la base ornée tout entière d'une frange tomenteuse; pas de fossettes basales; prosternum également tomenteux. Elytres ornés chacun d'une strie suturale entière, d'une strie dorsale marquée jusqu'au milieu, d'une strie latérale entière et d'une frange apicale tomenteuse; pas de fossettes basales; épaules effacées. Ailes développées, fonctionnelles. Mésosternum entièrement tomenteux, y compris l'espace entre les hanches II. Base de l'abdomen ornée, sur la face dorsale comme sur la face ventrale, d'une dépression transverse très courte, cachée par une frange tomenteuse; 1<sup>er</sup> tergite apparent et 1<sup>er</sup> sternite apparent plus longs que tous les autres segments réunis.

Edéage (fig. 7 à 12). Paramères grêles, portant chacun six soies. Capsule basale toujours grande, prolongée par une lame apicale plus ou moins développée. Sac interne très variable, avec suivant les cas des lobes membraneux, des dents ou des épines.

Les genres *Neopselaphus* Jeann. et *Pselaphus* Hbst. sont nettement apparentés; le premier diffère du second par le corps garni d'écailles, par les zones tomenteuses de la face dorsale de la tête et de la base du pronotum, par la moitié postérieure du lobe frontal non sillonnée mais nettement convexe, par la massue antennaire formée de deux articles seulement et par la strie dorsale des élytres plus courte, n'atteignant pas le bord apical.

Les *Neopselaphus* actuellement connus proviennent tous de la région néotropicale, du sud du Texas à la Bolivie. Ils semblent vivre au bord de l'eau et sont facilement attirés à la lumière.

#### TABLEAU DES ESPÈCES

|   |  |   |
|---|--|---|
| 1 | Massue du dernier article des palpes maxillaires assez renflée, non ou brièvement prolongée à l'extrémité (fig. 2 et 5) . . . . .                  | 2 |
| — | Massue du dernier article des palpes maxillaires grêle ou même atrophiée, prolongée à l'extrémité par une soie très longue (fig. 3 et 4) . . . . . | 6 |
| 2 | Constriction collaire peu marquée, chagrinée . . . . .   | 3 |
| — | Constriction collaire bien marquée, non chagrinée . . . . .  | 5 |

- 3 Scape très grand (0,32 mm), aussi long que les articles 2 à 7 réunis; 2<sup>e</sup> article des palpes maxillaires plus court que le 1<sup>er</sup>. 2,1 mm. Amazonie . . . . . *bizonatus* (Schauf.)
- Scape normalement développé (0,15-0,18 mm), pas plus long que les articles 2 à 4 réunis; 2<sup>e</sup> article des palpes maxillaires au moins aussi long que le 1<sup>er</sup> . . . . . 4
- 4 Massue du dernier article des palpes maxillaires prolongée, à l'extrémité, par un petit appendice subcylindrique (fig. 5); 2<sup>e</sup> article des palpes maxillaires un peu plus long que le 1<sup>er</sup>. 1,7 mm. Amazonie . . . . . *armatus* n. sp.

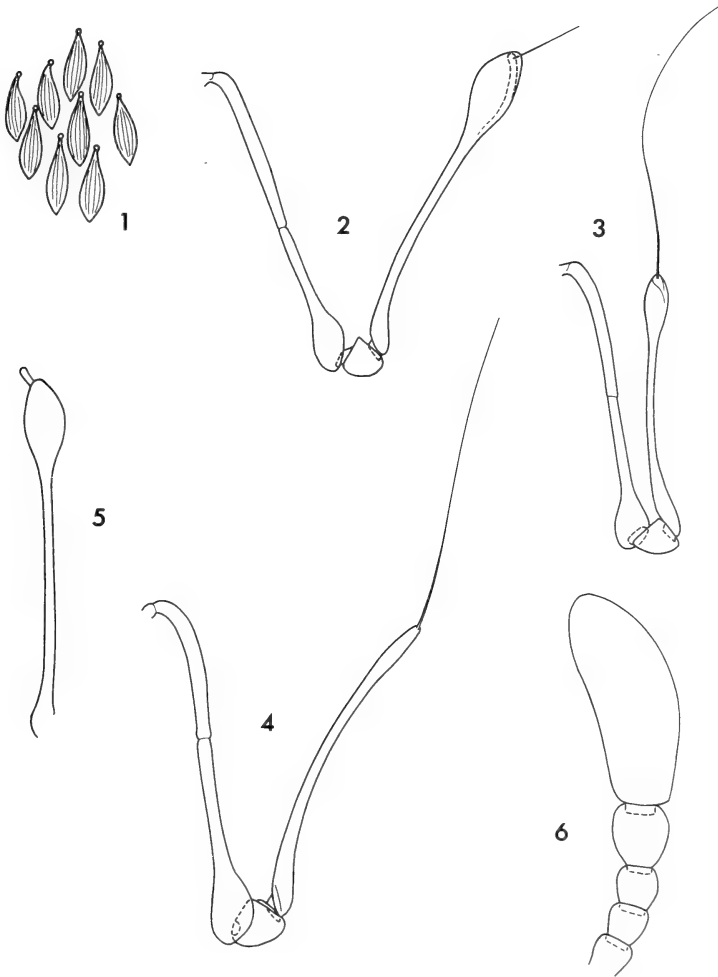


FIG. 1 à 6.

*Neopselaphus* Jeann.

- 1: *N. parki* n. sp., écailles sur le disque de l'élytre; 2: *N. tavakiliani* n. sp., palpe maxillaire; 3: *N. parki* n. sp., idem; 4: *N. filipalpis* n. sp., idem; 5: *N. armatus* n. sp., dernier article du palpe maxillaire; 6: *N. parki* n. sp., derniers articles de l'antenne du mâle.

- Massue du dernier article des palpes maxillaires prolongée, à l'extrémité, par une petite saillie triangulaire; 2<sup>e</sup> article des palpes maxillaires aussi long que le 1<sup>er</sup>. 1,5 mm. Amazonie . . . . . *adisi* n. sp.
- 5 Dernier article des palpes maxillaires un peu plus long (0,35-0,37 mm), le pédoncule presque deux fois et demie plus long que la massue; celle-ci non prolongée à l'extrémité. Long. 1,65-1,7 mm. Mexique, Bolivie, Texas . . . . . *mexicanus* (Park)
- Dernier article des palpes maxillaires un peu plus court (0,29-0,33 mm), le pédoncule deux fois plus long que la massue; celle-ci prolongée à l'extrémité par une petite soie (fig. 2). Long. 1,5-1,6 mm. Guyane, Brésil . . . . . *tavakiliani* n. sp.
- 6 Massue du dernier article des palpes maxillaires grêle, mais bien distincte (fig. 3); région occipitale ornée d'un sillon médian étroit; moitié postérieure du lobe frontal non chagrinée . . . . . 7
- Massue du dernier article des palpes maxillaires atrophiée, indistincte (fig. 4); région occipitale non sillonnée; moitié postérieure du lobe frontal chagrinée. 1,45-1,5 mm. Guyane . . . . . *filipalpis* n. sp.
- 7 Funicule antennaire plus grêle, les articles 5 et 6 légèrement plus longs que larges, 7 et 8 à peine plus longs ou aussi longs que larges. 1,5-1,6 mm. Guyane, Surinam, Panama . . . . . *parki* n. sp.
- Funicule antennaire plus robuste, les articles 5 à 8 légèrement plus larges que longs. 1,6-1,7 mm. Guyane . . . . . *degallieri* n. sp.

### ***Neopselaphus bizonatus* (Schauf.)**

*Pselaphus bizonatus* Schaufuss, 1886: 246, pl. 10, fig. 3, 3a, 3b, 3c; type: ♀, fleuve Amazone (! Mus. Paris).

Long. 2,1 mm. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair. Tête (0,48/0,32 mm) une fois et demie plus longue que large avec les yeux, subparallèle et presque deux fois et demie plus longue que large sans ceux-ci. Lobe frontal orné, sur sa moitié antérieure, d'un sillon bien marqué, atténué d'avant en arrière. Yeux gros et saillants, un peu plus longs que les tempes en vue dorsale. Constriction collaire peu marquée, ses téguments nettement chagrinés. Région gulaire avec une saillie arrondie assez élevée, régulièrement convexe, légèrement plus large que longue, lisse, brillante et glabre. Palpes maxillaires avec le 1<sup>er</sup> article (0,24 mm) un peu plus long que le 2<sup>e</sup> (0,21 mm); dernier article (0,49 mm) terminé par une massue égale au tiers de la longueur de l'article, assez renflée, lisse et glabre, ornée sur la face externe d'un sillon normalement développé; cette massue n'est pas prolongée à l'extrémité par un appendice ou une soie, mais elle présente une petite saillie arrondie sur l'apex de la face ventrale. Antennes assez longues; scape particulièrement bien développé (0,32/0,08 mm), quatre fois plus long que large, aussi long que les articles 2 à 7 réunis; pédicelle nettement plus long que large; article 3 une fois et demie plus long que large, 4 à 8 à peine plus larges que longs; 9 légèrement plus large que les articles précédents, un peu plus long que large, 10 assez grand (0,12/0,07 mm), distinctement plus large que les articles du funicule, un peu plus d'une fois et demie plus long que large; dernier article (0,26 mm) aussi long que les quatre articles précédents réunis, un peu courbé. Pronotum un peu plus long que large (0,39/0,33 mm), ses téguments lisses et brillants, non ponctués; disque régulièrement convexe. Elytres réunis (0,67/0,76 mm) un peu plus larges que longs, très légèrement striolés longitudinalement ici et là sur le disque, plus nettement sur les côtés. Premier tergite abdominal (0,45/



0,73 mm) très nettement plus large que long, peu convexe, lisse et brillant; bord postérieur arrondi. Méta sternum régulièrement convexe, lisse et brillant, à peine striolé longitudinalement en arrière des hanches II. Pattes assez longues (tibia III: 0,63 mm).

Caractères sexuels du mâle et édéage encore inconnus.

Bésil, au bord de l'Amazone, 1 ♀ (type, Mus. Paris). Cet exemplaire appartient à la collection A. Raffray et porte l'étiquette « *bizonatus*, Amazon » de la main de L. W. Schaufuss; il correspond bien à la description originale.

### ***Neopselaphus armatus* n. sp.**

Long. 1,7 mm. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair. Tête (0,38/0,27 mm) nettement plus longue que large. Lobe frontal orné, sur sa moitié antérieure, d'un sillon bien marqué, atténué d'avant en arrière. Yeux gros et saillants, un peu plus longs que les tempes en vue dorsale. Constriction collaire peu marquée, ses téguments nettement chagrinés. Région gulaire avec une saillie transversale peu marquée, aplatie, lisse et glabre. Palpes maxillaires avec le 1<sup>er</sup> article (0,15 mm) un peu plus court que le 2<sup>e</sup> (0,19 mm); dernier article (0,39 mm) terminé par une massue égale au quart de la longueur de l'article, assez renflée, lisse et glabre, ornée sur la face externe d'un sillon normalement développé; cette massue est prolongée à l'extrémité par un petit appendice subcylindrique (fig. 5). Antennes moyennement longues; scape (0,18/0,06 mm) trois fois plus long que large, aussi long que les articles 2 à 4 réunis; articles 2 et 3 nettement plus longs que larges, 4 à 8 légèrement plus longs que larges, 9 à peine plus large que les articles précédents, à peine plus long que large, 10 un peu plus large que les articles du funicule et un peu plus long que large; dernier article (0,26 mm) presque aussi long que les articles 5 à 10 réunis, nettement courbé. Pronotum (0,30/0,28) légèrement plus long que large, ses téguments lisses et brillants; disque régulièrement convexe. Elytres réunis (0,53/0,59 mm) un peu plus larges que longs, légèrement striolés longitudinalement sur la moitié antérieure, près de la suture et sur les côtés. Premier tergite abdominal (0,35/0,56 mm) très nettement plus large que long, moyennement convexe, lisse et brillant; bord postérieur arrondi. Méta sternum lisse et brillant. Pattes moyennement longues (tibia III: 0,45 mm).

Caractères sexuels du mâle. Disque du méta sternum un peu surélevé, orné au sommet d'un groupe de petites soies. Premier sternite apparent orné, dans la moitié postérieure, d'une dépression médiane superficielle, accompagnée en avant, de chaque côté, d'un groupe de petites soies.

Edéage (fig. 7). Long. 0,29 mm. Lame apicale assez grande, terminée par une dent crochue. Armature du sac interne bien chitinisée, formée d'épines et de dents assez grandes.

Bésil, au bord de l'Amazone, 1 ♂ (holotype, Mus. Eberswalde). Cet exemplaire appartient à la collection C. Schaufuss et porte l'étiquette « *Pselaphus bizonatus* » de la main de L. W. Schaufuss; mais il ne correspond pas à la description de ce dernier.

### ***Neopselaphus adisi* n. sp.**

Long. 1,5 mm. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair. Tête (0,35/0,24 mm) presque une fois et demie plus longue que large. Lobe frontal orné, sur son tiers antérieur, d'un sillon étroit. Yeux gros et saillants, un peu plus longs que les tempes en vue dorsale. Constriction collaire peu marquée mais un peu plus nette cependant que chez les deux

espèces précédentes, ses téguments nettement chagrinés. Région gulaire avec une saillie transverse peu marquée, aplatie, distinctement chagrinée. Palpes maxillaires avec le 1<sup>er</sup> article (0,16 mm) aussi long que le 2<sup>e</sup> (0,16 mm); dernier article (0,35 mm) terminé par une massue égale au quart de la longueur de l'article, assez renflée, lisse et glabre, ornée sur la face externe d'un sillon normalement développé; cette massue n'est pas prolongée à l'extrémité par un appendice ou une soie, mais elle présente une petite saillie arrondie sur l'apex de la face ventrale. Antennes moyennement longues; scape (0,15/0,05) presque trois fois plus long que large, aussi long que les articles 2 à 4 réunis; articles 2 et 3 nettement plus longs que larges, 4 à 6 un peu plus longs que larges, 7 et 8 légèrement plus longs que larges, 9 légèrement plus large que les articles du funicule, nettement plus long que large; dernier article (♂: 0,23 mm; ♀: 0,21 mm) aussi long ou presque aussi long que les articles 6 à 10 réunis, un peu courbé. Pronotum (0,27/0,25 mm) légèrement plus long que large, ses téguments lisses et brillants; disque régulièrement convexe. Elytres réunis (0,47-0,49/0,52-0,54 mm) un peu plus larges que longs, légèrement striolés longitudinalement sur la moitié antérieure et sur les côtés. Premier tergite abdominal (0,30-0,32/0,50-0,52 mm) très nettement plus large que long, moyennement convexe, lisse et brillant; bord postérieur presque anguleux. Métasternum régulièrement convexe dans les deux sexes, légèrement striolé longitudinalement sur la moitié antérieure, portant des soies et non pas des écailles. Pattes moyennement longues (tibia III: 0,38-0,39 mm).

Pas de caractères sexuels particuliers chez le mâle.

Édage (fig. 8). Long. 0,24 mm. Capsule basale particulièrement grande, formant à elle seule presque tout l'édage. Lame apicale réduite à une petite lame transverse en position ventrale. Armature du sac interne formée d'un amas de dents très petites.

Brésil, région de Manaus: Rio Taruma Mirim, dans des pièges lumineux, 1 ♂ (holotype, Mus. Manaus) et 1 ♀ (paratype, Mus. Genève) pris respectivement le 2.IX.1976 et le 21.VII.1976 par M. J. Adis.

### ***Neopselaphus mexicanus* (Park)**

*Pselaphellus mexicanus* Park, 1945: 411, pl. I, fig. 5, 6; type: ♂, Vista Hermosa, Mexique (! Mus. Chicago).

Cette espèce appartient indiscutablement au genre *Neopselaphus*; les *Pselaphellus* sont bien différents et aucune confusion n'est possible.

Long. 1,65-1,7 mm. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair. Tête (0,37-0,38/0,26-0,27 mm) nettement plus longue que large. Lobe frontal orné, sur son tiers antérieur, d'un sillon étroit, atténué d'avant en arrière. Yeux bien développés, mais légèrement moins saillants que chez les espèces précédentes, aussi longs que les tempes en vue dorsale. Constriction collaire bien marquée, ses téguments non chagrinés. Région gulaire avec une saillie transverse peu marquée, aplatie, légèrement alutacée et glabre. Palpes maxillaires avec le 1<sup>er</sup> article (0,16-0,18 mm) légèrement plus long que le 2<sup>e</sup> (0,14-0,16 mm); dernier article (0,35-0,37 mm) terminé par une massue un peu plus courte que le tiers de la longueur de l'article, assez renflée, lisse et glabre, ornée sur la face externe d'un sillon normalement développé; cette massue n'est pas prolongée à son extrémité par une soie, une saillie anguleuse ou un appendice. Antennes assez longues; scape (0,15-0,16/0,06 mm) pas tout à fait trois fois plus long que large, aussi long que les articles 2 à 4 réunis; articles 2 et 3 nettement plus longs que larges, 4 à 6 un peu plus longs que larges, 7 et 8 légèrement plus longs que larges, 9 à peine plus large que les articles précédents, un peu plus long que large, 10 distinctement plus large que les articles du

funicule, une fois et demie plus long que large; dernier article (0,25-0,27 mm) un peu plus long que les articles 6 à 10 réunis, un peu courbé; la partie basale de cet article est relativement grêle, plus grêle que chez les autres espèces. Pronotum (0,29-0,30 0,27-0,28 mm) légèrement plus long que large, ses téguments lisses et brillants; disque régulièrement convexe. Elytres réunis (0,52-0,53 0,55-0,56 mm) légèrement plus larges que longs, légèrement striolés longitudinalement sur la moitié antérieure et sur les côtés. Premier tergite abdominal (0,35-0,36 0,52-0,53 mm) très nettement plus large que long,

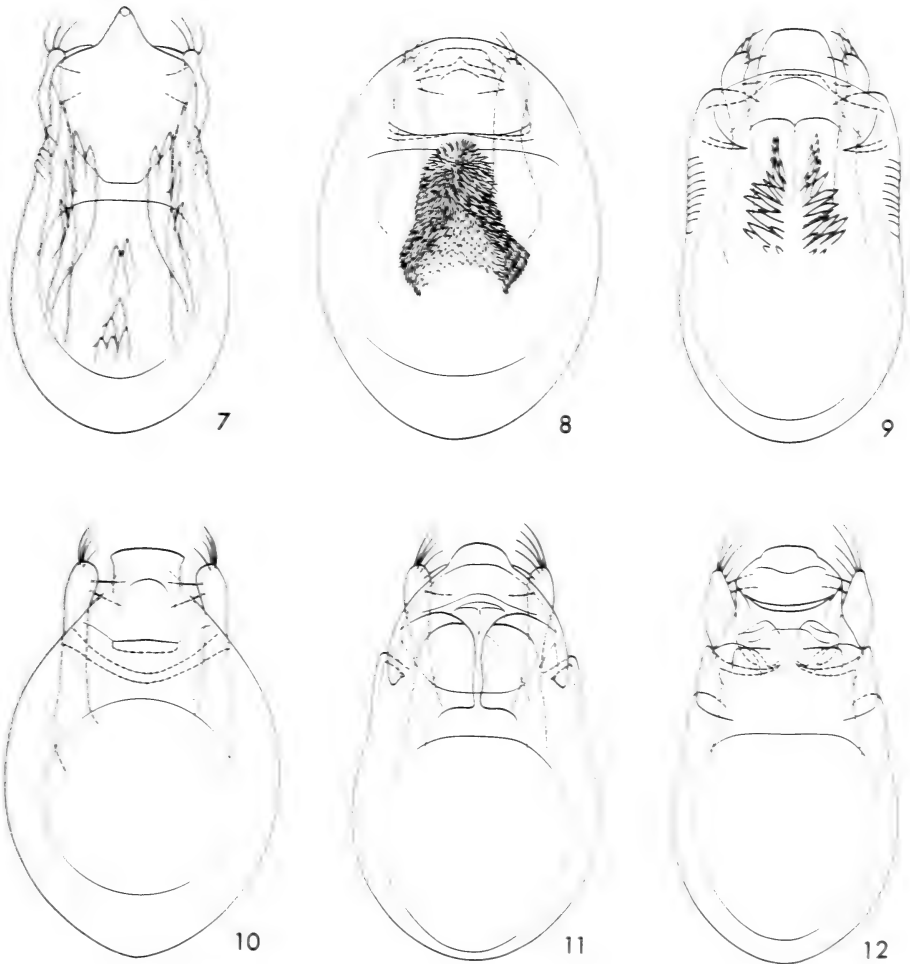


FIG. 7 à 12.

*Neopselaphus* Jeann., édéages, face dorsale

- 7: *N. armatus* n. sp.; 8: *N. adisi* n. sp.; 9: *N. mexicanus* (Park);  
10: *N. tavakiliani* n. sp.; 11: *N. parki* n. sp.; 12: *N. degallieri* n. sp.

moyennement convexe, lisse et brillant; bord postérieur presque anguleux. Métasternum légèrement striolé longitudinalement sur les côtés, lisse et brillant sur le disque. Pattes moyennement longues (tibia III: 0,44-0,46 mm).

Caractères sexuels du mâle. Disque du métasternum légèrement surélevé, aplati en avant des hanches III, orné au sommet de deux petites touffes de soies courtes et serrées. Premier sternite apparent orné, dans la moitié postérieure, d'une dépression arrondie superficielle.

Edéage (fig. 9). Long. 0,29-0,31 mm. Lame apicale courte, étroite. Armature du sac interne formée de deux faisceaux de dents.

Mexique, Veracruz: Vista Hermosa, Rio Tonto, 1 ♂ (holotype, Mus. Chicago) le 31.X.1934, A. Dampf leg.; Tabasco: Emiliano Zapata, Rio Usumacinta, 2 ♂ en août 1938, C. Ocampo leg. et Pocvicuc, Rio Usumacinta, 1 ♂ le 31.XII.1938, A. Dampf leg. PARK (1945: 412) a encore signalé 9 ♀ provenant des mêmes régions; tous ces exemplaires ont été pris à la lumière. — Colombie, Santa Cruz: 10 miles O Pto. Banegas, 1 ♂ (Coll. Chandler) le 25.III.1978, à la lumière, G. B. Marshall leg. — USA, Texas, Cameron Co.: Sabal Palm Grove Sanct., près Southmost, 1 ♀ (Coll. Chandler) le 29.VI.1981, à la lumière, R. Turnbow leg.

#### *Neopselaphus tavakiliani* n. sp.

Long. 1,5-1,6 mm. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair. Tête (0,37-0,39/0,26-0,28 mm) nettement plus longue que large. Lobe frontal orné, sur son tiers antérieur, d'un sillon étroit, atténué d'avant en arrière. Yeux bien développés, mais légèrement moins saillants que chez les trois premières espèces, à peine plus longs que les tempes en vue dorsale. Constriction collaire bien marquée, ses téguments non chagrinés. Région gulaire avec une saillie transverse peu marquée, aplatie, très légèrement alutacée ou lisse, glabre. Palpes maxillaires (fig. 2) avec le 1<sup>er</sup> article (0,15-0,16 mm) légèrement plus long que le 2<sup>e</sup> (0,13-0,15 mm); dernier article (0,29-0,33 mm) terminé par une massue égale au tiers de la longueur de l'article, assez renflée, lisse et glabre, ornée sur la face externe d'un sillon normalement développé; cette massue est prolongée à l'extrémité par une petite soie. Antennes moyennement longues; scape (0,15-0,16/0,06 mm) pas tout à fait trois fois plus long que large, aussi long que les articles 2 à 4 réunis; articles 2 et 3 un peu plus longs que larges, 4 légèrement plus long que large, 5 aussi long ou à peine plus long que large, 6 à 8 légèrement plus larges que longs, 9 à peine plus large que les articles précédents, aussi long ou à peine plus long que large, 10 un peu plus large que les articles du funicule, un peu ou nettement plus long que large; dernier article (0,22-0,25 mm) aussi long que les articles 5 à 10 réunis, à peine courbé. Pronotum (0,28-0,30/0,27-0,29 mm) à peine plus long que large, ses téguments lisses et brillants; disque régulièrement convexe. Elytres réunis (0,48-0,50/0,52-0,56 mm) un peu plus larges que longs, très légèrement striolés longitudinalement sur la poitié antérieure et sur les côtés. Premier tergite abdominal (0,29-0,32/0,50-0,54 mm) très nettement plus large que long, moyennement convexe, lisse et brillant; bord postérieur presque anguleux. Métasternum légèrement striolé longitudinalement sur les côtés. Pattes moyennement longues (tibia III: 0,39-0,41 mm).

Caractères sexuels du mâle. Disque du métasternum légèrement surélevé, aplati en avant des hanches III, orné juste en arrière du sommet de deux petites touffes de soies courtes et serrées. Premier sternite apparent orné d'une dépression arrondie assez grande mais superficielle.

Edéage (fig. 10). Long. 0,21-0,23 mm. Lame apicale courte, étroite, un peu dilatée juste avant l'apex. Armature du sac interne faiblement chitinisée, formée d'un amas de

dents très petites, un peu comme chez *adisi*, le tout étant plus symétrique et situé en position plus apicale.

Guyane française, île de Cayenne: Matoury, 1 ♂ (holotype, Mus. Genève), 23 ♂ 5 ♀ (paratypes, Mus. Genève, Paris et Chicago), juillet à novembre 1980, janvier et juin 1981, G. Tavakilian leg.; Mont Cabassou, 3 ♂ et 11 ♀ (paratypes, Mus. Genève), novembre et décembre 1978, février 1979, N. Degallier leg.; Suzini, 1 ♂ (paratype, Mus. Genève), juin 1978, N. Degallier leg.; Rémire, 1 ♂ (paratype, Mus. Genève), juin 1978, N. Degallier leg.; La Madeleine, près de Cayenne, 1 ♀ (paratype, Mus. Genève), mai 1978, N. Degallier leg. Tous ces exemplaires de la Guyane ont été récoltés dans des pièges lumineux. — Brésil: Corumba, 1 ♂, 1 ♀ (paratypes, Mus. Paris), A. Bang-Haas leg.; il s'agit peut-être de la ville de Corumba au bord du Rio Paraguay, mais l'étiquette de provenance ne donne malheureusement aucune information à ce sujet.

### *Neopselaphus parki* n. sp.

*Neopselaphus neotropicus* Park, in litt.

Long. 1,5-1,6 mm. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair. Tête (0,36-0,38/0,25-0,28 mm) nettement plus longue que large. Lobe frontal orné, sur sa moitié antérieure, d'un sillon bien marqué atténué d'avant en arrière. Yeux bien développés, mais légèrement moins saillants que chez les trois premières espèces, légèrement plus longs que les tempes en vue dorsale. Région occipitale ornée d'un sillon médian étroit, assez bien marqué (inexistant chez les espèces précédentes). Constriction collaire bien marquée, ses téguments non chagrinés. Région gulaire avec une saillie transverse peu marquée, aplatie, lisse et glabre. Palpes maxillaires (fig. 3) avec le 1<sup>er</sup> article (0,14-0,16 mm) à peine plus court que le 2<sup>e</sup> (0,15-0,17 mm); dernier article (0,25-0,29 mm) terminé par une petite massue grêle, égale au quart ou à un peu plus du quart de la longueur de l'article, lisse et glabre, ornée sur la face externe, mais sur la moitié apicale seulement, d'un petit sillon; cette massue est prolongée à l'extrémité par une très longue soie, aussi longue que l'article lui-même. Antennes moyennement longues; scape (0,15-0,16/0,055-0,06 mm) pas tout à fait trois fois plus long que large, aussi long que les articles 2 à 4 réunis; articles 2 et 3 nettement plus longs que larges, 4 et 6 légèrement plus longs que larges, 7 et 8 à peine plus longs ou aussi longs que larges, 9 légèrement plus large que les articles précédents, à peine plus long ou aussi long que large, 10 un peu ou nettement plus large que les articles du funicule, aussi long ou légèrement plus long que large; dernier article (♂: 0,22-0,25 mm; ♀: 0,20-0,22 mm) (fig. 6) aussi long ou un peu moins long que les articles 5 à 10 réunis, légèrement courbé. Pronotum (0,27-0,29/0,28-0,29 mm) à peu près aussi long que large, ses téguments lisses et brillants, mais masqués souvent complètement par les écailles; disque légèrement surélevé longitudinalement, formant presque une saillie arrondie. Elytres réunis (0,48-0,51/0,54-0,56 mm) un peu plus larges que longs, très légèrement striolés longitudinalement sur le tiers antérieur et sur les côtés. Premier tergite abdominal (0,33-0,36/0,54-0,56 mm) très nettement plus large que long, assez convexe dans les deux sexes, lisse et brillant; bord postérieur arrondi. Métasternum lisse et brillant. Pattes moyennement longues (tibia III: 0,36-0,41 mm).

Caractères sexuels du mâle. Disque du métasternum régulièrement convexe, orné juste en arrière du sommet de deux petites touffes de soies courtes et serrées. Premier sternite apparent orné d'une dépression médiane plus longue que large, égale et peu profonde sur toute la longueur du segment.

Édéage (fig. 11). Long 0,25-0,28 mm. Lame apicale assez grande, déclive, simplement atténuée de la base à l'apex, celui-ci arrondi. Armature du sac interne avec deux paires de lobes membraneux assez grands.

Guyane française, île de Cayenne: Matoury, 1 ♂ (holotype, Mus. Genève), 7 ♂ et 8 ♀ (paratypes, Mus. Genève et Paris), juillet à octobre 1980, décembre 1980, janvier et février 1981, mai et juin 1981, G. Tavakilian leg.; Mont Cabassou, 4 ♂ (paratypes, Mus. Genève), novembre et décembre 1978, janvier et juillet 1979, N. Degallier leg.; Rémire, 1 ♂ (paratype, Mus. Genève), janvier 1976, N. Degallier leg.; Camp militaire du Tigre, près de Cayenne, 1 ♂ (paratype, Mus. Genève), mai 1978, N. Degallier leg.; La Madeleine, près de Cayenne, 1 ♂ (paratype, Mus. Genève), avril 1978, N. Degallier leg.; Port du Larivot, 1 ♂ (paratype, Mus. Genève), avril 1978, N. Degallier leg. Tous ces exemplaires de la Guyane ont été récoltés dans des pièges lumineux. — Surinam, Para Dist.: Zanderij I, Boven, 2 ♂ (paratypes, Mus. Chicago) le 22.IV.1927, à la lumière, P. P. Baby leg. — Panama, Canal Zone: Penitentiary, 2 ♂ (paratypes, Mus. Chicago), janvier 1946, à la lumière, A. O. Meyer leg.; Balboa, 1 ♂ (paratype, Mus. Chicago), le 7.VI.1946, A. O. Meyer leg.; Barro Colorado Island, 3 ♂ (paratypes, Coll. Chandler) en mai, juin et septembre 1977, à la lumière, H. Wolda leg.; Panama Prov.: Las Cumbres, 5 ♂ 8 ♀ (paratypes, Coll. Chandler et Mus. Genève) en juin-juillet 1975, à la lumière, H. Wolda leg.

#### ***Neopselaphus degallieri* n. sp.**

Long. 1,6-1,7 mm. Ne diffère extérieurement de *parki* que par ses proportions à peine plus grandes et par le funicule antennaire un peu plus robuste, les articles 5 à 8 étant ainsi légèrement plus larges que longs. Palpes maxillaires comme chez *parki*, le 1<sup>er</sup> article (0,14-0,15 mm) à peine plus court que le 2<sup>e</sup> (0,15-0,17 mm), le dernier (0,27-0,30 mm) terminé aussi par une petite massue grêle prolongée par une très longue soie.

Caractères sexuels du mâle. Disque du métasternum légèrement surélevé, faiblement concave en avant des hanches III, orné juste en arrière du sommet de deux petites touffes de soies courtes et serrées. Premier sternite apparent orné d'une dépression médiane plus longue que large, un peu plus profonde que chez *parki*, particulièrement dans la moitié postérieure.

Édéage (fig. 12). Long. 0,27-0,30 mm. Lame apicale assez grande, ornée elle-même d'une lame déclive dont le bord antérieur forme un bourrelet saillant en forme de V plus ou moins largement ouvert suivant l'orientation de l'édéage. Armature du sac interne formée, comme chez *parki*, de lobes membraneux, mais ceux-ci sont plus petits et moins distincts.

Guyane, île de Cayenne: Mont Cabassou, 1 ♂ (holotype, Mus. Genève), 6 ♂ et 5 ♀ (paratypes, Mus. Genève et Paris), décembre 1978, mars, avril et mai 1979, janvier 1981, dans des pièges lumineux, N. Degallier et G. Tavakilian leg.

Cette espèce, étroitement apparentée à *parki*, est bien caractérisée par son édéage.

#### ***Neopselaphus filipalpis* n. sp.**

Long. 1,45-1,5 mm. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair. Tête (0,38/0,25 mm) une fois et demie plus longue que large. Lobe frontal mat, entièrement griné, orné sur sa moitié antérieure d'un sillon bien marqué, atténué d'avant en arrière. Yeux bien développés, mais légèrement moins saillants que chez les trois premières

espèces, aussi longs que les tempes en vue dorsale. Région occipitale non sillonnée. Constriction collaire bien marquée, ses téguments nettement chagrinés. Région gulaire avec une saillie transverse peu marquée, aplatie, lisse et glabre. Palpes maxillaires (fig. 4) avec le 1<sup>er</sup> article (0,14 mm) un peu plus court que le 2<sup>e</sup> (0,19-0,21 mm); dernier article (0,31-0,32 mm) filiforme, sans massue distincte, simplement orné à l'extrémité d'une très longue soie, aussi longue que l'article lui-même. Antennes moyennement longues; scape (0,16-0,17/0,055 mm) trois fois plus long que large, aussi long que les articles 2 à 4 réunis; articles 2 et 3 nettement plus longs que larges, 4 un peu plus long que large, 5 à 8 légèrement plus longs que larges, 9 à peine plus large que les articles précédents, un peu plus long que large, 10 distinctement plus large que les articles du funicule, un peu plus long que large; dernier article (0,23 mm) à peine plus long que les articles 6 à 10 réunis, un peu courbé. Pronotum (0,28/0,25 mm) légèrement plus long que large, ses téguments lisses et brillants; disque légèrement surélevé longitudinalement, formant presque une saillie arrondie. Elytres réunis (0,43-0,44/0,49-0,50 mm) un peu plus larges que longs, lisses et brillants sauf la partie inférieure des côtés qui est légèrement striolée longitudinalement. Premier tergite abdominal (0,34-0,35/0,52-0,54 mm) très nettement plus large que long, moyennement convexe, lisse et brillant; bord postérieur arrondi. Métasternum régulièrement convexe, lisse et brillant. Pattes moyennement longues (tibia III: 0,41-0,43 mm).

Caractères sexuels du mâle et édéage encore inconnus.

Guyane française, île de Cayenne: La Madeleine, près de Cayenne, 1 ♀ (holotype, Mus. Genève), avril 1978, N. Degallier leg.; Colas, près de Cayenne, 1 ♀ (paratype, Mus. Genève), avril 1978, N. Degallier leg.; Matoury, 1 ♀ (paratype, Mus. Genève), mai 1981, G. Tavakilian leg. Dans des pièges lumineux.

La forme extraordinaire du dernier article des palpes maxillaires (fig. 4) permet facilement de reconnaître cette espèce.

Au terme de cette étude, je tiens encore à remercier ici MM. N. Degallier et G. Tavakilian, qui m'ont généreusement remis la plus grande partie des Psélaphides qu'ils ont récoltés en Guyane française. Mes remerciements vont également à MM. J. Adis et D. S. Chandler, ainsi qu'aux responsables des collections entomologiques des musées de Chicago, Eberswalde et Paris, qui m'ont adressé en prêt les rares *Neopselaphus* en leur possession.

#### BIBLIOGRAPHIE

- JEANNEL, R. 1951. Sur la systématique des genres de la tribu Pselaphini Raffray. *Revue fr. Ent.* 18: 5-11.
- PARK, O. 1945. Further studies in Pselaphidae (Coleoptera) of Mexico and Guatemala. *Bull. Chicago Acad. Sci.* 7: 331-443.
- SCHAUFUSS, L. W. 1886. Beschreibung neuer Pselaphiden aus der Sammlung des Museum Ludwig Salvator. *Tijdschr. Ent.* 29: 241-296, pl. 10, 11.





# *Armadillidium aelleni* new species of terrestrial isopod from a cave on Malta

by

**Domenico CARUSO \*** and **Franco FERRARA \*\***

With 15 figures

## ABSTRACT

The Authors describe a new species of *Armadillidium* from a cave on Malta (Ghar Hasan). The new species, *Armadillidium aelleni*, is easily recognisable by the morphology of the cephalon and the very marked flattening of the body.

During fauna research carried out by one of the Authors on the Maltese archipelago, some specimens of a large *Armadillidium* with an unusually flattened and depigmented body were found in a cave on the island of Malta (Ghar Hasan). Prof. V. Aellen, Director of the Museum of Natural History in Geneva, subsequently contributed more numerous specimens from the same location, which enabled us to make a thorough study of this interesting Isopod and confirm its identity as a new species, as described below.

### ***Armadillidium aelleni* n. sp.**

Specimens examined. — Malta: 2 ♂♂ (holotypus and paratypus), 3 ♀♀ (allotype), 6 juvenes, Ghar Hasan, 10.III.1975, leg. and in coll. Caruso; 1 ♂ and 6 ♀♀ (paratypi and allotype). Ghar Hasan, 30.IV.1976, leg. P. Strinati and V. Aellen, Museum of natural History, Geneva.

\* Polycathedra Institute of Animal Biology, University of Catania, Italy.

\*\* C.N.R. Study Centre of Tropical Fauna and Ecology, Florence, Italy.

Description. — Dimensions: ♂, 17 × 10 mm; ♀, 19 × 10.5 mm; Colour: pale back, greyish epimera. Back without tubercles; *noduli laterales* in a line, situated close to the posterior margin of pereion segments and quite far away from the edges. Flattened body, with epimera pointing outwards in a nearly horizontal direction.

Cephalon (Figs. 2, 4, 5, 8): scutellum projecting slightly above top of head and bending over it; concave in the upper part, lengthening below into a narrow, projecting

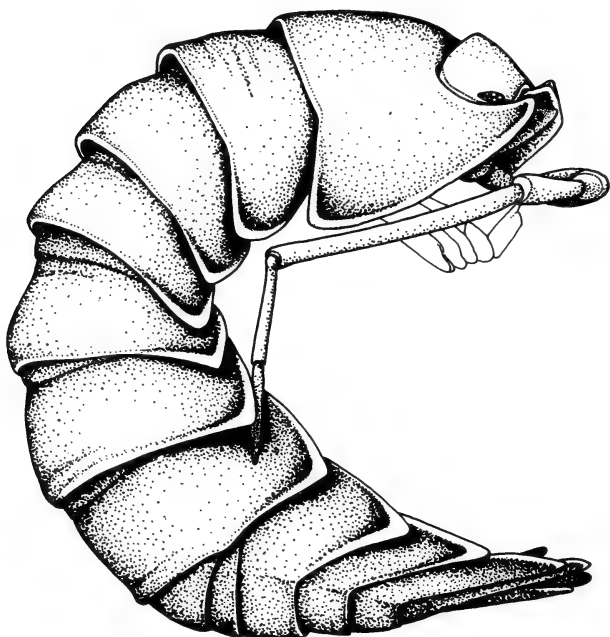


FIG. 1.

*Armadillidium aelleni* n. sp. — ♂ — side view.

carina; postscutellum line slightly but unmistakably raised above vertex; large, rounded antennal lobes, bent slightly forwards; antennal furrows wide and deep in their middle part, closed externally by a longitudinal ridge. Eyes with maximum of 12 ommatidia.

Pereion segment 1 with acute anterior angle, projecting forward and bent upwards; posterior margin with concavity at base of epimera, rounded angle (Figs. 1, 2).

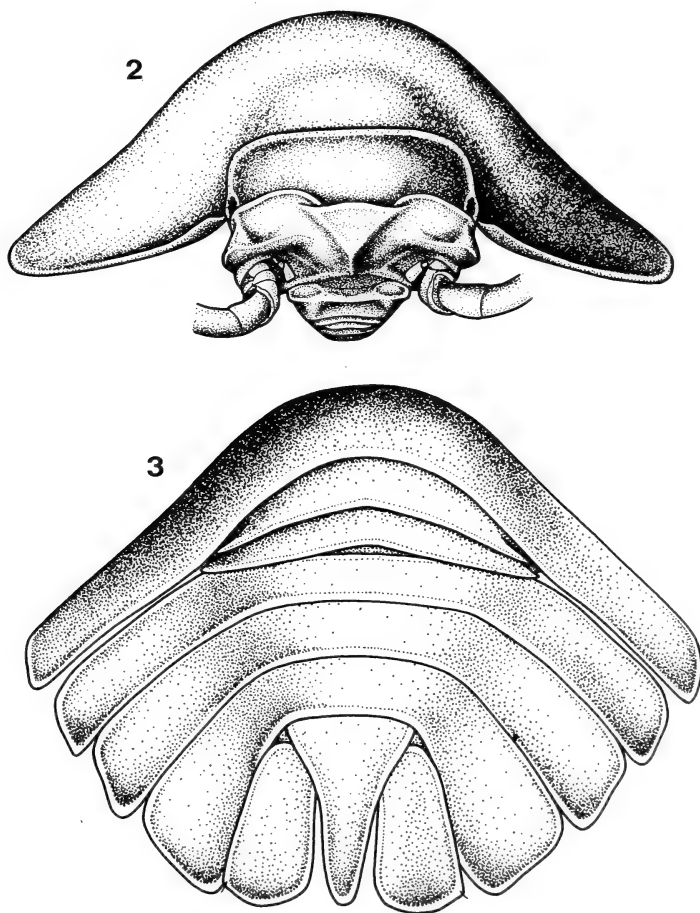
Epimera of pleon segment 5 divergent (Fig. 3).

Telson (Fig. 3): about 1.5 times longer than wide, triangular, with slightly concave sides, rounded apex.

Antennae (Figs. 1, 6): long (bent backwards, reaching beyond posterior margin of pereion segment 4) and frail, with fifth joint of peduncle longer than flagellum; first joint of flagellum longer than second. Long, frail pereopods.

Uropod: exopodite about 1.5 times longer than wide with posterior margin convex.

Male. — A brush of spines on carpus of pereopods 1-6; pereopod 7 ischium with slightly concave sternal margin (Figs. 10, 11). Pleopod 1 (Figs. 12-14): exopodite with inner margin regular and convex, having short spines near the apex; endopodites with

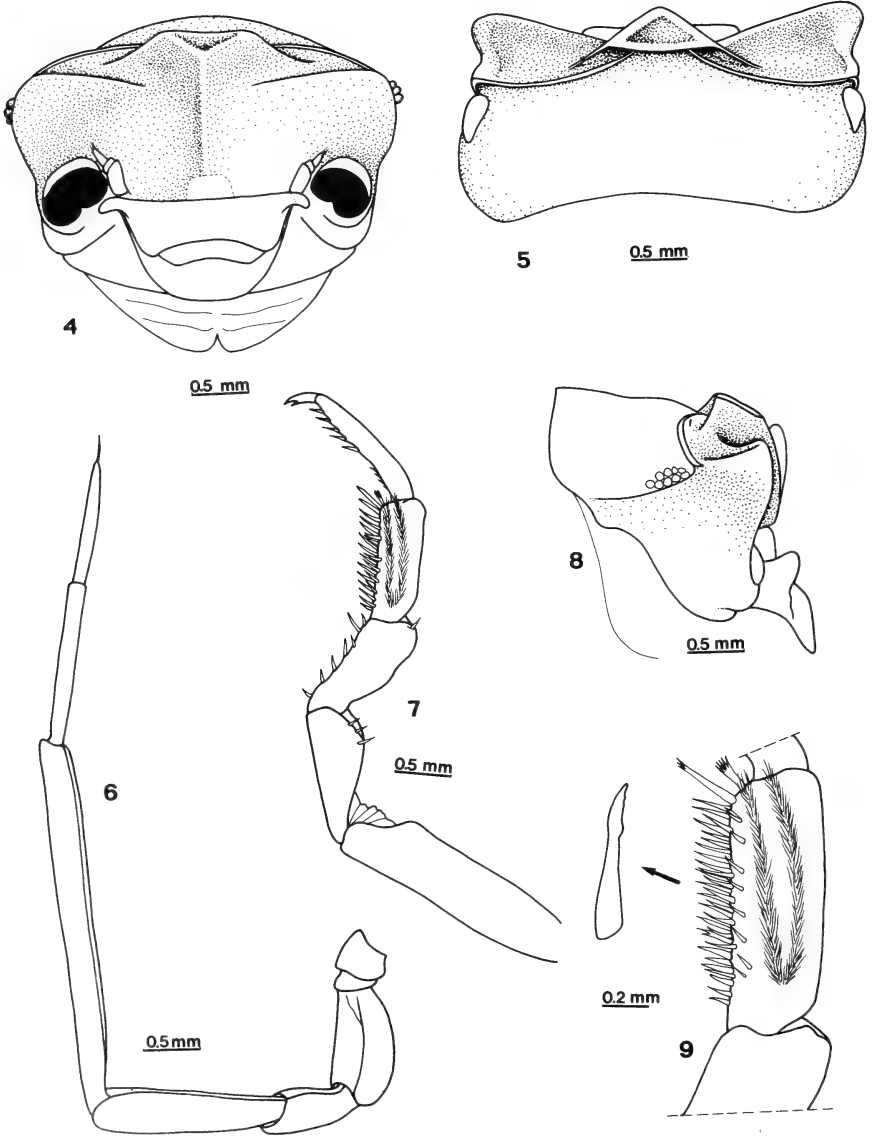


FIGS. 2-3.

*Armadillidium aelleni* n. sp. ♂ — cephalon and 1st tergite of pereon (2).  
Pleon, telson and uropods seen dorsally (3).

distal end slightly curved outwards, apex equipped with long setae and with a row of spines on the median margin. Pleopod 2 as in Fig. 15.

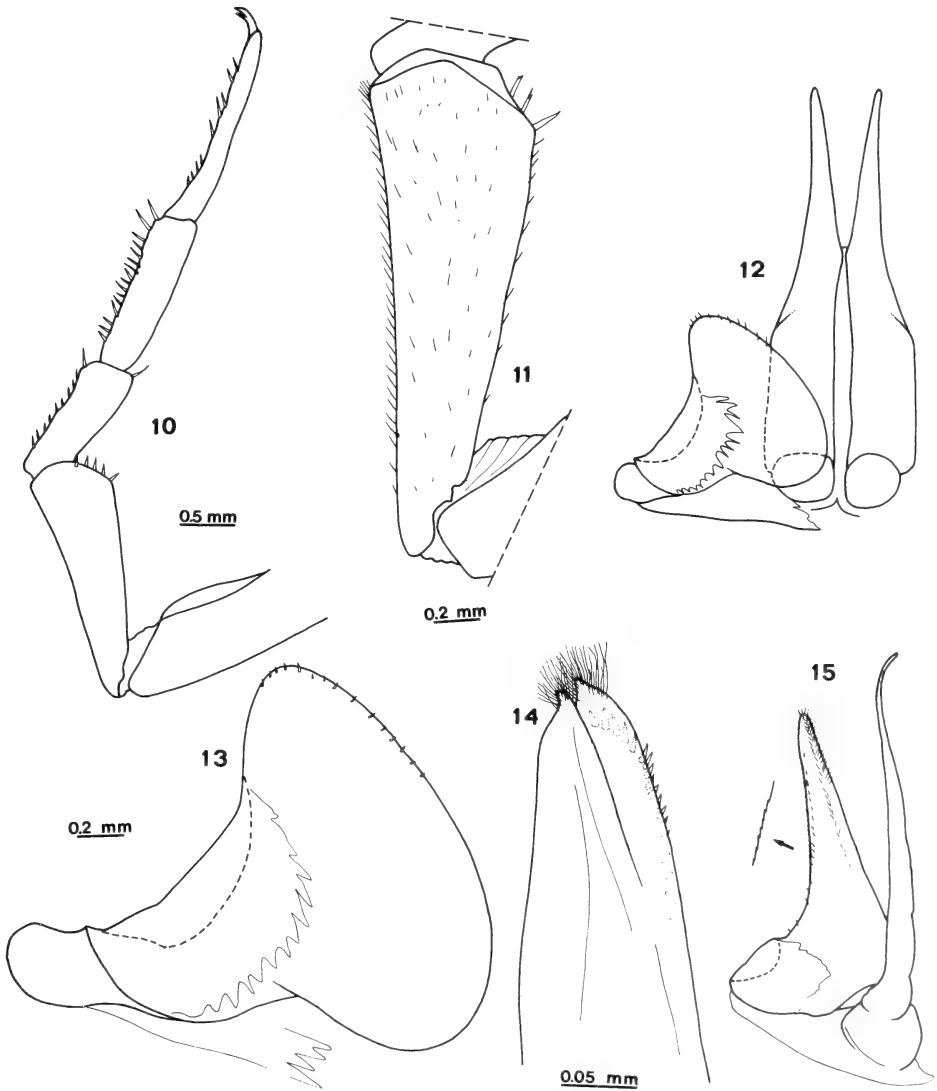
Remarks. — As far as we know, none of the species of the genus *Armadillidium* has a similar cephalic structure together with such a flattened body. For this combination, *Armadillidium aelleni* n. sp. bears some resemblance to the "Adriatic" species



FIGS. 4-9.

*Armadillidium aelleni* n. sp. ♂ — cephalon seen from the front (4).  
 Cephalon seen dorsally (5). Right antenna (6). 1st right pereopod (7).  
 Cephalon side view (8). Carpopodite 1st right pereopod (9).

of the *nasatum* group (*A. peraccae* Tua, *A. pallasi frontirostre* Budde-Lund, *A. scaberimum* Stein). It differs from these, however, in the form of the frontal plate, which in the case of the *nasatum* group is straight and at the most twice as wide as it is long,



FIGS. 10-15.

*Armadillidium aelleni* n. sp. ♂ — 7th right pereopod (10). Ischiopodite 7th right pereopod (11). Exopodite and endopodite of the 1st pleopod (12). Exopodite of the 1st right pleopod (13). Distal part of the endopodite of the 1st right pleopod (14). 2nd right pleopod (15).

while in the new species it is bent backwards over the vertex and projects over it only slightly. This is probably a case of mere convergence rather than of real affinity.

The new species shows marked adaptation to cave-dwelling in those structures typically modified in species which have become troglobious, having long, thin, frail legs, eyes with few ommatidia, and marked loss of pigmentation, all of which suggests at least a troglophile classification. No specimen has been found above ground on Malta, even after thorough searching, although specimens reach almost 20 mm and therefore would be easily seen.<sup>1</sup>

The markedly flattened body and well-developed epimera make the new species surprisingly similar to species of the genus *Strouhaloniscus* Arcangeli, 1939 (Oniscidae), *Cylisticus (Platycylisticus) dobati* Strouhal, 1971 (Cylisticidae), *Pirgoniscus lanceolatus* Ferrara, 1977 and related species (Armadillidae). None of these are true troglobiontes, but they are all prevalently cavedwelling.

Diverse families have taken on a roughly similar body shape as a result of cave-dwelling. This shape might facilitate hiding under stones and in cracks (see also STROUHAL 1971)<sup>2</sup> and clinging there tightly, which are likely to be the most common means of self defence even for types like *Armadillidium aelleni* n. sp. which are also able to roll up.

We should like to dedicate this new species to Prof. V. Aellen, whose contribution of new material has enabled us to carry out a more thorough study of this unusual *Armadillidium*.

---

<sup>1</sup> The temperature in the cave was 17° C (30.IV.1976).

<sup>2</sup> STROUHAL, H. 1971. Die Isopoda terrestria der Höhlen von Eregli am Schwarzen Meer (5. Beitrag zur Kenntnis der türkischen Isopoden). *Int. J. Speleol.* 3: 351-385, pls. 113-120.

# Présence de *Rhinophylla alethina* (Mammalia, Chiroptera) en Equateur et répartition actuelle du genre en Amérique du Sud

par

François J. BAUD \*

Avec 1 figure et 1 carte

## ABSTRACT

**Presence of *Rhinophylla alethina* in Ecuador and actual distribution of the genus in South America.** — The actually known data on the bat genus *Rhinophylla* are discussed and mapped, including the first record of the species *R. alethina* from Ecuador.

Le genre *Rhinophylla* a été décrit du Brésil par PETERS (1865) à propos de *R. pumillo*. Il fallut attendre près d'un siècle pour que deux espèces nouvelles soient découvertes à quelques mois près: *R. alethina* par HANDLEY (1966) et *R. fischeriae* par CARTER (1966).

Depuis cette date *R. fischeriae*, décrite du Pérou, a été capturée en Equateur (MUMFORD 1975), en Colombie (MARINKELLE & CADENA 1872) et au Brésil (KOOPMAN 1976), alors que *R. alethina* n'a été reprise que dans les environs de la localité type (« near Buenaventura », ARATA & VAUGHN 1970) en Colombie.

Notre intérêt pour les Chiroptères néotropicaux nous ayant permis de collecter d'une manière plus systématique, nous avons trouvé dans des séries du Pérou et de l'Equateur 5 exemplaires de *Rhinophylla* comprenant les trois espèces connues à ce jour. A cette occasion il était intéressant d'étudier la répartition actuelle de ce genre encore peu fréquent dans les collections, et de grouper toutes les données de la littérature le concernant.

---

\* Muséum d'Histoire naturelle, case postale 284, CH-1211 Genève 6, Suisse.

**Rhinophylla pumillo Peters**

*Rhinophylla pumillo* Peter, 1865, *Mber. K. preuss. Akad. Wiss.*, p. 520

Localité type: Brésil, ramenée à Bahia par CABRERA (1957)

## CAPTURES CONNUES À CE JOUR:

*Brésil*: DOBSON (1878), l'individu de Bahia (?) — THOMAS (1927), 2 individus de Ega, Amazonas (coll. Bates, 1907 ?) (= Tefé selon SANBORN 1936) — HANDLEY (1966), 52 individus, Belém, Pará — CARTER (1966), 2 ♀♀ Borba, rio Madeiro, Amazonas.

*Colombie*: MARINKELLE & CADENA (1972), 2 ♀♀ Amanaven, Com. Vichada; 3 ♀♀ la Tagua, Intend. Putumayo; 1 ♀ Leticia, Com. Amazonas; 1 ♂ juv et 1 ♀ Tres Esquinas, Intend. Caquetá.

*Venezuela*: CARTER (1966) 1 ♂ rio Casiquiare, 250 ft. — WALKER (1975) 2 ♀♀, -12.1966, lactante et portante, rio Paragua, dpt. Bolivar.

*Surinam*: KAPPELER (1881) 2 individus sans localité. — HUSSON (1978) 2 individus, Brokopondo, Suriname River (cités par Sanborn en 1936?).

*Guiana*: HUSSON (1962) 2 ♀♀, Berbice River, environs de Mara. — HILL (1964) 2 individus, 1963, 24 mi. de Bartica, rte de Potaro.

*Equateur*: SANBORN (1936) 1 ♂, 05.02.1929, rio Suno, «below Loreto», et 1 ♀, 29.11.1929, rio Capihuara. — HANDLEY (1966) 2 ♂♂ Boca de rio Curaray. — CARTER (1966) 2 ♀♀ Sarayacu; 1 ♂ San José Abajo; 4 ♂♂ et 8 ♀♀ Boca de rio Curaray (en plus des 2 ♂♂ cités par Handley); 1 ♂ rio Suno (déjà cité par Sanborn?), amont de Loreto, prov. Oriente; 1 ♂ rio Copataza, Oriente.

*Pérou*: THOMAS (1927) Yurac Yacu, prov. de San Martin. — HANDLEY (1966) 4 individus de San Juan, Pasco. — CARTER (1966) 4 ♂♂ et 3 ♀♀ Pto Indiano, rio Amazonas; 1 ♂ 33 mi. S.-E. Pucallpa, Loreto, -08.1964; 2 ♀♀, 61 mi. S.-E. Pucallpa, Loreto, -08.1964. — CEBALLOS BENDEZÚ (1968) 2 ♂♂ Pucallpa, 25.04. et 15.06.1953. — TUTTLE (1970) 5 individus, Nevati; 6 individus, San Juan; 14 individus, San Pablo, toutes ces localités dans la province de Oxapampa, dpt de Pasco entre juin et juillet des années 1963 et 1964. — KOOPMAN (1978) 11 individus, rio Lullapichis, dpt Huánuco; 1 individu 15 km N.-E. Tingo Maria.

## NOUVELLES STATIONS:

*Pérou*: 1 ♀ Quebrada Coto, rio Yanayacu, dpt Loreto, 15.10.1980. MHNG n° 1636.68. 2 ♀♀ (1 mise bas dans le sac) rio Yanayacu, N. de Quebrada Coto, dpt Loreto, 18-21.10.1980. MHNG n° 1636.69-70 (Collecteur C. Vaucher).

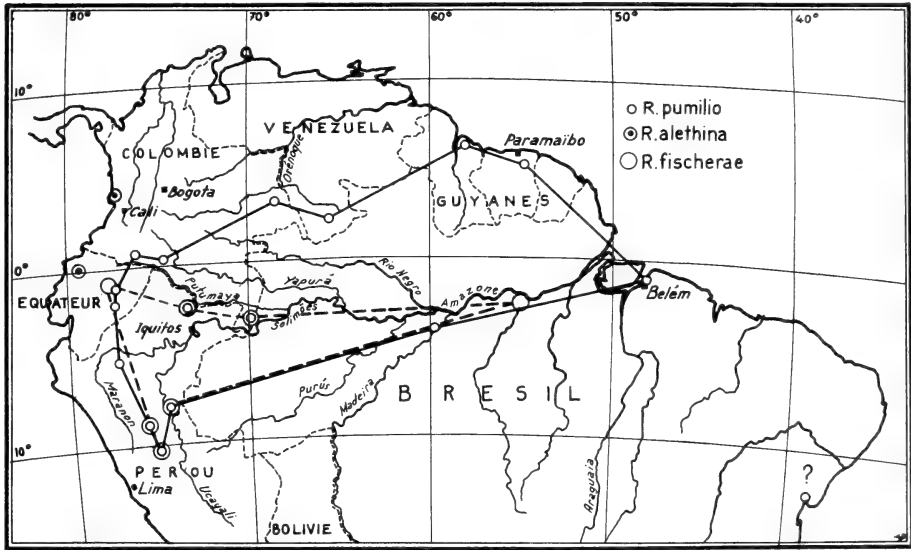
Les localités citées ci-dessus reportées sur notre carte (fig. 2), nous montrent que *R. pumillo* doit occuper probablement tout le bassin de l'Amazone, du delta au pied des Andes (rio Ucayali), ainsi que les Guyanes.

En ce qui concerne les zones limites, CARTER (1966) signale un individu du rio Casiquiare au Venezuela, carrefour entre le bassin de l'Orénoque et celui de l'Amazone, et WALKER (1975) 2 ♀♀ du rio Paragua, zone proche des Guyanes dans le département de Bolivar, au Venezuela également. Ces captures pourraient nous inciter à étendre la répartition de cette espèce à tout le nord-est du continent sud-américain, et même à



l'ouest jusqu'au pied de la cordillère orientale, MARINKELLE & CADENA (1972) ayant signalé pour la première fois en Colombie *R. pumilio* jusqu'à la province de Vichada, au nord-est du pays.

Au Brésil, la limite sud de l'espèce est difficile à situer. DOBSON (1878) donne bien un individu de Bahia, mais comme à l'époque cette ville était un centre de vente pour



#### CARTE

Répartition actuelle des 3 espèces de *Rhinophylla*.

(Certaines localités trop imprécises citées dans le texte n'ont pas été notées.)

l'exportation d'échantillons scientifiques de tout le Brésil (cf. par exemple les « peaux de Bahia » bien connues des spécialistes sur les Trochilidae), cette origine nous laisse un doute. N'ayant aucune donnée sur la Bolivie et le Mato Grosso brésilien à notre disposition, il n'est donc pas possible de situer pour le moment la limite sud de cette espèce.

#### *Rhinophylla fischeriae* Carter

*Rhinophylla fischeriae* Carter, 1966, *Proc. biol. Soc. Wash.* 79, p. 235.

Localité type: 61 mi. S-E. Pucallpa, environ 180 m, province de Loreto, Pérou.

#### CAPTURES CONNUES A CE JOUR:

**Pérou:** CARTER (1966) 2 ♂♂ et 7 ♀♀, -.08.1964, 61 mi. SE. Pucallpa, Loreto. — TUTTLE (1970) 5 ♂♂ et 9 ♀♀ San Juan et 12 individus San Pablo, juillet-août 1963 et 1964, prov. Oxapampa, dpt. Pasco. — KOOPMAN (1978) 1 individu Cerros del Sira, 690 m, dpt. Huánuco; 7 individus rio Lullapichis, dpt. Huánuco.

*Equateur* : MUMFORD (1975) 1 individu Oriente Limon Cocha, prov. Napo, 08.05.1964.

*Colombie* : MARINKELLE & CADENA (1972) 1 ♂ et 1 ♀ Ieticia, Com. Amazonas, 06.1969.

*Brésil* : KOOPMAN (1976) 4 individus rio Tapajoz, Caxiricatuba, Parà.

#### NOUVELLES STATIONS:

*Pérou* : 1 ♂ Quebrada Coto, rio Yanayacu, dpt. Loreto, 16.10.1980 MHNG n° 1636.71 (Collecteur C. Vaucher).

*R. fischeræ*, relativement peu fréquente (guère plus de 50 individus en plus de 15 ans), a souvent été capturée en même temps que *R. pumillo*. Elle se différencie facilement de

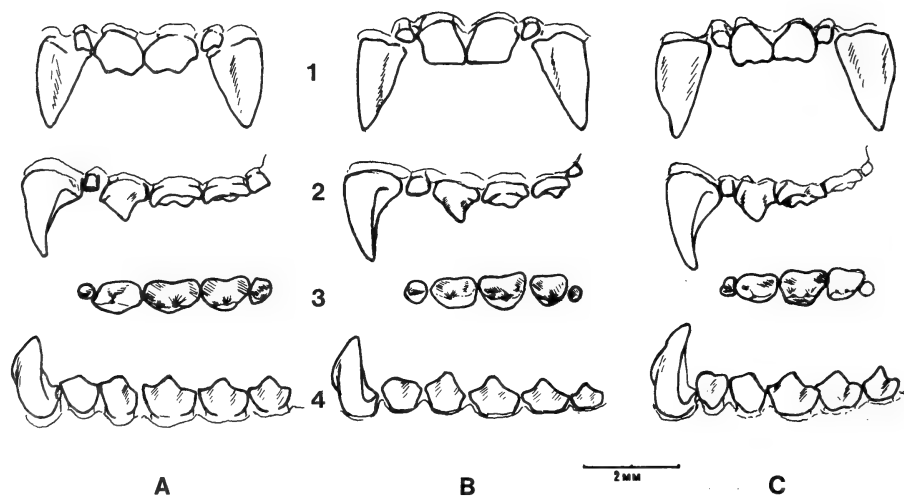


FIG. 1.

Dentition de *R. pumillo* (A), *R. alethina* (B) et *R. fischeræ* (C).

1. Incisives et canines supérieures; 2. Rangée maxillaire gauche; 3. P<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> gauche vue de dessus; 4. Rangée mandibulaire gauche.

cette dernière espèce par ses caractères dentaires (CARTER 1966), bien que l'aspect extérieur des deux formes soit semblable.

Sa répartition semblait être réduite au haut Amazone jusqu'à ce que KOOPMAN (1976) signale sa présence dans l'Amazonie centrale (rio Tapajoz). Ce fait tendrait donc à considérer les deux espèces amazoniennes comme sympatriques, des différences dans la biologie de *R. fischeræ* et une moins grande densité de ses populations expliquant la rareté des captures.

Mensurations de *R. pumillo*

|  | Av. br.   | Lc        | Lcb       | l. mast | Poc     | l. cr   | C-C     | C-M <sup>3</sup> | M <sup>2</sup> -M <sup>2</sup> |
|--|-----------|-----------|-----------|---------|---------|---------|---------|------------------|--------------------------------|
| BRÉSIL:<br>Jones & Carter<br>(1979)        | 32,3-33,6 | 18,9-19,3 | 16,9      | —       | 5,4-5,5 | 8,2     | —       | 4,8-5,1          | 6,3-6,5                        |
| COLOMBIE:<br>Marinkelle &<br>Cadena (1972) | 33,1-35,5 | 18-19,6   | 17,2-17,4 | 8,8-9,1 | 5,2-5,3 | —       | —       | 5,3-5,4          | 6-6,5                          |
| VENEZUELA:<br>Jones & Carter<br>(1979)     | 32,4-34,8 | 18,7-19,8 | 16,5-17,6 | —       | 5,5-5,7 | 8,2-8,7 | —       | 4,9-5,4          | 6,3-6,5                        |
| SURINAM:<br>Husson (1978)                  | 33,4-34,4 | 18-18,2   | 16,3      | 8,9     | 5,2-5,3 | 8-8,1   | 4,4-4,5 | 5,1-5,2          | 6-6,4                          |
| GUAYANA:<br>Husson (1962)                  | 33,2-33,7 | 18,7      | 17,2      | 9,2     | 5,3     | 8,3     | 4,5-4,6 | 5,2-5,3          | 6,3-6,6                        |
| Hill (1964)                                | 34,3-34,4 | 19,2      | 16,7      | 9,2     | 5,5     | 8,3     | 4,7     | 5,2              | 6,3                            |
| EQUATEUR:<br>Sanborn (1936)                | 30,7      | 19,4-19,5 | 16,9-17,2 | 9,3-9,4 | 5,1-5,2 | 8,4-8,5 | 4,6-4,7 | 5,3-5,4          | 6,4-6,7                        |
| PÉROU:<br>Ceballos Bendezu<br>(1968)       | 33,4      | 18        | 16,5      | —       | 5       | 8,2     | —       | 5,2              | —                              |
| MHNG<br>n° 1636.68-70                      | 33,3-33,6 | 18,3-19,2 | 16,2-17   | 8,9-9,3 | 5-5,5   | 7,6-8,4 | 4,5-4,7 | 4,8-5,4          | 6,5-6,7                        |
| MÉLANGE:<br>Carter (1966)                  | 33-36,3   | 18,7-19,5 | 16,8-17,5 | 9,1-9,5 | 4,6-5,2 | —       | 4,5-5   | 5-5,4            | 6,2-6,9                        |

Mensurations de *R. fischeriae*

|  |           |           |           |         |         |         |         |         |         |
|--|-----------|-----------|-----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| PÉROU:<br>Carter (1966)<br>Holotype        | 31        | 17,1      | 14,9      | 8,7     | 4,9     | 8       | 4,6     | 4,5     | 6,1     |
| Carter (1966)<br>série type                | 29-32,3   | 16,3-17,6 | 14,4-15,7 | 8,3-9,3 | 4,6-5   | 7,7-8,2 | 4,4-4,9 | 4,3-4,7 | 5,8-6,5 |
| Jones & Carter<br>(1979)                   | 29-30,5   | 16,2-17   | 14,1-14,8 | —       | 4,8-5,3 | 7,4-8,1 | —       | 4,2-4,7 | 5,7-6,3 |
| MHNG<br>n° 1636.71                         | 30,7      | 16,6      | 14,9      | 8,4     | 4,8     | 7,7     | 4,7     | 4,2     | 6,2     |
| EQUATEUR:<br>Mumford (1975)                | 30        | 16,9      | —         | —       | 5       | 7,9     | 4,4     | —       | —       |
| COLOMBIE:<br>Marinkelle &<br>Cadena (1972) | 28,9-31   | —         | —         | —       | —       | —       | —       | —       | —       |
| BRÉSIL:<br>Jones & Carter<br>(1979)        | 30,5-30,6 | 16,8      | 14,6-14,7 | —       | 4,7-4,8 | 7,4-7,8 | —       | 4,4-4,5 | 5,9-6,1 |

Mensurations de *R. alethina*

|   |           |         |           |     |         |         |     |         |         |
|---|-----------|---------|-----------|-----|---------|---------|-----|---------|---------|
| COLOMBIE:<br>Handley (1966)<br>Holotype | (35,7)    | 19,5    | (17,3)    | —   | 5,3     | 8,9     | —   | 4,9     | (6,7)   |
| Jones & Carter<br>(1979) série type     | 34,5-37,5 | 19-21,3 | 16,7-17,8 | —   | 5,3-5,5 | 8,8-9,1 | —   | 4,8-5,2 | 6,5-7,1 |
| EQUATEUR:<br>MHNG<br>n° 1636.72         | 33,3      | 19,1    | 17        | 9,7 | 5,6     | 9       | 5,8 | 5       | 6,5     |

### *Rhinophylla alethina* Handley

*Rhinophylla alethina* Handley, 1966, *Proc. biol. Soc. Wash.* 79, p. 86.

Localité type: Rio Raposo, 27 km Sud de Buenaventura, dpt. Valle, Colombie.

#### CAPTURES CONNUES À CE JOUR:

Colombie : HANDLEY (1966) 12 individus dont 6 ♂♂ (♂ holotype, 13.07.1962), 4 ♀♀, 1 juv et 1 indéterminé, rio Raposo, dpt. Valle. — ARATA & VAUGHN (1970) 2 individus « near Buenaventura », juin-juillet 1964.

#### NOUVELLE STATION:

Equateur : 1 ♀ La Union y Progrès, 35 km N-E de Rosa Zarate (= Quinindé), prov. Esmeraldas (env. 0° 30' N et 79° 20' W) le 10.01.1982. MHNG n° 1636.72 (Collecteur J. Garzoni).

Connue par 14 individus de la région de Buenaventura, cette espèce n'a pas été recapturée depuis 1964, date à laquelle ARATA & VAUGHN (1970) ont pris deux individus près de cette ville. Notre femelle est donc la 15<sup>e</sup> capture, après plus de 18 ans. Cela étend la répartition de cette espèce à plus de 470 km S-SW de la localité type.

A notre avis la rareté des informations que l'on possède sur *R. alethina* s'explique par le manque de récoltes systématiques dans les terres basses du versant pacifique des Andes entre le Panama et le Pérou, autant que par la faible densité de ses populations. Quoiqu'il en soit, il semble bien que nous soyons en présence d'une espèce strictement pacifique au sens de KOOPMAN (1978).

L'individu que nous possédons est en tout point conforme à la description de HANDLEY (1966). Plus foncée que les 2 espèces précédentes, plus robuste également, avec des oreilles plus développées, *R. alethina* s'en différencie également par la dentition (fig. 1) avec des incisives supérieures internes entières et une P<sup>1</sup> proportionnellement plus grande que chez les espèces amazoniennes. Sa largeur crânienne est également plus importante.

Pour plus de précisions nous avons relevé dans la littérature toutes les mensurations concernant ces espèces dans 3 tableaux donnant les longueurs de l'avant-bras (Av. br.), du crâne (Lc), la longueur condylobasale (Lcb), la largeur mastoïde (l. mast.), la largeur interorbitaire (Poc), la largeur du crâne (l. cr.), la distance externe des canines (C-C), la rangée maxillaire (C-M<sup>3</sup>) ainsi que la distance externe des molaires (M<sup>2</sup>-M<sup>2</sup>).

#### REMERCIEMENTS

Le matériel étudié a été collecté par notre collègue C. Vaucher au Pérou et par J. Garzoni en Equateur. Nous tenons à les en remercier ici.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ARATA, A. A. and J. B. VAUGHN 1970. Analyses of the relative abundance and reproductive activity of bats in southwestern Columbia. *Caldasia* 10 (50): 517-528.
- CABRERA, A. 1958. Catalogo de los mamíferos de America del Sur. *Revta. Mus. argent. Cienc. nat. Bernardo Rivadavia, Cienc. nat.* 4 (1): 1-307.

- CARTER, D. C. 1966. A new species of *Rhinophylla* (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomatidae) from south America. *Proc. biol. Soc. Wash.* 79: 235-238.
- CEBALLOS BENDEZÚ, I. 1968. Quiropteros del departamento de Loreto (Peru). *Septa. Revta. Fac. Cienc. Univ. Nac. Cuzco* 2: 1-60.
- DOBSON, G. E. 1878. Catalogue of the Chiroptera in the Collection of the British Museum *Brit. Mus., Lond.*, XIII + 1-567.
- HANDLEY, C. O. Jr. 1966. Descriptions of new bats (*Choeroniscus* and *Rhinophylla*) from Colombia. *Proc. biol. Soc. Wash.* 79: 83-88.
- HILL, J. E. 1964. Notes on bats from British Guiana with the description of a new genus and species of Phyllostomidae. *Mammalia* 28: 553-572.
- HUSSON, A. M. 1962. The bats of Suriname. *Zoöl. Verh., Leiden* 58: 1-282.
- 1978. The Mammals of Suriname. *Zoöl. Monogr., Leiden*, n° 2: XVII + 1-569.
- JONES, J. K. Jr. and D. C. CARTER. 1979. Systematic and distributional notes. pp7-106 in *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part III.* (R. J. BAKER, J. K. JONES Jr. and D. C. CARTER, eds) *Spec. Publs. Mus. Texas Tech Univ.* 16: 1-441.
- KAPPELER, A. 1881. Holländisch-Guiana. Erlebnisse und Erfahrungen während eines 43jährigen Aufenthalts in der Kolonie Surinam. *Stuttgartart.* I-X, 495 pp.
- KOOPMAN, K. F. 1976. Zoogeography. pp. 39-47 in: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part I.* (R. J. BAKER, J. K. JONES Jr. and D. C. CARTER, eds) *Spec. Publs. Mus. Texas Tech Univ.* 10: 1-128.
- 1978. Zoogeography of peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *Am. Mus. Novit.* n° 2651: 1-33.
- MARINKELLE, C. J. and A. CADENA. 1972. Notes on bats new to the fauna of Colombia. *Mammalia* 36 (1): 50-58.
- MUMFORD, R. E. 1975. A specimen of *Rhinophylla fischeriae* from Ecuador. *J. Mammal.* 56 (1): 273-274.
- PETERS, W. 1865. Flederthiere (*Vespertilio soricinus* Pallas, *Choeroniscus* Lichtenst., *Rhinophylla pumilio* nov. gen., *Artibeus fallax* nov. sp., *A. concolor* nov. sp., *Dermanura quadrivittatum* nov. sp., *Nycteris grandis* nov. sp.) *Mber. K. preuss. Akad. Wiss.:* 351-359.
- SANBORN, C. C. 1936. Records and measurements of neotropical bats. *Field Mus. Nat. Hist. Zool. Ser.* 20: 93-106.
- THOMAS, O. 1927. The Goldman-Thomas expedition to Peru -V. On mammals collected by Mr. R. W. Hendee in the Province of San Martin, N. Peru, mostly at Yurac Yacu. *Ann. Mag. Nat. Hist. ser.* 9 (19): 361-375.
- TUTTLE, M. D. 1970. Distribution and zoogeography of peruvian bats, with comments on natural history. *Kans. Univ. Sci. Bull.* 49 (2): 45-86.
- WALKER, E. P. 1975. Mammals of the World (third ed.) *John Hopkins Univ. Press, Baltimore & London.* vol. I: 1-XXVII, 1-644.
-



|   | Pages   |
|---|---------|
| PACE, Roberto. <i>Leptusa</i> raccolte del Dr Claude Besuchet nella Penisola Iberica, nella regione balcanica, in Turchia e in estremo oriente (Coleoptera, Staphylinidae) (XXVII Contributo alla conoscenza delle Aleocharinae). (Con 45 figure) . . .                   | 579-594 |
| MAHUNKA, S. und L. MAHUNKA-PAPP. Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum L. Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Tarsonemiden-Fauna (Acari) von Paraguay. (Mit 26 Abbildungen) . . . . .  | 595-605 |
| GROSSENBACHER, Kurt. <i>Rana latastei</i> in der Südschweiz wiederentdeckt (Amphibia, Anura). (Mit 4 Abbildungen) . . . . .   | 607-615 |
| SLIPINSKI, Stanislaw Adam. Notes on the Colydiidae (Coleoptera) of the Ivory Coast. (With 8 figures) . . . . .  | 617-626 |
| KULLANDER, Sven O. Cichlid fishes from the La Plata basin. Part III. The <i>Crenicichla lepidota</i> species group (Teleostei: Cichlidae). (With 12 figures) . . . . .  | 627-661 |
| LIKOVSKY, Zbynek. Über einige <i>Aleochara</i> -Arten aus der Schweiz (Coleoptera, Staphylinidae). (Mit 2 Abbildungen) . . . . .  | 663-665 |
| POIVRE, Claude. Les Mantispidés du Muséum d'Histoire naturelle de Genève. II. (Insecta, Planipennia). (Avec 1 figure) . . . . .   | 667-672 |
| BEAUCOURNU, J. C., H. LAUNAY et M. VALLE. Le genre <i>Hystrichopsylla</i> Taschenberg, 1880 dans l'ouest du bassin méditerranéen (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae) III. Nouveaux éléments pour la région alpine et les Apennins. (Avec 22 figures et 2 cartes) . . . . . | 673-689 |
| MAHNERT, Volker. Die Pseudoskorpione (Arachnida) Kenyas V. Chernetidae. (Mit 35 Abbildungen) . . . . .  | 691-712 |
| HESS, Ernst und Michèle VLMANT. The tarsal sensory system of <i>Amblyomma variegatum</i> Fabricius (Ixodidae, Metastriata) I. Wall pore and terminal pore sensilla. (With 22 figures) . . . . .   | 713-729 |
| CONDÉ, B. Diploures Campodéidés de Papouasie. (Avec 4 figures) . . . . .  | 731-748 |
| GRAF, Jean-Daniel. Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). (Avec 6 figures et 17 tableaux) . . . . .  | 749-787 |
| LÖBL, Ivan. Sur l'identité de trois « <i>Amalocera</i> » de Bornéo (Coleoptera, Scaphidiidae). (Avec 11 figures) . . . . .  | 789-795 |
| BESUCHET, Claude. Le genre <i>Neopselaphus</i> Jeann. (Coleoptera: Pselaphidae). (Avec 12 figures) . . . . .  | 797-807 |
| CARUSO, Domenico and Franco FERRARA. <i>Armadillidium aelleni</i> new species of terrestrial isopod from a cave on Malta. (With 15 figures) . . . . .   | 809-814 |
| BAUD, François J. Présence de <i>Rhinophylla alethina</i> (Mammalia, Chiroptera) en Equateur et répartition actuelle du genre en Amérique du Sud. (Avec 1 figure et 1 carte) . . . . .  | 815-821 |

|   | Pages |
|---|-------|
| PACE, Roberto. <i>Leptusa</i> collected by Dr. Claude Besuchet in the Iberian Peninsula, in the Balcan region, in Turkey and in extreme orient (Coleoptera, Staphylinidae) . . . . .  | 579   |
| MAHUNKA, S. and L. MAHUNKA-PAPP. New and interesting mites from the Geneva Museum L. Further contribution to the knowledge of the Tarsonemid fauna (Acari) of Paraguay . . . . .  | 595   |
| GROSSENBACHER, Kurt. <i>Rana latastei</i> rediscovered in southern Switzerland (Amphibia, Anura) . . . . .  | 607   |
| SLIPINSKI, Stanislaw Adam. Notes on the Colydiidae (Coleoptera) of the Ivory Coast . . . . .  | 617   |
| KULLANDER, Sven O. Cichlid fishes from the La Plata basin. Part III. The <i>Crenicichla lepidota</i> species group (Teleostei: Cichlidae) . . . . .   | 627   |
| LIKOVSKY, Zbynek. On some <i>Aleochara</i> species from Switzerland (Coleoptera, Staphylinidae) . . . . .   | 663   |
| POIVRE, Claude. Mantspids of the Natural History Museum of Geneva. II . . . . .   | 667   |
| BEAUCOURNU, J. C., H. LAUNAY and M. VALLE. The genus <i>Hystrichopsylla</i> Taschenberg, 1880 in the western Mediterranean basin (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae) III. New data for the alpine region and the Apennines . . . . . | 673   |
| MAHNERT, Volker. The pseudoscorpions (Arachnida) of Kenya V. Chernetidae . . . . .  | 691   |
| HESS, Ernst and Michèle VLMANT. The tarsal sensory system of <i>Amblyomma variegatum</i> Fabricius (Ixodidae, Metastricata) I. Wall pore and terminal pore sensilla . . . . .   | 713   |
| CONDÉ, B. Diplura Campodeidae from Papua . . . . .  | 731   |
| GRAF, Jean-Daniel. Biochemical genetics, zoogeography and taxonomy in the family Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) . . . . .   | 749   |
| LÖBL, Ivan. On the identity of three « <i>Amalocera</i> » of Borneo . . . . .   | 789   |
| BESUCHET, Claude. The genus <i>Neopselaphus</i> Jeann. (Coleoptera: Pselaphidae) . . . . .  | 797   |
| CARUSO, Domenico and Franco FERRARA. <i>Armadillidium aelleni</i> new species of terrestrial isopod from a cave on Malta . . . . .  | 809   |
| BAUD, François J. Presence of <i>Rhinophylla alethina</i> in Ecuador and actual distribution of the genus in South America . . . . .  | 815   |



# Instructions pour les auteurs

## 1. INSTRUCTIONS GÉNÉRALES

**Travaux reçus :** la Revue suisse de Zoologie publie en principe des travaux de zoologistes, membres de la Société suisse de Zoologie ou des travaux concernant l'activité du Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Tous les manuscrits des membres de la Société suisse de Zoologie, y compris ceux des communications présentées lors des assemblées annuelles sont soumis à un comité de lecture.

**Langue :** les travaux proposés à la Revue peuvent être rédigés en français, allemand, italien ou anglais.

**Frais :** la Revue assume les frais d'impression et de clichage, mais seulement dans une proportion qui dépend de ses possibilités financières.

**Tirés à part :** les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part sans couverture, les exemplaires commandés en plus, ou avec couverture, sont facturés par l'imprimeur selon son tarif.

## 2. TEXTE

**Manuscrits :** les manuscrits doivent être livrés prêts pour l'impression, en 3 exemplaires, l'original et 2 copies. Ils doivent être dactylographiés et comporter le titre courant et l'emplacement désiré des figures.

**Nombre de pages :** les travaux présentés aux assemblées de la Société suisse de Zoologie ne dépasseront pas 8 pages imprimées (y compris les illustrations). Les autres travaux ne dépasseront pas, en principe, 20 pages, et pour les thèses de doctorat, 30 pages.

**Abstract :** pour tous les travaux, il est demandé le titre et un court « abstract » en anglais qui paraîtront en tête de l'article.

**Résumé :** pour tous les travaux, il est demandé un résumé n'excédant pas, en principe, une demi-page, dans la langue de l'article. Un autre résumé dans une autre langue nationale (français, allemand, italien) est recommandé.

**Indications typographiques :** souligner

— une fois les textes à mettre en *italique* (par exemple les mots latins).

== deux fois les textes à mettre en PETITES CAPITALES (par exemple les noms d'auteurs cités).

=== trois fois les textes à mettre en CAPITALES.

~ par un trait ondulé les textes à mettre en caractères gras.

--- par des tirets les mots et textes à mettre en évidence (caractères espacés).

**Mots latins :** les noms de genres et d'espèces et autres locutions latines doivent être en italique: *Glomeris conspersa*, *in vitro*, mais non les désignations telles que: n. gen., n. spec., etc. Les noms de catégories supérieures et les termes anatomiques ne sont pas en italique, par exemple: Picidae, lobus frontalis.

**Noms d'auteurs :** les noms d'auteurs cités doivent être en petites capitales. Cependant, le nom d'auteur suivant un nom de genre ou d'espèce s'écrit en romain et ne doit pas être souligné: *H. hamifer* Attens.

**Bibliographie :** les listes bibliographiques doivent être établies selon le plan suivant: (titre en caractères ordinaires; références en italiques).

PENARD, E. 1888. Recherches sur le *Ceratium macroceros*. Thèse, Genève, 43 pp.

— 1889a. Etudes sur quelques Héliozoaires d'eau douce. *Archs. Biol. Liège* 9: 1-61, 419-472.

— 1889b. Note sur quelques Héliozoaires. *Archs. Sci. phys. nat. Genève* (3) 22: 524-539.

MERTENS, R. und H. WERMUTH. 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. *Kramer, Frankfurt am Main*, XI+264 pp.

On trouvera une liste des abréviations des titres de la plupart des revues zoologiques dans: *List of serial publications in the British Museum (Natural History) Library* London 1968.

## 3. ILLUSTRATIONS

**Généralités :** toutes les illustrations doivent être fournies en 3 jeux, c'est-à-dire:

1. les originaux;

2. deux copies des originaux. Ces copies doivent être réduites au moins au format A4.

**Réduction :** Les lettres et chiffres dans les figures doivent avoir au moins 1 mm après réduction. La réduction définitive est décidée par les rédacteurs; les auteurs sont priés d'indiquer la réduction qu'ils souhaitent. Il est recommandé de tracer une échelle sur chaque figure.

**Dimension :** les figures ou groupes de figures dans le texte ne peuvent pas dépasser les dimensions de la justification, soit 18,4 cm de haut × 12,2 cm de large, légende comprise.

**Planches :** les photos peuvent être groupées en planches hors texte (avec participation de l'auteur aux frais). Les planches doivent être livrées très tôt à la reproduction, les figures qui les constituent étant très soigneusement coupées et collées à leur place exacte, dans un cadre qui, une fois réduit, aura les dimensions de la justification (18,4 cm × 12,2 cm).

**Légendes :** les légendes des figures doivent être réunies sur une page séparée.

## 4. CORRESPONDANCE

Toute correspondance concernant l'impression d'un travail doit être échangée avec la rédaction de la Revue.

**Adresse :** Rédaction de la Revue suisse de Zoologie

Muséum d'Histoire naturelle

Route de Malagnou — Case postale 434

CH-1211 Genève 6 (Téléphone: (022) 35 91 30).

PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

*En vente chez GEORG & C<sup>ie</sup>, libraires à Genève*

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

|       |     |   |          |
|-------|-----|---|----------|
| Fasc. | 1.  | SARCODINÉS par E. PENARD                                  | Fr. 12.— |
|       | 2.  | PHYLLOPODES par Th. STINGELIN                             | 12.—     |
|       | 3.  | ARAIGNÉES par R. DE LESSERT                               | 42.—     |
|       | 4.  | ISOPODES par J. CARL                                      | 8.—      |
|       | 5.  | PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT                         | 5.50     |
|       | 6.  | INFUSOIRES par E. ANDRÉ                                   | 18.—     |
|       | 7.  | OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER                 | 18.—     |
|       | 8.  | COPÉPODES par M. THIÉBAUD                                 | 18.—     |
|       | 9.  | OPILIONS par R. DE LESSERT                                | 11.—     |
|       | 10. | SCORPIONS par R. DE LESSERT                               | 3.50     |
|       | 11. | ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET                    | 38.—     |
|       | 12. | DÉCAPODES par J. CARL                                     | 11.—     |
|       | 13. | ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ                              | 11.—     |
|       | 14. | GASTÉROTRICHES par G. MONTET                              | 18.—     |
|       | 15. | AMPHIPODES par J. CARL                                    | 12.—     |
|       | 16. | HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES<br>et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ | 17.50    |
|       | 17. | CESTODES par O. FUHRMANN                                  | 30.—     |
|       | 18. | GASTÉROPODES par G. MERMOD                                | 68.—     |

---

*En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève*

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK  
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie — FOSSILES — 1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches Fr. 300.—

---

COLLEMBOLFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 30.—

---

THE EUROPEAN PROTURA

THEIR TAXONOMY, ECOLOGY AND DISTRIBUTION  
WITH KEYS FOR DETERMINATION

by J. NOSEK

346 pages, 111 figures in text Fr. 30.—

---

CLASSIFICATION OF THE DIPLOPODA

par Richard L. HOFFMAN

237 pages Fr. 30.—

QL  
1  
R454  
NH

Tome 89

Fascicule 4

1982

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE



GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

DÉCEMBRE 1982

ISSN 0035-418X

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 89 — FASCICULE 4

Publication subventionnée par la Société helvétique des Sciences naturelles  
et la Société suisse de Zoologie

## Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

FRANÇOIS BAUD

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VOLKER MAHNERT

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

## Comité de lecture

G. BENZ — Ecole polytechnique fédérale de Zurich

T. FREYVOGEL — Université de Bâle

H. GLOOR — Université de Genève

W. MATHEY — Université de Neuchâtel

A. SCHOLL — Université de Berne

J. SCHOWING — Université de Fribourg

P. VOGEL — Université de Lausanne

V. ZISWILER — Université de Zurich

Le Président de la Société suisse de Zoologie

Le Directeur du Muséum de Genève et de la Revue suisse de Zoologie

## Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.—

UNION POSTALE Fr. 230.—  
(en francs suisses)

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

**REVUE SUISSE**  
**DE**  
**ZOOLOGIE**

**ANNALES**

**DE LA**

**SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE**

**ET DU**

**MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE**

**DE GENÈVE**

**GENÈVE**

**IMPRIMERIE KUNDIG**

**DÉCEMBRE 1982**

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 89 — FASCICULE 4

Publication subventionnée par la Société helvétique des Sciences naturelles  
et la Société suisse de Zoologie

## Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

FRANÇOIS BAUD

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VOLKER MAHNERT

Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

## Comité de lecture

G. BENZ — Ecole polytechnique fédérale de Zurich

T. FREYVOGEL — Université de Bâle

H. GLOOR — Université de Genève

W. MATTHEY — Université de Neuchâtel

A. SCHOLL — Université de Berne

J. SCHOWING — Université de Fribourg

P. VOGEL — Université de Lausanne

V. ZISWILER — Université de Zurich

Le Président de la Société suisse de Zoologie

Le Directeur du Muséum de Genève et de la Revue suisse de Zoologie

## Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.—

UNION POSTALE Fr. 230.—  
(en francs suisses)

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

COMMUNICATIONS

FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,  
TENUE A NEUCHÂTEL LES 12 ET 13 MARS 1982

MITGETEILT AN DER JAHRESVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN  
GESELLSCHAFT IN NEUCHÂTEL, 12. UND 13. MÄRZ 1982

*Communications publiées plus tard ou ailleurs :*

*Werden später oder an anderem Orte mitgeteilt :*

**H. Briegel** (Zürich). Zur Eireifung und Alterung bei *Aedes aegypti*.

**P. Junquera** (Zürich). Bildung und Entwicklung von Eiern mit und ohne Follikelpithel bei der Gallmücke *Heteropeza pygmaea*.

**J. Kaiser & D. F. Went** (Zürich). Pulsation des Oozytenkerns im larvalen Ovar der Gallmücke *Heteropeza pygmaea*.

**D. F. Went** (Zürich), **V. Gentinetta & B. Lanzrein** (Bern). Ectysteroidtiter während der larvalen Fortpflanzung von *Heteropeza pygmaea*.

**B. Lanzrein & R. Pfister-Wilhelm** (Bern). Regulationsmechanismen der Juvenilhormon-Biosynthese während des Eireifungszyklus einer ovoviviparen Schabe (*Nauphoeta cinerea*).

**J. Buschor & B. Lanzrein** (Bern). Stimulation der Eireifung in trächtigen Weibchen von *Nauphoeta cinerea*: Einfluss von Juvenilhormon und Vitellogenin.

**A. Bühler & B. Lanzrein** (Bern). Einfluss des Mikroklimas im Bienenstock auf den Juvenilhormon-Titer adulter Arbeiterinnen der Honigbiene (*Apis mellifera*).

**N. Dumont, J.-L. Connat & P. A. Diehl** (Neuchâtel). Mise en évidence d'ecdystéroïdes durant la vitellogénèse d'*Ornithodoros moubata* (Acarina, Argasidae).

**P. Borner, H. Federer & P. S. Chen** (Zürich). Das Vorkommen von Hydroxypyrolin, Hydroxylysin und Polyaminen bei *Drosophila*.

**E. Hess** (Neuchâtel) & **R. Loftus** (Regensburg). Physiologie d'un thermorécepteur de la tique *Amblyomma variegatum* (Ixodidae, Metastriata).

**E. Bowessidjaou & A. Aeschlimann** (Neuchâtel). Importance des tiques (Ixodoidea) en milieu urbain tropical.

**L. Gern, A. Kindler & M. Brossard** (Neuchâtel). Etude séroépidémiologique de la piroplassmose bovine dans le Clos du Doubs (Jura): résultats préliminaires.

**Ph. Girardin & M. Brossard** (Neuchâtel). Développement d'une hypersensibilité de type retardé chez les lapins infestés par les tiques *Ixodes ricinus* L., 1758.

**J. F. Fahrni** (Genève). Bourgeonnement et métamorphose larvaire chez le Cilié *Spirochona gemmipara* (Chonotrichida): étude au microscope à balayage et après coloration au protargol.

**M. Dethier** (Genève). Les Orthoptères des pelouses alpines du Parc national suisse.

**R. Knechtli & L. Jenni** (Basel). Phlebotominae der Schweiz.

**D. Boillat** (Bern). Fortpflanzungsstrategie subdominanter Männchen beim Stichling (*Gasterosteus aculeatus*).

**K. Banz** (Grenchen). Beurteilung der Tiergerechtheit eines typischen Wellensittichkäfigs.

**L. Schifferli** (Sempach). Brutverbreitung der Nachtigall im Tessin und Faktoren, welche ihre Verbreitung beeinflussen.

**M. Stauffacher** (Bern) & N. Hufschmid (Basel). Struktur und Nutzung von Bruthabitaten bei Schwarzbrauen-Albatrossen (*Diomedea melanophris* Temmink).

**M. Gyger & F. Schenk** (Lausanne). Répertoire vocal du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* L.)

**J.-P. Airoldi** (Bern). Le campagnol terrestre *Arvicola terrestris scherman* (Shaw) (Mammalia, Rodentia) connaît-il la théorie des graphes?

**V. Keller** (Bern). Nahrungspräferenzen beim Fressen und Horten von Eichhörnchen in Gefangenschaft.

**M. Gerber** (Neuchâtel). Préférences alimentaires chez l'Hermine (*Mustela erminea* L.) en captivité.

**R. Wieser & T. Froelicher** (Hinterkappelen). Aspekte zur räumlichen Verteilung von Mitgliedern einer Murmeltiergruppe.

**E. Kohli** (Hinterkappelen). Beitrag zur Etho-Oekologie der Nutrias in der Camargue.

**D. Borcard** (Neuchâtel). Etude au piège Barber des communautés de Carabidae (Coleoptera) dans quelques associations forestières de la région neuchâteloise.

**M. Graf & C. Auroi** (Neuchâtel). Modélisation de la relation entre les conditions météorologiques et le nombre de captures d'*Haematopota pluvialis* (L.) (Dipt. Tabanidae) par un piège simulant un hôte.

**J.-L. Connat, J. P. Delbecque & J. Delachambre** (Neuchâtel). Effets des analogues des hormones juvéniles sur l'expression du programme nymphal et adulte chez *Tenebrio molitor*.

**F. Saucy & A. Meylan** (Nyon). Quelques aspects de la biologie hivernale d'*Arvicola terrestris scherman* (Shaw) (Mammalia, Rodentia). Signes d'activité et évolution de deux populations.

**R. Arditi & M. Genoud** (Lausanne). Etude expérimentale de la stratégie de recherche de la nourriture chez la musaraigne musette *Crocidura russula*.

**A. Nussbaumer & J. Schowing** (Fribourg). Influence de l'acétate de cadmium sur l'ossification de la patte de l'embryon de poulet. Méthode indirecte.

**J. Schowing** (Fribourg). Influence tératogène des composés du cadmium sur le développement embryonnaire de l'oiseau.

**L. Subilia, Z. Swiderski & H. Huggel** (Genève). Développement embryonnaire d'*Acanthosensis tilapiae* (Acanthocephala), résultat préliminaire.



# Zur adaptiven Bedeutung des «mechanischen Vorteils» des *M. gastrocnemius* bei Anatiden<sup>1</sup>

von

Rainer SCHULIN \*

Mit 2 Abbildungen

## SUMMARY

**The adaptive significance of the “mechanical advantage” of the muscle *M. gastrocnemius* in Anatidae.** — The *M. gastrocnemius* of selected anatid species with different locomotor habits is used as an example to re-investigate the adaptive significance of the “mechanical advantage” of skeletal muscles. Commonly a large mechanical advantage is regarded as an adaptation for strength over speed of movement, a low mechanical advantage vice versa as an adaptation for speed at the expense of strength. It is shown however that specialisation for aquatic locomotion is not only correlated with a slightly improved mechanical advantage but also with a striking increase in fibre length and a significant reduction of the physiological cross-section of the *M. gastrocnemius*, which means an adaptation for speed instead for strength. This is discussed focusing on the size of the supportive system and its ability to store and re-cycle mechanical energy of elastic deformation, and leads to a re-evaluation of the mechanical advantage as an adaptive character.

## EINLEITUNG

Die Skelettmuskulatur der Wirbeltiere ist stets ein beliebter Untersuchungsgegenstand der vergleichenden Morphologie gewesen. Sie ist mit relativ einfachen Mitteln

---

<sup>1</sup> Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen eines Projektes von Prof. Dr. V. Ziswiler, das vom Schweizerischen Nationalfonds unterstützt wurde.

Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

\* Zoologisches Museum der Universität, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich, Schweiz.

präparierbar, und der Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion erscheint, was die Mechanik betrifft, unmittelbar einsichtig.

Versuche, die adaptive Bedeutung einer bestimmten Muskelkonfiguration zu ergründen, stützen sich jedoch meist allein auf einen Vergleich der Hebelverhältnisse, da sich andere muskelmechanisch relevante quantitative Daten nicht so einfach erheben lassen. Eine besondere Rolle spielt bei manchen Autoren (z.B. MILLER 1937; RAIKOW 1970) der Begriff des „mechanischen Vorteils“, womit das Verhältnis zwischen Kraft- und Lastarm eines Muskels bezeichnet wird. Ein grosser mechanischer Vorteil gilt dabei als Anpassung zur Ausübung grosser Hebelkräfte auf Kosten der Geschwindigkeit der Hebelbewegung, ein geringer mechanischer Vorteil wird umgekehrt als Anpassung an rasche, dafür weniger kraftvolle Bewegungen angesehen. Eine solche Deutung geht davon aus, dass die übrigen Muskeleigenschaften gleich sind.

Am Beispiel des *M. gastrocnemius* ausgewählter Entenvögel (Fam. Anatidae) soll hier gezeigt werden, dass diese Voraussetzung nicht immer gemacht werden kann und dass sich bei Berücksichtigung auch anderer Muskelmerkmale, z.B. der Faserlängen und physiologischen Querschnitte, völlig andere Beurteilungen ergeben können. Der *M. gastrocnemius*, der sich aus den drei Teilen *pars externa*, *pars media* und *pars interna* zusammensetzt, ist der bei weitem wichtigste Strecker des Intertarsalgelenks. Er variiert dementsprechend in relativ enger Beziehung zur lokomotorischen Spezialisierung (MILLER 1937; RAIKOW 1970; SCHULIN 1981).

Untersucht wurden Formen der Gattungen *Anas*, *Aythya*, *Bucephala* und *Mergus*, die in der vorliegenden Reihenfolge zunehmend ans Wasserleben, insbesondere ans Tauchen angepasst sind. Da sie zugleich sehr nahe miteinander verwandt sind, was durch die häufig beobachteten Hybridisierungen und durch das Fehlen grundlegender anatomischer und physiologischer Unterschiede zum Ausdruck kommt, darf davon ausgegangen werden, dass sich die lokomotorische Diversifizierung auf einer vergleichbaren anatomischen und physiologischen Grundlage vollzogen hat und der Einfluss nicht erfasster Randbedingungen auf den vorgenommenen Vergleich nach morphologischen Massstäben unerheblich ist.

## MATERIAL UND METHODEN

Folgende Arten wurden im einzelnen untersucht: *Anas superciliosa* (1♀), *Anas platyrhynchos* (2♀, 1♂), *Anas crecca* (1♂), *Aythya ferina* (1♀, 1♂), *Aythya fuligula* (5♀, 2♂), *Bucephala clangula* (2♂) und *Mergus albellus* (1♂). Das Material stammte ausschliesslich aus Wildfängen in der Nordostschweiz, mit Ausnahme von *Anas superciliosa*, welche in Australien beheimatet ist. Alle Tiere waren adult und in gesundem Zustand.

Die morphologische Präparation erfolgte mit Hilfe eines Leitz-Stereomikroskops. Längenmasse wurden mit einer Schublehre genommen. Die Trockengewichte wurden mit einer Mettler-Analysenwaage PC 180 ermittelt, nachdem die gesäuberten Muskeln zuvor mindestens 48 h bei 110° C getrocknet worden waren. Für die Ausführung der anatomischen Zeichnungen wurde eine Camera lucida verwendet.

Die Faserlängen beziehen sich auf einen Kontraktionszustand der Muskeln, wie er bei einer Beinstellung der Phase 3 in Abb. 2 gegeben ist. Als Bezugsmaass wurde die grösste Femurlänge gewählt, da sie eine sehr enge allometrische Beziehung zur Körpergrösse aufweist (SCHULIN 1981). Die physiologischen Querschnitte wurden rechnerisch aus dem Verhältnis von Trockengewicht und relativer Faserlänge bestimmt. Im übrigen geht die Bedeutung der angegebenen Masse aus den Tabellen hervor.

## RESULTATE

Im Verhältnis zur gesamten Beinmuskulatur (ohne tarsale Muskeln) ist das Trockengewicht des *M. gastrocnemius* bei den Tauchformen (*A. ferina*, *A. fuligula*, *B. clangula*, *M. albellus*) durchschnittlich etwas grösser als bei den Schwimmern der Gattung *Anas*. Dies hängt damit zusammen, dass letztere eine insgesamt etwas stärker entwickelte Beinmuskulatur besitzen (Tab. 1). Im Verhältnis zur Körpergrösse ist der *M. gastrocnemius* erstaunlich gleichmässig ausgeprägt: Deutlich unter dem Durchschnitt liegt nur *A. crecca*, die mit Abstand kleinste der untersuchten Formen, deutlich über dem Durchschnitt nur *M. albellus* als extremster Tauchspezialist.

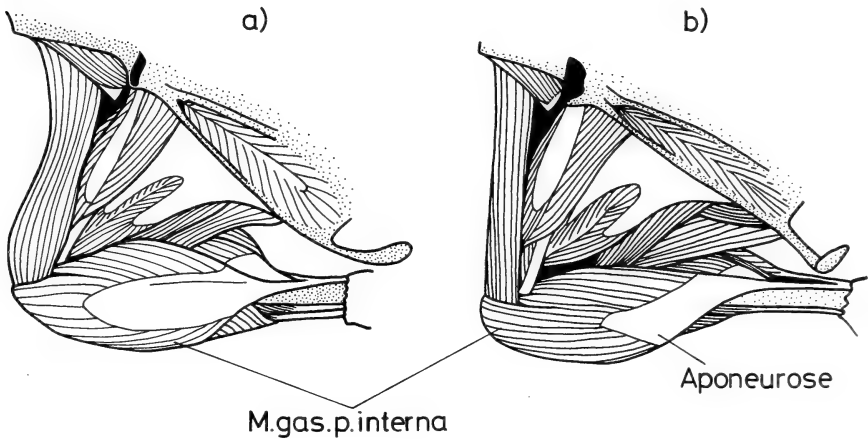


ABB. 1.

Mediale Ansicht der oberflächlichen Muskulatur des rechten Beins bei *Anas superciliosa* (a) und bei *Aythya ferina* (b).

Markant sind die Unterschiede in Bezug auf die relative Faserlänge (Tab. 2): In allen drei Muskelteilen weisen die aquatisch spezialisierteren Tauchformen deutlich längere Fasern auf als die terrestrisch beweglicheren Schwimmer. Dieser Unterschied fällt bereits am Situs infolge der unterschiedlichen Ausdehnung der Aponeurosen auf (vgl. Abb. 1).

Wegen der vergleichsweise geringen Unterschiede im Trockengewicht variiert der physiologische Querschnitt des *M. gastrocnemius* (Tab. 3) im wesentlichen reziprok zu den mittleren Faserlängen. Er ist bei den läuferisch habileren Formen der Gattung *Anas* beträchtlich grösser als bei den aquatischen Spezialisten der übrigen Gattungen. Dieser Unterschied ergibt sich dabei vor allem aus der starken Variation der pars externa. Bei der pars interna wird die unterschiedliche Faserlänge weitgehend durch die gewichtsmässige Umproportionierung des Muskels (vgl. Tab. 1) kompensiert.

TABELLE 1.

Relatives Gesamtrockengewicht der Beinmuskulatur (ohne tarsale Muskeln) in % des Körpergewichts (frisch) (a), relative Trockengewichte des *M. gastrocnemius* und seiner Teile in % der gesamten Beinmuskulatur (ohne tarsale Muskeln) (b) und relatives Trockengewicht des *M. gastrocnemius* in % des Körpergewichts (c).

|                           |        | a)    | b)      |         |         |       | c)   |
|---------------------------|--------|-------|---------|---------|---------|-------|------|
|                           |        |       | p. ext. | p. med. | p. int. | Total |      |
| <i>Anas superciliosa</i>  |        | 9.40  | 7.91    | 0.52    | 8.70    | 17.13 | 1.61 |
| <i>Anas platyrhynchos</i> | Mittel | 9.14  | 7.25    | 0.51    | 9.11    | 16.87 | 1.54 |
|                           | Min.   | 8.55  | 6.99    | 0.45    | 8.69    | 16.35 | 1.47 |
|                           | Max.   | 9.52  | 7.50    | 0.59    | 9.95    | 17.96 | 1.59 |
| <i>Anas crecca</i>        |        | 7.45  | 7.72    | 0.40    | 7.82    | 15.94 | 1.19 |
| <i>Aythya ferina</i>      |        | 8.15  | 7.67    | —       | 10.06   | 17.73 | 1.44 |
| <i>Aythya fuligula</i>    | Mittel | 7.48  | 6.99    | 0.44    | 11.40   | 18.83 | 1.41 |
|                           | Min.   | 6.73  | 6.08    | 0.36    | 10.74   | 17.76 | 1.26 |
|                           | Max.   | 8.46  | 0.60    | 0.60    | 12.24   | 20.08 | 1.67 |
| <i>Bucephala clangula</i> |        | 8.13  | 7.59    | 1.01    | 10.60   | 19.20 | 1.56 |
| <i>Mergus albellus</i>    |        | 10.19 | 7.23    | 0.46    | 10.69   | 18.38 | 1.87 |

TABELLE 2.

Relative mittlere Faserlängen des *M. gastrocnemius* im Verhältnis zur grössten Femurlänge

|                           |        | p. ext. | p. med. | p. int. |
|---------------------------|--------|---------|---------|---------|
| <i>Anas superciliosa</i>  |        | 0.22    | 0.36    | 0.43    |
| <i>Anas platyrhynchos</i> | Mittel | 0.27    | 0.40    | 0.45    |
|                           | Min.   | 0.22    | 0.36    | 0.42    |
|                           | Max.   | 0.34    | 0.45    | 0.50    |
| <i>Anas crecca</i>        |        | 0.25    | 0.33    | 0.41    |
| <i>Aythya ferina</i>      |        | 0.40    | —       | 0.60    |
| <i>Aythya fuligula</i>    | Mittel | 0.50    | 0.56    | 0.60    |
|                           | Min.   | 0.46    | 0.51    | 0.57    |
|                           | Max.   | 0.54    | 0.59    | 0.63    |
| <i>Bucephala clangula</i> |        | 0.45    | 0.49    | 0.51    |
| <i>Mergus albellus</i>    |        | 0.53    | 0.63    | 0.66    |

Der mechanische Vorteil, ausgedrückt durch das Verhältnis der Höhe des medialen Hypotarsusgrates zur Länge des Tarsometatarsus (Tab. 4; vgl. RAIKOW 1970), ist bei den Tauchern allgemein grösser als bei den Schwimmern. Das abweichende Verhalten von *B. clangula* kann hier nicht untersucht werden. Die Unterschiede beruhen zu einem

grossen Teil auf der Variation der Tarsometatarsuslänge als Mass für den Lastarm. In Bezug zur neutralen Länge des Femurs zeigt die Insertionslänge des M. gastrocnemius keine gesetzmässige Tendenz, ebensowenig in Bezug zur Länge des gesamten Fusses (Tab. 4).

TABELLE 3.

*Relative physiologische Querschnitte des M. gastrocnemius und seiner Teile  
(Trockengewicht in ‰ des Körpergewichtes im Verhältnis zur relativen Faserlänge)*

|                                    | p. externa | p. media | p. interna | Total |
|------------------------------------|------------|----------|------------|-------|
| <i>Anas superciliosa</i>           | 3.38       | 0.14     | 1.90       | 5.42  |
| <i>Anas platyrhynchos</i> , Mittel | 2.46       | 0.12     | 1.85       | 4.43  |
| Min.                               | 1.86       | 0.10     | 1.65       | 3.78  |
| Max.                               | 3.18       | 0.13     | 2.03       | 5.19  |
| <i>Anas crecca</i>                 | 2.30       | 0.09     | 1.42       | 3.81  |
| <i>Aythya ferina</i>               | 1.56       | —        | 1.37       | 2.93  |
| <i>Aythya fuligula</i> , Mittel    | 1.05       | 0.05     | 1.42       | 2.53  |
| Min.                               | 1.00       | 0.05     | 1.18       | 2.32  |
| Max.                               | 1.33       | 0.06     | 1.76       | 3.15  |
| <i>Bucephala clangula</i>          | 1.37       | 0.17     | 1.69       | 3.23  |
| <i>Mergus albellus</i>             | 1.39       | 0.07     | 1.65       | 3.11  |

TABELLE 4.

*Relative Insertionslänge des M. gastrocnemius (gemessen als Höhe des medialen Hypotarsusgrates) in Bezug zur grössten Femurlänge (a), zur grössten Tarsometatarsuslänge (b) und zur Fusslänge (Tarsometatarsus + Mittelzehe ohne Krallenglied) (c).*

|                                    | a)    | b)    | c)    |
|------------------------------------|-------|-------|-------|
| <i>Anas superciliosa</i>           | 0.091 | 0.101 | 0.048 |
| <i>Anas platyrhynchos</i> , Mittel | 0.087 | 0.096 | 0.046 |
| Min.                               | 0.080 | 0.089 | 0.042 |
| Max.                               | 0.095 | 0.100 | 0.050 |
| <i>Anas crecca</i>                 | 0.080 | 0.088 | 0.043 |
| <i>Aythya ferina</i>               | 0.099 | 0.117 | 0.047 |
| <i>Aythya fuligula</i> , Mittel    | 0.082 | 0.106 | 0.043 |
| Min.                               | 0.080 | 0.104 | 0.041 |
| Max.                               | 0.085 | 0.107 | 0.044 |
| <i>Bucephala clangula</i>          | 0.074 | 0.093 | 0.037 |
| <i>Mergus albellus</i>             | 0.090 | 0.113 | 0.047 |

## DISKUSSION

Die beobachtete Zunahme des mechanischen Vorteils des *M. gastrocnemius* bei aquatischer Spezialisierung bestätigt die Befunde von MILLER (1937) bei Gänsen und RAIKOW (1970) bei Ruderenten, auch wenn dieser Trend hier weniger klar ausgefallen ist. Zwar ist für den Lastarm auch die Zehenlänge von Bedeutung, ihr kommt jedoch nicht dasselbe Gewicht zu wie der Länge des Tarsometatarsus, da der Schwerpunkt der den Fuss belastenden Kräfte nicht an der Zehenspitze, sondern eher an der Zehenbasis zu suchen ist. Immerhin lässt sich aus Tabelle 4 ableiten, dass die Beziehung zwischen mechanischem Vorteil und lokomotorischer Anpassung umso schwächer wird, je stärker die Zehenlänge berücksichtigt wird. Ähnliches ergibt sich auch bei den beiden oben erwähnten Autoren, wenn man ihre Werte entsprechend umrechnet.

Mit der Zunahme des mechanischen Vorteils nimmt aber auch zugleich die Faserlänge des Muskels zu und sein physiologischer Querschnitt ab. Gleiche Faserzusammensetzung vorausgesetzt, bedeutet dies eine Verringerung der Muskelkraft zugunsten höherer Kontraktionsgeschwindigkeiten und eines weiteren Dehnungsbereichs. Diese Variation steht damit völlig im Widerspruch zur landläufigen Auffassung über die adaptive Bedeutung des mechanischen Vorteils.

Diese einleitend skizzierte Deutung setzt zudem voraus, dass aquatische Lokomotion mit grösseren Drehmomenten und geringeren Winkelgeschwindigkeiten im Intertarsalgelenk verbunden ist als terrestrische. Dies ist in Frage zu stellen. Beim Schwimmen und Tauchen bildet das Intertarsalgelenk das Zentrum der antreibenden Beinbewegung (Abb. 2). Der erzeugte Vorschub ergibt sich aus dem Strömungswiderstand, den der Paddelschlag, der Füsse im Wasser findet, und wächst dementsprechend mit dem Quadrat der Geschwindigkeit, mit der die Füsse durch das Wasser rudern. Die erforderliche Antriebsleistung hängt beim Tauchen vom Strömungswiderstand und Nettoauftrieb des Körpers, beim Schwimmen vor allem vom Wellenwiderstand ab (PRANGE & SCHMIDT-NIELSEN 1970). Die Füsse müssen sich also nicht nur rascher bewegen, als sich der ganze Körper relativ zum Wasser verschiebt, ihre Beanspruchung ist auch unmittelbar an diese Geschwindigkeit geknüpft.

Beim Laufen finden im Gegensatz zum Schwimmen und Tauchen die raumgreifenden Beinbewegungen im Kniegelenk statt. Das Intertarsalgelenk dient dem Abfedern des Körpers und wird in den Phasen hoher Belastung nur wenig ausgelenkt, wenigstens auf ebenem Terrain. Die auf den Fuss wirkende Bodenreaktionskraft ergibt sich dabei aus Körpergewicht und Körperträgheit, soweit der Luftwiderstand vernachlässigt werden kann. Mit dem Körpergewicht ist stets eine beträchtliche geschwindigkeitsunabhängige Last wirksam.

Unter diesen Bedingungen ist die adaptive Bedeutung der Variation des *M. gastrocnemius* bezüglich Faserlänge und physiologischem Querschnitt leicht einzusehen: Die langfaserigen Muskeln der aquatischen Formen können ihre Leistung über eine breitere Amplitude des Paddelschlags erbringen, eine hohe Belastung entsteht ihnen nur bei grossen Geschwindigkeiten. Die kräftigen Muskeln der etwas mehr terrestrisch adaptierten Formen können sich dagegen mit kürzeren Fasern begnügen, da sie meist nur in einem engen Winkelbereich in Phasen niedriger Winkelgeschwindigkeit des Gelenks hoch beansprucht werden (CLARK & ALEXANDER 1975).

Warum besteht aber gleichzeitig ein wenn auch leichter, so doch gegenläufiger Trend in der Variation des mechanischen Vorteils? Um dasselbe Drehmoment hervorzurufen, muss gemäss Hebelgesetz eine umso grössere Kraft aufgebracht werden, je kleiner der Hebel ist. Dadurch werden aber auch alle passiv an der Kraftübertra-

gung des Bewegungsapparates beteiligten Sehnen, Bänder, Knochen und Gelenke entsprechend stärker beansprucht und müssen stärker dimensioniert werden. Dies führt zwangsläufig zu einem grösseren Gewicht, was gerade für Vögel, die auf ihre Flugfähigkeit angewiesen sind, ein kritischer Faktor ist.

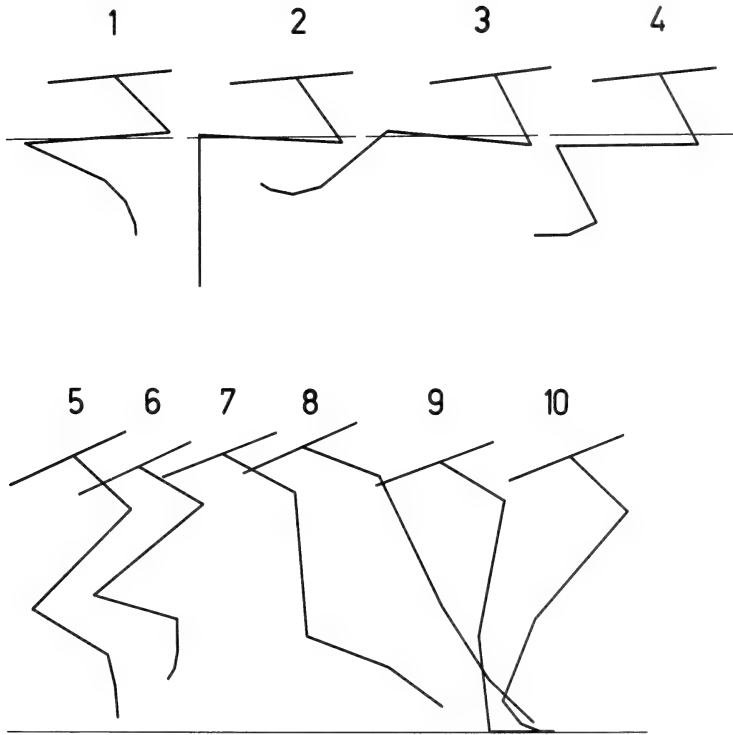


ABB. 2.

Schematische Darstellung der Beinstellung in verschiedenen Phasen des Schwimmens (1—4) und Laufens (5—10) bei Anatiden (nach MILLER 1937, modifiziert).

Andererseits kann eine höhere Belastung auch Vorteile mit sich bringen. Alle Strukturen des Stützapparates lassen sich bis zu einem gewissen Grad elastisch deformieren. Besonders kollagene Sehnen können auf diese Weise beträchtliche mechanische Energien aufnehmen und speichern (ALEXANDER 1974). Bei einem Drehmoment  $M$  und einer Hebellänge  $r$  wirkt auf eine Sehne mit dem Elastizitätskonstante  $E$  die Zugkraft  $K = M/r$ , durch die sie um die Länge  $x = K/E$  gedehnt wird und so die Energie  $W = K^2/2E = M^2/2Er^2$  speichert. (Der Einfachheit wird ein lineares Verhalten der Sehne angenommen). Bei konstanter Sehnenlänge variiert  $E$  mit dem Querschnitt, der auch ihre Reissfestigkeit bestimmt. Wird daher angenommen, dass  $E$  der maximalen Belastung  $K_{\max}$  der Sehne proportional ist, so folgt, dass die maximal speicherbare

Energie bei gleicher Drehmomentbelastung (aber unterschiedlicher Hebellänge) reziprok zur Hebellänge zu-, bzw. abnimmt:

$$W_{\max} = K_{\max}^2 / 2K_{\max} = K_{\max} / 2 = M_{\max} / 2r$$

Beim Laufen wird der Körper abwechselnd beschleunigt und gebremst, so dass die Beine nicht nur Energie abzugeben, sondern auch aufzunehmen haben. Vornehmlich in der Vertikalen werden dank der Wirkung des Körpergewichts grosse Energiebeträge umgesetzt, deren Speicherung und Wiedergewinnung sich lohnt (ALEXANDER 1974; BENNET-CLARK 1976) und beim menschlichen Laufen auch schon länger bekannt ist (CAVAGNA 1969). Im Wasser kann dieser Mechanismus hingegen keine grosse Rolle spielen, da hier praktisch nur gegen „Reibungskräfte“ gearbeitet wird.

Die Diskussion über den mechanischen Vorteil ist damit sicher nicht erschöpft. Mit der Speicherung der Energie elastischer Verformung sollte aber vor allem ein Aspekt hervorgehoben werden, der nicht nur besonders wichtig ist, sondern auch bisher eher vernachlässigt wurde.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Am Beispiel des *M. gastrocnemius* ausgewählter Anatiden unterschiedlicher lokomotorischer Spezialisierung wird die adaptive Bedeutung des „mechanischen Vorteils“, d.h. des Hebelverhältnisses Kraftarm: Lastarm eines Skelettmuskels untersucht. Ein grosser mechanischer Vorteil galt bisher gewöhnlich als Anpassung an Kraft auf Kosten der Geschwindigkeit einer Bewegung, ein niedriger mechanischer Vorteil dagegen als Anpassung an Geschwindigkeit auf Kosten der Kraft.

Die verglichenen Formen zeigen aber in Richtung aquatischer Spezialisierung neben einer leichten Zunahme des mechanischen Vorteils des *M. gastrocnemius* zugleich eine deutliche Verlängerung seiner Fasern und eine Abnahme seines physiologischen Querschnitts, d.h. eine Anpassung zugunsten von Geschwindigkeit auf Kosten der Kraft. Dieser Befund wird diskutiert und der mechanische Vorteil des *M. gastrocnemius* als adaptives Merkmal unter dem Gesichtspunkt der Dimensionierung des kraftübertragenden Stützapparates und dessen Fähigkeit, mechanische Energie durch elastische Deformation zu speichern, neu bewertet.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- ALEXANDER, R. McN. 1974. The mechanics of jumping by a dog (*Canis familiaris*). *J. Zool., Lond.*, 173: 549-573.
- BENNET-CLARK, H. C. 1976. Energy storage in jumping animals. In: *Perspectives in Experimental Biology* 1: 467-479. (Ed.: SPENCER-DAVIES, P.). Pergamon Press, Oxford.
- CAVAGNA, G. A. 1969. Travail mécanique dans la marche et la course. *J. Physiol., Paris*, 61, suppl. 1: 3-42.
- CLARK, J. und R. McN. ALEXANDER. 1975. Mechanics of running by quail (*Coturnix*). *J. Zool., Lond.*, 176: 87-113.
- MILLER, A. H. 1937. Structural modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptive evolution. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 42: 1-80.
- PRANGE, H. D. und K. SCHMIDT-NIELSEN. 1970. The metabolic cost of swimming in ducks. *J. exp. Biol.* 53: 763-777.
- RAIKOW, R. J. 1970. Evolution of diving adaptations in the stiff-tail ducks. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 94: 1-52.
- SCHULIN, R. 1981. Vergleichend-morphologische Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Beinmuskulatur von Anatidae (Aves). *Diss. Univ. Zürich*, 103 S.



# Über die Letalität und Hybridogenese beim *Rana esculenta*-Komplex<sup>1</sup>

von

J. BINKERT, P. BORNER und P. S. CHEN \*

Mit 4 Tabellen und 2 Abbildungen

## ABSTRACT

**Concerning the lethality and hybridogenesis in *Rana esculenta* complex.** — Numerous studies of the European green frogs have demonstrated that *Rana ridibunda* and *Rana lessonae* are two distinct species, whereas *Rana esculenta* represents their hybrid (see references in BERGER 1982). In order to understand the complex phenomena of lethality and hybridogenesis in *R. esculenta* further crossing experiments between these three green frog phenotypes have been carried out by us. In agreement with previous results the *inter se* cross of *R. esculenta* is usually lethal, but in several cases it has yielded viable progeny. The frequency of such viable break-throughs appears to be related to the population structure of the parental frogs. Studies of the parabiotic pairs between a lethal and a viable embryo indicate that the lethality is autonomous excepting a 16-18% increase in the life span of the lethal partner. Thyroxine treatment revealed that the metamorphic capacity of the break-through larvae is distinctly reduced compared with that of the controls. Two-dimensional separation of the LDH isozymes by both polyacrylamide gel electrophoresis and isoelectrofocusing showed that the *lessonae*-specific genes coding for the B<sup>a</sup> and B<sup>c</sup> subunits can be passed from a parental *esculenta* female or male to the F<sub>1</sub> progeny. Analysis of the patterns of immunologically active proteins also demonstrated the possible chromosomal recombination between *R. lessonae* and *R. ridibunda*. All these results suggest that there is not always a total elimination of the *lessonae* genome during hybridogenesis of the *R. esculenta* complex (see also TUNNER & HEPPICH 1981).

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Neuenburg, 12.—13. März 1982.

\* Zoologisches Institut der Universität, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich (Schweiz).

## EINLEITUNG

Zahlreiche Untersuchungen über die mitteleuropäischen Grünfrösche haben klar gezeigt, dass *Rana lessonae* (les) und *Rana ridibunda* (rid) zwei eigene Arten sind, während *Rana esculenta* (esc) deren Bastard darstellt (für Literatur siehe VOGEL 1977, BINKERT 1981, BERGER 1982). Unsere früheren Untersuchungsergebnisse über die genetische Kontrolle der LDH-Isozyme bei diesen drei Froschttypen stimmen mit der erwähnten Schlussfolgerung überein (VOGEL & CHEN 1976, 1977). Das Problem der Hybridogenese ist jedoch bei weitem nicht so einfach, da die *inter se*-Kreuzungen von *R. esculenta* häufig reduzierte Fertilität und hohe Letalität aufweisen. Um dieses komplexe Phänomen zu verstehen, haben wir weitere Hybridisierungsexperimente durchgeführt, und die F<sub>1</sub>-Nachkommen der verschiedenen Kreuzungen mittels entwicklungsphysiologischen und immunologischen Methoden untersucht. Dabei wurden die letalen Individuen aus der Kreuzung *esculenta* × *esculenta* besonders eingehend analysiert.

## MATERIAL UND METHODEN

Adulte Frösche der Phänotypen *R. lessonae* und *R. esculenta* wurden jeweils im Mai aus vier verschiedenen Weihern in der Umgebung von Zürich gesammelt und in Aquarien gehalten. Die Frösche des Phänotyps *Rana ridibunda* stammten aus dem Balkan. Neben natürlicher Paarung wurde künstliche Besamung durchgeführt. Für die Identifikation des Phänotyps der Elterntiere wurde neben morphologischen Kriterien das Serumalbuminmuster elektrophoretisch bestimmt. Das Serumalbumin bei *R. esculenta* erscheint als eine Doppelbande, während die anderen zwei Phänotypen je eine einfache Albuminbande mit unterschiedlicher Mobilität besitzen (VOGEL 1973). Im allgemeinen wurden die Embryonen und Larven bei Zimmertemperatur (20-22° C) aufgezogen und ab Shumway-Stadium 25 (SHUMWAY 1940) mit Brennesselpulver und Luzernemehl (1:1) gefüttert. Für die Parabiose- und Thyroxinversuche (siehe unten) betrug die Zuchttemperatur 18° C.

Um die genetisch bedingte Letalität der *inter se*-Kreuzung von *R. esculenta* näher zu analysieren, wurden Embryonen aus einer solchen Kreuzung je mit einem vitalen Embryo in Parabiose gebracht. Das Verwachsen beider Partner geschah durch operative Entfernung eines Rumpftektodermstücks im Schwanzknospenstadium. Ferner wurde die Reaktionsfähigkeit der letalen Larven durch Behandlung mit Thyroxin in Konzentrationen von 1:50, 100 und 200 Millionen geprüft. Dabei dienten vor allem das Wachstum und die Entwicklung der Extremitäten als Kriterien der Hormonwirkung.

Die Isozyme der Lactatdehydrogenase (LDH) wurden einerseits mittels Polyacrylamidgel-Elektrophorese (PAGE) nach DAVIS (1964) und andererseits durch isoelektrische Fokussierung (pH 3—10) nach den Angaben der Firma Pharmacia aufgetrennt.

Für die immunologischen Untersuchungen wurden Antikörper gegen Gesamtserumproteine von *R. lessonae* und *R. ridibunda* hergestellt. Die unterschiedlichen Muster der antigenisch aktiven Proteine wurden mit Hilfe der 2-dimensionalen Immunelektrophorese nach CROWLE (1973) ermittelt.

## ERGEBNISSE UND DISKUSSION

1. Die Letalität und Entwicklung der *inter se*-Kreuzung von *R. esculenta*.

Die Fangstatistik der adulten Frösche in den Jahren 1978-1980 ist in Tabelle 1 zusammengestellt. Aus der geologischen Beschaffenheit des umgebenden Geländes geht hervor, dass die Biotope A, B und C wesentlich später entstanden sind als der Waldweiher D. Es ist interessant zu sehen, wie die Froschpopulationen zwischen Biotrop C und D auffallend verschieden sind. Das Verhältnis von *R. esculenta* zu *R. lessonae* beträgt 98:21 in C, und 47:91 in D. Alte Populationen sind offenbar ausgeglichener sowohl in bezug auf die Phänotypverteilung als auch in bezug auf das Geschlechtsverhältnis innerhalb eines Phänotyps. Ausserdem kamen *inter se*-Kreuzungen von *R. esculenta*, die vitale Nachkommen (Durchbrenner) lieferten, nur bei Elterntieren aus den Biotopen A und C vor. Es wurden aus A nur eine, aus C jedoch drei solche Kreuzungen beobachtet. In seinen Untersuchungen über die Viabilität der F<sub>1</sub>-Generation von 51 *R. esculenta* Paaren fand BERGER (1971) Kreuzungen, in welchen alle Kaulquappen das Shumwaystadium 25 nicht erreichten bis zu solchen, in denen sich die Mehrzahl der Larven über die Metamorphose hinaus entwickelte. In unseren Versuchen waren hingegen alle Individuen innerhalb einer Kreuzung entweder letal oder vital. Es scheint,

TABELLE 1.

Fangstatistik der Jahre 1978, 1979 und 1980

| Biotop | A  |    | B |   | C  |    | D  |    | Phänotyp            |
|--------|----|----|---|---|----|----|----|----|---------------------|
| Jahr   | ♀  | ♂  | ♀ | ♂ | ♀  | ♂  | ♀  | ♂  |                     |
| 1978   | —  | —  | — | — | 33 | 4  | 6  | 4  | <i>R. esculenta</i> |
| 1979   | 18 | 17 | 4 | 4 | 27 | 5  | 8  | 7  |                     |
| 1980   | 5  | 5  | 1 | 5 | 12 | 17 | 16 | 6  |                     |
| Total  | 23 | 22 | 5 | 8 | 72 | 26 | 30 | 17 |                     |
| 1978   | —  | —  | — | — | 6  | 6  | 9  | 10 | <i>R. lessonae</i>  |
| 1979   | 2  | 1  | 6 | 3 | 3  | 3  | 18 | 25 |                     |
| 1980   | —  | —  | — | 4 | —  | 3  | 11 | 18 |                     |
| Total  | 2  | 1  | 6 | 7 | 9  | 12 | 38 | 53 |                     |

TABELLE 2.

*Durchschnittliche Lebensdauer der Parabiosenlarven und einzeln gehaltenen Kontrollen der inter se-Kreuzung R. esculenta x R. esculenta*

| Klasse | Serie | Parabiose-Kombination                 | Lebensdauer der letalen Larven (Tage) |         |
|--------|-------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------|
|        |       |                                       | In Parabiose                          | einzeln |
| I      | A     | ExE <sub>C</sub> + ExE <sub>B</sub>   | 23                                    | 42      |
|        | B     | ExE <sub>C</sub> + ExE <sub>B</sub>   | 31                                    | 42      |
|        | H     | ExE <sub>C</sub> + ExE <sub>A1</sub>  | 45                                    | 36      |
| II     | D     | ExE <sub>C</sub> + ExL <sub>D1</sub>  | 33                                    | 40      |
|        | E     | ExE <sub>A1</sub> + ExL <sub>D1</sub> | 44                                    | 32      |
|        | N     | ExE <sub>D</sub> + ExL <sub>D2</sub>  | 37                                    | 24      |
|        | P     | ExE <sub>A3</sub> + ExL <sub>D2</sub> | 37                                    | 28      |
| III    | F     | ExE <sub>C</sub> + LxL <sub>D1</sub>  | 42                                    | 40      |
|        | G     | ExE <sub>A1</sub> + LxL <sub>D1</sub> | 38                                    | 32      |
|        | O     | ExE <sub>D</sub> + LxL <sub>D2</sub>  | 38                                    | 24      |

dass die Viabilität der F<sub>1</sub>-Generation bei der esc × esc Kreuzung von der Populationsstruktur der Elterntiere abhängig ist.

Für die Parabioseversuche wurden im Prinzip Embryonen aus der letalen Kreuzung esc × esc (E × E) mit einem Embryo einer anderen Letalkreuzung (Klasse I) oder mit einem vitalen Partner der heterozygoten Kreuzung esc × les (E × L, Klasse II) oder der homozygoten Kreuzung les × les (L × L, Klasse III) kombiniert (Tab. 2). Jede Klasse wurde wiederum je nach dem Biotop der Elterntiere in verschiedene Serien eingeteilt. Die Analyse von insgesamt 156 Parabiosepaaren zeigt, dass die Entwicklung des letalen Embryos nicht durch den vitalen Partner beeinflusst wird. Die Letalität manifestiert sich autonom. Andererseits überleben mit einer Ausnahme (Serie D) alle Parabiosen zwischen vitalen und letalen Partnern die mittlere Lebensdauer der jeweiligen letalen, einzeln gehaltenen Kontrollen (Serien E, N, P, F, G, O) um 16–18% (siehe Tab. 2).

Wie Tabelle 3 zeigt, reagieren die Kaulquappen der Durchbrennerkreuzung viel langsamer auf die Thyroxinwirkung als die vitalen Kontrollen. Während bei den Kontrollen nach 60 Tagen in der Konzentration 1:100 Millionen bereits der Durchbruch

TABELLE 3.

*Anzeichen der Thyroxinbeschleunigten Metamorphose zweier Kreuzungen gemessen an der Länge der Hinterextremität und dem Durchbruch der Vorderextremität*

| Kreuzung          | Merkmal                          | Thyroxin-konzentration | Tage ab Laichdatum |     |    |
|-------------------|----------------------------------|------------------------|--------------------|-----|----|
|                   |                                  |                        | 50                 | 55  | 60 |
| vitale Kontrollen | Länge der Hinterextremität in mm | 1: ∞                   | 1                  | 5   | 10 |
|                   |                                  | 1: 200 Mio             | 3                  | 10  | 15 |
|                   |                                  | 1: 100 Mio             | 5                  | 14  | 18 |
|                   |                                  | 1: 50 Mio              | 9                  | 16  | 18 |
|                   | Durchbruch der Vorderextremität  | 1: ∞                   | —                  | —   | —  |
|                   |                                  | 1: 200 Mio             | —                  | —   | —  |
|                   |                                  | 1: 100 Mio             | —                  | —   | +  |
|                   |                                  | 1: 50 Mio              | —                  | +   | +  |
| Durchbrenner      | Länge der Hinterextremität in mm | 1: ∞                   | —                  | —   | —  |
|                   |                                  | 1: 200 Mio             | 1                  | 3   | 5  |
|                   |                                  | 1: 100 Mio             | 1                  | 4   | 5  |
|                   |                                  | 1: 50 Mio              | 1                  | 3,5 | 6  |
|                   | Durchbruch der Vorderextremität  | 1: ∞                   | —                  | —   | —  |
|                   |                                  | 1: 200 Mio             | —                  | —   | —  |
|                   |                                  | 1: 100 Mio             | —                  | —   | —  |
|                   |                                  | 1: 50 Mio              | —                  | —   | +  |

der Vorderextremitäten erfolgt, wird bei Durchbrennern zu demselben Zeitpunkt die Metamorphose erst eingeleitet, was sich durch das Wachstum der Hinterextremitäten äussert. Der Durchbruch der Vorderextremitäten bei Durchbrennerlarven erfolgt erst durch die Behandlung mit einer unphysiologischen Konzentration von 1:50 Millionen.

Aus den Ergebnissen der Parabiose- und Thyroxinversuche ist klar, dass Durchbrennerkreuzungen von *esc* × *esc* nicht als voll vitale Kreuzungen von *esc* × *les* und *les* × *rid* betrachtet werden können.

## 2. Die B-Untereinheiten der LDH-Isozyme in der F<sub>1</sub> Generation

Die LDH-Isozyme wurden mittels PAGE und IEF untersucht. Mit Hilfe der 2-dimensionalen Elektrophorese können die LDH-Banden aus IEF ohne weiteres denjenigen der PAGE zugeordnet werden (Abb. 1). Die Ergebnisse stimmen mit unseren früheren Befunden überein, wonach die Allele, die die Untereinheiten B<sup>a</sup> und B<sup>c</sup> codieren, nur

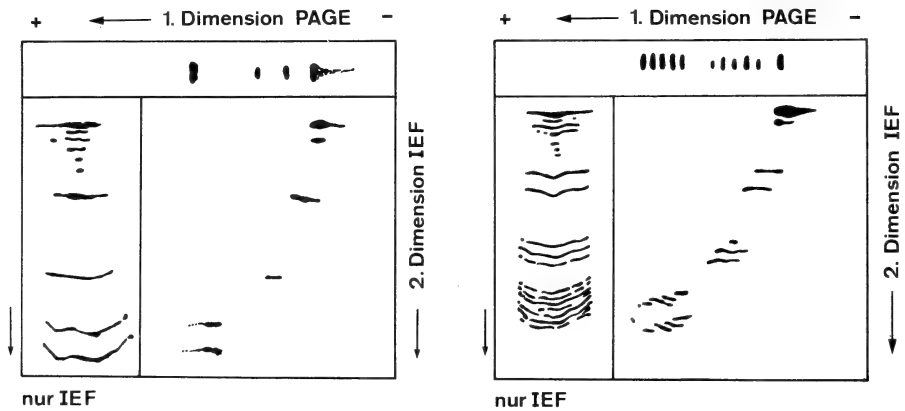


ABB. 1.

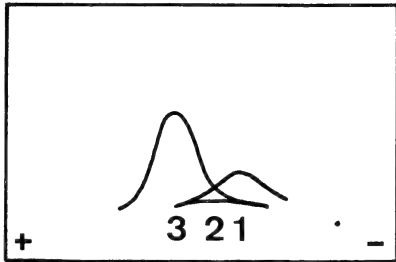
Zuordnung der LDH-Banden von PAGE zu IEF anhand 2-dimensionaler Elektrophorese. Links, *esc*, Genotyp B<sup>b</sup>/B<sup>b</sup>; rechts, *esc*, Genotyp B<sup>d</sup>/B<sup>d</sup>.

in *R. lessonae* vorkommen, während solche, die die Untereinheiten B<sup>b</sup> und B<sup>d</sup> codieren, nur in *R. ridibunda* nachweisbar sind. Hingegen besitzt *R. esculenta* alle vier Allele. Nach TUNNER (1973) und VOGEL (1977) werden die *lessonae*-spezifischen Allele für die Untereinheiten B<sup>a</sup> und B<sup>c</sup> nicht von Elterntieren des *R. esculenta* Phänotyps an die Nachkommen weitergegeben. Diese Schlussfolgerung wird unterstützt durch GRAF & MÜLLER (1979), welche in gynogenetisch erzeugten Kaulquappen die *lessonae*-typischen Isozyme nie feststellen konnten. Im Gegensatz fanden wir bei zwei *esc* × *esc* Kreuzungen die *lessonae*-spezifische Untereinheit B<sup>c</sup> in der F<sub>1</sub>-Generation (Tab. 4). In zwei weiteren Kreuzungen (*esc* × *rid*, *esc* × *les*) muss die Untereinheit B<sup>a</sup> ebenfalls aus dem *esculenta*-Weibchen stammen. Dies beweist, dass die *lessonae*-Chromosomen bei der Hybridogenese nicht immer total eliminiert werden (see TUNNER & HEPPICH 1981). Nach UZZELL *et al.* (1975) kommen bei *R. esculenta* oft diploide Gameten vor, die zur Bildung von triploiden Individuen führen können. Aufgrund unserer Messungen der Erythrocytendurchmesser kann angenommen werden, dass keine triploiden Tiere in den vorliegenden Untersuchungen verwendet wurden (siehe BINKERT 1981).

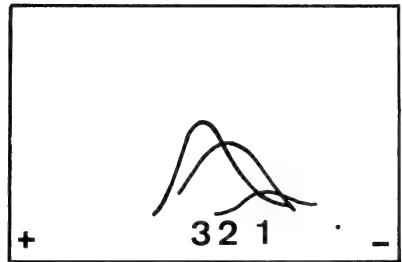
TABELLE 4.

Zusammenstellung der Kreuzungen, bei denen die lessonae-spezifischen Gene der B-Untereinheiten von Elterntieren des Phänotyps *R. esculenta* an die F<sub>1</sub>-Generation weitergegeben werden

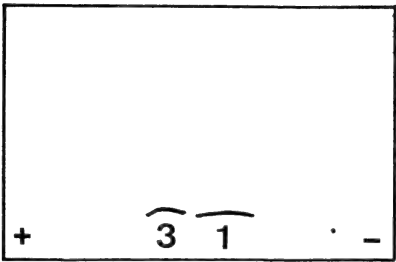
| Weibchen |                                | Männchen |                                | F <sub>1</sub> Generation      |
|----------|--------------------------------|----------|--------------------------------|--------------------------------|
| Phänotyp | Genotyp                        | Phänotyp | Genotyp                        |                                |
| esc      | B <sup>a</sup> /B <sup>d</sup> | esc      | B <sup>b</sup> /B <sup>c</sup> | B <sup>d</sup> /B <sup>c</sup> |
| esc      | B <sup>a</sup> /B <sup>d</sup> | esc      | B <sup>c</sup> /B <sup>d</sup> | B <sup>d</sup> /B <sup>c</sup> |
| esc      | B <sup>a</sup> /B <sup>b</sup> | rid      | B <sup>d</sup> /B <sup>d</sup> | B <sup>a</sup> /B <sup>d</sup> |
| esc      | B <sup>a</sup> /B <sup>b</sup> | les      | B <sup>c</sup> /B <sup>c</sup> | B <sup>a</sup> /B <sup>c</sup> |



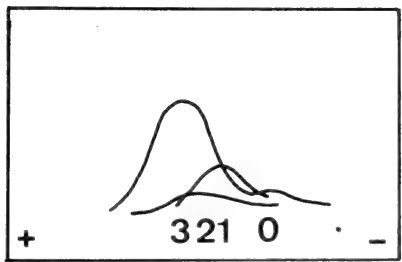
11: E × R



12: E × L



5: E × E (letal)



6: E × E (Durchbrenner)

ABB. 2.

Zwei-dimensionale Immunoelktrophorese von Totalhomogenaten der Kaulquappen aus vier verschiedenen Kreuzungen. Es wurden Antiseren gegen *ridibunda* gebraucht.

### 3. Immunologische Verwandtschaftsbeziehungen der drei Phänotypen

Die 2-dimensionale elektrophoretische Auftrennung der immunologisch aktiven Proteine, die mittels Antisera gegen *ridibunda* ermittelt wurden, ist in Abbildung 2 schematisch dargestellt. Die letalen Larven der Kreuzung 5 (E × E) waren sehr klein und ergaben deshalb nur zwei schwache präzipitierenden Fraktionen. Die Nachkommen der Kreuzung 6 (E × E), die ebenfalls eine *esculenta inter se*-Kreuzung war, erwiesen sich als vitale Durchbrenner. Es konnten vier Fraktionen festgestellt werden. Das Proteinstreifenmuster der vorliegenden Kreuzung zeigt eine wesentlich grössere Ähnlichkeit mit dem Muster der Kreuzung 11 (E × R) als mit demjenigen der Kreuzung 12 (E × L), was für die Elimination des *lessonae*-Genoms bei der Hybridogenese spricht. Mit anderen Worten stehen die Letalkreuzungen des Typs *esc* × *esc* immunologisch dem Phänotyp *ridibunda* näher als dem Phänotyp *esculenta*. Gleichzeitig ist aber zu bemerken, dass zwischen Kreuzung 6 und 11 keine Identität besteht. Daraus kann abgeleitet werden, dass nicht der ganze *ridibunda* Chromosomensatz vererbt wird, sondern dass eine Rekombination von *lessonae*- und *ridibunda*-Chromosomen möglich ist.

#### LITERATUR

- BERGER, L. 1971. Sex ratio in the F<sub>1</sub> progeny within forms of *Rana esculenta* complex. *Gen. Pol.* 12: 87-101.
- 1982. Recent progress in the study of the western palearctic water frogs (Amphibia, Ranidae). *Experientia* (Im Druck).
- BINKERT, J. 1981. Untersuchungen über die Letalität der *inter-se* Kreuzung von *Rana esculenta*. *Diss. Univ. Zürich*.
- CROWLE, A. J. 1973. Immunodiffusion. *Academic Press, New York*.
- DAVIS, J. B. 1964. Disc electrophoresis II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 121: 404-427.
- GRAF, J. D. and W. P. MÜLLER. 1979. Experimental gynogenesis provides evidence of hybridogenetic reproduction in the *Rana esculenta* complex. *Experientia* 35: 1574-1576.
- SHUMWAY, W. 1940. Stages in the normal development of *Rana pipiens*. *Anat. Rec.* 78: 139-147.
- TUNNER, H. G. 1973. Das Albumin und andere Bluteiweisse bei *Rana ridibunda* Pallas, *Rana lessonae* Camerano, *Rana esculenta* Linné und deren Hybriden. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 11: 219-233.
- TUNNER, H. G. and S. HEPPICH. 1981. Premeiotic genome exclusion during oogenesis in the common edible frog, *Rana esculenta*. *Naturwissenschaften* 68: 207-208.
- UZZELL, T., BERGER, L. and R. GÜNTHER. 1975. Diploid and triploid progeny from a diploid female of *Rana esculenta* (Amphibia, Salientia). *Proc. Acad. Sci. nat. Philad.* 127, 81-89.
- VOGEL, P. 1973. Elektrophoretische Untersuchungen der Serumproteine von Grünfröschen aus dem *Rana esculenta*-Komplex. *Diplomarbeit Univ. Zürich*.
- 1977. Isozyme der Lactatdehydrogenase (LDH) im *Rana esculenta*-Komplex. *Diss. Univ. Zürich*.
- VOGEL, P. and P. S. CHEN. 1976. Genetic control of LDH isozymes in the *Rana esculenta* complex. *Experientia* 32: 304-307.
- 1977. A further study of LDH isozymes in the *Rana esculenta* complex. *Experientia* 33: 1285-1287.



# Comparison between aminopeptidase and trypsin activity in blood-fed females of *Aedes aegypti*

by

**Rolf GRAF \* and Hans BRIEGEL \***

With 3 figures

## ABSTRACT

Female mosquitoes show a low level of aminopeptidase activity throughout adult life. After a blood meal however it rises by a factor of six within 24 hours, reaching the maximum together with tryptic activity. After the digestion period the residual level in the midgut is restored. Over 50% of the total enzyme activity is localized in the ectoperitrophic space, i.e. between midgut epithelium and the peritrophic membrane, whereas about 40% is detected within the epithelial cells. The rest of only 10% is found within the blood bolus. Consequently, between the midgut epithelium and the peritrophic membrane a compartment is established for optimal digestion.

## INTRODUCTION

Haematophagous insects require blood meals as a source of protein exclusively for reproduction as in mosquitoes, or for growth and reproduction as in *Rhodnius* (WIGGLESWORTH 1965). The protein is digested by the midgut in a short time (BRIEGEL & LEA 1975) and the resulting amino acids and peptides are used for vitellogenin synthesis in the fat body. Thus digestion represents one of the initial steps in the processes of reproduction.

---

\* Department of Zoology, University of Zürich, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich, Switzerland.

Communication presented at the Annual Meeting of the Swiss Zoological Society at Neuchâtel, 12th March, 1982.

This investigation was supported by a grant from the Swiss National Science Foundation to H.B. We are indebted to Mrs. J. Jäger for technical assistance and to Dr. E. Stumm for kindly reading the manuscript.

The synthesis of proteolytic enzymes in the midgut has been studied by GOODING (1973) and by BRIEGEL & LEA (1975). Trypsin acting as an endopeptidase was found to be the major component of the proteolytic activity. Little is known however about the activity of the exopeptidases in general and about their relation to tryptic activity in particular. This led us to investigate the physiological levels of aminopeptidase activities throughout the lifecycle of a mosquito and in response to blood meals.

## MATERIALS AND METHODS

*Aedes aegypti* (strains Segemaganga and Ifakara) were kept under standard conditions as described by BRIEGEL & LEA (1975) and after adult eclosion they were provided with sucrose *ad lib*. For blood meals, measured amounts of heparinized rat blood (20 units of heparin per 1 ml of blood) were injected into anaesthetized females through the anus, i.e. by enema.

Midguts were dissected and freed of Malpighian tubules, homogenized in 0.05 M phosphate buffer (pH 7.2) with a sonicator microtip (Branson) and subsequently frozen until analysis ( $-20^{\circ}\text{C}$ ).

The assay for aminopeptidase activity of BERGMAYER (1962) was slightly modified: the substrate volume was reduced to 1 ml and the absorbance of the naphthylamide-Echtrot-G-salt complex was read at a wavelength of 500 nm. Trypsin activity was measured according to HUMMEL (1959), using TAME as a substrate. The protein content was determined by the method of BRAMHALL *et al* (1969). Inhibition experiments were carried out by preincubation of the homogenate with TLCK (SHAW *et al*. 1965) or buffer at room temperature for at least an hour before enzyme activity was tested again with TAME and leucyl-naphthylamid.

## RESULTS

In order to assess optimal conditions for aminopeptidase activity, the pH of the assay solution was varied. The activity was found to have maxima at pH 7.2 and pH 8 respectively. A preference of aminopeptidase for specific sites within a protein was tested with naphthylamide coupled to 15 different aminoacids. Comparison of the results revealed the highest affinity of aminopeptidase for leucine (100%), medium affinity to alanine (76%), arginine (67%), methionine (55%), lysine (49%) and a very low affinity ( $< 10\%$ ) to the remaining amino acids (tyrosine, serine, glutamic acid and proline).

The high affinity of aminopeptidase to arginine suggested a possible interference by trypsin which specifically recognizes arginine and lysine residues for hydrolytic action. To test this possibility, assays for aminopeptidase and trypsin were performed with either trypsin (bovine), leucineaminopeptidase (hog) or midgut homogenate (mosquitoes). In addition, the specific trypsin inhibitor TLCK was added to some of the samples to ensure total inhibition. Table 1 clearly demonstrates that trypsin had no effect on either arginine or leucine residues present in the substrates.

We have analyzed larval and pupal homogenates of *Aedes aegypti* in daily intervals as well as imaginal midguts from eclosion up to an age of 50 days (collections at 5-day intervals). A dramatic increase of activity during the first 3 days of larval life is followed by a drop before and during metamorphosis, reaching the adult residual value. In females not receiving blood meals this residual level is maintained throughout life time showing a slow decline later in life (Fig. 1). The response of the midgut to a blood meal was tested during the first days after eclosion following injection of 4  $\mu\text{l}$  of blood plasma. At

TABLE 1.

Effect of trypsin on the aminopeptidase activity of *Aedes aegypti* with respect to the substrates arginine- and leucinenaphtylamide. TLCK, a trypsin inhibitor was added to distinguish between trypsin and aminopeptidase activity. The control for trypsin activity with its substrate (TAME) was also treated with TLCK.

|                   | Aminopeptidase-activity |           | Trypsin-activity |           |
|-------------------|-------------------------|-----------|------------------|-----------|
|                   | without TLCK            | with TLCK | without TLCK     | with TLCK |
| Trypsin . . . . . | ---                     | ---       | +++              | ---       |
| LAP . . . . .     | ---                     | ---       | ---              | ---       |
| Homogenate. . . . | +++                     | +++       | +++              | ---       |

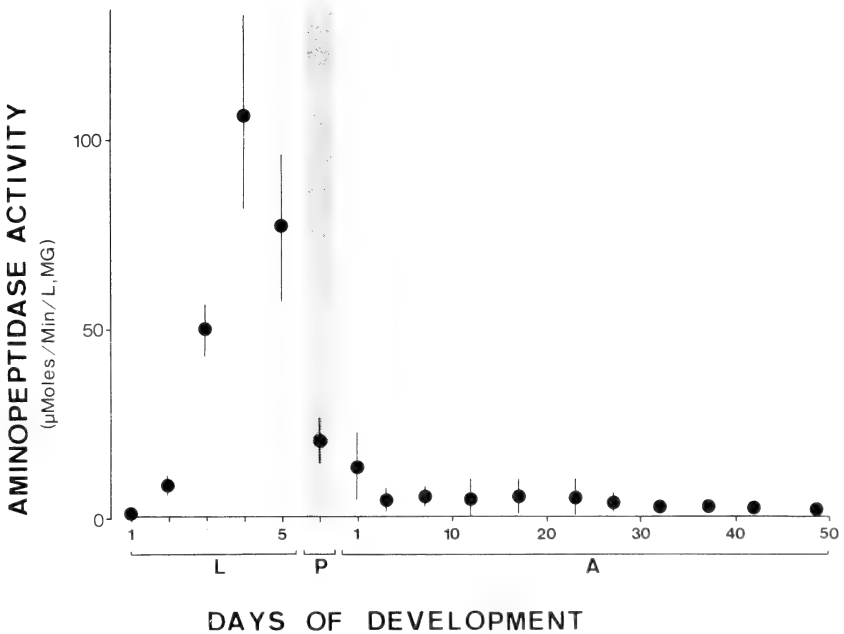


FIG. 1.

Changes of aminopeptidase activity through larval (L), pupal (P) and adult (A) lifespan, measured at the times indicated. Larval and pupal enzyme determinations (n=5 each) were done on whole body homogenates whereas in the adults the midgut tissue only was assayed (n=10 each). S.E. are given by bars unless they are too small to be shown.

intervals of 4 hours 5-10 animals were dissected and analyzed for aminopeptidase activity, trypsin activity and protein content. Fig. 2 demonstrates a sixfold increase of aminopeptidase activity within the first 24 hours after the blood meal. With a delay of 3-6 hours tryptic activity also increases. The times of highest activity for these two

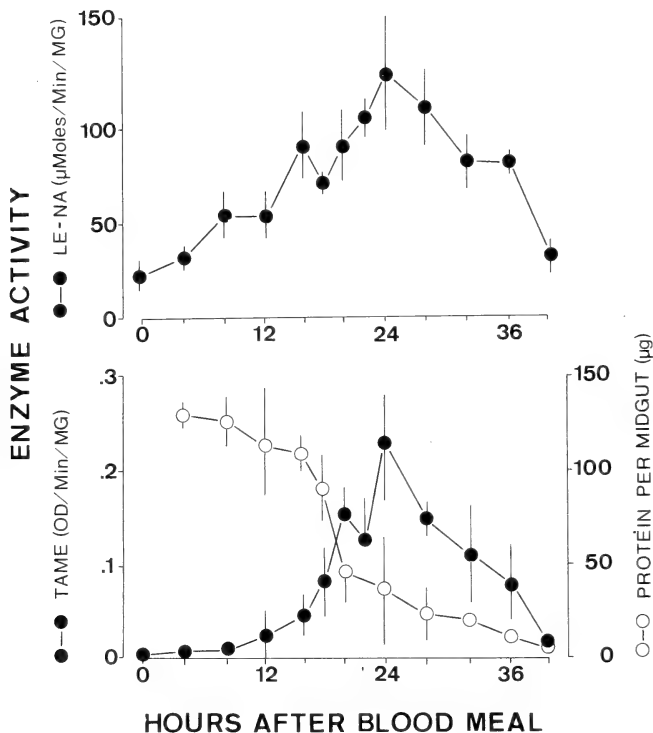


FIG. 2.

Effect of blood plasma ( $4 \mu\text{l}$ ) injected into *Aedes aegypti*. 4-6 females were dissected and assayed for aminopeptidase activity with the substrate leucinenaphtylamid (LE-NA) and for trypsin activity with TAME. Protein content was determined per midgut. Bars represent S. E.

enzymes coincide at 24 hours. About 10-12 hours later when digestion is completed, aminopeptidase is excreted in an active form while the residual activity in the midgut is maintained throughout the following hunger period.

To test the mode of enzyme production various amounts of protein were injected into *Aedes aegypti*; 16-28 hours after injection aminopeptidase and trypsin activity were measured. The results in Tab. 2 indicate a positive correlation between protein content and maximal enzyme activity.

Up to this point enzyme activities were measured in total midgut homogenates only. To pinpoint the localization of the enzyme activity further, the midgut epithelium,

TABLE 2.

*Positive correlation between size of the blood meal and aminopeptidase activity in Aedes aegypti. Average enzyme activity (Means  $\pm$  S.E. for 5-9 determinations) between 16 and 28 hrs after blood meal is given.*

|                  | Hours after blood meal |                |                |                |
|------------------|------------------------|----------------|----------------|----------------|
|                  | 16                     | 20             | 24             | 28             |
| Plasma 1 $\mu$ l | 44.7 $\pm$ 12          | 43.5 $\pm$ 6   | 44.2 $\pm$ 13  |                |
| Blood 1 $\mu$ l  | 61.5 $\pm$ 6           | 61.2 $\pm$ 13  | 50.5 $\pm$ 6   |                |
| Blood 3 $\mu$ l  |                        | 110.7 $\pm$ 15 | 107.9 $\pm$ 13 | 86.1 $\pm$ 25  |
| Blood 5 $\mu$ l  |                        | 119.8 $\pm$ 15 | 126.2 $\pm$ 11 | 130.4 $\pm$ 12 |

ectoperitrophic space and blood bolus were assayed separately (Fig. 3). Aminopeptidase activity was present in small amounts in the blood bolus (10%) whereas over 50% was located in the narrow space between the peritrophic membrane and the midgut epithelium, the so-called ectoperitrophic space. The epithelial cells of the midgut contained about 40% of enzyme activity. A similar situation has been observed previously for tryptic activity.

## DISCUSSION

A dramatic increase of aminopeptidase activity is observed during 24 hours after ingestion of a blood meal. The activity reaches its maximum in accordance with tryptic activity (BRIEGEL & LEA 1975). For both enzymes the maximal level is positively correlated with the amount of protein ingested (BRIEGEL & LEA 1975). The coincidence of the time of the highest activity for both enzymes might indicate a concurrent need for both enzymes in the digestive process. Unexpectedly, there is a temporal delay of 3-6 hours between the early increase of aminopeptidase activity and the rise of tryptic activity (Fig. 2). This is contrary to the functional assumption of endopeptidases (such as trypsin) producing small peptides which serve as substrates to exopeptidases. Possibly there are enough peptides present in the blood to allow immediate action of exopeptidases. If so this might explain the fast release of EDNH after the blood meal (LEA 1967), which according to CHANG & JUDSON (1977) was triggered by initial products of digestion.

The highest enzymatic activities of aminopeptidase (Fig. 3) as well as trypsin (unpubl. observ.), are localized in the slightly yellow fluid contained in the narrow ectoperitrophic space (Fig. 3). This fluid provides a favourable medium for proteolytic action because of its proximity to both, the protein reserves (blood bolus) and the absorbing epithelium. This suggests a function of the peritrophic membrane, establishing a compartment with concentrated enzymatic activity which enables digestion to proceed from the periphery to the core of the blood bolus.

Large quantities of aminopeptidase are synthesized throughout the larval life span. During metamorphosis the enzyme activity declines sharply, confirming the results of

SPIRO (1974) for *Culex pipiens*. A considerable, fairly constant residual activity remains after adult eclosion. It slowly declines only in the aging female mosquito.

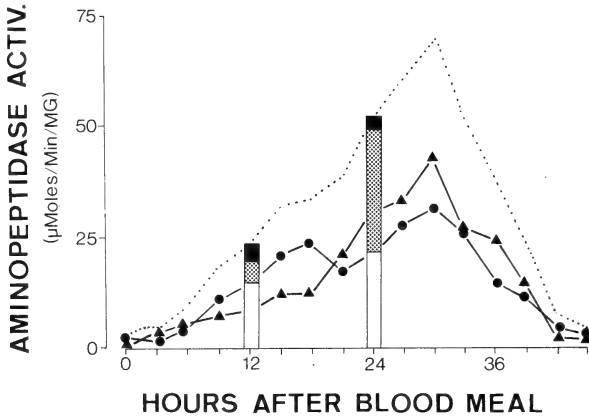


FIG. 3.

Effect of a blood meal on aminopeptidase activity in different parts of the midgut. 5 *Aedes aegypti* female midguts were separated into midgut epithelium (●—●) and content (▲—▲). In addition, 5 midguts were dissected at 12 and 24 hrs after blood ingestion: midgut epithelium (□), digestive juice (▨) and blood bolus (■).

#### REFERENCES

- BERGMEYER, H. U. 1962. Methoden der enzymatischen Analyse. Verlag Chemie, Weinheim: 830—836.
- BRAMHALL, S., N. NOACK, M. WU und J. R. LOEWENBERG. 1969. A simple colorimetric method for determination of protein. *Analyt. Biochem.* 31: 146—148.
- BRIEGEL, H. and A. O. LEA. 1975. Relationship between protein and proteolytic activity in the midgut of mosquitoes. *J. Insect Physiol.* 21: 1597—1604.
- CHANG, Y. H. and C. L. JUDSON. 1977. Peptides as stimulators of egg development neurosecretory hormone release in the mosquito *Aedes aegypti*. *Comp. Biochem. Physiol.* 57 C: 147—151.
- GOODING, R. H. 1973. The digestive processes of haematophagous insects—IV Secretion of trypsin by the mosquito *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Can. Ent.* 105: 599—603.
- HUMMEL, B. C. W. 1959. A modified spectrophotometric determination of chymotrypsin, trypsin and thrombin. *Can. J. Biochem.* 37: 1393—1399.
- LEA, A. O. 1967. The medial neurosecretory cells and egg maturation in mosquitoes. *J. Insect Physiol.* 13: 419—429.
- SHAW, E., M. MARES-GUIA and W. COHEN. 1965. Evidence for an active-center histidine in trypsin through use of a specific reagent, 1-chloro-3-tosylamido-7-amino-2-heptanone, the chloromethyl ketone derived from N-tosyl-L-lysine. *Biochem.* 4: 2219—2224.
- SPIRO-KERN, A. 1974. Untersuchungen über die Proteasen bei *Culex pipiens*. *J. Comp. Physiol.* 90: 53—70.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1965. Principles of insect physiology. Methuen, London.

# Das Follikelepithel während der paedogenetischen Entwicklung der Gallmücke *Heteropeza pygmaea* (Cecidomyiidae, Diptera)

von

R. CAMENZIND \*

Mit 1 Abbildung und 3 Tabellen

## ABSTRACT

**The follicular epithelium during paedogenetic development of the gall midge *Heteropeza pygmaea* (Cecidomyiidae, Diptera).** — In the larval ovaries of *H. pygmaea* the formation of follicles takes place after the last, incomplete oogonial division. Mesodermal cells fuse with one of the daughter cells and together they form the nurse chamber, while the other daughter cell becomes the oocyte. This oocyte-nurse-chamber complex is then surrounded by other mesodermal cells which form the follicular epithelium. The follicles are released into the hemocoel of the mother larva where they mature and go through the whole of embryogenesis. In the course of this development the volume of the embryo increases about 200 fold and the surface of its follicular epithelium about 50 fold. Some of the follicles and embryos may also degenerate. — By counting the cells of the follicular epithelium we found that stages in meiosis and in cleavage have a higher average number of cells than younger stages of the same mother larvae. As we never found cells of the follicular epithelium in division we conclude that follicles with a lower number of cells in the epithelium have a lower rate of survival in the maternal hemolymph. By such a selective degeneration the average number of cells in the follicular epithelium of surviving embryos would increase. The expansion of the follicular epithelium during development is not the result of cells division but it must be due to surface growth.

---

\* Entomologisches Institut der ETH Zürich, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich, Schweiz.  
Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

## EINLEITUNG

*Heteropeza pygmaea* kann sich bereits im Larvenstadium durch Entwicklung unfruchteter Eier vermehren. Bei dieser als Paedogenese bezeichneten Fortpflanzung werden im Ovar junger weiblicher Larven Eifollikel gebildet, indem nach der letzten, mit unvollständiger Zytokinese ablaufenden Oogonienteilung eine Tochterzelle mit mehreren mesodermalen Zellen des Ovars fusioniert und so zur Nährkammer wird. Der von der Keimbahn stammende Kern in dieser Nährkammer wird als G-Trophozytenkern bezeichnet, die Kerne mesodermaler Herkunft als M-Trophozytenkerne. Die andere Tochterzelle aus der unvollständigen Oozytenteilung wird zur Oozyte, ihr Kern zum Oozytenkern. Dieser Oozyten-Nährkammer-Komplex wird dann von mesodermalen Zellen umgeben, welche zusammen das Follikelepithel bilden. Die fertigen Follikel verlassen das Ovar, wachsen in der Leibeshöhle der weiblichen Larve zu reifen Follikeln heran und durchlaufen hier auch die ganze Embryonalentwicklung bis zu jungen Larven, die schliesslich aus der kurz vorher abgestorbenen Mutterlarve aus-schlüpfen. Diese ganze Entwicklung findet innerhalb des Follikelepithels statt. Ein Chorion wird bei dieser paedogenetischen Fortpflanzung nicht ausgebildet. Das Follikelepithel hat wahrscheinlich eine wichtige Aufgabe bei der Aufnahme von Nährstoffen während der Follikelreifung und Embryonalentwicklung, denn beide Vorgänge sind mit einem starken Wachstum verbunden. Die aus dem Ovar entlassenen Follikel haben eine Länge von ca. 40  $\mu\text{m}$ , die schlüpfreifen Larven eine Länge von ca. 1200  $\mu\text{m}$  (WENT 1971). Das Volumen nimmt um etwa das 200-fache zu, die Oberfläche um etwa das 50-fache. Mich interessierte nun die Frage, wie sich bei diesem Wachstum das Follikelepithel verhält.

Die bisherigen spärlichen Befunde sind kontrovers. TUCKER & MEATS (1976) haben das Wachstum der Follikel und Embryonen von *Heteropeza pygmaea* im Hinblick auf die Formgebung untersucht, um abzuklären, welche Rolle die Mikrotubuli als Skelettelemente dabei spielen. Mit einer Silberfärbung haben sie dabei auch die Follikelepithel-Zellgrenzen sichtbar gemacht. Sie sind zum Schluss gekommen, dass sich die Zahl der Zellen von etwa 14 bei ganz jungen Follikeln von ca. 30  $\mu\text{m}$  Länge bis auf 100 bei Embryonen von 250  $\mu\text{m}$  Länge, also etwa einem Stadium kurz nach dem Blastoderm, erhöht. Über die Art und Weise der Zellvermehrung haben sie sich nicht geäußert. Bei meinen zytologischen Untersuchungen an *Heteropeza pygmaea* (CAMENZIND 1966) und an der verwandten Gallmücke *Mycophila speyeri* (CAMENZIND 1971) wurden immer auch die Kerne der Follikelepithelzellen mitangefärbt. Eine Kernteilung konnte ich nie feststellen. KAHLE (1908) fand bei der Gallmücke *Miastor metraloas* Kernteilungen nur im Epithel von Follikeln, die sich noch im Ovar, befanden, nicht jedoch in Entwicklungsstadien in der Haemolymph.

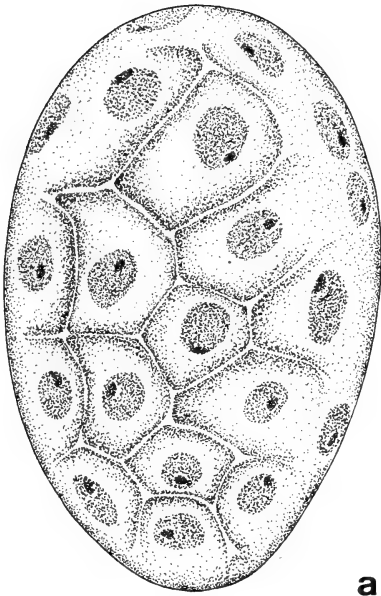
Um die Frage zu klären, ob sich das Follikelepithel während der mit Wachstum verbundenen Follikelreifung und Embryonalentwicklung durch Zellteilung oder nur

---

 ABB. 1.

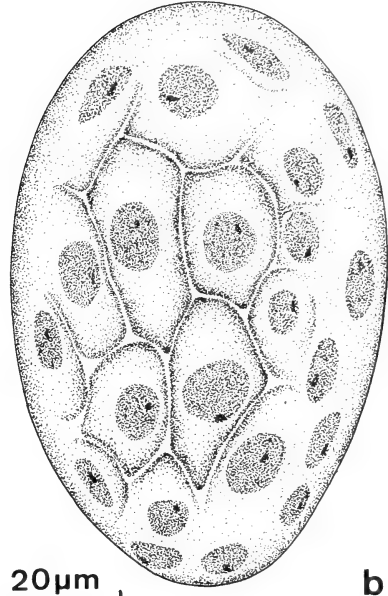
Junger, weiblich determinierter Follikel von *Heteropeza pygmaea*. a. Follikelepithelzellen auf der Oberseite. b. Follikelepithelzellen auf der Unterseite. c. mittlere Ebene. d. Interferenzkontrastaufnahme, gleiche Fokusebene wie c. FEK: Follikelepithel-Zellkern; NK: Nährkammer mit 3 Nährkernen im Fokus; O: Oozyte mit Oozytenkern.



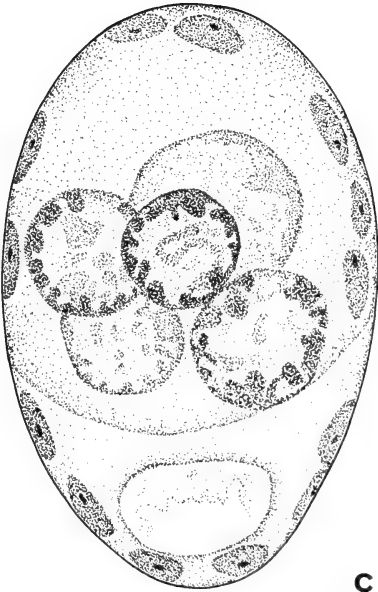


a

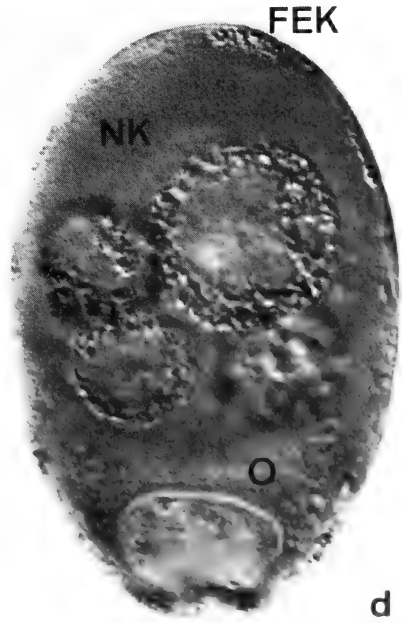
20µm



b



c



d

durch Ausdehnung der ursprünglich vorhandenen Zellen oder durch beide Vorgänge zusammen vergrößert, habe ich an fixierten und gefärbten, weiblich determinierten Entwicklungsstadien von *Heteropeza pygmaea* die Zahl der Follikel-epithelzellen ermittelt. Zur Untersuchung gelangten ganz junge Follikel bis Embryonen im Blastodermstadium.

## MATERIAL UND METHODEN

Für die Untersuchung wurde die Linie 2K von *Heteropeza pygmaea* (CAMENZIND 1962) verwendet. Die weiblichen Larven mit Follikeln und Embryonen im gewünschten Alter wurden in 45% iger Essigsäure geöffnet, die austretenden Entwicklungsstadien von den Teilen der Mutter isoliert und anschliessend während 20 min in Orcein-Milchsäure (CAMENZIND 1966) gefärbt. Dann wurde die Färbelösung durch Milchsäure ersetzt und diese nach 10 min Differenzierungszeit durch Isopropylalkohol verdrängt. Die Follikel und Embryonen wurden in ein alkohollösliches Einschlussmittel eingebettet. Durch Auflegen des Deckglases wurden die grösseren Embryonen leicht abgeflacht, während die kleineren ihre Form unverändert beibehielten. Die Kerne der Follikel-epithelzellen färben sich mit Orcein kräftig rot an, während das Zytoplasma hellrot erscheint. In besonders günstigen Fällen konnten auch die Zellgrenzen gesehen werden (Abb. 1). Es konnte dabei festgestellt werden, dass immer nur ein Kern pro Zelle vorhanden ist. Deshalb wird im folgenden von der Anzahl ausgezählter Kerne immer auf die Anzahl Follikel-epithelzellen geschlossen.

Es wurden 125 Follikel und Embryonen im Interferenzkontrast-Mikroskop untersucht, ihre Umrisse mit dem Zeichenapparat festgehalten und dann die Follikel-epithelkerne des oberen, mittleren und unteren Drittels mit verschiedenen Farben eingezeichnet und anschliessend ausgezählt (vgl. Abb. 1a-c). Zeichnung und Auszählung wurden von einer zweiten Person kontrolliert. In den meisten Fällen stimmten die Ergebnisse der Auszählungen überein. In etwa 10% der Fälle differierten sie um 1 bis maximal 3 Kerne. Besonders schwierig war das Auffinden der Follikel-epithelkerne unterhalb der Nährkammer älterer Embryonen, weil ihre degenerierenden Nährkerne sich sehr intensiv anfärbten und der Abstand zum Follikel-epithel sehr gering war, sodass nicht immer mit letzter Sicherheit jeder Kern gefunden werden konnte.

Anhand der Anzahl Furchungskerne wurde das Entwicklungsstadium bestimmt. Da die Kerne eines Embryos sich nicht immer synchron teilen, wurde jeweils der am weitesten fortgeschrittene Furchungskern zur Festlegung des Mitosestadiums verwendet.

In den untersuchten Entwicklungsstadien wurde auch die Anzahl Nährkerne festgestellt. Von der 4. Furchungsteilung an war das allerdings nur noch vereinzelt möglich, da die Nährkerne dann bereits am Degenerieren sind und miteinander verklumpen.

## ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Tabelle 1 enthält die mittlere Anzahl der Follikel-epithelzellen von Follikeln und von Embryonen zwischen erster Furchungsteilung und Blastoderm. Mit Ausnahme der Embryonen in der 1. Furchungsteilung, von denen allerdings nur 6 untersucht werden konnten, haben die Entwicklungsstadien von der Reifeteilung an etwa 7 bis 9 Follikel-epithelzellen mehr als junge bis reife Follikel.

Tabelle 2 enthält die Zahl der Nährkerne in 3 Entwicklungsabschnitten. Bei Eiern in der Reifeteilung und bei Embryonen ist diese Zahl deutlich höher als in jüngeren Stadien.

TABELLE 1.

*Zahl der Follikelepithelzellen weiblich determinierter Follikel und Embryonen von Heteropeza pygmaea während ihrer paedogenetischen Entwicklung*

| Entwicklungsstadium                | Mittelwert und mittlere Streuung | N  |
|------------------------------------|----------------------------------|----|
| junge bis reife Follikel           | 28,54 ± 1,60                     | 22 |
| Reifeteilung                       | 36,44 ± 1,85                     | 18 |
| 1. Furchungsteilung                | 30,00 ± 2,87                     | 6  |
| 2. Furchungsteilung                | 35,61 ± 1,10                     | 18 |
| 3. Furchungsteilung                | 36,50 ± 2,08                     | 12 |
| 4. Furchungsteilung                | 39,31 ± 1,93                     | 16 |
| 5. Furchungsteilung                | 39,21 ± 2,62                     | 14 |
| 6. Furchungsteilung bis Blastoderm | 39,95 ± 1,81                     | 19 |

TABELLE 2.

*Zahl der Nährkerne in 3 Entwicklungsabschnitten von weiblich determinierten Follikeln und Embryonen von Heteropeza pygmaea während ihrer paedogenetischen Entwicklung*

| Entwicklungsabschnitt              | Mittelwert und mittlere Streuung | N  |
|------------------------------------|----------------------------------|----|
| junge bis reife Follikel           | 2,54 ± 0,21                      | 22 |
| Reifeteilung                       | 4,39 ± 0,31                      | 18 |
| 1. Furchungsteilung bis Blastoderm | 4,07 ± 0,15                      | 40 |

Tabelle 3 zeigt die durchschnittliche Anzahl von Follikelepithelzellen bei Follikeln und Embryonen mit gleicher Nährkernzahl. Zwischen den beiden Grössen besteht eine positive Korrelation.

Aus den drei Aussagen aus den Tabellen 1-3 könnte gefolgert werden, dass eine Vermehrung der Follikelepithelzellen und der Nährkerne im Laufe der Reifeteilung und der Furchungsteilungen stattfindet. In den 125 untersuchten Entwicklungsstadien wurde aber nur in 2 ganz jungen, frisch aus dem Ovar entlassenen Follikeln je eine Epithelzelle mit einem metaphaseähnlichen Teilungsstadium mit leicht verklumpten Chromosomen

TABELLE 3.

*Zahl der Follikelepithelzellen weiblich determinierter Follikel und Embryonen von Heteropeza pygmaea mit gleicher Nährkernzahl*

| Anzahl Nährkerne | Anzahl Follikelepithelzellen<br>Mittelwert und mittlere Streuung | N  |
|------------------|--|----|
| 2                | 26,31 ± 1,49   | 13 |
| 3                | 33,50 ± 1,55   | 20 |
| 4                | 34,28 ± 0,98   | 25 |
| 5                | 36,60 ± 1,50   | 15 |
| 6                | 44,83 ± 4,16   | 6  |
| 7                | (54)   | 1  |

gefunden. In allen 80 Entwicklungsstadien, in denen auch die Zahl der Nährkerne ermittelt werden konnte (Tabelle 3), wurde nie eine Teilung der insgesamt über 300 Kerne beobachtet.

#### Wie lässt sich diese Diskrepanz erklären?

Die Follikel und Embryonen in den 20 untersuchten Präparaten stammten von jeweils 5-7 Mutterlarven von annähernd gleichem Alter. In den Ovarien der einzelnen Larven werden die Follikel zudem nicht ganz synchron gebildet. Die Anzahl mesodermaler Zellen, welche für den Aufbau der Nährkammern zur Verfügung stehen, ist wahrscheinlich limitiert. Das Gleiche gilt wohl auch für die mesodermalen Zellen, welche für die Bildung des Follikelepithels verwendet werden können. Die jüngsten Stadien in den untersuchten Präparaten sind die zuletzt gebildeten Follikel in den Ovarien. Für sie steht vermutlich nur noch eine beschränkte Anzahl mesodermaler Zellen zur Verfügung. Das hat zur Folge, dass ihre Nährkammer im Durchschnitt weniger Kerne enthält und dass ihr Follikelepithel aus weniger Zellen besteht.

Im Laufe der Follikelreifung und Embryonalentwicklung degenerieren immer wieder Follikel und Embryonen (WENT 1972), besonders wenn die Ernährungsbedingungen für die Mutterlarve nicht optimal sind. Es ist wahrscheinlich, dass Follikel mit geringerer Nährkernzahl und mit kleinerer Anzahl von Follikelepithelzellen, also die jüngsten Stadien, dieser Degeneration besonders ausgesetzt sind, während die älteren Stadien mit mehr Nährkernen und Follikelepithelzellen sich in der Haemolymphe der Mutter besser entwickeln können. Durch eine solche Selektion liesse sich erklären, warum ältere Entwicklungsstadien im Durchschnitt mehr Follikelepithelzellen haben als jüngere.

In den Präparaten wurden neben den normalen Entwicklungsstadien immer auch „unvollständige Follikel“ gefunden, die auffällig klein waren und nur aus einer Nährkammer mit einem G-Trophozytenkern und 0-3 M-Trophozytenkernen bestanden. Bei diesen unvollständigen Follikeln hatte die letzte Oogonienteilung wahrscheinlich gar

nicht stattgefunden oder die Zellteilung war vollständig abgelaufen, sodass nur eine Nährkammer ohne dazugehörige Oozyte entstanden war. Bei 9 unvollständigen Follikeln konnte die Zahl der Follikelepithelzellen ermittelt werden. Sie lag mit  $16,0 \pm 1,98$  deutlich unter dem Durchschnitt von vollständigen Follikeln (Tabelle 1). Die Beobachtungen von TUCKER & MEATS (1976), wonach die jüngsten von ihnen untersuchten Stadien von *Heteropeza pygmaea* etwa 14 Follikelepithelzellen enthalten, lassen sich durch die vorliegenden Ergebnisse nicht bestätigen. Möglicherweise handelte es sich bei jenen Stadien ebenfalls um unvollständige Follikel, welche mit der angewandten Silberlinienfärbung aber nicht als solche erkannt werden konnten. Die hohe Zahl von Follikelepithelzellen in den ältesten von den beiden Autoren untersuchten Stadien steht in völligem Widerspruch zu den vorliegenden Resultaten. Entweder haben sie eine Linie von *Heteropeza pygmaea* untersucht, die ein völlig anderes Verhalten des Follikelepithels zeigt, was allerdings nicht sehr wahrscheinlich ist, da die Entwicklung sonst wie in unserer Linie verläuft, oder die Silberlinienfärbung zeigt nicht die Zellgrenzen im Follikelepithel und kann somit nicht für die Ermittlung der Zellzahl verwendet werden. Ein direkter Vergleich der beiden untersuchten Linien könnte diese Frage klären.

### ZUSAMMENFASSUNG

Im Ovar der Larven von *Heteropeza pygmaea* werden Follikel gebildet, indem nach der letzten, unvollständigen Oogonienteilung die eine Tochterzelle durch Fusion mit mesodermalen Zellen zur Nährkammer wird, während die andere Tochterzelle zur Oozyte wird. Dieser Oozyten-Nährkammer-Komplex wird dann von mesodermalen Zellen umgeben, welche zusammen das Follikelepithel bilden. Die Follikel verlassen das Ovar, reifen unter Grössenzunahme in der Haemolymphe heran und durchlaufen hier auch die mit starker Volumen- und Oberflächenzunahme verbundene Embryonalentwicklung. Das Follikelepithel bildet während der ganzen Zeit den äusseren Abschluss. Durch Auszählen der Follikelepithelzellen wurde festgestellt, dass Stadien in der Reifeteilung und Embryonen im Durchschnitt mehr Follikelepithelzellen haben als jüngere Stadien aus den gleichen Mutterlarven. Da aber im Epithel keine Zellteilungen gefunden werden konnten, wird vermutet, dass Follikel mit geringerer Zellzahl eine kleinere Überlebenschance in der Haemolymphe haben. Durch eine selektive Degeneration würde also die durchschnittliche Zahl der Follikelepithelzellen bei den überlebenden Embryonen zunehmen. Die Vergrösserung des Follikelepithels geschieht bei ihnen lediglich durch Flächenwachstum, nicht durch Zellteilung.

### DANK

Ich danke Frau G. Rhyner für die sehr gewissenhafte Auswertung der Präparate und für die sorgfältige Ausführung der Zeichnungen in Abb. 1.

### LITERATURVERZEICHNIS

- CAMENZIND, R. 1962. Untersuchungen über die bisexuelle Fortpflanzung einer paedogenetischen Gallmücke. *Revue suisse Zool.* 69: 377—384.
- 1966. Die Zytologie der bisexuellen und parthenogenetischen Fortpflanzung von *Heteropeza pygmaea* Winnertz, einer Gallmücke mit pädogenetischer Vermehrung. *Chromosoma* 18: 123—152.

- 1971. The Cytology of Paedogenesis in the Gall Midge *Mycophila speyeri*. *Chromosoma* 35: 393–402.
- KAHLE, W. 1908. Die Paedogenesis der Cecidomyiden. *Zoologica* 21: 1–80.
- WENT, D. F. 1971. *In Vitro* Culture of Eggs and Embryos of the Viviparous Paedogenetic Gallmidge *Heteropeza pygmaea*. *J. exp. Zool.* (3) 177: 301–311.
- 1972. Zeitrafferfilmanalyse der Embryonalentwicklung *in vitro* der vivipar paedogenetischen Gallmücke *Heteropeza pygmaea*. *Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org.* 170: 13–47.
- TUCKER, J. B. and M. MEATS. 1976. Microtubules and Control of Insect Egg Shape. *J. Cell Biol.* 71: 207–217.
-

# Correlations between ecdysteroid titers and integument structure in nymphs of the tick, *Amblyomma hebraeum* Koch (Acarina: Ixodidae)

by

P. A. DIEHL \*, J. E. GERMOND \* and M. MORICI \*

With 13 figures and 1 table

## ABSTRACT

The temporal correlation between the ecdysteroid titer and the structure of the extensible integument was studied during the development of nymphs to adults in the ixodid tick *Amblyomma hebraeum* Koch. Using a radioimmunoassay (RIA) only small hormone concentrations were found in hemolymph and in whole ticks during the first 17 days after begin of feeding. During this phase, much new endocuticle was deposited and the mitotic period initiated. After the 17th day the ecdysteroid titer increased to a maximum at day 23 (about 14 ng ecdysterone equivalents per tick). During this phase the mitotic period ended, apolysis was initiated, and the tick began to deposit the epicuticle (day 23). Thereafter the titer dropped to low values around ecdysis (day 31-34; about 1/2 ng per tick). During this time the epicuticle (day 23-25) and the exocuticle (day 25-ecdysis) were deposited and the nymphal cuticle digested.

Chemical analysis by high performance liquid chromatography and RIA showed the presence of ecdysone and mainly ecdysterone.

## INTRODUCTION

Reports on the presence of molting hormones in arthropods other than crustaceans and insects are still very rare. Ecdysteroids have been demonstrated in the myriapods *Hanseniella ivoriensis* (JUBERTHIE-JUPEAU *et al.* 1979) and *Lithobius forficatus* (JOLY

---

\* Institute of Zoology, University, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel, Switzerland.

Communication presented at the Annual Meeting of the Swiss Zoological Society, Neuchâtel 1982.

*et al.* 1979), in the xiphosuran *Limulus polyphemus* (WINGET & HERMAN 1976), and in the spiders *Pisaura mirabilis* (BONARIC & DE REGGI 1977) and *Opilio ravennae* (ROMER & GNATZY 1981).

In order to elucidate the possible involvement of ecdysteroids in the control of tick molting, we began a series of investigations in the two ticks, *Ornithodoros moubata* and *Amblyomma hebraeum*. Chemical analysis indicated the presence of ecdysone and ecdysterone in the final nymphal stage of *O. moubata* (GERMOND *et al.* 1982). Molting hormone activity was also demonstrated in the hemolymph of *Ornithodoros porcinus porcinus* using the *Musca* bioassay (MANGO & MOREKA 1979). These two *Ornithodoros* species belong to the family Argasidae which generally feed rapidly, have more than two molts before reaching the adult stage, and females show several gonotrophic cycles.

By chemical analysis we could reveal the presence of ecdysone and ecdysterone also in nymphs of the tick *Amblyomma hebraeum* (DELBECQUE *et al.* 1978). In contrast to *Ornithodoros*, this tick belongs to the family Ixodidae which is biologically quite different from the Argasidae. Ixodids feed slowly, have 2 molts during postembryonic development, and the female has only 1 gonotrophic cycle. Here, we will report on the temporal correlation between the integument structure and the ecdysteroid concentration in *Amblyomma hebraeum* during its development from the nymphal to the adult stage.

## MATERIAL AND METHODS

*Animals*: Nymphs of *Amblyomma hebraeum* were fed on white rabbits for the collection of ticks of various engorgement states. Large numbers of fully engorged ticks fed on cows were kindly provided by CIBA-GEIGY Ltd. (Les Barges). The fed ticks were kept in several tubes, each containing a few animals (darkness, 26° C, about 90% relative humidity). When necessary, a tube was removed and the ticks extracted. This procedure ensures a good synchronization of the molting processes. Indeed, if frequently disturbed, the nymph may delay molting or may not molt at all. Ecdysis occurred during day 31-34 after beginning of feeding.

*Methods*: The methods used for the cytology of the integument (alloscutum, extensible cuticle), for the hormone extraction, the analysis by high-performance liquid chromatography (HPLC) and the radioimmunoassay (RIA) are described by GERMOND *et al.* (1982). Hemolymph was obtained by making small incisions with a sharp razor blade at the base of the coxae or mouthparts, or into the body integument. Care was taken to avoid puncturing of the midgut. However, between day 19 after beginning of feeding and the day of molting, hemolymph was always contaminated with some molting fluid which is present in copious amounts throughout this period.

## RESULTS

### Correlations between ecdysteroid titer and structure of the integument

As in other ticks, a bloodmeal is necessary for the induction of the molting processes in the nymphs of *Amblyomma hebraeum*. Feeding in this tick lasts for about 7 days. At 26° C molting to adults occurs about 31-34 days after the beginning of feeding.



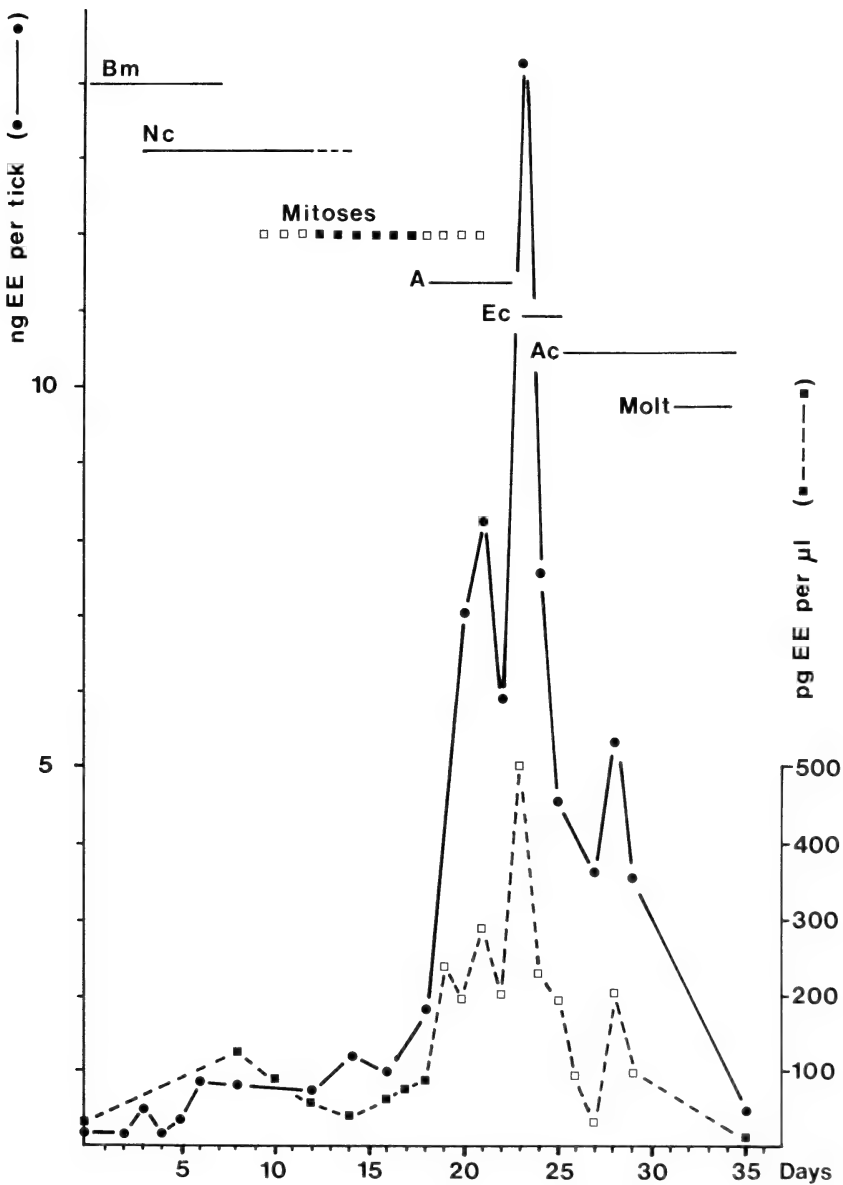


FIG. 1.

Temporal correlation between integument structure and ecdysteroid titer during the development of nymphs to adults in the tick *Amblyomma hebraeum*. The ecdysteroid titer determined by the RIA (mean of duplicates) is expressed as ng ecdysterone-equivalents (=EE) per tick (●—●—●) or pg EE per µl hemolymph (■—■—■: hemolymph; □—□—□: hemolymph diluted with molting fluid) as a function of days after beginning of feeding. Bm: bloodmeal. Nc: deposition of nymphal endocuticle during and after the meal. Mitoses: □: few; ■: many. A: apolysis. Ec: epicuticle deposition. Ac: production of adult exocuticle (preecdysial cuticle). Molt: between day 31—34.

During the first 16 days following the beginning of the meal, only little radioimmunoassay (RIA)-positive material was detected in whole nymphs (about 0.5-1 ng ecdysterone-equivalents (= EE) per tick) or in hemolymph (50-120 pg EE/ $\mu$ l; see Fig. 1). During this time the hypodermis deposited much endocuticle up to day 12-14 (see Figs. 1-3). The nymphal cuticle thus became thick and mechanically very resistant. The mitotic period was initiated around day 9. Intense mitotic activity was observed between day 12 and 17. Towards day 13-15 the ticks became also less mobile; after day 16 no leg movements were observed.

After the 17th day the ecdysteroid titer in whole animals began to rise and reached highest values around day 23 (about 14 ng EE/tick). The hemolymph titer appeared also to rise to a maximum around day 23. It must be remembered, however, that during this period the hemolymph samples got contaminated with molting fluid. The true concentrations are certainly higher, and the hemolymph titer curve must therefore be interpreted with caution.

During this period of rising ecdysteroid concentration (day 17-23), the mitotic phase ended and the hypodermis underwent apolysis (Figs. 1, 3). The highest hormone titer of about 14 ng/tick was detected when the hypodermis began to deposit the adult epicuticle (day 23; Figs. 1, 4).

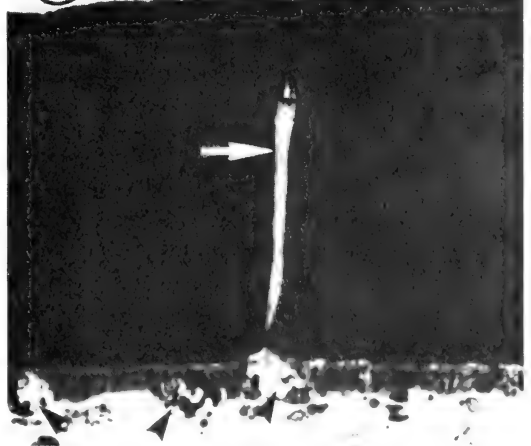
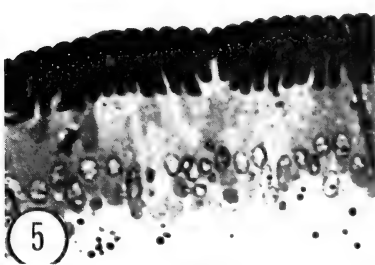
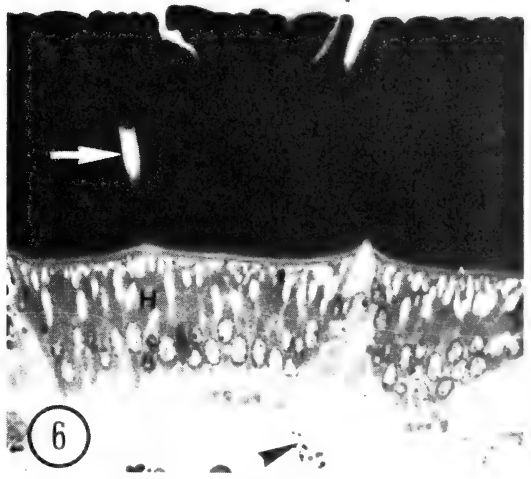
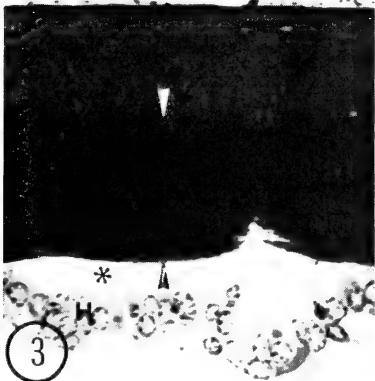
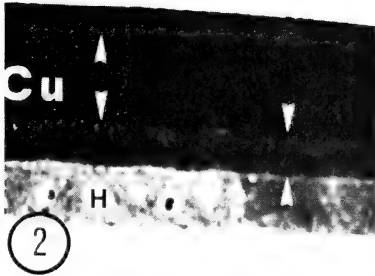
After day 23 up to day 25 the hormone concentration dropped rather steeply (Fig. 1). This was temporarily correlated with the deposition of the epicuticle (Figs. 4, 5, 8-10). As in other ixodid ticks, the highly folded epicuticle from the extensible cuticle in *A. hebraeum* females consists of an outer epicuticle, a cuticulin layer and a dense layer. Electron-dense epicuticular filaments traverse the epicuticle (Figs. 9-12). These flat, twisted ribbon-like structures appear to be in physical continuity with the cuticulin (Figs. 9, 10) and with electron-dense material near or at the surface of the microvilli (Fig. 9). Smaller dense filaments are present in the outer half of the epicuticle (Fig. 11). A tubular network can be observed near the border with the future procuticle (Fig. 12).

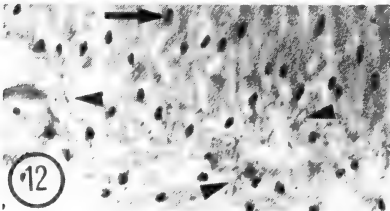
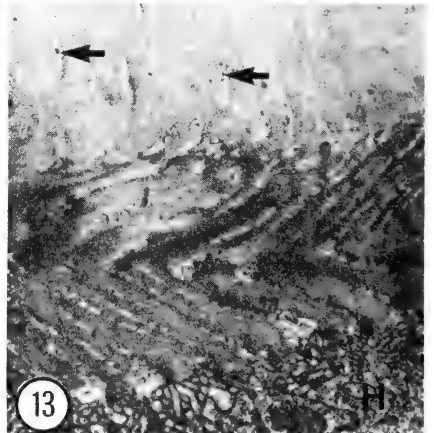
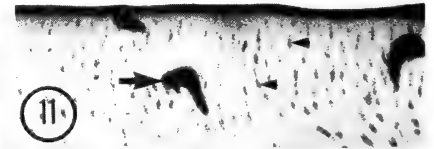
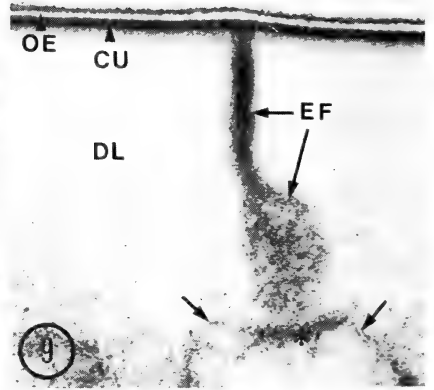
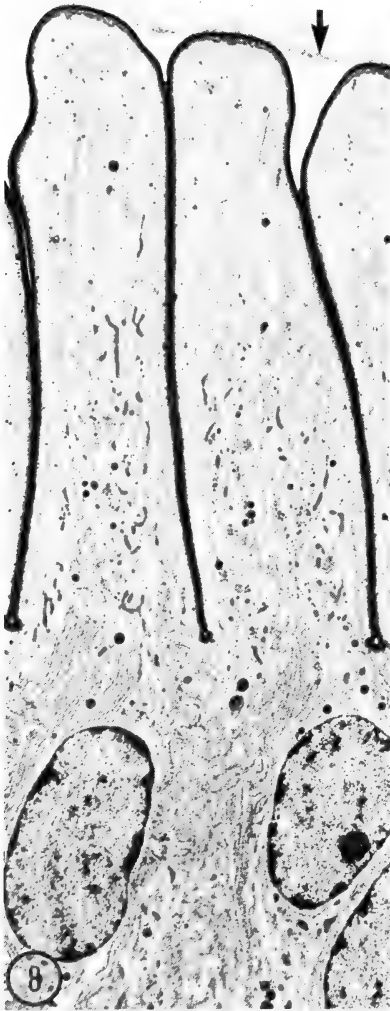
After day 25 up to ecdysis around day 31-34 the ecdysteroid titer continued to drop and reached again low values of about 0.5 ng EE/tick and 20 pg EE/ $\mu$ l hemolymph in freshly molted females. During this period the future adult exocuticle containing many pore canals and few dermal gland canals was deposited, and the nymphal cuticle partially digested (Figs. 6, 7, 13). After ecdysis endocuticle deposition continued for several days. In contrast to the homogeneous appearance of the exo- and endocuticle, the last endocuticle layer present in hungry females has a zig-zag-like arrangement (Fig. 13).

#### FIGS. 2-7.

Changes in integument structure during nymphal-adult development. Semithin sections. H: hypodermis. CU: cuticle. Magnification: 330 x.

FIG. 2. Day 9 after beginning of feeding. Endocuticle deposited during feeding: ◀▶, and after feeding: ▶◀. — FIG. 3. Day 20. Apolysis, with creation of an exuvial space: ✱. Endocuticle deposited after feeding: ▶◀. — FIG. 4. Day 23. Beginning of epicuticle (—▶) deposition in female extensible cuticle. Dermal glands: ▶. — FIG. 5. Day 26. Epicuticle fully formed. — FIG. 6. Day 30, just before ecdysis. Female extensible cuticle below the remainder of the digested nymphal cuticle (NC) and the molting membrane (MM). Exocuticle deposited. Dermal gland (▶) with duct (—▶). — FIG. 7. Extensible cuticle from hungry female. Border between exo- and endocuticle not visible. Dermal glands (▶). Dermal gland duct (—▶).





### Chemistry of the ecdysteroids

By combined gas chromatography — mass spectrometry we have already demonstrated the presence of ecdysone and ecdysterone in whole nymphs at the moment of highest ecdysteroid concentration (see DELBECQUE *et al.* 1978). Using high-performance liquid chromatography (HPLC) and the radioimmunoassay (RIA) as detection method, we could determine that at several development stages nearly all of the RIA-positive material in the hemolymph and in whole ticks migrated like ecdysone and ecdysterone, respectively. Ecdysterone was always the dominating ecdysteroid. However, comparatively less ecdysterone was present in hemolymph (ecdysterone-ecdysone ratio 2,7 : 1-7,7 : 1) than in whole ticks (9,3 : 1-17,5 : 1). This ratio was at its extreme at the time of highest hormone concentration (Table 1).

TABLE 1.

*Ratio ecdysterone : ecdysone (weight/weight) in hemolymph and whole nymphs at different stages after beginning of feeding. The samples were separated by HPLC (reverse mode RP-18) and the ecdysteroid content of the fractions assayed by RIA (for details see Germond *et al.* 1982).*

| Sample                   | Ratio ecdysterone: ecdysone |
|--------------------------|-----------------------------|
| <i>Hemolymph</i>         |                             |
| days 19-21 (pooled)      | 4 : 1                       |
| day 23                   | 7,7 : 1                     |
| days 24-26 (pooled)      | 2,7 : 1                     |
| <i>whole nymphs</i>      |                             |
| days 12, 14, 16 (pooled) | 12,4 : 1                    |
| day 20                   | 10 : 1                      |
| day 23                   | 17,5 : 1                    |
| days 27 & 29 (pooled)    | 9,3 : 1                     |

In whole animals, very polar RIA-positive material was detected near ecdysis (day 27-29). However, its chemical nature is not yet explored.

FIGS. 8—13.

#### Ultrastructure of female extensible cuticle.

FIG. 8. Day 25. Beginning of epicuticle deposition. Molting membrane (➡). Magnification: 2·700 x. — FIG. 9. Day 25. Outer epicuticle (OE). Cuticulin layer (CU). Dense layer (DL). Epicuticular filament (EF) in relation with an electron-dense material (plaque: \*) near or in the cell membrane (➡) at the tip of a microvillus. Magnification: 168·000 x. — FIG. 10. Day 25. Outer epicuticle not yet formed. Epicuticular filament in intimate contact (➡) with the cuticulin layer. Magnification: 168·000 x. — FIG. 11. Day 28. Presence of dense filaments (▶) in the dense layer. Epicuticular filaments (➡). — Magnification: 39·000 x. — FIG. 12. Day 28. Faint tubular network (▶) near the border epicuticle-exocuticle. Epicuticular filaments (➡). Magnification: 11·700 x. — FIG. 13. Hungry female. The innermost part of the endocuticle shows a zig-zag-like arrangement. Pore canals (➡). Hypodermis: H. Magnification: 8·100 x.

## DISCUSSION

### Integument structure

From our cytological studies it appears that the structure of the extensible cuticle (alloscutum) from female *Amblyomma hebraeum* resembles strongly the one from *Boophilus microplus* (FILSHIE 1976; HACKMAN 1982) or from *Hyalomma asiaticum* (AMASOVA 1975). However, the regularly striated substructure in the outer epicuticle described for *B. microplus* (FILSHIE 1976) seems to be absent in *A. hebraeum*.

The cuticulin layer is in intimate contact with the epicuticular filaments. In view of the comparable electron-density and thickness one may even speculate that both structures are made up of the same material. By this way growth of the cuticulin layer may occur. Indeed, as observed in *B. microplus* by FILSHIE (1976), considerable increase in epicuticle surface is observed even after fusion of the cuticulin patches into a continuous layer. However, alternatively the filaments may convey cuticulin precursors from the cell surface to the cuticulin layer, as suggested by FILSHIE (1976). In addition, they may also be responsible for the transport of surface lipids to the outside of the cuticle.

The function of the dense filaments remains obscure. They seem to end very near the cuticulin layer or even to be in continuity with this layer. These filaments may also convey substances to the outside of the cuticle or help to anchor the cuticulin layer to the dense layer.

In contrast to *B. microplus* (FILSHIE 1976) the exocuticle of the alloscutum in *A. hebraeum* has a homogeneous aspect and shows no apparent lamellation.

### Correlations between the ecdysteroid titer and the integument structure

The deposition of much nymphal endocuticle during and after feeding and the initiation of cell multiplications took place during low ecdysteroid concentrations. Cessation of cell division and apolysis occurred during rising hormone titers. This is comparable with the situation in the argasid tick *O. moubata*, except for the deposition of endocuticle which is limited to a few lamellae only (GERMOND *et al.* 1982).

Several reports show that apolysis apparently occurs concomitantly with elevated ecdysteroid titers (e.g. *Calpodes* (DEAN *et al.* 1980); *Manduca* (RIDDIFORD 1980; WIELGUS *et al.* 1979); *Tenebrio* prenympths (CONNAT *et al.* in preparation) and nymphs (DELACHAMBRE *et al.* 1980)). This seems to be corroborated also by *in vitro* results. Apolysis can be induced by ecdysteroids in cultures of insect integument (e.g. AGUI 1977) or of crustacean integument (FREEMAN & COSTLOW 1979).

It is generally admitted that the large ecdysteroid peak is responsible for the initiation and synchronisation of cuticle deposition. Epicuticle synthesis is concomitant with highest hormone concentration e.g. in *Tenebrio* (DELACHAMBRE *et al.* 1980), in the myriapod *Hanseniella* (JUBERTHIE-JUPEAU & JUBERTHIE 1980), in the argasid tick *O. moubata* (GERMOND *et al.* 1982) and in the ixodid tick *A. hebraeum* (this report).

As in insects or in the tick *O. moubata*, procuticle deposition and digestion of the nymphal cuticle in *A. hebraeum* does apparently not require high ecdysteroid titers.

### Chemistry of the ecdysteroids

According to this study most of the RIA-positive material migrated in HPLC like ecdysone and ecdysterone, respectively. This is confirmed by our earlier results using gas chromatography-mass spectrometry (DELBECQUE *et al.* 1978).

Ecdysterone appears to be the principal ecdysteroid involved in the control of the molting processes in crustaceans and insects (e.g. *Calpodes* (DEAN *et al.* 1980), *Orconectes* (KELLER & SCHMID 1979), *Tenebrio* (DELBEQUE *et al.* 1975)), but also in the ticks *O. moubata* (GERMOND *et al.* 1982) and *A. hebraeum*. According to preliminary chemical identification by TLC, ecdysterone also appears to be the principal hormone in the myriapod *Hanseniella* (JUBERTHIE-JUPEAU *et al.* 1979) and in the spider *Pisaura* (BONARIC & DE REGGI 1977). Thus the prevalence of ecdysterone for molting control seems to be common amongst arthropods.

We noticed the presence of RIA-positive material appearing towards the end of the instar. We have not yet analysed the chemistry of these polar products. They may represent hormone inactivation products.

Our results in nymphs of *A. hebraeum* and *O. moubata* (GERMOND *et al.* 1982) demonstrate the presence of ecdysone and ecdysterone — the principal molting hormones of insects and crustaceans — in the two tick families. In addition, we can conclude that the temporal correlation between the ecdysteroid titer and the integument structure is comparable to what is known in insects and crustaceans. These results, together with the observations that exogenous molting hormones can induce supermolting in adult argasid ticks (KITAOKA 1972; MANGO *et al.* 1976) demonstrate the importance of ecdysteroids in the control of tick molting processes.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful for the generous support by the Swiss National Science Foundation (Request No. 3.303.-0.78) and by the Emil Barrel Stiftung. Drs. Delaage, De Reggi and Hirn kindly supplied the ingredients for the RIA. We thank J. P. Delbecque for many discussions. We are also grateful to CIBA-GEIGY Ltd (M. Bouvard) for the tick supply.

#### BIBLIOGRAPHY

- AGUI, N. 1977. Time studies of ecdysone action on *in vitro* apolysis of *Chilo suppressalis* integument. *J. Insect Physiol.* 23: 837-842.
- AMOSOVA, L. I. 1975. The ultrastructure of the integument of *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Sch. during starvation and feeding. *Parazitologiya* 11: 412-418.
- BONARIC, J. C. and M. DE REGGI. 1977. Changes in the ecdysone levels in the spider *Pisaura mirabilis* nymphs (Araneae, Pisauridae). *Experientia* 33: 1664-1665.
- DEAN, R. L., W. E. BOLLENBACHER, M. LOCKE, S. L. SMITH and L. I. GILBERT. 1980. Haemolymph ecdysteroid levels and cellular events in the intermolt/moult sequence of *Calpodes ethlius*. *J. Insect Physiol.* 26: 267-280.
- DELACHAMBRE, J., M. Th. BESSON, J.-L. CONNAT and J.-P. DELBEQUE. 1980. Ecdysteroid titres and integumental events during the metamorphosis of *Tenebrio molitor*. In: "Progress in Ecdysone Research" (J. A. Hoffmann, ed.), pp. 211-234. Elsevier/North Holland, Amsterdam/New York/Oxford.
- DELBEQUE, J.-P., M. PROST, B. F. MAUME, J. DELACHAMBRE, R. LAFONT and B. MAUCHAMP. 1975. Dosage de la  $\beta$ -ecdysone par fragmentographie de masse au cours du dernier stade larvaire de *Tenebrio molitor* L. (Insecte, Coléoptère). *C. R. Acad. Sci. Paris* 281: 309-312.
- DELBEQUE, J.-P., P. A. DIEHL, and J. D. O'CONNOR. 1978. Presence of ecdysone and ecdysterone in the tick *Amblyomma hebraeum* Koch. *Experientia* 34: 1379-1381.

- FILSHIE, B. K. 1976. The structure and deposition of the epicuticle of the adult female cattle tick (*Boophilus microplus*). In: "The Insect Integument" (H. J. Hepburn, ed.), Chapter 2, pp. 193-206. Elsevier, Amsterdam.
- FREEMAN, J. A. and J. D. COSTLOW. 1979. Hormonal control of apolysis in barnacle mantle tissue epidermis, *in vitro*. *J. Exp. Zool.* 210: 333-346.
- GERMOND, J.-E., P. A. DIEHL and M. MORICI. 1982. Correlations between integument structure and ecdysteroid titers in fifth stage nymphs of the tick, *Ornithodoros moubata* (Murray, 1877; sensu Walton, 1962). *Gen. Comp. Endocrinol.* 46: 255-266.
- HACKMAN, R. H. 1982. Structure and function in tick cuticle. *Ann. Rev. Ent.* 27: 75-95.
- JOLY, R., P. PORCHERON and F. DRAY. 1979. Etude des variations du taux d'ecdystéroïdes au cours du cycle de mue dans l'hémolymphe de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode Chilopode) par dosage radioimmunologique. *C. R. Acad. Sci. Paris* 288: 243-246.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L., A. STRAMBI, M. DE REGGI and C. JUBERTHIE. 1979. The presence of ecdysteroids and the variation of their level during the first adult stage of the myriapod *Hanseniella ivorensis* Juberthie-Jupeau and Kehe (Symphyla). *Experientia* 35: 1406-1408.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L. and C. JUBERTHIE. 1980. Cycle des téguments, cycle des glandes mandibulaires et taux des ecdystéroïdes dans une intermue chez *Hanseniella ivorensis* (Myriapode, Symphyle). *Bull. Soc. zool. Fr.* 105: 65-71.
- KELLER, R. and E. SCHMID. 1979. *In vitro* secretion of ecdysteroids by Y-organs of the crayfish following molt induction. *J. comp. Physiol B.* 130: 347-353.
- KITAOKA, S. 1972. Effect of ecdysone on ticks, especially on *Ornithodoros moubata* (Acarina, Argasidae). *Proc. 14th Int. Congr. Entom. (Australia)*: 272.
- MANGO, C. and L. MOREKA, 1979. Moulting hormone activity in the fifth nymphal instar of the tick *Ornithodoros porcinus porcinus*. In: Recent Advances in Acarology, Vol. 1, pp. 435-437. Academic Press.
- MANGO, C., T. R. ODHIAMBO and R. GALUN. 1976. Ecdysone and the super tick. *Nature (London)* 260: 318-319.
- RIDDIFORD, L. M. 1980. Interaction of ecdysteroids and juvenile hormone in the regulation of larval growth and metamorphosis of the tobacco hornworm. In: "Progress in Ecdysone Research" (J. A. Hoffmann, ed.), pp. 409-430. Elsevier/North Holland, Amsterdam/New York/Oxford.
- ROMER, F. and W. GNATZY. 1981. Arachnid oenocytes: ecdysone synthesis in the legs of harvestmen (Opilionidae). *Cell Tissue Res.* 216: 449-453.
- WIELGUS, J. J., W. E. BOLLENBACHER and L. I. GILBERT. 1979. Correlations between epidermal DNA synthesis and haemolymph ecdysteroid titre during the last larval instar of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.* 25: 9-16.
- WINGET, R. R. and W. S. HERMAN. 1976. Occurrence of ecdysone in the blood of the chelicerate arthropod, *Limulus polyphemus*. *Experientia* 32: 1345-1346.
-



Action de la décapitation et du traitement  
par un juvénoïde sur la cytologie  
du tissu adipeux et de l'ovaire de la blatte  
*Nauphoeta cinerea*

par

Jean WÜEST \*

Avec 16 figures

ABSTRACT

**The effect of decapitation and juvenoid treatment upon fat body and ovarian cytology in the cockroach *Nauphoeta cinerea*.** — Ultrastructural changes and labeled amino acid uptake was studied in the fat body and ovary of *Nauphoeta cinerea* during the first reproductive cycle, after decapitation: these tissues return almost immediately to a resting state. A juvenoid (FME) treatment restores a normal activity of fat body and ovary. Although these tissues were less active than in a normal cycle, the length of the experimental cycle was the same as that of a normal one.

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont montré, chez diverses espèces d'insectes, le rôle gonadotrope de l'hormone juvénile chez l'imago et l'activité cyclique des corps allates en relation avec la maturation des ovocytes et la synthèse des vitellogénines au cours des cycles de reproduction (BAEHR 1974; BELL & BARTH, 1970; BENTZ & GIRARDIE 1969; BROOKES 1969; ENGELMANN *et al.* 1971; LANZREIN *et al.* 1978; LÜSCHER *et al.* 1971; MJENI & MORRISON 1973; SCHEURER 1969; revue de HAGEDORN & KUNKEL 1979). La blatte *Nauphoeta cinerea* a été l'objet de plusieurs travaux sur la vitellogénine, le cycle de sa production et l'influence des corps allates sur sa synthèse au niveau du tissu

\* Département de Biologie animale, Faculté des Sciences, rue de Candolle, CH-1211 Genève 4, Suisse.

Poster présenté à l'Assemblée annuelle de la SSZ à Neuchâtel, 12-13 mars 1982.

adipeux et son dépôt dans les ovocytes (BÜHLMANN 1976; LÜSCHER 1968a et b). Nous avons enfin publié l'étude ultrastructurale du cycle de reproduction au niveau des ovaires et du tissu adipeux (synthèse de la vitellogénine) chez *Nauphoeta cinerea* (WÜEST 1978 et 1979). A notre connaissance, peu de travaux expérimentaux sur le conditionnement hormonal du cycle de reproduction au niveau ultrastructural ont été publiés chez les insectes (KOEPE *et al.* 1980, 1981; LAUVERJAT 1977; COUBLE *et al.* 1979; THOMSEN *et al.* 1980). Nous présentons ici les résultats d'une étude sur les effets de la décapitation et de l'allatectomie sur le premier cycle de reproduction (au niveau du tissu adipeux et des ovaires) chez la blatte *Nauphoeta cinerea*. Les résultats d'un traitement reconstitutif par un analogue de l'hormone juvénile, l'ester méthylique du farnésol (FME) sont également présentés.

Nous pensons utile de rappeler succinctement le déroulement normal, à 26° C, du cycle de *Nauphoeta cinerea* tel qu'il a été décrit en détail ailleurs (WÜEST 1978 et 1979). Au niveau du tissu adipeux, après une brève période de métabolisme de base de 4 jours (stade ténéral: présence de globules protéiques et de glycogène, très rares travées de réticulum endoplasmique ribosomal (RER), absence d'appareils de Golgi), l'appareil protéosynthétique (RER, Golgi) se développe très fortement et présente une très forte activité du 7<sup>e</sup> au 13<sup>e</sup> jours du premier cycle. Il est ensuite mis au repos au moment de la mise en place des enveloppes ovocytaires, 1 à 2 jours avant l'ovulation (14<sup>e</sup> jour). Cet état de métabolisme basal dure pratiquement jusqu'à la fin de la gestation (2 mois).

Au niveau de l'ovaire, les ovocytes terminaux achèvent leur croissance autonome et l'épithélium folliculaire se multiplie jusqu'au 4<sup>e</sup> jour après la mue imaginale. Ensuite, la vitellogénine provenant du tissu adipeux est captée par l'ovocyte par pinocytose. Puis les cellules folliculaires s'écartent les unes des autres pour faciliter la captation massive de la vitellogénine par l'ovocyte, jusque vers le 12<sup>e</sup> jour où l'ovocyte atteint sa taille définitive. Les cellules folliculaires se soudent alors à nouveau les unes aux autres et leur appareil protéosynthétique produit et dépose les enveloppes ovocytaires vers le 14<sup>e</sup> jour. Le 15<sup>e</sup> jour les ovocytes sont ovulés et l'épithélium folliculaire entre en dégénérescence pour disparaître au cours de la gestation (corps jaune).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

La décapitation est faite sur animal anesthésié au CO<sub>2</sub> par ligature avec un fil dentaire paraffiné, au niveau du cou. La tête est ensuite coupée. La survie, même sans injection de substances nutritives, atteint 1 à 2 mois sans difficultés, à la température d'élevage de 26° C. Les allatectomies spécifiques ont été faites selon la méthode décrite par Engelmann (PETER & GORBMAN 1970).

Pour les traitements, nous avons utilisé l'ester méthylique du farnésol (FME), analogue de synthèse gracieusement fourni par la maison Ciba-Geigy. L'administration a été faite par application externe sur le thorax des animaux de 2 µl d'une solution acétonique à 5% de FME, représentant une dose de 0,1 µl de FME pur par animal. L'application externe en solution acétonique assurant une diffusion lente à travers la cuticule, nous avons toujours procédé à une seule application hormonale par animal.

Pour la microscopie électronique, les fragments de tissu adipeux et d'ovaire, prélevés sous tampon phosphate à pH 7,4, ont été fixés à la glutaraldéhyde à 3% puis à l'acide osmique à 1%, inclus dans de l'Epon et colorés à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb. Des coupes semifines ont été également faites et colorées au PAS.

Pour l'histaautoradiographie, les animaux ont été injectés avec des acides aminés marqués au <sup>14</sup>C ou de la leucine tritiée à des doses de 0,2 à 100 µCi/animal et sacrifiés

2 heures après l'injection. Après fixation au Bouin alcoolique, les coupes réhydratées sont recouvertes de l'émulsion Kodak Stripping Film AR 10 et exposées 1 semaine à 5 mois.

Pour cette étude, nous avons utilisé 128 animaux.

## RÉSULTATS

### Effets de la décapitation sur le tissu adipeux

Les résultats des décapitations faites entre le 1<sup>er</sup> et le 4<sup>e</sup> jours, soit avant le début de la vitellogenèse (animaux sacrifiés 2 à 22 jours après l'opération) sont caractérisés par la persistance bien au-delà de la normale des globules protéiques et du glycogène (Fig. 1). Les globules protéiques présentent souvent un aspect feuilleté qui pourrait représenter un phénomène de résorption ou de dégradation. Le RER, non seulement ne se développe pas, mais semble souvent en moins bon état que chez les animaux normaux en période de métabolisme basal (WÜEST 1978): les courtes travées sont mal ou irrégulièrement pourvues de ribosomes. Nous avons vu quelques rares figures de vésicules lisses pouvant représenter des figures abortives d'appareils de Golgi. Enfin, les mitochondries, dont l'ultrastructure demeurerait inchangée au cours du cycle normal, présentent des modifications: coupes très polymorphes, circulaires, incurvées, en haltères (Fig. 2).

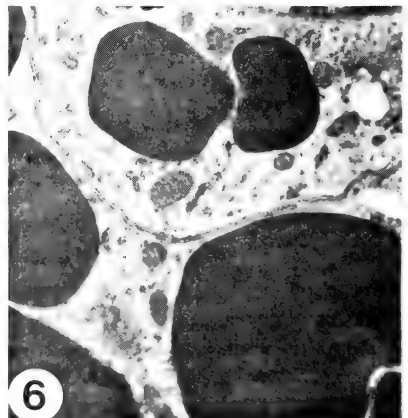
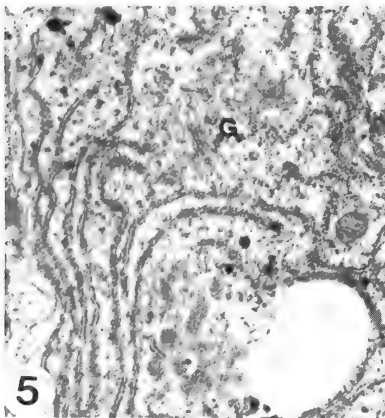
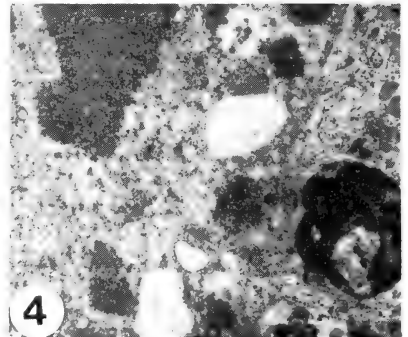
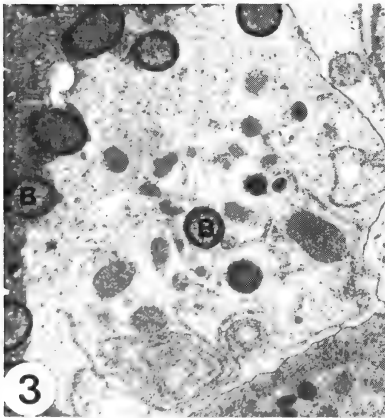
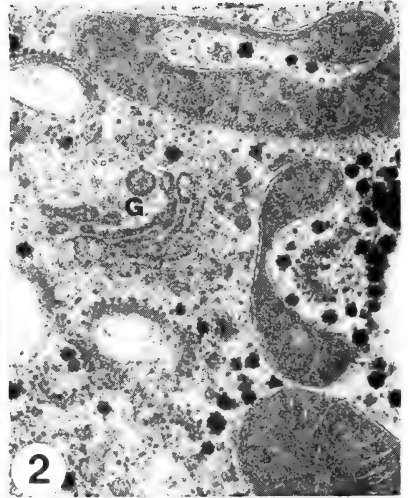
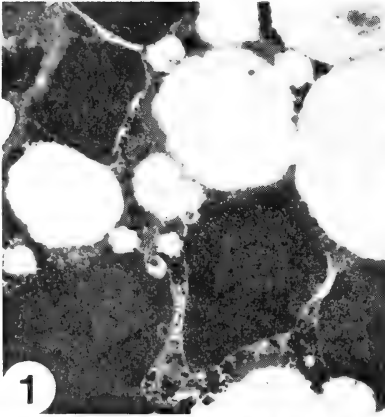
L'histoautoradiographie après injection d'acides aminés marqués, après décapitation au stade ténéral, montre que le tissu adipeux reste à un niveau de synthèse très bas, comparable à celui des stades de métabolisme basal (Fig. 13).

Chez les animaux décapités entre le 4<sup>e</sup> et le 9<sup>e</sup> jours (vitellogenèse active), le tissu adipeux présente des modifications essentiellement au niveau de l'appareil protéosynthétique, bien que l'apparition de mitochondries aberrantes ait aussi été constatée. Des appareils de Golgi de structure semblable à ceux des animaux normaux mais dont les saccules sont vides, ont été parfois observés (Fig. 2), mais ils disparaissent assez rapidement après l'opération (après 5 jours environ). Quant au RER, il se présente sous forme de travées de dimensions moyennes (plus longues que chez les animaux en période de métabolisme basal), irrégulièrement pourvues de ribosomes (RER en mauvais état). On trouve également des travées très courtes et des ribosomes libres. Ce RER en mauvais état apparaît rapidement (dès 2 jours après décapitation) et est assez résistant à la destruction puisqu'on en trouve encore 3 semaines après la décapitation. Nous avons aussi trouvé des structures lysosomiales contenant du RER encore reconnaissable, mais ces structures ne sont pas extrêmement fréquentes.

Il est intéressant de noter que les décapitations pratiquées dès le 10<sup>e</sup> jour après la mue imaginale sont sans effet sur le déroulement du cycle et que ces animaux terminent le développement de leurs œufs, les pondent et rétractent normalement leur oothèque dans l'utérus pour la gestation.

### Effets de la décapitation sur l'ovaire

La décapitation au stade ténéral résulte globalement en une mise au repos des ovocytes terminaux qui n'entrent pas en vitellogenèse. Cependant, certaines anomalies apparaissent dans les divers constituants des chambres ovocytaires. Dans l'épithélium folliculaire, on peut voir certaines cellules entrer en dégénérescence (densité électronique faible, matrice cytoplasmique lâche, Fig. 3); le RER présente parfois des dispositions en volutes, caractéristiques de débuts de dégénérescence (nous n'avons cependant



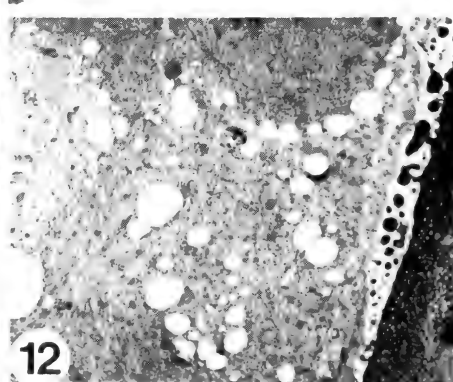
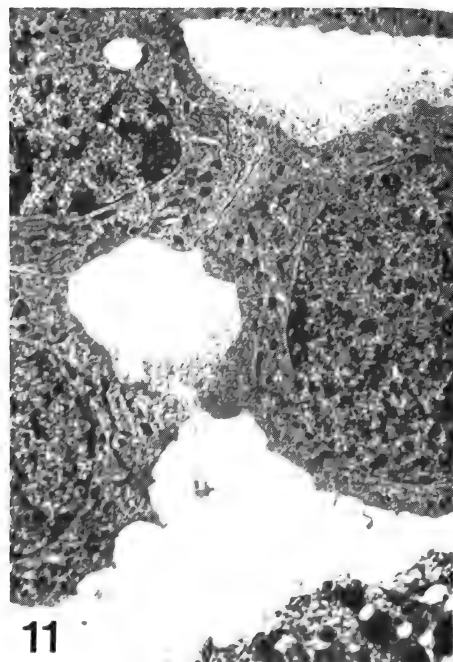
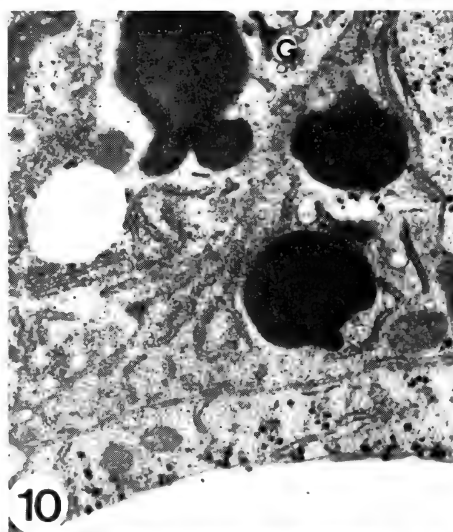
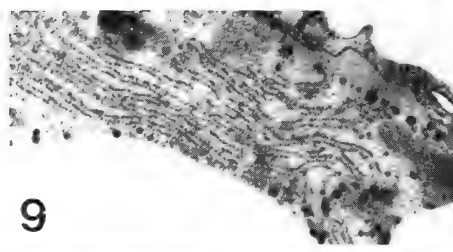
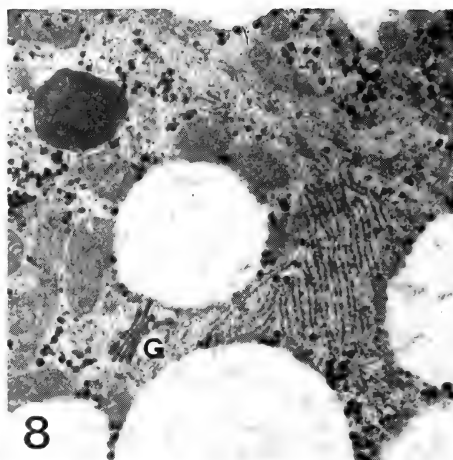
pas trouvé d'évolution de ces structures en lysosomes); dans quelques cas, nous avons trouvé des plages de glycogène dans les cellules folliculaires. L'ovocyte lui-même reste bloqué en prévitellogenèse et entre très rarement en dégénérescence, même en présence de cellules folliculaires en mauvais état. Nous avons parfois trouvé dans la zone des microvillosités de l'ovocyte quelques figures de pinocytose. Le cas des bactéries symbiotiques est assez surprenant, puisqu'il semble que la décapitation influence leur comportement. En effet, ces bactéries sont, chez les animaux normaux, strictement limitées à la zone microvillositaire de l'ovocyte. Or, après décapitation, leur localisation devient anarchique et on en trouve qui quittent la zone de microvillosités et s'insinuent entre les cellules folliculaires ou même pénètrent peut-être dans ces cellules (Fig. 3). Il est difficile d'être sûr de cette pénétration, mais certaines bactéries sont souvent très éloignées des limites cellulaires. Ce comportement anarchique des bactéries symbiotiques se retrouve aussi au niveau des ovocytes suivants, dans le segment intermédiaire des ovarioles.

L'histoautoradiographie après injection d'acides aminés marqués, après décapitation précoce, montre que les ovocytes restent dans un état d'activité très faible pour l'épithélium folliculaire et n'incorporent dans leur périplasma aucune substance néosynthétisée (Fig. 15).

Une décapitation opérée pendant la vitellogenèse (4<sup>e</sup> au 9<sup>e</sup> jours) provoque parfois la destruction totale de certaines chambres ovocytaires (oosorption) (Fig. 4). Cependant, des états de dégénérescence partielle peuvent apparaître. Au niveau des cellules folliculaires, les mêmes phénomènes signalés après décapitation précoce ont été constatés: accumulation de glycogène, cellules vides, volutes de RER, ces dernières évoluant cette fois en structures lysosomiales (Fig. 4 et 5). Certaines cellules folliculaires présentent aussi des accumulations de globules électroniquement denses et homogènes, de dimensions variables et pouvant envahir complètement la cellule (Fig. 6). Ces formations sont souvent accompagnées de structures lysosomiales (contenant parfois du RER encore reconnaissable) et doivent représenter des états de dégénérescence de type colloïdal avec lysosomes primaires. Au niveau de l'ovocyte, la résorption se traduit par la disparition des globules vitellins présents au moment de l'opération et la formation de structures polymembranaires ou d'inclusions vides. L'ooplasmе devient uniformément granuleux, sans structures reconnaissables. La membrane ovocytaire perd sa disposition microvillositaire et est parfois difficile à discerner (Fig. 4). Enfin, les bactéries

#### PLANCHE I

FIG. 1. Tissu adipeux de femelle décapitée le 1<sup>er</sup> jour du stade imaginal et autopsiée le 13<sup>e</sup> jour. Persistance des globules protéiques ainsi que du glycogène (caractéristiques du stade ténéral); absence de RER et de Golgi. G = 5000x. — FIG. 2. Tissu adipeux de femelle décapitée le 4<sup>e</sup> jour et autopsiée le 11<sup>e</sup> jour. Golgi (G) vide en dégénérescence; mitochondries aberrantes; ribosomes libres, restes de RER, glycogène. G = 33 000x. — FIG. 3. Ovaire de femelle décapitée le 1<sup>er</sup> jour et autopsiée le 13<sup>e</sup> jour. A gauche, zone des microvillosités de l'ovocyte. Les cellules folliculaires présentent des densités de cytoplasme très variables; RER organisé en volutes; bactéries symbiotiques (B) parfois au milieu des cellules folliculaires. G = 8000x. — FIG. 4. Chambre ovocytaire en oosorption chez une femelle décapitée le 4<sup>e</sup> jour et autopsiée le 39<sup>e</sup> jour. La cellule folliculaire de droite contient des lysosomes et n'est plus séparée de l'ovocyte (à gauche) uniformément granuleux. G = 4500x. — FIG. 5. Cellule folliculaire de femelle décapitée le 8<sup>e</sup> jour et autopsiée le 34<sup>e</sup> jour. Persistance de RER en mauvais état; Golgi vide. G = 12 000x. — FIG. 6. Cellule folliculaire de femelle décapitée le 4<sup>e</sup> jour et autopsiée le 33<sup>e</sup> jour. Invasion par des formations protéiques denses. G = 12 000x.



symbiotiques se dispersent dans l'épithélium folliculaire et aussi dans l'ovocyte; leur nombre diminue fortement et elles doivent être en partie détruites.

Les décapitations opérées dès le 10<sup>e</sup> jour sont sans effet, les ovocytes terminant leur croissance et recevant leurs enveloppes normalement. La gestation elle-même peut se dérouler normalement dans des cas favorables, mais nous n'en avons pas eu suffisamment pour pouvoir affirmer que l'évolution des corps jaunes est absolument normale.

### Effets du traitement restitif au FME sur le tissu adipeux

L'application de FME ne contrebalance pas la persistance anormale des globules protéiques qui voisinent souvent avec des appareils de Golgi (Fig. 10), ce qui n'était jamais le cas chez les animaux normaux (WÜEST 1978). De même, on trouve encore des mitochondries aberrantes. Si les appareils de Golgi sont parfaitement normaux et contiennent un matériel dense aux électrons, les plages de RER sont moins denses et moins bien organisées (Fig. 7 à 10). On trouve souvent des espaces vides entre les canalicules de RER qui sont rarement parallèles et serrés comme chez les animaux normaux. Les images obtenues étaient tout à fait comparables, que la stimulation eût été totalement sous l'action du FME (Fig. 7, 8 et 10) ou que le FME eût été appliqué après décapitation en milieu de cycle (Fig. 9). Cependant, le cycle se termine habituellement avec la même durée que chez les animaux normaux, même après une interruption en milieu de cycle pouvant atteindre une durée de 1 mois.

Dans le cas d'animaux allatectomisés, nous avons obtenu, après traitement au FME, des plages de RER plus denses, une disparition des globules protéiques presque normale et aucune apparition de mitochondries aberrantes.

L'histoautoradiographie après injection d'acides aminés marqués montre une activité protéosynthétique forte (Fig. 14), quoique inférieure à celle d'animaux normaux en vitellogenèse.

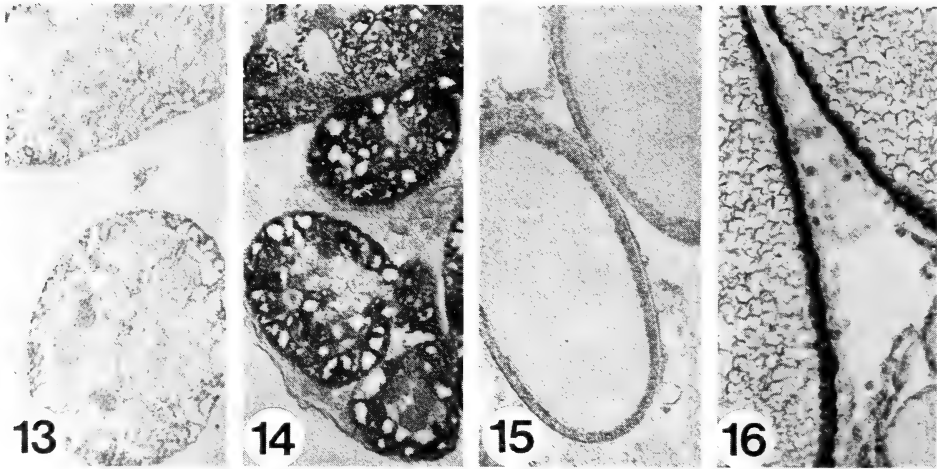
### Effets du traitement restitif au FME sur l'ovaire

Le traitement restitif au FME laisse subsister au niveau de l'ultrastructure quelques traces de la période de décapitation précédant le traitement hormonal: cellules folliculaires parfois vides, accumulation de globules probablement de nature protéique (signes de dégénérescence), présence de glycogène. Certains ovocytes ayant atteint un

## PLANCHE II

FIG. 7. Tissu adipeux de femelle décapitée le 1<sup>er</sup> jour, traitée le 7<sup>e</sup> jour et autopsiée le 14<sup>e</sup> jour (7 jours avec FME). Golgi (G) presque normal, RER abondant. G = 12 000x. — FIG. 8. Tissu adipeux de femelle décapitée le 1<sup>er</sup> jour, traitée le 28<sup>e</sup> jour et autopsiée le 34<sup>e</sup> jour (6 jours avec FME). Golgi normal, RER régulier; persistance de globules protéiques et de glycogène. G = 12 000x. — FIG. 9. Tissu adipeux de femelle décapitée le 8<sup>e</sup> jour, traitée le 22<sup>e</sup> jour et autopsiée le 26<sup>e</sup> jour (4 jours avec FME). RER régulier. G = 12 000x. — FIG. 10. Tissu adipeux de femelle décapitée le 1<sup>er</sup> jour, traitée le 31<sup>e</sup> jour et autopsiée le 44<sup>e</sup> jour (13 jours avec FME). Golgi presque normal, RER abondant; persistance de globules protéiques et de glycogène. G = 12 000x. — FIG. 11. Ovaire de femelle allatectomisée le 1<sup>er</sup> jour, traitée le 6<sup>e</sup> jour et autopsiée le 14<sup>e</sup> jour (8 jours avec FME). Epithélium folliculaire avec grands espaces intercellulaires caractéristiques d'une vitellogenèse active; en bas, périplasma avec grains de vitellus. G = 3750x. — FIG. 12. Ovaire de femelle décapitée le 8<sup>e</sup> jour, traitée le 22<sup>e</sup> jour et autopsiée le 26<sup>e</sup> jour (4 jours avec FME). Les espaces entre les cellules folliculaires ont disparu et celles-ci déposent les couches du chorion de l'œuf (à droite). G = 3000x.

stade suffisamment avancé d'oosorption ne peuvent bien sûr pas reprendre une croissance normale et continuent leur processus de dégradation. Cependant, d'une manière générale, l'allure de l'épithélium folliculaire est normale et les divers stades du cycle apparaissent normalement: phénomènes de pinocytose, espaces intercellulaires (Fig. 11), synthèse et dépôt des enveloppes ovocytaires (Fig. 12), dégénérescence du corps jaune. Au niveau de l'ovocyte cependant, les globules vitellins présentent très souvent un aspect aberrant, avec des bords découpés et un contenu inhomogène.



### PLANCHE III

Histoautoradiographie après injection d'acides aminés marqués.

FIG. 13. Tissu adipeux de femelle décapitée le 1<sup>er</sup> jour, autopsiée le 14<sup>e</sup> jour. G = 100x. — FIG. 14. Tissu adipeux de femelle décapitée le 1<sup>er</sup> jour, traitée le 9<sup>e</sup> jour et autopsiée le 16<sup>e</sup> jour (7 jours avec FME). G = 100x. — FIG. 15. Ovaire de femelle décapitée le 1<sup>er</sup> jour, autopsiée le 9<sup>e</sup> jour. G = 100x. — FIG. 16. Ovaire de femelle décapitée le 1<sup>er</sup> jour, traitée le 9<sup>e</sup> jour et autopsiée le 16<sup>e</sup> jour (7 jours avec FME). G = 100x.

Nous n'avons constaté aucune différence au niveau de l'ovaire tant entre la série des animaux décapités et celle des animaux allactectomisés, qu'entre les animaux traités au FME dont le cycle était bloqué tout au début (stade ténéral, Fig. 11) et ceux qui étaient arrêtés en vitellogenèse (Fig. 12). Les mêmes anomalies persistent après le traitement hormonal au niveau des cellules folliculaires et des globules vitellins.

L'histoautoradiographie montre une activité de synthèse et d'incorporation au niveau de l'épithélium folliculaire et du périplasma (Fig. 16), mais cette activité n'atteint pas le niveau de celle des animaux normaux en vitellogenèse.

### DISCUSSION

D'une manière générale, les résultats tant des décapitations que des traitements reconstitutifs au FME sont conformes à ce qu'on pouvait en attendre: la décapitation, supprimant la source d'hormone juvénile gonadotrope, provoque un arrêt des fonctions



génitales: production de vitellogénine par le tissu adipeux, croissance des ovocytes; l'application de FME provoque le redémarrage d'un cycle normal de reproduction.

Cependant, quelques détails de nos résultats demandent à être discutés, surtout en ce qui concerne les expériences à long terme, aucune référence n'ayant été trouvée à ce sujet dans la littérature. Nous avons vu que les décapitations sont sans effet si elles sont pratiquées au-delà du 10<sup>e</sup> jour. Cela signifie que les corps allates deviennent inactifs à ce moment-là, ce qui est en accord avec les études d'activité des corps allates (LANZREIN *et al.* 1978, 1981; WILHELM & LÜSCHER 1974). L'opération supprime des glandes inactives ou dont l'activité résiduelle a cessé d'être active sur la fonction génitale. D'autre part, les ovocytes entrant en résorption après décapitation sont peu nombreux, même longtemps après l'opération: cela permet une reprise rapide du cycle après l'application de FME, les ovocytes semblant simplement mis au repos, ceci malgré l'absence des corps cardiaques qui selon LÜSCHER (1968*b*) auraient une action de protection contre l'oosorption. Les cellules folliculaires semblent plus sensibles à la décapitation puisque certaines entrent en dégénérescence assez rapidement et ne reviennent pas à une allure normale après traitement au FME. Cependant, la suppression de quelques cellules dans la couche folliculaire ne semble pas être un handicap pour la maturation des ovocytes en présence de FME. Au niveau du tissu adipeux, la décapitation précoce retarde la disparition des globules protéiques et du glycogène. Il semble que l'animal, bien qu'en état d'inanition, soit pratiquement incapable d'utiliser ces réserves pour compenser le manque d'apport nutritif. L'évolution après décapitation du RER est également remarquable, puisque les grandes travées de RER actif se dégradent rapidement pour atteindre un état légèrement dégradé et stable, le tissu restant ainsi disponible pour une reprise d'activité très rapide en cas de traitement reconstitutif. Les lysosomes sont d'autre part trop peu nombreux pour rendre compte de la diminution du RER après décapitation. Nous avons déjà signalé dans notre étude du cycle normal du tissu adipeux (WÜEST 1978) que le démantèlement du RER à la fin de la vitellogenèse devait se faire non seulement par le moyen classique des structures lysosomiales, mais également d'une manière directe, laissant des travées irrégulières de RER. Il semble donc que la décapitation mime une mise au repos du tissu adipeux.

Le résultat le plus remarquable est sans doute le fait que la reprise de la vitellogenèse sous l'influence d'un traitement reconstitutif au FME soit immédiate. Malgré une stimulation moindre du tissu adipeux et l'apparition de mitochondries aberrantes, aussi signalées par KEELEY (1974) et LAUVERJAT (1977), la durée du cycle complété par le FME est identique à celle d'un cycle normal, quelle que soit la date de la décapitation et la durée de la période d'interruption du cycle entre la décapitation et l'application de FME. Même dans l'état d'inanition où elles se trouvent après décapitation, les blattes peuvent, en présence de FME, amener leurs ovocytes à maturité (sauf les quelques rares ovocytes entrés en oosorption) et même atteindre le stade de gestation. Nous n'avons d'autre part trouvé pratiquement pas de différence entre les animaux allatectomisés (pouvant s'alimenter normalement) et décapités.

En conclusion, le FME, bien qu'étant seulement un analogue de l'hormone juvénile, restaure un cycle global normal chez les blattes décapitées. Même si les images ultrastructurales du tissu adipeux et de l'ovaire ainsi que l'incorporation de matériel radioactif mettent en évidence une activité moindre que chez les témoins, la durée du cycle, chez les animaux décapités et traités au FME, est la même que chez les témoins, quel que soit le moment du cycle où celui-ci a été interrompu par la décapitation et quelle que soit même la longueur de cette interruption avant le traitement reconstitutif au FME. On peut donc se demander si la longueur du cycle ne doit pas être obligatoirement respectée pour que la reproduction soit possible.

## RÉSUMÉ

L'ultrastructure du tissu adipeux et de l'ovaire, ainsi que l'incorporation de matériel radioactif dans ces deux tissus ont été étudiées chez *Nauphoeta cinerea* après décapitation à différents stades du premier cycle reproducteur, ce qui provoque une mise au repos immédiate de ces tissus. Un traitement reconstitutif avec un juvénoloïde (FME) permet une reprise très rapide du cycle; quoique l'activité des tissus étudiés soit plus faible que dans un cycle normal, la durée du cycle expérimental reste la même que celle d'un cycle normal.

## BIBLIOGRAPHIE

- BAEHR, J. C. 1974. Contribution à l'étude des variations naturelles et expérimentales de la protéinémie chez les femelles de *Rhodnius prolixus* (Stål) Insecte hémiptère Réduviidae. *Gen. comp. Endocrinol.* 22: 146-153.
- BELL, W. J. and R. H. BARTH. 1970. Quantitative effects of juvenile hormone on reproduction in the cockroach *Byrsotria fumigata*. *J. Insect Physiol.* 16: 2303-2313.
- BENTZ, F. et A. GIRARDIE. 1969. Action de la pars intercerebralis et des corpora allata sur les protéines ovariennes de *Locusta migratoria migratorioides* (Orthoptère) au cours de la vitellogenèse. *C. r. hébd. Séanc. Acad. Sci. Paris.* 269: 2014-2017.
- BROOKES, V. J. 1969. The induction of yolk synthesis in the fat body of an insect, *Leucophaea maderae*, by an analog of the juvenile hormone. *Devel. Biol.* 20: 459-471.
- BÜHLMANN, G. 1976. Haemolymph vitellogenin, juvenile hormone, and oocyte growth in the adult cockroach *Nauphoeta cinerea* during first preoviposition period. *J. Insect Physiol.* 22: 1101-1110.
- COUBLE, P., T. T. CHEN and G. R. WYATT. 1979. Juvenile hormone-controlled vitellogenin synthesis in *Locusta migratoria* fat body: cytological development. *J. Insect Physiol.* 25: 327-337.
- ENGELMANN, F., L. HILL and J. L. WILKENS. 1971. Juvenile hormone control of female specific protein synthesis in *Leucophaea maderae*, *Schistocerca vaga* and *Sarcophaga bullata*. *J. Insect Physiol.* 17: 2179-2191.
- HAGEDORN, H. H. and J. G. KUNKEL. 1979. Vitellogenin and vitellin in insects. *A. Rev. Ent.* 24: 475-505.
- KEELEY, L. L. 1974. Feeding effects on the neuroendocrine regulated development of the fat body mitochondrion in the cockroach *Blaberus discoidalis*. *J. Insect Physiol.* 20: 1249-1256.
- KOEPPE, J. K., K. HOBSON and S. E. WELLMAN. 1980. Juvenile hormone regulation of structural changes and DNA synthesis in the follicular epithelium of *Leucophaea maderae*. *J. Insect Physiol.* 26: 229-240.
- KOEPPE, J. K., F. N. JARNAGIN and L. N. BENNETT. 1981. Changes in follicle cell morphology, ovarian protein synthesis and ovarian DNA synthesis during oocyte maturation in *Leucophaea maderae*: role of juvenile hormone. *J. Insect Physiol.* 27: 281-291.
- LANZREIN, B., V. GENTINETTA, R. FEHR and M. LÜSCHER. 1978. Correlation between haemolymph juvenile hormone titre, corpus allatum volume, and corpus allatum in vivo and in vitro activity during oocyte maturation in a cockroach (*Nauphoeta cinerea*). *Gen. comp. Endocrinol.* 36: 339-345.
- LANZREIN, B., R. WILHELM and J. BUSCHOR. 1981. On the regulation of the corpora allata activity in adult females of the ovoviparous cockroach *Nauphoeta cinerea*. In: Juvenile hormone biochemistry, G. E. PRATT and G. T. BROOKS eds., *Elsevier/North Holland Biomedical Press*, pp. 149-160.

- LAUVERJAT, S. 1977. L'évolution post-imaginale du tissu adipeux femelle de *Locusta migratoria* et son contrôle endocrine. *Gen. comp. Endocrinol.* 33: 13-34.
- LÜSCHER, M. 1968a. Hormonal control of respiration and protein synthesis in the fat body of the cockroach *Nauphoeta cinerea* during oocyte growth. *J. Insect Physiol.* 14: 499-511.
- 1968b. Oocyte protection: a function of a corpus cardiacum hormone in the cockroach *Nauphoeta cinerea*. *J. Insect Physiol.* 14: 685-688.
- LÜSCHER, M., G. BUHLMANN and M. WYSS-HUBER. 1971. Juvenile hormone and protein synthesis in adult female cockroaches. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 44: 197-206.
- MJENI, A. M. and P. E. MORRISON. 1973. Changes in haemolymph proteins in the normal and allatectomized blowfly *Phormia regina* Meig. during the first reproductive cycle. *Can. J. Zool.* 51: 1069-1079.
- PETER, R. E. and A. GORBMAN. 1970. A student's guide to laboratory experiments in general and comparative endocrinology. *Prentice Hall Inc., New Jersey*, 209 p.
- SCHEURER, R. 1969. Endocrine control of protein synthesis during oocyte maturation in the cockroach *Leucophaea maderae*. *J. Insect Physiol.* 15: 1411-1419.
- THOMSON, E., B. L. HANSEN, G. N. HANSEN and P. V. JENSEN. 1980. Ultrastructural immunocytochemical localization of vitellogenin in the fat body of the blowfly, *Calliphora vicina* Rob.-Desv. (*erythrocephala* Meig.) by use of the unlabeled antibody-enzyme method. *Cell Tissue Res.* 208: 445-455.
- WILHELM, R. and M. LÜSCHER. 1974. On the relative importance of juvenile hormone and vitellogenin for oocyte growth in the cockroach *Nauphoeta cinerea*. *J. Insect Physiol.* 20: 1887-1894.
- WÜEST, J. 1978. Histological and cytological studies on the fat body of the cockroach *Nauphoeta cinerea* during the first reproductive cycle. *Cell Tissue Res.* 188: 481-490.
- 1979. Histological and cytological studies on the ovary of the cockroach *Nauphoeta cinerea* (Blattaria, Oxyhaloidea) during the first reproductive cycle. *Int. J. Invert. Reprod.* 1: 153-166.
-



# Toxic effects of soluble copper on *Octolasion cyaneum* Sav. (Lumbricidae)

by

**Astrid JÄGGY and Bruno STREIT \***

With 3 figures

## ABSTRACT

Copper sulfate toxicity in *Octolasion cyaneum* (Lumbricidae) was studied using different soil types. A strong positive correlation between toxicity and percent carbon content of the soil could be detected.

## INTRODUCTION

During the past few years an increasing interest has been paid to the uptake of heavy metals in earthworms and other soil invertebrates (GISH & CHRISTENSEN 1974, ANDERSEN 1979, WIESER 1979, and many others). One of the reasons for this interest is the increasing frequency of the practice of irrigating fields with municipal waste water. The consequences of this practice for heavy metal uptake by the soil community have been considered in only a few studies (e.g., DINDAL *et al.* 1977, ANDERSEN 1979).

The fact that addition of large amounts of copper salts to pig rations increases weight gain in the fattening pig has led to the production of high-copper-containing pig slurries. The application of pig waste on pastures therefore leads to the problem of copper toxicity to the soil biocenoses (van RHEE 1975). The use of copper-containing pesticides is a second important source of copper contamination in the soil. During a preliminary study we could confirm that soluble copper would have harmful effects especially on the earthworm populations. As the great ecological role of earthworms has been well known for a long time—they often contribute about 80% of the soils' invertebrate biomass—we decided to study more intensively some toxic effects of soluble copper on a widespread earthworm species.

In this first part of our study on copper toxicity and uptake we determined the influence of an easily measurable parameter (carbon content, determined by the wet

---

\* Reprint requests should be addressed to B. Streit, Department of Biological Sciences, Stanford University, California 94305.

Part of the Poster Presentation at the Annual Meeting of the Swiss Zoological Society, Neuchâtel 1982.

oxidation method) on an equally easily determinable index of toxicity ( $LC_{50}$ ). We should mention here already, that  $LC_{50}$  values are purely technical values of some rough estimation of overall harmfulness of a contaminant. We could show earlier (STREIT & PETER 1978), that organic pesticides in aquatic environments, even in a concentration of as low as 0.02 times the  $LC_{50}$  value, normally will lead to measurable effects in ecologically significant parameters, for example a reduction in juvenile numbers.

## MATERIALS AND METHODS

### a) Experimental procedure of toxicological studies

*Octolasion cyaneum* was collected from a forest soil described in STREIT (1982). We chose this species, because (1) it is a widespread species also outside Europe and is found in forests, grassland, and arable land (GRAFF 1953, STOECKLI 1958), (2) it was relatively abundant in our study area (STREIT 1982) and easily detectable in the uppermost soil layers, and (3) because it could also be easily determined and discriminated from other species in the field. Its yellow back end represents an easily recognizable feature.

For acclimation as well as for the experiments, the worms were kept in glass dishes of  $19 \times 9$  cm, into which different soil types had been introduced:

1. a brown soil type from the original habitat (cf. STREIT 1982),
2. a rendzina soil type from the « Gempen » (a Swiss Jura mountain 8 km south of Basel),
3. a commercial peaty soil (« Universalerde MIOPLANT »<sup>R</sup>, purchased from « Migros »).

The worms were always kept in a dark room at  $17-18^{\circ}$  C. Moisture was held constant throughout the whole acclimation and experimental time by replacing every day the water evaporated. The worms did not try to escape under these circumstances.

Copper was added as water-free  $CuSO_4$  in different concentrations between 100 ppm and 2700 ppm, calculated relative to the dry weight of the soil. An aqueous solution of copper sulfate was sprayed over the soil samples. Thorough mixing allowed a rather homogenous distribution of the added copper.

The worms were examined every day. As a criterium of toxic effects, only definite immobility was used, though toxic effects—especially sluggishness—were often evident before death occurred.

### b) Copper determinations

Total copper was determined by the use of the neutron activation analysis method, performed in the Institute of Physics of the University of Basel. For the detection of  $\gamma$ -radiation, Ge(Li) and NaJ detectors were used, because the combination of these two allowed a good energy resolution as well as a high detection probability. Copper content in different soil fractions was in part determined by the anodic stripping method. Further details will be given in STREIT & JÄGGY (1983, and in prep.).

### c) Physico-chemical determinations of other parameters

Carbon was determined by a wet oxidation method, using  $K_2Cr_2O_7$ . Nitrogen was determined by using a semiautomatic BÜCHI Kjeldahl system. pH was determined in  $H_2O$

and 1 N KCl with an electric pH-meter, in part also by use of a colorimetric technique. Calcium was determined by use of a flame photometric method. Constant water content within the glass dishes containing the soil samples was estimated and corrected according to gravimetric measurements.

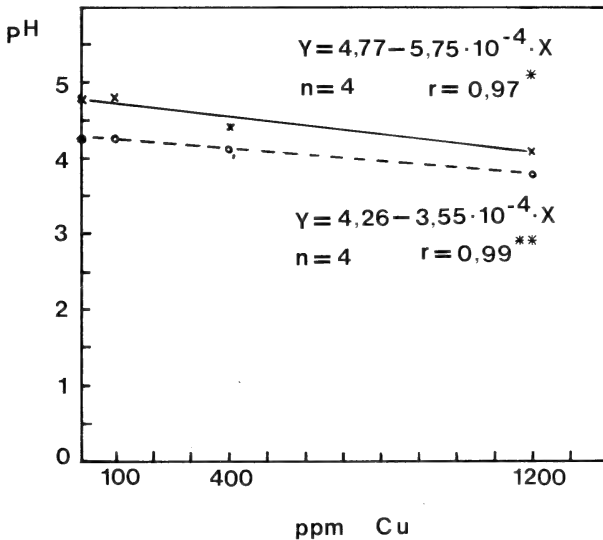


FIG. 1.

pH-value of soil type 1 at different copper concentrations (relative to soil dry weight). Copper was added as water-free copper sulfate.

x ——— pH(H<sub>2</sub>O)    o ——— pH(1 N KCl)

\* significant at the 5% level, \*\* significant at the 1% level.

## RESULTS

The following characteristics of the three soil types used were found (Table 1):

TABLE 1.

|                  | Soil Type 1 | Soil Type 2   | Soil Type 3 |
|------------------|-------------|---------------|-------------|
| Characterization | brown soil  | rendzina soil | peaty soil  |
| Carbon (ppm)     | 32 000      | 142 000       | 426 000     |
| Nitrogen (ppm)   | 1 500       | 8 900         | 14 100      |
| C/N ratio        | 21.3        | 16.0          | 30.2        |
| pH               | 4.78/4.24*  | 7.0**         | 4.5**       |
| Calcium (ppm)    | 1 300       | 3 310         | 9 410       |
| Copper (ppm)     | 51.6-54.0   | —             | 13.4-15.4   |

\* in H<sub>2</sub>O and 1 N KCl, respectively.

\*\* colorimetric method.

In soil type 1 (the earthworm's original habitat), 18% of the total copper could be extracted with 2.5% acetic acid, 4% by additional extraction with 1 N HCl. So the non-extractable copper (by either acetic or hydrochloric acid) was approximately 40 ppm or some 78% of the total amount.

Tests of homogeneity of the copper solution introduced turned out to exhibit approximately a 4% overall variation between different samples.

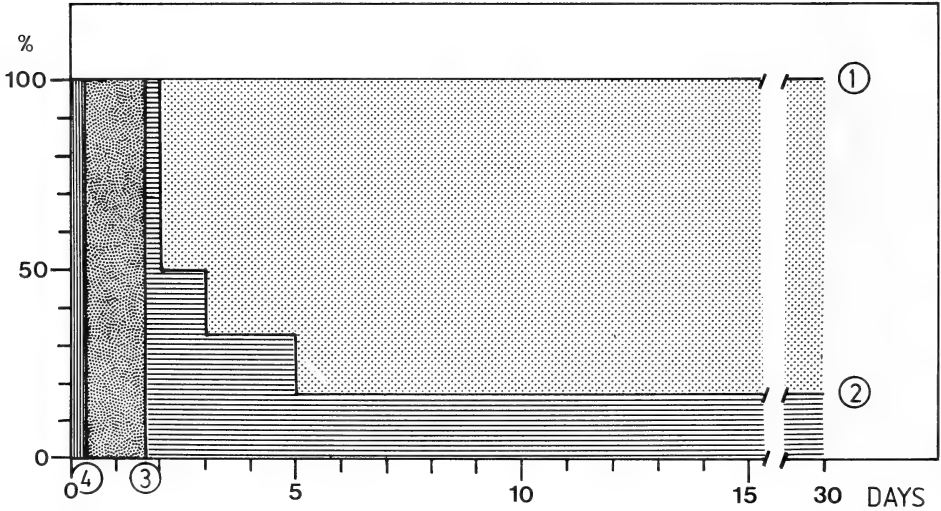


FIG. 2a.

Survival curves of *Octolasion cyaneum* in soil type 1 at different copper concentrations (relative to dry weight of soil).  
1 100 ppm 2 200 ppm 3 400 ppm 4 1200 ppm

We first studied the influence of copper sulfate concentration on pH value. There existed a linear relationship between pH and ppm copper added, as plotted in Fig. 1 for soil type 1. As the influence was relatively small even at the highest concentration, harmful effects caused alone through alteration of the pH value are practically negligible. Such small variations of pH fall within the range existing in the worms' natural habitats.

The results presented in Fig. 2 were performed in spring and lasted 30 days. A rough repetition of some of the experiments in December did not exhibit serious seasonal variations. In soil type 1, 100 ppm of added copper did not lead to detectable changes in survival values (sublethal effects were not measured), whereas at 400 ppm or more, all the worms died within less than 2 days. Soil type 3 exhibited a much lower toxicity at the same concentrations of added copper.

Individuals that were put into glass dishes containing a lethal concentration of copper, wended strongly in all directions, egested their gut contents and tried to escape the glass dishes. After about 15 min they began to crawl into the soil and disappeared. In the glass dishes without copper, they had disappeared already after about 1-2 min-



utes. After about 1 hour (soil type 1 and 1200 ppm copper added) to 1 day (soil type 1 + 400 ppm copper added) the animals remained motionless in the earth. They did not show any reactions when touched. They exhibited a slightly reddish colour around the clitellum. Definitely dead worms exhibited a red-violet colorization at the whole fore-part, especially at the clitellum.

We calculated  $LC_{50}$  values for all the three soil types and related them to the carbon content of the soil sample. A highly significant relationship was found between  $LC_{50}$

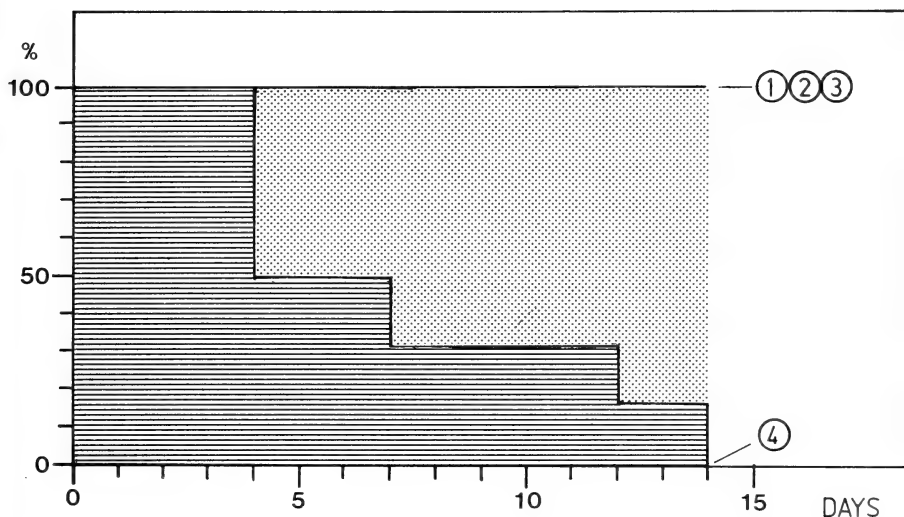


FIG. 2b.

Survival curves of *Octolasion cyaneum* in soil type 3 at different copper concentrations (relative to dry weight of soil).

1 100 ppm    2 400 ppm    3 1200 ppm    4 2700 ppm

values for a 4 days' observation period on the one hand and percent carbon in the soil on the other hand, both on a logarithmical scale (Fig. 3). Cautious extrapolation of the 4 days'  $LC_{50}$  values suggests that at 1 percent organic carbon in the soil the  $LC_{50}$  value may be as low as 40–60 ppm added copper.

Correlations of  $LC_{50}$  values with other parameters were lower (calcium, nitrogen, C/N ratio) or not demonstrable at all in this study (pH).

## DISCUSSION

Normal background copper concentrations in soils vary between about 4 and 150 ppm (HOPPS 1974, SCHEFFER *et al.* 1979) and between 0.3 and 60 ppm in plants. Elevated concentrations in soils are often in the range of several hundred ppm.

Critical copper concentrations are often elaborated without differentiating between different soil types, though this would be very valuable, as was stated, e.g., by FURRER

*et al.* (1980). By using total organic carbon we got a highly differentiating parameter. Though it is only a first attempt to look for a simple and most efficient characterization of different soils (other parameters would have been pH, calcium, etc.), we believe carbon percentage to be a highly important value as is demonstrated by the high exponent value of the regression line in Fig. 3 ( $b = 1.053$ ).

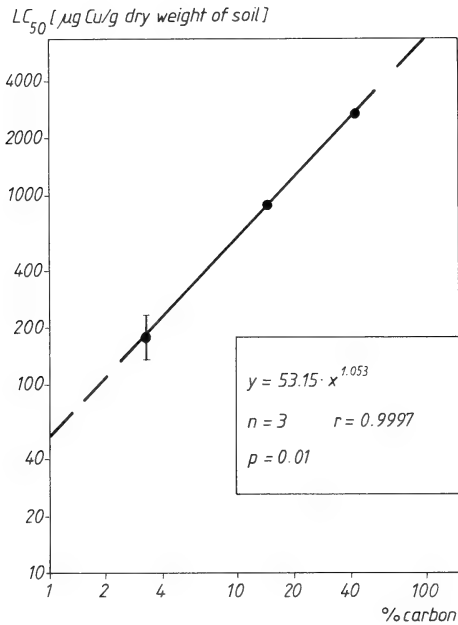


FIG. 3.

4 days' LC<sub>50</sub> values for *Octolasmus cyaneum* at different carbon percentages of soil. Bar indicates  $\pm$  one standard deviation of LC<sub>50</sub> at the respective carbon percentage. LC<sub>50</sub> values are expressed as µg Cu per g dry weight of soil.

HARTENSTEIN *et al.* (1981) demonstrated that it is indeed copper itself that is toxic to earthworms, and not its counterion (such as sulfate, chloride or acetate).

In the aquatic habitat, TABATA (1969) showed in laboratory experiments with *Daphnia* that copper toxicity was lower when an organic complex formation was involved, as through the introduction of citrate or EDTA into the experimental system. At the same time, copper uptake was also reduced. This corresponds to a smaller copper toxicity (this study) as well as a smaller copper uptake (STREIT & JÄGGY 1982) in soils where carbon percentage is high. We therefore seem to have analogous effects in aquatic and in terrestrial habitats.

In aqueous systems, it is also a well-known phenomenon that calcium concentration in the water influences toxicity of copper (and to a smaller degree also of zinc and cadmium). This phenomenon is explained through precipitation or coprecipitation of copper with carbonates and the formation of less toxic inorganic heavy metal compounds,

such as aquo- and hydroxo-complexes. Lethal threshold concentration to rainbow trouts (*Salmo gairdneri*) varied between 0.02 and 0.5 mg Cu/l, dependent upon CaCO<sub>3</sub>-content, which varied between about 10 and 300 mg/l (BELL 1976, FÖRSTNER & PROSI 1979).

As was stated in the introduction, LC<sub>50</sub> values are rather technical values that tell us little about possible chronic and sublethal effects in lower concentrations. In the aquatic environment, values of approximately 50 times lower than the LC<sub>50</sub> value have resulted in ecological effects, e.g. lowered production efficiency. This could be stated for organic pesticides (STREIT & SCHWOERBEL 1976, MACEK *et al.* 1976, STREIT & PETER 1978) as well as for copper (McKIM *et al.* 1976). Similar effects may exist in the soil habitat, too.

FURRER *et al.* (1980) showed that through continuous treating of a soil by sewage the soluble zinc fraction in the soil rose several times as much as total zinc content. Similar effects might exist in the case of other metals. The development of different fractions of the metals through continuous sewage treating or slurry depositing or the use of metal-containing pesticides should be intensively studied.

Normal soil solution contains about 0.05–0.16 mg Cu/l (SCHEFFER *et al.* 1979). We do not know the rise of copper concentration in the soil solution in contaminated soils, but it surely lies higher. LC<sub>50</sub> values measured for 72–96 hours were found to lie between 0.017 and 1.1 mg Cu/l for different fishes and a marine copepod species, and the no-effect level will surely be much lower (McKIM & BENOIT 1971, BRUNGS *et al.* 1973 and 1976, SOSNOWSKI *et al.* 1979, GUPTA & RASBANSHI 1981). Average concentrations in natural aquatic habitats lie at about 0.001–0.025 mg Cu/l (BACCINI & ROBERTS 1976, VENUGOPAL & LUCKEY 1978, FÖRSTNER & PROSI 1979, MÜLLER & NAGEL 1980). We do not know whether soil organisms living in the aqueous layers of the soils (such as protozoans, rotifers, etc.) are more or less resistant to heavy metal contamination than organisms from true aquatic habitats. More detailed studies of heavy metal toxicity on different soil organisms and through the effect of the different metal fractions in the soil are urgently needed.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Der Schwermetallgehalt im Boden nimmt infolge zivilisationsbedingter Immissionen ständig zu, und diese Anreicherung ist in dem Sinne irreversibel, als einmal in den Boden eingebrachte Metalle wegen der meist starken Festlegung an Bodenteile nur in geringem Masse wieder ausgewaschen werden. In dieser Arbeit wurde die Wirkung von löslichem Kupfer (als CuSO<sub>4</sub>) auf die Lumbricidenart *Octolasion cyaneum* untersucht.

Die Versuchstiere wurden in Kristallisierschalen von 19 cm Durchmesser und einer Höhe von 9 cm bei einer Temperatur von 17–18° C im Dunkeln gehalten. Das war auch gleichzeitig die Versuchsanordnung für sämtliche Untersuchungen. Die Konzentration der untersuchten Böden an natürlichem Kupfer und an zugefügtem Kupfer wurde vorwiegend mit Hilfe der Neutronenaktivierungsmethode untersucht, zum kleineren Teil (für die Extraktionen) auch mit Hilfe der Inverspolarographie.

Es konnte gezeigt werden, wie wichtig bei der Festlegung von Grenzwerten für die zulässige Kupferkonzentration die Berücksichtigung einzelner Bodenparameter wie der Kohlenstoffgehalt ist. Die Abhängigkeit der LC<sub>50</sub>-Werte vom C-Gehalt ist sehr stark und folgte der Beziehung

$$LC_{50} \text{ (4 Tage)} = 53.15 \cdot x^{1.063}$$

(x = % C-Gehalt des Bodens, LC<sub>50</sub> = letale Konzentration in ppm (µg Cu/g trockene Erde) für 50% der Tiere im Boden).

## RÉSUMÉ

Le contenu du sol en métaux lourds augmente avec les effets de la civilisation. Cette augmentation est irréversible car les métaux une fois introduits dans le sol ne seront lessivés qu'en faible quantité, le reste étant fixé aux particules du sol. Nous avons étudié, dans ce travail, l'effet du cuivre sur le lombricide *Octolasion cyaneum*.

Les vers ont été maintenus dans des bocaux en verre d'un diamètre de 19 cm et d'une hauteur de 9 cm, à une température de 17–18° C et à l'abri de la lumière. Nous avons choisi trois types de sols, dans lesquels nous avons ajouté du cuivre (sous forme de  $\text{CuSO}_4$ ). Les concentrations en cuivre ont été mesurées par la méthode d'activation de neutrons et par la méthode de polarographie inversée (anodic stripping method).

Nous avons montré que le pourcentage de carbone dans le sol est un paramètre utile pour déterminer la toxicité du cuivre. Les valeurs de  $\text{LC}_{50}$ , mesurées pendant 4 jours, correspondent à la relation suivante:  $\text{LC}_{50}$  (4 jours) =  $53.15 \cdot x^{1.053}$

( $x$  = % C du sol,  $\text{LC}_{50}$  = concentration létale en ppm ( $\mu\text{g Cu/g sol sec}$ ) pour 50% des vers).

## ACKNOWLEDGMENT

We would like to thank Professor E. Baumgartner, M. Baumgartner, P. Brogle, and E. Merz for their help in the use of the neutron activation analysis method. Part of this study was done by financial support of the Freiwillige Akademische Gesellschaft Basel.

## REFERENCES

- ANDERSEN, C. 1979. Cadmium, lead and calcium content, number and biomass in earthworms from sewage sludge treated soil. *Pedobiologia* 19: 309-319.
- BACCINI, P. and P. ROBERTS. 1976. Die Belastung der Gewässer durch Metalle. Eine akute oder künftige Gefahr? *Neue Zürcher Zeitung, Beilage, „Forschung und Technik“*, 18.2.1976, Nr. 40.
- BELL, A. V. 1976. Waste controls at base metal mines. *Environ. Sci. Technol.* 10: 130-135.
- BRUNGS, W. A., J. R. GECKLER, M. GAST. 1976. Acute and chronic toxicity of copper to the fathead minnow in a surface water of variable quality. *Water Res.* 10: 37-43.
- BRUNGS, W. A., E. N. LEONARD, J. M. MCKIM. 1973. Acute and long-term accumulation of copper by the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus*. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30: 583-586.
- DINDAL, D. P., D. P. SCHWERT, J. P. MOREAU, L. THEORET. 1977. Earthworm communities and soil nutrient levels as affected by municipal wastewater irrigation. In: Soil organisms as components of Ecosystems. *Ecol. Bull. (Stockholm)* 25: 284-290.
- FÖRSTNER, U., F. PROSI. 1979. Heavy metal pollution in freshwater ecosystems. In: Biological aspects of freshwater pollution (ed. O. RAVERA). p. 129-160.
- FURRER, O. J., P. KELLER, H. HÄNI, S. K. GUPTA. 1980. Schadstoffgrenzwerte — Entstehung und Notwendigkeit. *Agricultural Use of Sewage Sludge. EAS-Seminar at Basle from 24th to 26th September 1980.*
- GISH, C. D., R. E. CHRISTENSEN. 1974. Cadmium, nickel and zinc in earthworms from roadside soil. *Environ. Sci. Technol.* 7: 1060-1062.
- GRAFF, O. 1953. Die Regenwürmer Deutschlands. *Verlag M. & H. Schaper-Hannover.*

- GUPTA, A. K. and V. K. RAJBANSHI. 1981. Measurement of acute toxicity of copper to the freshwater teleost, *Mystus bleekeri* (DAY) using bioassay, statistical and histopathological methods. *Arch. Hydrobiol.* 91: 427-434.
- HARTENSTEIN, R., E. F. NEUHAUSER, A. NARAHARA. 1981. Effects of heavy metal and other elemental additives to activated sludge on growth of *Eisenia foetida*. *J. environ. Quality* 10: 372-376.
- HOPPS, H. C. 1974. "Overview". In: *Geochemistry and the Environment, Vol. I: The relation of selected trace elements to health and disease. Workshop at the Asilomar Conference Grounds Pacific Grove, California, February 7-12, 1972.* National Academy of Sciences, Washington D.C.
- MACEK, K.J., K. S. BUXTON, S. SAUTER, S. GNILKA, J. W. DEAN. 1976. Chronic toxicity of atrazine to selected aquatic invertebrates and fishes. U.S. Environmental protection agency office of research and development, *Environmental Research Laboratory Duluth, Minnesota* : 1-49.
- McKIM, J. M. and D. A. BENOIT. 1971. Effects of long-term exposures to copper on survival, growth, and reproduction of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *J. Fish. Res. Bd Can.* 28: 655-662.
- McKIM, J. M. *et al.* 1976. Effects of pollution on freshwater fish. *J. Water Poll. Control. Fed.* 1544-1580. Cited from: J. GOLDEN, R. P. QUELLETTE, Sh. SAARI, P. N. CHEREMISINOFF (eds.): *Environmental Impact Data Book. Ann Arbor Science Publishers Inc., Ann Arbor, Mich.* 48106 : p. 730.
- MÜLLER, G. and U. NAGEL. 1980. Kupfer und Zink im Wasser von Neckar und Elsenz — Ergebnisse systematischer Untersuchungen in den Jahren 1976 und 1977. *Chemikerzeitung* 104 (1): 7-11.
- RHEE, J. A. van. 1975. Copper contamination effects on the earthworms by disposal of pig waste in pastures. *Prog. Soil Zool.*: 451-457.
- SCHEFFER, F., P. SCHACHTSCHABEL, H.-P. BLUME, K. H. HARTGE. 1979. *Lehrbuch der Bodenkunde. Enke, Stuttgart*, 10th ed.
- SOSNOWSKI, S. L., D. J. GERMOND, J. H. GENTILE. 1979. The effect of nutrition on the response of field populations of the calanoid copepod *Acartia tonsa* to copper. *Water Res.* 13: 449-452.
- STÖCKLI, A. 1958. Die Regenwurmarten in landwirtschaftlich genutzten Böden des schweizerischen Mittellandes. *Landw. Jb. Schweiz* 72: 699-725.
- STREIT, B. 1982. Microarthropod population gradients and aggregations in the soil of a mixed temperate deciduous forest. *Revue suisse Zool.* 89: 993-1004.
- STREIT, B. and A. JÄGGY. 1983. Effect of soil type on copper toxicity and copper uptake in *Octolasion cyaneum* (Lumbricidae). [In:] *New Trends in Soil Zoology* (ed. LEBRUN *et al.*): in press.
- STREIT, B. and H.-M. PETER. 1978. Long-term effects of atrazine to selected freshwater invertebrates. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 55: 62-77.
- STREIT, B. and J. SCHWOERBEL. 1976. Experimentelle Untersuchungen über die Akkumulation von Herbiziden bei benthischen Süßwassertieren. *Verh. Ges. Ökol., Göttingen* 1976: 371-383.
- TABATA, K. 1969. Studies on the toxicity of heavy metals to aquatic animals and the factors to decrease the toxicity. *Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab.* 58: 203-261.
- VENUGOPAL, B. und T. D. LUCKEY. 1978. *Metal toxicity in mammals II. Plenum Press, New York and London.*
- WIESER, W. 1979. Schwermetalle im Blickpunkt ökologischer Forschung. *Biol. in uns. Zeit* 9: 80-89.



# Experimental Compost Cylinders as Insular Habitats: Colonisation by Microarthropod Groups

by

**Bruno STREIT \* and Sabine ROSER-HOSCH**

With 6 figures

## ABSTRACT

Experimental compost cylinders of 75 cm height were used to study colonisation and population growth in microarthropod communities. Different microarthropod groups exhibited different ways and rates of immigration and colonisation. Colonisation by the Arthropleona was relatively quick, and proceeded from the lower to the upper part within a few weeks, whereas colonisation by the Cryptostigmata was similar but much slower. Colonisation by Mesostigmata and other groups was fulfilled primarily through phoretic behaviour, i.e., through attaching on winged insects. Symphypleona and Cryptostigmata were on a whole rather seldom in comparison to the soil habitat.

## INTRODUCTION

Among the major taxonomic groups in microarthropod communities of soils of temperate regions, springtails (Arthropleona and Symphypleona) and mites (Prostigmata = Actinedida, Mesostigmata = Gamasida, Cryptostigmata = Oribatida, and Astigmata = Acaridida) are numerically the most important. In grassland soils, sampling with an extraction apparatus, such as the one we have used in this work (described in *BIERI et al.* 1978), often leads to about equal numbers of the four major groups, i.e., the Arthropleona, Prostigmata, Mesostigmata, and Cryptostigmata (*EVISON* 1981 and many others).

---

\* Department of Biological Sciences, Stanford University, California 94305.

Short communication at the Annual Meeting of the Swiss Zoological Society, Neuchâtel 1982.

In natural grassland and forest soil habitats, we found different distribution patterns for the different soil microarthropod groups. Overall, most taxa are found in a more or less pronounced clumped distribution pattern (SCHENKER & STREIT 1980, STREIT 1982, EVISON 1981, etc.). Diffusionary migrations may therefore be a normal mechanism of the colonisation of new or nearly empty habitats (STREIT & REUTIMANN 1983).

The study of compost cylinders allows us to compare the colonisation and immigration capacities of different groups. Our compost consisted of a mixture of cattle manure and corn straw in the relation 6:1 (relative to fresh weight) and had a height of 75-80 cm. The carbon to nitrogen ratio was lowered quickly from far above 20 to the typical soil values of 10-15, so probably providing suitable habitats for typical soil microarthropods soon after the start of the experiments. On the other hand, during the first stages of the compost development, effective colonisation was possible by specialists for feces and moist habitats. A more detailed explanation of the method is described in a previous study (ROSER-HOSCH *et al.* 1982), where we described temperature characteristics and gave an overview on the arthropod community found. In the present study we analyse spatial distribution within the compost cylinders by means of a computer mapping technique and outline dispersal behaviours characteristic for different taxonomic groups.

It is known that microarthropods vary in metabolic rate and that there seem to exist some group-specific characteristics (ZINKLER 1966). Thus the oribatid mites (Cryptostigmata) often seem to exhibit a low metabolic activity, in comparison with other groups, e.g., the ecologically somewhat similar Collembola. Does this group-specific difference have an equivalent in the immigration rate of new habitats?

Compost communities have been studied in several papers dealing with single taxonomic groups—or with all groups, but only in a qualitative way. The same holds true for dung and manure communities (e.g., GÖTZ 1952, AXTELL 1963, CERNOVA 1970, BOCKEMÜHL 1978, DAVIDSON 1979). But the quantitative aspects of the process of colonisation principles have not been studied so far.

## METHODS

### a) Sampling methods (Fig. 1.)

Compost cylinders of approximately 75-80 cm height and a diameter of ca. 78 cm, weighing between 190.8 and 208.6 kg each, were used. The cylinders stood in a row at one side of a building on the EAWAG site at Dübendorf (Switzerland, canton of Zurich, 440 m above sea level). Most of the cylinders were used for chemical analyses, and four for biological purposes (referred to as cylinders  $b_1$ - $b_4$ ).

In February 1980, before the cylinders were constructed, samples were taken of soil in the spots where the cylinders later stood. Samples were also taken from the original cattle manure and corn straw, before these two materials were mixed to form the cylinders. After an initial rotting process (from April to May) and considerable loss of mass, the four cylinders were mixed to form two new ones, weighing 229.2 and 247.2 kg, respectively (cylinder  $ba$  and  $bb$ , respectively; for a more detailed description of the method see ROSER-HOSCH *et al.* 1982). During the composting phase, their width increased somewhat, whereas the height diminished.

In order to get insight into the population dynamics within the compost cylinders, nylon mesh bag samples were prepared at the beginning of the compost period II and placed at selected sites within the cylinders ( $ba$  and  $bb$  cylinder, respectively). They could be taken out at different time intervals, by lifting one or two third of a cylinder



by means of a lattice that had been introduced into the cylinder (just above the samples) as well. A total of 120 mesh bags were thus prepared in each cylinder. Each bag had a volume of 255 cm<sup>3</sup> and weighed approximately 79 g (fresh weight).

### b) Chemical determinations

Carbon was measured by a wet oxidation method (with K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub>). Nitrogen was measured with a semiautomatic BÜCHI Kjeldahl system. Carbon to nitrogen ratios were calculated on a weight basis.

### c) Mapping

The GEOMAP program (Dept. of Geography, Univ. of Waterloo, Ont., Canada, 1972), available through the University's computer centre was used to map abundances of taxonomic groups.

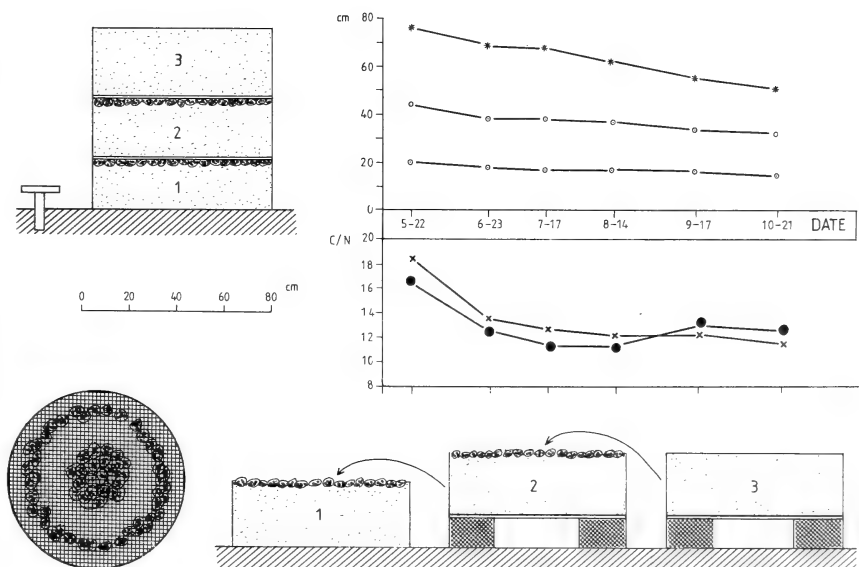


FIG. 1.

*Above left:* Compost cylinder, divided into three parts by two layers of mesh bags and lattices. Principle of soil sampling is illustrated at left.

*Above right:* Upper graph, reduction of height of the three cylinder parts, between which mesh bags were introduced (according to MEYER 1982). Lower graph, C/N values in two different cylinders.

*Below left:* Arrangement of the lateral and central mesh bags beneath the lattices.

*Below right:* Separating method of the three cylinder parts for gathering the mesh bags.

## RESULTS

The volume of the cylinders was reduced during the experimental period as a consequence of respiration and consolidation. The extent of volume reduction was approximately equal in the 3 parts of the cylinders (lower, middle, and upper third).

The carbon to nitrogen ratio of the individual samples was determined for each of the studied localities in the two cylinders. Practically no significant differences were found between the different subsamples within a cylinder at a given time. We therefore plotted the arithmetic mean of the C:N ratios for the two cylinders in Fig. 1. Dark spots in the figure correspond to the  $b_1$  (May) and  $b_a$  (June-October) cylinders, crosses to the  $b_3$  and  $b_b$  cylinders. By June, the C:N ratios found were typical for soil values, i.e. between 10 and 15.

The C:N ratios were also determined at the beginning and the end of the experimental period from representative samples of intact, undisturbed cylinders (MEYER

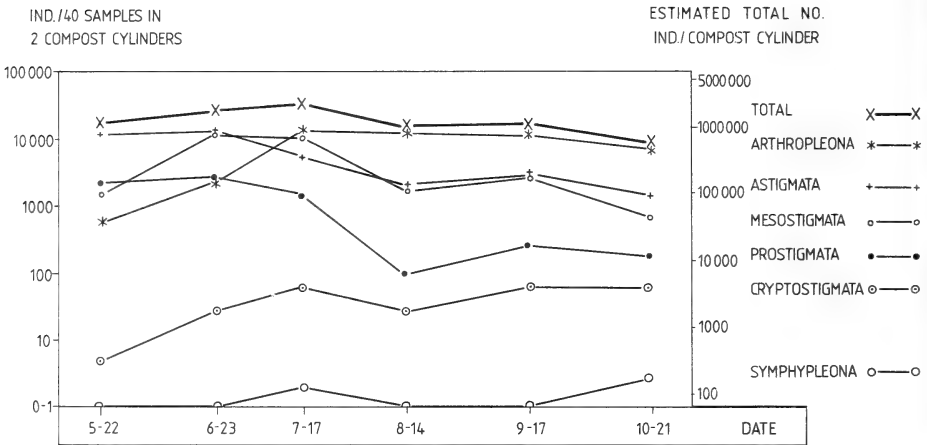


FIG. 2.

Individual numbers of microarthropods, as counted in 40 mesh bags of two cylinders each month (having a total fresh weight of about 40.79 g = 3160 g) and approximated for 1 compost cylinder, weighing 200 kg.

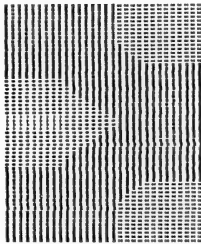
1982). The two values determined by this second method were nearly identical to the respective values determined by us. We therefore conclude that the samples are representative for the overall metabolic processes in the intact cylinder. The microarthropod community of the intact cylinder therefore may be estimated from the different samples.

From May to October we counted microarthropod numbers in 40 mesh bags each month (20 in each cylinder), amounting to a total of 240 samples during the 6 month period. The total number of individuals counted in the 40 mesh bags each month is demonstrated in Fig. 2 for the groups Arthropleona, Symphleona, Astigmata, Mesostigmata, Prostigmata, Cryptostigmata, and for all groups combined. The approximate number per 200 kg cylinder, calculated from the quotient of an individual sample weight and the total cylinder weight, is indicated at the right ordinate. The total microarthropod number is between 0.5 and 1 million microarthropods in May and again from August until the end of the experiment, whereas during the main developmental phase, from June to July, between 1 and 2 million microarthropods are found.

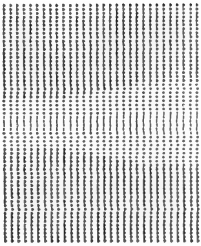
P R O S T I G M A T A

MAY

b 1

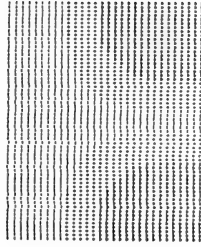


b 2

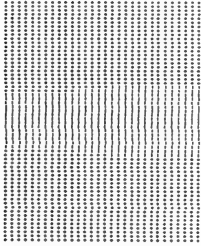


AUGUST

b b

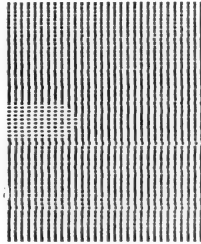


b a

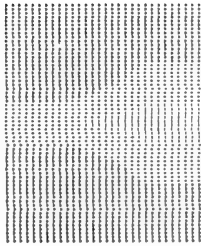


JUNE

b a

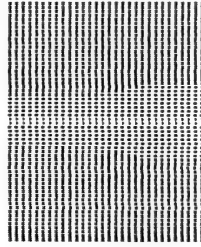


b b

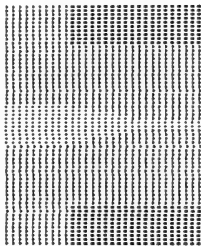


SEPTEMBER

b b

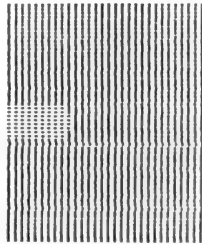


b a

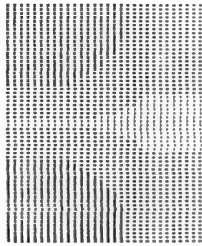


JULY

b a

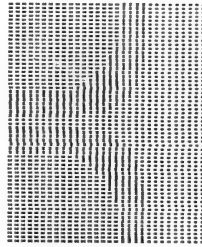


b b



OCTOBER

b b



b a

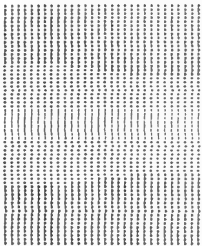


FIG. 3.

As can be seen from Fig. 2, in May the Astigmata strongly predominate, the group that is introduced primarily in the straw material. In June, Astigmata and Mesostigmata account for most of the total number of individuals, in July, Mesostigmata and Arthropleona. From August onwards, the Arthropleona predominate.

The Arthropleona (Fig. 3) of the  $b_1/b_a$  series show relatively high abundance. As can be seen from Fig. 3, abundance is initially highest in the outer lower parts of the cylinder. By July, abundance is highest in central parts. In the period from August to October, this progression seems to be more or less repeated, in what appears to be a second wave.

The Mesostigmata (Fig. 4) exhibited a colonisation from the outer parts of the upper region of the whole cylinder (in  $b_a$ ) or especially to the lower and outer parts (in  $b_b$ ) by June and July. Relatively similar distribution patterns—which are quite unlike the ones found in the Arthropleona—persist in all plots from August to October. About 96.5% of the individuals of this group belonged to the Gamasina and 3.5% to the Uropodina subgroup, respectively.

The Prostigmata (Fig. 5), too, seem to colonize the cylinders especially from the outer parts, where—at least during the first two months—the upper regions seem to be preferred.

The Astigmata (Fig. 6) exhibit relatively heterogeneous distribution patterns, which are difficult to interpret. The general patterns, of colonisation in the two cylinders seem again to be similar.

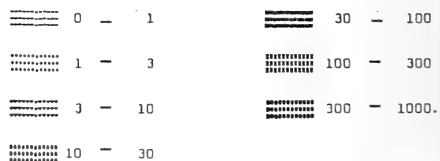
The Cryptostigmata were represented by only three species in the compost cylinders. They slowly immigrated from the outer parts below to the other sites of the cylinders, and originated all from the soil substrate. The phenology of this group, together with the one of the Mesostigmata, will be described in a more detailed study.

## DISCUSSION

CROSSLEY (1977) postulates that different microarthropod groups differ in their life history strategies, for example, Collembola being rather r-selected organisms and Cryptostigmata rather K-selected ones. The soil arthropod community is presumed to form a mixture of r- and K-selected organisms. Shifts in the composition of this mixture must be significant in the regulation of decomposition processes in the soil subsystem. A similar hypothesis on the adaptiveness of a mixture of r- and K-selected consumers to the optimal use of primary production in the benthic aquatic community was proposed in STREIT (1977). However, the question seems not to have been addressed experimentally.

FIG. 3-6.

Abundances of the Arthropleona, Mesostigmata, Prostigmata and Astigmata at different localities of the two cylinders considered. GEOMAP program. The signs chosen correspond to the following scale (individual numbers per sample of 225 cm<sup>3</sup>):



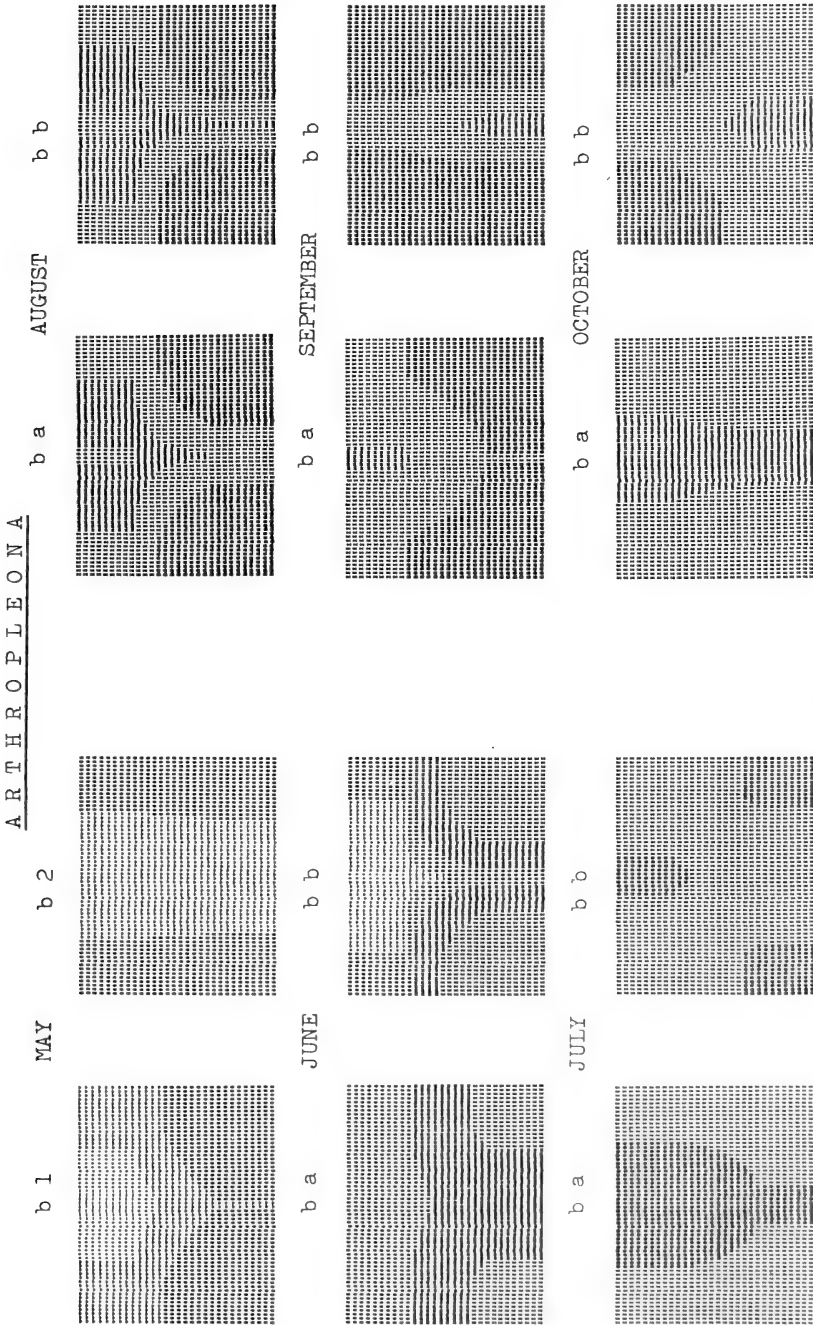


FIG. 4.

A S T I G M A T A

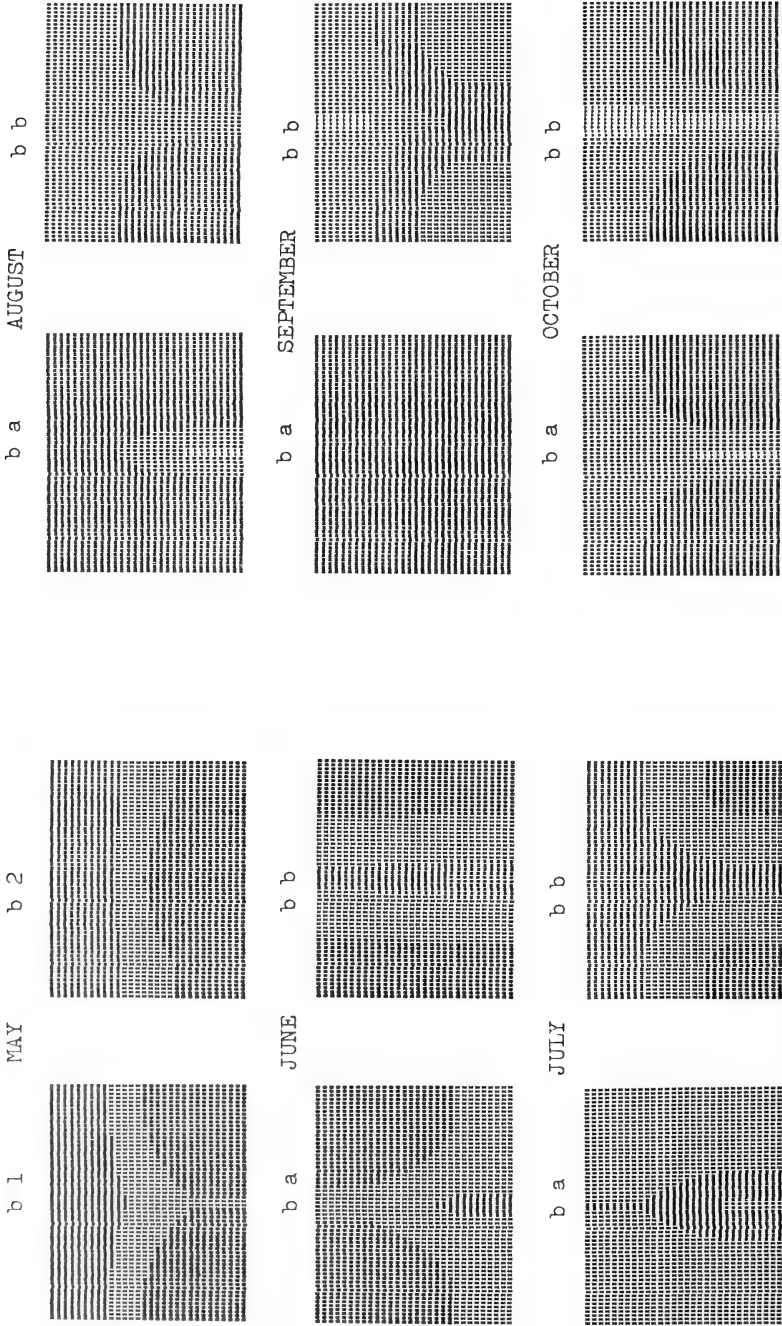
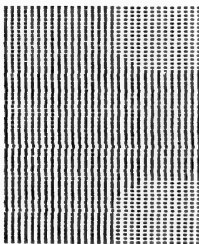


FIG. 5.

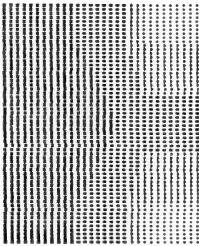
M E S O S T I G M A T A

MAY

b 1

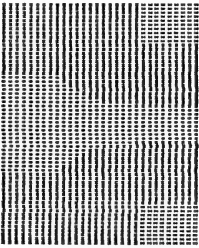


b 2

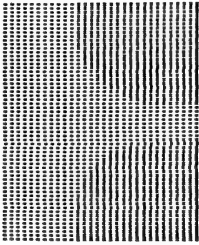


AUGUST

b a

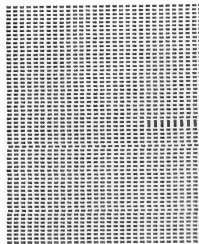


b b

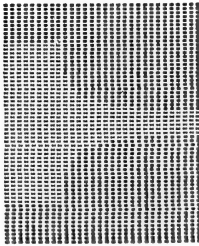


JUNE

b a

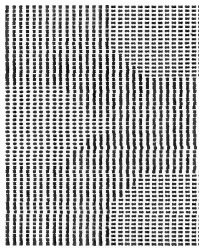


b b

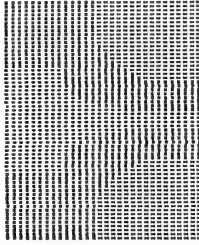


SEPTEMBER

b a

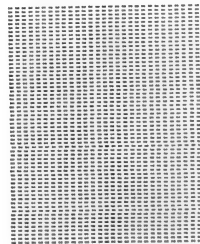


b b

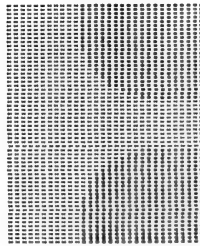


JULY

b a

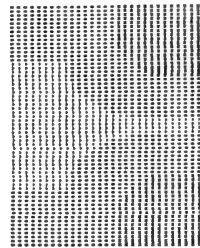


b b



OCTOBER

b a



b b

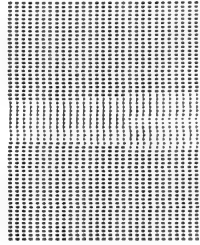


FIG. 6.

Specially prepared compost cylinders, showing aerobic rotting processes with a rapid formation of a soil-like structure, a low nitrogen loss and the possibility of animal immigrations and colonisations, are appropriate experimental objects, especially for immigration studies of microarthropods.

One aspect of life history strategy and niche differentiation between microarthropod groups whose nutritional ecology is similar (such as Collembola and Cryptostigmata) would be a difference in the capacity for colonisation of newly arisen and arbitrarily distributed habitats, where aspects of migration and population growth would be involved. We can discriminate between populations that would colonise such a new habitat by purely diffusional movement, or by orientated colonisation. Pure diffusional movement would lead to a characteristic concave curve between density and distance from the source, e.g., from the soil.

A rapid colonisation of an empty local area is advantageous for a quick resource exploitation, but is assumed to have the disadvantage of high energy costs. So, strong diffusional movements are expected to be correlated positively with high energy expenditure, low diffusional movements with low energy expenditure. Other kinds of outspread, as through phoretic mechanisms, are a different strategy that will enable the colonisation by adequate life history traits and low energy costs.

According to the results presented here, diffusional outspread from the soil into the cylinders by Collembola is highly effective and correlates with the relatively high metabolic rates found in this group (ZINKLER 1966, HALE 1980, PETERSEN 1981). Cryptostigmata, on the other hand, tend to be much less mobile in this study and have also a lower metabolic activity (ZINKLER 1966, WOOD & LAWTON 1973, WEBB 1975, BLOCK & TILBROOK 1975, LUXTON 1975, MITCHELL 1979). The positive correlation between metabolism and experimental outspread so has been proven by relating the results of the present study to respiration data in the literature.

The other mite taxa consist of different subgroups, exhibiting to some extent at least, phoretic outspread in combination with diffusional processes. A more detailed study on different mite species colonising the compost cylinder is in preparation.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Experimentelle Kompost-Zylinder von 75-80 cm Höhe wurden verwendet, um die Kolonisation und Besiedlungsdichte von Mikroarthropoden zu untersuchen. Die Einwanderungsorte und -geschwindigkeiten sind für die einzelnen Gruppen sehr unterschiedlich. Die Besiedlung durch die Arthropleona erfolgte relativ rasch und von unten nach oben hin in Wellenform. Die Besiedlung durch die Cryptostigmata verlief ähnlich, aber viel langsamer. Die Mesostigmaten und andere Gruppen kolonisierten die Kompostzylinder vorwiegend mit Hilfe der Phoresie, die sie über zufliegende Insekten in die Kompostzylinder führt. Die Besiedlung erfolgt bei diesen Gruppen eher von oben und der Seite her gegen das Innere.

#### RÉSUMÉ

L'abondance des microarthropodes dans des cylindres de compost (composés de fumier de bovin et de paille, d'une hauteur de 75 à 80 cm) et leur colonisation ont été étudiées. La direction et la vitesse de l'immigration sont assez différentes pour les différents groupes de microarthropodes. La colonisation par les arthropléones s'effectue relativement vite par vague du bas vers le haut. La colonisation par les cryptostigmates



est comparable, mais beaucoup plus lente. Les mésostigmatés et les autres groupes d'acariens colonisent les cylindres principalement par phorésie sur des insectes ailés (p.ex. coléoptères). La colonisation se fait alors du haut vers le bas.

## ACKNOWLEDGMENT

We would like to express our thanks to the Freiwillige Akademische Gesellschaft Basel for partial financial support of this study. We would also like to thank Manfred Meyer, Zurich, for his very valuable contribution to this study and Dr. C. Bader, J. Belnap, A. Bühlmann, Dr. W. Eglin, Dr. D. McKey and Prof. Dr. H. Sticher for their contributions.

## REFERENCES

- AXTELL, R. C. 1963. Acarina occurring in domestic animal manure. *Ann. ent. Soc. Am.* 56: 628-633.
- BIERI, M., V. DELUCCHI and C. LIENHARD. 1978. Ein abgeänderter Macfadyen-Apparat für die dynamische Extraktion von Bodenarthropoden. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 51: 119-132.
- BLOCK, W. and P. J. TILBROOK. 1975. Respiration studies on the Antarctic collembolan *Cryptopygus antarcticus*. *OIKOS* 26: 15-25.
- BOCKEMÜHL, J. 1978. Vom Leben des Komposthaufens. *Philosophisch-Anthroposophischer-Verlag Goetheanum, Dornach*.
- CERNOVA, N. M. 1970. Gesetzmässigkeiten der Verteilung von Mikroarthropoden im Komposthaufen. *Pedobiologie* 10: 365-372.
- CROSSLEY, D. A. Jr. 1977. The roles of terrestrial saprophagous arthropods in forest soils: current status of concepts. 49-56. In: W. J. MATTSON (ed.): The role of arthropods in forest ecosystems. *Springer, New York*.
- DAVIDSON, S. J. 1979. Mesofaunal responses to cattle dung with particular reference to *Collembola*. *Pedobiologia* 19: 402-407.
- EVISON, B. 1981. Vergleichende Untersuchung der Mikroarthropoden in einer Fettwiese und einer *Brachypodium*-Brache am Jura-Nordhang mit besonderer Berücksichtigung der Cryptostigmata (Acarina, Oribatei). *Diss. Univ. Basel*: 1-198.
- GÖTZ, H. 1952. Düngerbewohnende parasitiforme Milben und die Gattung *Macrocheles* LATREILLE 1829. *Diss. Univ. Nürnberg*: 1-129.
- HALE, W. G. 1980. Production and energy flow in two species of *Onychiurus* (Collembola, Insecta Apterygota). *Pedobiologia* 20: 274-287.
- LUXTON, M. 1975. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. II. Biomass, calorimetry, and respirometry. *Pedobiologia* 15: 274-287.
- MEYER, M. 1982. Stickstoffumsatz während der Kompostierung von Rindermist. *Diss. ETH-Zürich, Institut für Lebensmittelwissenschaft*.
- MITCHELL, M. J. 1979. Energetics of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. *Pedobiologia* 19: 89-98.
- PETERSEN, H. 1981. The respiratory metabolism of *Collembola* species from a Danish beech wood. *OIKOS* 37: 273-286.
- ROSER-HOSCH, S., B. STREIT, M. MEYER, und H. STICHER 1982. Besiedlungsdichten von Mikroarthropoden im Verlaufe der Kompostierung von Rindermist. *Schweiz. landw. Forsch.* 21: 49-65.
- SCHENKER, R. und B. STREIT 1980. Saisonale Verteilungsmuster von Mikroarthropoden. *Revue suisse Zool.* 87: 1017-1028.

- STREIT, B. 1977. Morphometric relationships and feeding habits of two species of *Chaetogaster*, *Ch. limnaei* and *Ch. diastrophus* (Oligochaeta). *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 48: 424-437.
- STREIT, B. 1982. Microarthropod population gradients and aggregations in the soil of a mixed temperate deciduous forest. *Revue suisse Zool.* 89: 993-1004.
- STREIT, B. and P. REUTIMANN. 1983. Laboratory studies on feeding ecology of an oribatid mite from an alpine meadow ecosystem of Swiss National Park. [In:] *New Trends in Soil Zoology* (eds.: LEBRUN *et al.*): in press.
- WEBB, N. R. 1975. Respiratory metabolism of *Steganacarus magnus* (Acari). *OIKOS* 26: 43-46.
- WOOD, T. G., and J. H. LAWTON. 1973. Experimental studies on the respiratory rates of mites (Acari) from beech-woodland leaf litter. *Oecologia (Berl.)* 12: 169-191.
- ZINKLER, D. 1966. Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen Bodenkleinarthropoden. *Z. vergl. Physiol.* 52: 99-144.
-

# Untersuchungen zu Voltinismus und Flügelpolymorphismus beim Wasserläufer *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae)

von

R. HAUSER \*

Mit 2 Tabellen und 4 Abbildungen

## ABSTRACT

**Observations on wing-polymorphism and voltinism of the pond-skater *Gerris lacustris*.** — Out of two local populations of the wing-polymorphic species *Gerris lacustris* in the region between Berne and Thun (CH) samples of nymphs of the last (5th) instar were taken in weekly intervals from end of June/beginning of July till end of September. They were kept in basins in the open in order to study certain features of the emerging adults: Voltinism, diapause behaviour and above all, seasonal variations in the proportions of short-winged: long-winged individuals among the newly moulted adults. The following results were obtained:

1) Depending on the weather (both generally and locally) in the early summer, our populations were from practically monovoltine to distinctly bivoltine. Mature reproductive individuals were almost exclusively found among adults emerged before July 15th. They were nearly always short-winged, even in an essentially long-winged population. The reproductive females showed a light colouring of the thoracic sternites, as observed before by ANDERSEN.

2) After July 10th non-reproductive adults emerge with ever increasing frequency. They go ashore after 4—5 weeks for diapause. Before that, a characteristic layer of a granulated appearance has developed on their whole body surface. It is probably a product of dermal secretion. This is an original finding and calls for further investigation.

---

\* Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

3) In the early autumn the frequency of short-winged adults among the newly moulted in the basins increases quickly and continually. This most certainly happens in the natural populations, too. Together with the gradual emigration of the older adults this accounts for the increasing short-wing frequency in the late autumn.

Our results complete and extend those of ANDERSEN (1973) and other, mainly North European authors.

## EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

*Gerris lacustris*, die in Europa häufigste und verbreitetste Wasserläuferart, zeichnet sich durch permanenten Flügelpolymorphismus aus. In wahrscheinlich allen Populationen und in beiden Geschlechtern kommen während der ganzen Aktivitätsperiode nebeneinander langflüglige, mindestens für eine gewisse Zeit flugtüchtige und kurzflüglige, flugunfähige Imagines vor (Abb. 4a,c,g). Obschon bei den Kurzflüglern (SW für short wing) die effektive Flügellänge stark variiert, gibt es kaum Übergangsformen zwischen ihnen und den Langflüglern (LW für long wing), und die Zuordnung der einzelnen Individuen zu einer der beiden Kategorien (Morphen) lässt sich unzweideutig vornehmen. Der Flügelpolymorphismus ist bei Gerriden und andern semiaquatischen und aquatischen Hemipteren schon längst bekannt und wurde in unserem Jahrhundert von R. POISSON (1921, 1924) erstmals intensiver und mit kausalanalytischen Ansätzen untersucht. In jüngerer Zeit ist es vor allem VEPSÄLÄINEN (u.a. 1971, 1978), der die Hypothesenbildung um die Determination der Flügellänge bei Gerriden und die ökologische Bedeutung des Pterygopolymorphismus neu belebt. Es ist in der vorliegenden Arbeit jedoch (noch) nicht beabsichtigt, in die Diskussion um solche Fragen einzugreifen. Wir möchten vielmehr zur genaueren Erfassung und Charakterisierung des Phänomens an sich beitragen und untersuchen, wieweit die an andern, vorwiegend nordeuropäischen Populationen erhobenen Befunde (u.a. ANDERSEN, 1973, VEPSÄLÄINEN 1974, VEPSÄLÄINEN & KRAJEWSKI 1974) auch für unser Land bestätigt und eventuell ergänzt und präzisiert werden können.

Unsere speziellen Problemstellungen ergeben sich aus den in Abb. 1 dargestellten Sachverhalten:

1) Populationen können sich in ihrem Flügelmorphenenverhältnis stark unterscheiden. Dabei handelt es sich, wie aus mehrjährigen Untersuchungen an den Populationen „Uttigen“ (Haldimann, unpubl.) und „Zoologisches Institut“ (Zimmermann & Hauser, in Vorb.) hervorgeht, um über Jahre hinweg bestehen bleibende Unterschiede.

2) Innerhalb der gleichen Population ist das Flügelmorphenenverhältnis im Jahresverlauf charakteristischen, sich prinzipiell alljährlich wiederholenden Schwankungen unterworfen. Zu Saisonbeginn ist der SW-Anteil hoch, fällt dann aber rasch auf einen nur wenig (ZI) oder eindeutig tiefern (U) Frühsommerwert ab. Dieses Niveau wird entweder bis gegen Ende August ohne signifikante Veränderungen beibehalten (Uttigen 1978 und 1979), oder es kann im Juli zu einem vorübergehenden, aber eindeutigen Anstieg der SW-Frequenz kommen (U 1977). Immer jedoch nimmt ab Anfang September der Anteil der SW in den Populationen rasch und kontinuierlich zu. Im Oktober entnommene Stichproben können u.U. vollständig aus SW-Tieren bestehen. Für jeden dieser Befunde finden wir entsprechende Beispiele in der Literatur (u.a. BRINKHURST 1959, ANDERSEN 1973, DARNHOFER-DEMAR 1973, VEPSÄLÄINEN 1974, VEPSÄLÄINEN & KRAJEWSKI 1974).

Für die Frequenzverschiebung im Frühjahr gibt es eine einfache Erklärung. Die SW haben, da sie nicht fliegen können und auf dem Lande „schlecht zu Fuss“ sind, notwendigerweise in unmittelbarer Nähe ihres Geburtsgewässers überwintert, auf das sie sich nach dem Erwachen aus der Diapause sofort wieder begeben. Die LW dagegen verbringen die Diapause wohl meist in einiger Entfernung vom Wasser. Sie können ihren Diapauseort fliegend erst verlassen, wenn die Lufttemperatur es erlaubt (LANDIN &

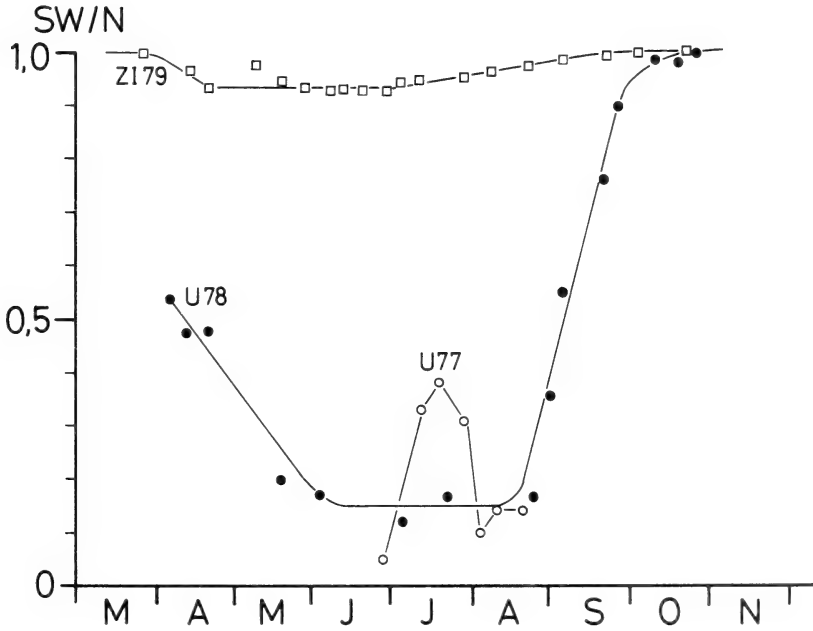


ABB. 1.

Die Kurzflüglerfrequenz (SW/N) im Jahreslauf in den beiden *Gerris lacustris* Populationen Zoologisches Institut Bern 1979 (ZI 79) und Auenwald bei Uttigen 1977 und 1978 (U 77, U 78).

VEPSÄLÄINEN 1977) und neigen zudem dazu, vor dem Aufsuchen des Gewässers, auf dem sie sich dann definitiv niederlassen und fortpflanzen, eine Zeitlang auf Tümpeln, Pfützen und ähnlichen meist temporären Wasseransammlungen herum zu vagabundieren. Sie erscheinen dadurch durchschnittlich später als die SW auf den eigentlichen Wohngewässern der Art, und je nachdem, wieviele den Weg auf ein solches finden, wird der SW-Anteil mehr oder weniger hinuntergedrückt.

Den SW-Zwischengipfel im Juli erklärt ANDERSEN (1973) mit dem Auftreten der ersten Imagines der neuen Generation (Sommergeneration). Diese waren, wenn sie vor der zweiten Juliwoche ihre Imaginalhäutung hinter sich gebracht hatten, in der von ihm untersuchten dänischen Population alle kurzflügelig und die Weibchen fielen zudem durch eine deutlich hellere Pigmentierung der Thoraxsternite auf (vgl. Abb. 4b und d). Im Gegensatz zu den später entstehenden Imagines waren diese Individuen zu unmittel-

barer (im folgenden als subitan bezeichneter) Fortpflanzung und damit zur Begründung einer zweiten Teilgeneration befähigt. DARNHOFER-DEMAR (1973) fand in seiner niederösterreichischen Population weder einen SW-Zwischengipfel noch Anzeichen einer zweiten Generation. Im Aaretal unterhalb Thun (Uttigen) fanden wir im einen Jahr (1977) die von ANDERSEN, in den beiden folgenden Jahren (1978, 1979) die von DARNHOFER-DEMAR beschriebenen Verhältnisse. Dies lehrt uns, dass zu einer sinnvollen Interpretation von Morphenfrequenzkurven Informationen über die Phänologie (Lebenszyklus) und namentlich die Generationenfolge (Voltinismus) erforderlich sind. Nach übereinstimmender Auffassung sterben die Imagines der Elterngeneration im Laufe des Sommers allmählich ab, bis spätestens Mitte August auch die letzten zu dieser Generation gehörenden Tiere verschwunden sind. Die Imagines der Sommergeneration schlüpfen ab Ende Juni/Anfang Juli bis in den Spätherbst hinein. Es scheint einzig davon abzuhängen, wieviele vor einem bestimmten kritischen Datum die Imaginalhäutung schaffen, ob eine zweite (partielle) Generation entsteht und, wenn es eine gibt, wie gross sie ausfällt.

Der herbstliche SW-Anstieg wurde von allen erwähnten Autoren beobachtet aber unterschiedlich erklärt:

BRINKHURST (1959) glaubte, dass er ausschliesslich durch das vorzeitige Ausfliegen der LW zustande komme, die, da sie ja offensichtlich nicht auf andern Gewässern wieder auftauchen, bereits ab August ihre Diapauseorte aufsuchten. Die SW dagegen blieben bis Saisonende auf dem Wasser. Abnahme der Imaginalhäutungen gegen den Herbst zu und Abwanderung der LW nach relativ kurzem Aufenthalt führe schliesslich zu der nahezu alleinigen Anwesenheit von SW-Tieren auf dem Gewässer.

ANDERSEN (1973) bestreitet das sukzessive Abwandern der LW nicht, konnte aber durch periodische Entnahme von Larven des letzten Stadiums (L5), die sich im Labor zu Imagines häuteten, nachweisen, dass die Frequenz der SW-Häutungen ab ca. Mitte August drastisch ansteigt und bereits gegen Ende September nur noch SW neu entstehen. Der in allen Populationen zu beobachtende herbstliche SW-Anstieg hätte somit zwei Ursachen: sukzessive Abwanderung der LW und progressive Zunahme des relativen Anteils von SW-Häutungen im Verlaufe des Herbstes.

Die konkreten Fragestellungen in dieser Arbeit sind nun die folgenden:

- 1) Lässt sich auch in den von uns untersuchten Populationen im Herbst ein Ansteigen der Frequenz von SW-Häutungen nachweisen ?
- 2) Finden wir unter den Tieren der 1. Sommergeneration solche, die zu subitaner Fortpflanzung und damit zur Bildung einer partiellen 2. Nachkommengeneration schreiten ? Sind diese Tiere äusserlich von nicht unmittelbar fortpflanzungsfähigen zu unterscheiden ?
- 3) Verlassen Tiere, die sich im Jahr ihrer Imaginalhäutung nicht mehr fortpflanzen und diapausepflichtig sind, die Wasseroberfläche vorzeitig, d.h. bevor ungünstige Umweltbedingungen dies erfordern ?

Das Vorgehen war ähnlich demjenigen von ANDERSEN (1973), indem Larven des letzten (fünften) Stadiums (L5) den Testpopulationen periodisch entnommen und ihre Weiterentwicklung und ihr Verhalten bis zum Diapauseintritt systematisch und konsequent studiert wurden.

## MATERIAL UND METHODEN

- 1) **Tiermaterial:** Den beiden Testgewässern, einem schattigen Grundwassertümpel im Auenwald von Uttigen (bei Thun) und der gut besonnten Teichanlage im Garten des Zoologischen Instituts der Universität Bern, entnahmen wir vom 2.7., dem Zeitpunkt

ihres ersten Auftretens, bis zum 24.9.1981 in wöchentlichen Zeitabständen Stichproben von Larven des letzten Stadiums ( $N = 30$  bis  $40$ ). Da bei L5 das Geschlecht bereits erkennbar ist, sorgten wir für ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis. Die Tiere wurden in separaten Kunststoffbecken ( $40 \times 30$  cm), die mit einem Gazedeckel versehen waren, an regengeschützter Stelle im Institutsgarten, also weitgehend unter Freilandbedingungen, gehalten. In jedes Becken gaben wir einen Backstein, der den Tieren das Anlandgehen erlaubte und in dessen Löcher sie sich später zum Diapausieren zurückziehen konnten. Als Futter erhielten sie täglich reichlich tiefgefrorene Schmeißfliegen aus eigener Zucht. Das Wasser in den Becken wurde nach Bedarf ergänzt bzw. gewechselt.

**2) Kennzeichnung der Tiere und Protokoll:** Die Imaginalhäutungen wurden täglich registriert. Einen Tag nach der Häutung erhielten die Imagines eine individuelle Nummer (Punktcodes/Seidenfarbe) auf das Pronotum aufgemalt (Abb. 4c, e). Dazu mussten sie kurz mit  $\text{CO}_2$  narkotisiert werden. Bei dieser Gelegenheit wurden auch das Geschlecht und die Flügellänge bestimmt. Die individuelle Kennzeichnung erlaubte es, für jedes der über 800 Tiere ein eigenes Protokoll zu führen, in dem ausser den erwähnten Daten auch Angaben über Pigmentierung, Fortpflanzungsaktivitäten, Zeitpunkt des Verlassens der Wasseroberfläche und damit in Zusammenhang stehende Beobachtungen, Verletzungen und Absterben eingetragen wurden. Dieses Protokoll liegt den hier dargestellten quantitativen Befunden zugrunde.

**3) Verarbeitung bzw. Weiterverwendung des Materials:** Die Imagines aus den beiden Stichprobenpaaren vom 2.7. und vom 9.7. wurden am 16./17.8. getötet und in 70% Alkohol aufbewahrt. Die gleiche Konservierung wurde für alle im Verlaufe des Zuchtversuchs gestorbenen Tiere angewendet. Alle konservierten Tiere untersuchten wir in der Folge aufgrund einer Sektion auf die Entwicklung der Gonaden hin, woraus wir auf Vorhandensein oder Fehlen der Fähigkeit zu unmittelbarer (subitaner) Fortpflanzung schlossen. Die übrigen Imagines, die sich als fast ausnahmslos diapausepflichtig herausstellten, wurden bis zum 20.10. im Freien weitergehalten, was erlaubte, ihr Diapauseverhalten zu studieren. Bis zum genannten Datum hatten sich mit Ausnahme derjenigen in den zuletzt angesetzten Becken praktisch alle Tiere definitiv zur Diapause in die Ziegelsteine zurückgezogen. Sie wurden nun nach Becken gesondert in kleine, gedeckte Tongefässe (Blumentöpfe), die durch Einstellen in Wasser ständig feucht gehalten werden konnten, überführt und im Kühlraum bei  $5^\circ \text{C}$  in Diapause gehalten. Periodische Kontrollen zeigten, dass diese Aufbewahrungsart zur Überwinterung der diapausepflichtigen Tiere geeignet ist. Im Augenblick, da dies geschrieben wird (Anfang März 1982), befinden sie sich noch in den Töpfen und warten auf die Weiterverwendung.

#### 4) Ergänzende Untersuchungen:

a) Eine mit der oben dargestellten nahezu identische Untersuchung wurde an der Population des Zoologischen Instituts schon im Jahre 1978 durchgeführt. Von dieser liegt das ganze Tiermaterial alkoholkonserviert vor. Der Hauptunterschied zur rezenten Untersuchung besteht darin, dass 1978 bereits am 21.6. die erste L5-Stichprobe gesammelt werden konnte. Es wurden bis Ende August in wöchentlichen Zeitabständen Stichproben ( $N = 20$ ) entnommen. Dieses Material wird für die Beurteilung des Voltinismus und der Korrelation zwischen subitaner Fortpflanzungsfähigkeit und heller Pigmentierung der Thoraxunterseite bei Weibchen verwendet.

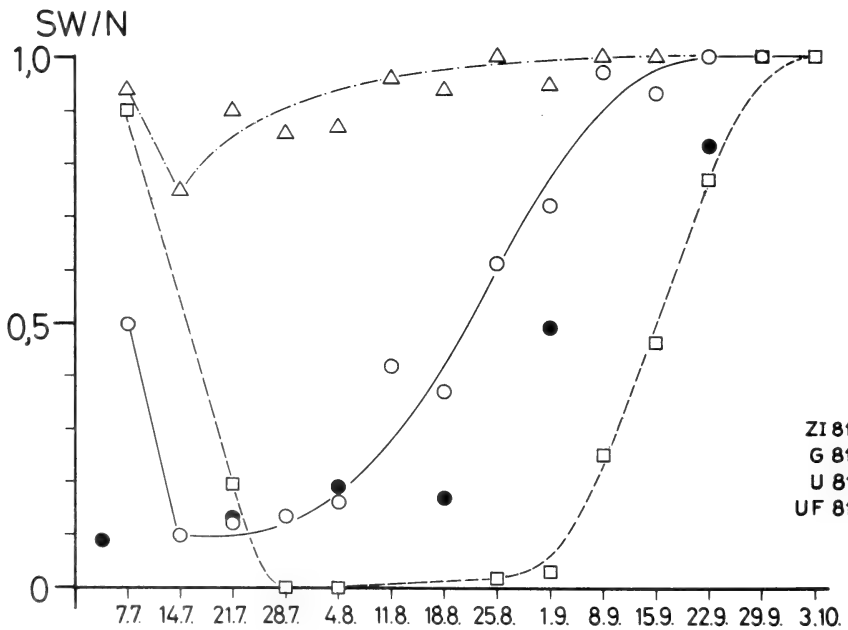
b) Auf einem einige  $\text{m}^2$  grossen Goldfischbecken im Garten des benachbarten Geologischen Instituts, auf dem wir 1980 sämtliche Gerriden abgesammelt hatten, beo-

bachteten wir 1981 die Wiederbesiedlung durch einfliegende Tiere, die natürlich alle LW sein mussten. Die „Gründerpopulation“ bestand ausser aus einigen *Gerris gibbifer* lediglich aus zwei Pärchen von *G. lacustris*. Diese erzeugten immerhin 50 direkte Nachkommen-Imagines und die fünf Subitanweibchen unter diesen noch einmal deren 230. Die tägliche Kontrolle des „Geologen-Teiches“ und die fortlaufende Numerierung und Protokollierung frisch geschlüpfter Imagines macht die Befunde den aus den Beckenzuchten gewonnenen gleichwertig. Sie sind vor allem bei der Beurteilung der Korrelation zwischen Flügelänge und Bereitschaft zu subitaner Fortpflanzung wichtig.

RESULTATE

1. Progressive Zunahme der SW-Häutungen im Verlaufe des Herbstes

Für die beiden L5-Zuchtserien Zoologisches Institut 1981 (ZI 81) und Uttigen (U 81) wurde wochenweise der SW-Anteil der neuentstandenen Imagines (SW/N) berechnet. Das gleiche geschah für den Geologenteich (G 81). Die ermittelten SW-Fre-



|       |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|-------|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| ZI 81 | △ | 18 | 48 | 31 | 37 | 55 | 24 | 31 | 18 | 39 | 21 | 28 | 43 | 21 | 24 |
| G 81  | □ | 10 | —  | 5  | 16 | 17 | —  | —  | 40 | 70 | 36 | 28 | 35 | 13 | 7  |
| U 81  | ○ | 4  | 50 | 42 | 43 | 37 | 26 | 26 | 28 | 29 | 29 | 27 | 26 | 21 | 10 |
| UF81  | ● | 32 | —  | 40 | —  | 31 | —  | 30 | —  | 43 | —  | —  | 45 | —  | —  |

ABB. 2.

Die wöchentlichen SW-Frequenzen bei frisch gehäuteten Imagines der Sommergeneration aus den L5-Beckenzuchten ZI 81 und U 81 und dem „Geologenteich“ (G 81). Zum Vergleich: SW-Frequenzen in der Population Uttigen 1981 (UF 81).



quenzen sind in Abb. 2 graphisch dargestellt, wobei durch die zusammengehörenden Punkte eine von Auge eingezeichnete Kurve gelegt wurde. Das gleiche Graphikum enthält auch Ergebnisse von SW-Frequenzbestimmungen, die in zwei- bis dreiwöchigen Abständen an der Freilandpopulation Uttigen selber durchgeführt wurden (UF 81). Ein Vergleich der Ergebnisse lässt die folgenden Aussagen zu:

a) Die drei Kurven ZI 81, U 81 und G 81 sind eindeutig voneinander verschieden. Sie reflektieren zuerst für einen gewissen Zeitabschnitt die Morphenzusammensetzung der Elternpopulation, indem sie sich auf dem für diese typischen Niveau halten. Für U 81 ist dieser Zusammenhang direkt aus Abb. 2 ersichtlich: der UF-Wert vor dem 7.7. stammt ausschliesslich von Individuen der Elterngeneration.

b) Der in allen 3 Serien höhere SW-Anteil am 7.7. ist gegenüber dem folgenden Wert nicht signifikant verschieden (zu kleine N). Trotzdem darf man bei demjenigen von G 81 sagen, er repräsentiere den „Juli-SW-Zwischengipfel“. Bei diesen Kurzflüglern, von denen 9 von 10 am 2. und 3.7. registriert worden waren, handelte es sich nämlich ausschliesslich um Subitantiere.

c) Wie gross oder wie klein der LW-Anteil während der stabilen Phase auch gewesen sein mag, er nimmt von einem bestimmten Zeitpunkt an ganz plötzlich, rasch und kontinuierlich ab. Schliesslich gibt es praktisch nur noch SW-Häutungen. Bei U 81 setzt dieser Umschwung bereits anfangs August ein, bei G 81 einen vollen Monat später. Auch in der ausgesprochenen „SW-Population“ ZI 81, in der im Juli und August einige LW entstanden, hört deren Produktion ab etwa Anfang September auf.

d) Vergleicht man die SW-Frequenzen der Imagines auf dem Testgewässer selber (UF 81) mit denjenigen, die in den Beckenzuchten während den entsprechenden Wochen ermittelt wurden (U 81), stellt man im Freiland eine ca. zweiwöchige Verzögerung in der Zunahme der Kurzflügler fest. Dies ist nicht erstaunlich, da ja in der Freilandpopulation Imagines verschiedenen Alters sind, also auch solche aus den Perioden der hohen LW-Frequenzen. Die Tatsache aber, dass der SW-Anteil schliesslich bis 100% ansteigen kann, lässt sich nur durch sukzessive Abwanderung der früher geschlüpften Imagines erklären, wobei die Auswanderer nicht ausschliesslich die Langflügler zu sein brauchen.

## 2. Subitane Fortpflanzungsbereitschaft von Imagines der Sommergeneration

In diese Untersuchung wurden die drei L5-Zuchtserien (Becken ZI 78, ZI 81 und U 81) und der Geologenteich (G 81) einbezogen.

### a) *Beobachtung von Kopulationen und des Auftretens von Junglarven*

Beim Vergleich der in Tab. 1 zusammengestellten Resultate fällt auf, dass 1978 die Fortpflanzungsaktivitäten in den Becken ungleich viel grösser waren als 1981. Dabei ist zu beachten, dass 1978 die L5 auf den Institutsteichen um gut zwei Wochen früher erschienen waren als 1981 und mit den Beckenzuchten entsprechend früher begonnen werden konnte. Daher erhielten wir in jenem Jahr die ersten Imagines auch schon Ende Juni/Anfang Juli statt wie 1981 erst ab 6. Juli. Kopulationen und Junglarven wurden in den vier ersten, zwischen dem 21.6. und dem 10.7. angesetzten ZI 78-Becken beobachtet. Demgegenüber gab es nur im ersten der ZI 81-Becken Kopulationen und Nachkommen und bei den U 81-Becken blieb beides aus. Immerhin fanden wir an den Ziegelsteinen des zweiten und des dritten ZI 81-Beckens und der drei ersten U 81-Becken sich nicht entwickelnde Eier angeklebt, was auf ablagereife, aber unbegattete Weibchen schliessen liess.

TABELLE 1.

*Fortpflanzungsaktivität in den L5-Beckenzuchten 1978 und 1981. (In allen hier nicht aufgeführten, später angesetzten Becken wurden weder Kopulationen noch Junglarven beobachtet.)*

| L5-Zuchtserie | Becken angesetzt | Erste Imaginalhäutung | Erste Kopulation beob. | Erste L1 beobachtet |
|---------------|------------------|-----------------------|------------------------|---------------------|
| ZI 78         | 21.6.78          | 28.6.                 | 5.7.                   | 21.7.               |
|               | 28.6.            | 3.7.                  | 10.7.                  | 28.7.               |
|               | 4.7.             | 6.7.                  | 24.7.*                 | 30.7.               |
|               | 10.7.            | 12.7.                 | 21.7.*                 | 31.7.               |
|               | 17.7.            | 19.7.                 | —                      | —                   |
| ZI 81         | 2.7.81           | 6.7.                  | 15.7.                  | 27.7.               |
|               | 9.7.             | 12.7.                 | —                      | —                   |
|               | 16.7.            | 20.7.                 | —                      | —                   |
| U 81          | 2.7.81           | 9.7.                  | —                      | —                   |
|               | 9.7.             | 13.7.                 | —                      | —                   |

\* = früher erfolgte Kopulationen wurden mit Bestimmtheit übersehen.

Im Geologenteich schlüpfen bis zum 3.7.81 zehn Imagines (4 SW-Weibchen, 5 SW-Männchen und 1 LW-Männchen). Weitere neue Imagines traten erst wieder ab dem 17.7. auf. Unter den von da an bis zum Monatsende geschlüpfen Tieren waren 1 SW-Weibchen, 6 LW-Weibchen und 14 LW-Männchen. Anfangs August gab es noch 17 weitere Imaginalhäutungen, alle LW. Alle Tiere wurden vorübergehend in Becken gehalten und auf Kopulationsaktivität und Entwicklung der Pigmentierung der Thoraxsternite hin beobachtet. Nur die 10 SW-Tiere wurden in Kopulation angetroffen, diese aber ohne Ausnahme und mehrmals Als einzige behielten die SW-Weibchen eine helle Thoraxunterseite. Sie legten in der Folge befruchtete Eier, aus denen zahlreiche Larven schlüpfen.

#### b) *Analyse der Gonadenreife aufgrund von Sektionen*

In Tabelle 2 sind die Sektionsbefunde von allen bis zum 31.7. entstandenen entweder absichtlich getöteten oder abgestorbenen Individuen zusammengestellt. Letztere wurden nur berücksichtigt, wenn der akzidentelle Tod nicht vor 10 Tagen nach der Imaginalhäutung eingetreten war. Sowohl bei den Weibchen wie bei den Männchen ergab die Sektion ganz eindeutige Befunde. Die Weibchen besaßen entweder mehrere bis viele grosse Eier von Ablagegrösse (ca. 1 mm lang) oder dann lediglich lange fädige Ovarialschläuche mit kleinen, unreifen Oocyten (Abb. 3a, b). Bei allen Männchen waren die 2 paarigen Hoden von gleicher Länge (ca. 2 mm lang), aber es gab klare Unterschiede in der Differenzierung der Ausführgänge. Diese waren entweder sehr gross und besaßen gleichzeitig stark hervortretende Samenblasen oder aber rudimentär mit kaum abgesetzten Samenblasen (Abb. 3c, d).

TABELLE 2.

Die Anteile von subitan fortpflanzungsfähigen (+) und diapausepflichtigen(-) Imagines der Sommergeneration

| Zeitraum der Imaginal-Häutungen |             | ZI 81 |    |    | 81 |    |    | U 81 |   |    |
|---------------------------------|-------------|-------|----|----|----|----|----|------|---|----|
|                                 |             | N     | +  | -  | N  | +  | -  | N    | + | -  |
| ♀                               | 28.6.-10.7. | 28    | 28 | 0  | 4  | 4  | 0  | 0    | 0 | 0  |
|                                 | 11.7.-31.7. | 35    | 7  | 28 | 52 | 11 | 41 | 55   | 5 | 50 |
|                                 | Σ ♀♀        | 63    | 35 | 28 | 56 | 15 | 41 | 55   | 5 | 50 |
| ♂                               | 28.6.-10.7. | 12    | 12 | 0  | 8  | 2  | 6  | 1    | 0 | 1  |
|                                 | 11.7.-31.7. | 32    | 3  | 29 | 54 | 0  | 54 | 50   | 0 | 50 |
|                                 | Σ ♂♂        | 44    | 15 | 29 | 62 | 2  | 60 | 51   | 0 | 51 |

|   |    |      |      |    |      |      |    |      |      |
|---|----|------|------|----|------|------|----|------|------|
| ♀ | 63 | 0.56 | 0.44 | 56 | 0.27 | 0.73 | 55 | 0.09 | 0.91 |
| ♂ | 44 | 0.34 | 0.66 | 62 | 0.03 | 0.97 | 51 | 0.00 | 1.00 |

+ : mit reifen Eiern (Länge ca. 1 mm) Abb. 3b  
mit differenzierten Geschlechtsgängen. Abb. 3d  
- : mit Ovarialschläuchen mit unreifen Oocyten. Abb. 3a  
mit rudimentären Geschlechtsgängen. Abb. 3c

Nach dem 31.7. entstanden ausschliesslich diapausepflichtige Tiere.

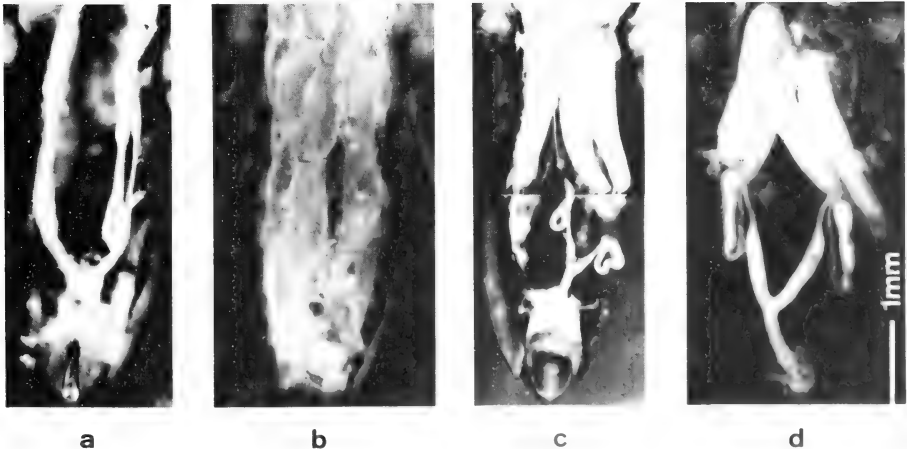


ABB. 3.

Entwicklungszustand der Gonaden

- a: nichtreproduktives, unreifes Weibchen  
b: subitan fortpflanzungsfähiges Weibchen mit reifen Eiern  
c: Männchen mit rudimentären Ausführgängen  
d: geschlechtsreifes Männchen mit differenzierten Ausführgängen

Alle Männchen, die wir in Kopula gefunden hatten, besaßen entwickelte Ausführgänge. Reife Eier bei den Weibchen und entwickelte Ausführgänge bei den Männchen nahmen wir als Indiz für subitane Fortpflanzungsbereitschaft.

Aus Tabelle 2 geht hervor, dass sämtliche vor dem 10.7. entstandenen Weibchen reife Eier trugen und somit unmittelbar fortpflanzungsfähig waren. Nach dem 10.7. erschienen zwar auch noch einige Subitanweibchen, aber vor allem und in zunehmender Frequenz nun diapausepflichtige Tiere. Das letzte fortpflanzungsfähige Weibchen war 1978 am 28.7. und 1981 am 29.7. festgestellt worden. Nach Ende Juli wurde unter den neuen Imagines nie mehr ein fortpflanzungsfähiges Tier, weder Weibchen noch Männchen, gefunden. Die Frequenz reifer Männchen ist deutlich kleiner als die reifer Weibchen. Es entstehen schon vor dem 10.7. diapausepflichtige und nach diesem Datum praktisch keine fortpflanzungsfähigen Tiere mehr. Der Umstand, dass in den Beckenzuchten 1981 nur im ersten ZI-Becken Nachkommen gebildet wurden und in den zwei weiteren ZI- und den drei ersten U-Becken trotz Anwesenheit von je 1-3 Subitanweibchen nicht, ist einzig auf das Fehlen begattungsbereiter Männchen zurückzuführen.

c) *Korrelation von subitaner Fortpflanzungsbereitschaft mit Kurzflügligkeit*

Die ZI-Population, in der die Kurzflügligkeit während des ganzen Jahres über 90% bleibt, ist zur Beurteilung des Bestehens einer solchen Korrelation wenig geeignet, die G 81-Population dagegen ist es in hohem Masse. Alle Tiere waren Nachkommen von 2 LW-Elternpaaren und hielten mit Ausnahme der erwähnten 10 frühen SW-Imagines bis spät in den Herbst hinein an der Langflügligkeit fest. Sämtliche SW aber kein einziges LW-Tier waren subitan. Die Beziehung Kurzflügligkeit — unmittelbare Fortpflanzungsfähigkeit ist eindeutig und absolut. Unter den 5 Weibchen aus U 81, bei denen reife Eier gefunden wurden, und die alle nach dem 10.7. entstanden waren, befanden sich 3 LW. Die Korrelation scheint zu bestehen, aber nur bei den früh geschlüpften Imagines eine absolute zu sein.

d) *Korrelation von subitaner Fortpflanzungsbereitschaft mit heller Pigmentierung der Thoraxsternite bei Weibchen*

Sämtliche Subitanweibchen aller Serien inklusive der 3 LW besaßen das Merkmal „unvollständig pigmentierte Thoraxunterseite“ (Abb. 4d).

In ZI 78 wurden Ende Juni indessen vereinzelt auch unvollkommen pigmentierte Weibchen gefunden, die sich nicht fortpflanzten und in Diapause gingen (Abb. 4h). Doch das sind seltene Ausnahmen, und das Merkmal Hellbrüstigkeit ist ein gutes Indiz für das Erkennen reifer Weibchen der Sommergeneration. Leider ist es für Männchen nicht anwendbar, da diese immer über die ganze Ventralseite dunkel gefärbt sind.

ABB. 4.

Dorsal- und Ventralansichten von Individuen von *G. lacustris*  
aus verschiedenen Phasen des Populationszyklus

- a, b: normales, diapausepflichtiges LW-Weibchen mit dunkler Pigmentierung der Thoraxsternite  
c, d: kurzflügliges, reproduktives Weibchen der Sommergeneration mit aufgehellter Färbung der Thoraxsternite (Weibchen Nr. 71 aus ZI 78)  
e, f: Diapausebelag bei Tier Nr. 25 aus U 81/6. Imaginalhäutung 16.8.81 Photo: 5.3.82  
g: Weibchen Nr. 16 aus U 81/6 in typischer Diapausestellung  
h: nichtreproduktives Weibchen (Nr. 104 aus ZI 78) vom 12.7.78 mit unvollständiger Thoraxpigmentierung und Diapausezeichen



**a**



**c**



**e**



**g**



**b**



**d**



**f**



**h**

### 3. Diapauseeintritt und Anzeichen für Diapausepflichtigkeit

Anfangs der zweiten Woche nach derjenigen, während der in einem Becken die letzte Imaginalhäutung erfolgt war und von da an wöchentlich, wurde am Montag oder Dienstag registriert, welche Tiere sich auf dem freien Wasser befanden. Aus den erstellten Protokollen konnte der Rückgang der aktiven Population bzw. das Verschwinden von Tieren in die Löcher des Backsteins ermittelt werden. Individuen, die, wenn sie einmal verschwunden waren, bis zum 20.10. nie mehr in Erscheinung traten, aber zu diesem Zeitpunkt noch lebten, wurden als sich in Diapause befindend betrachtet. Die Protokolle sind zwar noch nicht vollständig analysiert, aber verbindliche Aussagen sind trotzdem schon möglich.

Zwei bis drei Wochen nach der Imaginalhäutung findet man jeweils noch ca. 50 bis 75% der Tiere auf dem Wasser. In der kommenden Woche sind es in der Regel deutlich weniger, doch tauchen unter diesen auch wieder Individuen auf, die in der Vorwoche gefehlt haben. In der fünften Woche nach Imaginalhäutung sind es bereits weniger als 25%, die noch aktiv sind, und in der Woche darauf haben sich praktisch alle in den Stein zurückgezogen. Diese Rückzüge erweisen sich in der Folge als definitiv. Wer aber hatnäckig auf dem Wasser zurückbleibt, sind neben ein paar Nachzügler unter den Diapausepflichtigen immer die Subantiere. Diese gehen nie in Diapause, sondern sterben vor Wintereintritt nach einer Lebensdauer von einem bis zu drei Monaten ab.

Aus den Protokollen ergeben sich keinerlei Hinweise dafür, dass die LW das Wasser früher verlassen als die SW. Weil die Becken gedeckt waren, konnten die LW allerdings nicht wegfiegen und verkrochen sich ebenfalls im Ziegelstein. Diese Befunde bringen die eindeutige Bestätigung, dass die Imagines der Sommergeneration nach einem Aufenthalt von vier bis fünf Wochen unbeeinflusst von den gerade herrschenden klimatischen und nutritiven Bedingungen in Diapause gehen, und zwar sowohl LW wie SW. Diapausierende Tiere nehmen immer, auch im Freien, eine ganz charakteristische Haltung ein (Abb. 4g), die wir als Diapausestellung bezeichnen. Bei den wöchentlichen Kontrollen der Tiere unter der binokularen Lupe fiel uns auf, dass sich bei sämtlichen nicht-subitanen Imagines über die ganze Körperoberfläche hinweg und auch auf den Flügeladern allmählich ein feinkörniger Belag wie ein Hautausschlag entwickelte. Die ersten Anzeichen liessen sich schon ca. 10 Tage nach Imaginalhäutung erkennen, und vor dem Abgang in die Diapause waren die Tiere zum Teil völlig von dieser körnigen Substanz bedeckt (Abb. 4e-h). Der Belag bleibt während der ganzen Diapause erhalten und wird nach deren Beendigung durch aktives Putzen entfernt. Wir fanden ihn auch bei Freilandtieren und Vertretern anderer Gerrisarten (z.B. *G. costae* und *G. paludum*). Tiere mit subitaner Fortpflanzung zeigen die Erscheinung nie. Unseres Wissens wurde sie bis heute noch nie beschrieben, möglicherweise beobachtet, aber als Verschmutzung abgetan. Wir sind der Meinung, dass es sich um ein aus cuticulären Poren austretendes Sekret handelt, das möglicherweise im Hinblick auf die Diapause gebildet wird und sprechen daher von einem Diapausesekret, einem Diapausebelag oder auch von Diapausezeichen. Kein einziges der subitan sich fortpflanzenden Tiere entwickelte jemals einen Diapausebelag, wohl aber alle Weibchen mit unvollständig pigmentierter Thoraxunterseite, deren Eier nicht reiften und die sich dadurch als diapausepflichtig zu erkennen gaben (Abb. 4h).

## DISKUSSION

Der methodische Kunstgriff, die unmittelbaren Ursachen des in Freilandpopulationen zu beobachtenden herbstlichen Anstiegs der SW-Häufigkeit an periodisch entnommenen Stichproben von Larven des letzten Stadiums zu analysieren, wurde schon von ANDERSEN (1973) angewendet. Es liegt bei diesem Vorgehen die Annahme zugrunde, dass die Flügellänge bei den Individuen dieses Stadiums bereits festgelegt (determiniert) sei und sich daran durch die Laborhaltung während der kurzen Zeit bis zur Imaginalhäutung nichts mehr ändere. Die an den Stichproben in einem bestimmten Zeitintervall ermittelten Frequenzen von SW-Häutungen gäben die Verhältnisse in der Herkunftspopulation wieder. Wir haben die Strategie der L5-Weiterzuchten übernommen, ausgebaut und konsequent realisiert. Durch die Haltung der Tiere im Freien sind wir auch dem allfälligen Einwand begegnet, die Laborbedingungen könnten eventuell doch noch den Determinationszustand beeinflussen. Die Numerierung der Imagines und die Verlängerung des Beobachtungsintervalls bis zum Wintereintritt ermöglichten es, direkte und individuenspezifische Informationen und Daten zu Fortpflanzungsaktivität und Diapauseverhalten der Sommergeneration zu gewinnen.

Unsere Befunde decken sich zum Teil bis in die Details mit den von ANDERSEN gemachten Beobachtungen und bestätigen auch viele, die von ihm aufgrund von Indizien gezogenen Schlussfolgerungen. So finden wir z.B. hinsichtlich des Zeitpunktes, zu dem bei den neugehäuteten Imagines der Umschwung von subitanem Fortpflanzungsvermögen zu Diapausepflichtigkeit eintritt, volle Übereinstimmung und können die Korrelation zwischen der auffällig helleren Pigmentierung der Thoraxunterseite und der Reproduktionsfähigkeit bei den frühen Weibchen der Sommergeneration durch direkte Beobachtung ihrer Fortpflanzungsaktivität untermauern. Die zeitliche Übereinstimmung der Vorgänge in Wasserläuferpopulationen über 8 Breitengrade und 1000 km Entfernung hinweg wirft die Frage nach dem Synchronisator auf. Es liegt nahe, diesen mit VEPSÄLÄINEN (1978 u.a.) im am 21.6. eintretenden Wechsel von zunehmenden zu abnehmenden Taglängen zu sehen. Nach diesem Autor ist das vierte Larvenstadium das kritische. Larven die dieses Stadium vor dem Sommersolstitium durchlaufen, entwickeln sich zu unmittelbar fortpflanzungsbereiten Individuen, alle andern werden diapausepflichtig. Die Beobachtungen, dass die überwiegende Zahl von fortpflanzungsfähigen Imagines vor dem 10.7. entsteht und das 5. Larvenstadium (bei 20° C) ca. zwei Wochen dauert (Grossen, pers. Mitteilung) stützen diese Auffassung. Sie bringt auch eine plausible Erklärung für unsere Feststellung, dass am gleichen Standort die Gerridenpopulation im einen Jahr praktisch monovoltin in einem andern deutlich partiell bivoltin sein kann und dass im selben Jahr innerhalb eines verhältnismässig engen Gebiets im Ausprägungsgrad des Bivoltinismus zwischen Populationen verschiedener Standorte klare Unterschiede festgestellt werden können. So ist der Unterschied im Voltinismus zwischen der von DARNHOFER-DEMAR (1973) im Jahre 1964 untersuchten niederösterreichischen und der von ANDERSEN (1973) 1969 bearbeiteten ostdänischen Population von *Gerris lacustris* wahrscheinlich gar kein prinzipieller; der eine Autor kann einfach einen guten, der andere dagegen einen schlechten Jahrgang angetroffen haben. Im übrigen geht aus den von DARNHOFER-DEMAR vorgelegten Angaben über das zeitliche Auftreten der ersten Imagines und das Vorkommen jüngster Larvenstadien bis weit in den Oktober hinein hervor, dass einige reproduktive Tiere zwar vorhanden aber übersehen worden waren.

Die herbstliche Zunahme der SW-Häufigkeit in Freilandpopulationen ist auf eine Kombination synergistisch wirkender Vorgänge zurückzuführen: Zunahme der SW-Häutungsfrequenz und Abwanderung der Imagines der Sommergeneration nach einer

Aufenthaltsdauer von 4-5 Wochen. Die Annahme, dass nur die LW vorzeitig abwandern, ist für die Erklärung des Phänomens nicht notwendig und, wie unsere Beobachtungen gezeigt haben, auch nicht zutreffend.

Der von uns entdeckte und so benannte „Diapausebelag“ verlangt natürlich nach weiteren Untersuchungen hinsichtlich seiner Genese, chemischen Zusammensetzung und vor allem funktionellen Bedeutung. Es ist naheliegend zu spekulieren, es könnte sich um eine Anpassung zum Überleben der Diapause an feucht-kalten Ueberwinterungs-orten handeln, mit einer Wirkung als äusserer Gefrierschutz oder als Bakteriostatikum bzw. Fungizid.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Zwei Lokalpopulationen der flügelpolymorphen Wasserläuferart *Gerris lacustris* aus der Region Bern-Thun (CH) entnahmen wir von Ende Juni/Anfang Juli bis Ende September in wöchentlichen Intervallen Stichproben von Larven des letzten (5.) Stadiums. Diese züchteten wir in Becken im Freien weiter und studierten bei den aus ihnen hervorgegangenen Imagines Voltinismus, Diapauseverhalten und vor allem die jahreszeitlichen Veränderungen im Verhältnis von lang- und kurzflügligen Individuen unter den frisch gehäuteten Imagines. Wir kamen zu folgenden Ergebnissen:

1) Je nach lokalklimatischen Bedingungen und Grosswetterlage im Frühsommer sind unsere Populationen monovoltin bis partiell bivoltin. Sofort reproduktionsfähige Individuen findet man praktisch nur unter den bis Mitte Juli geschlüpften Imagines. Diese sind fast immer kurzflüglig, auch in sonst vorwiegend langflügligen Populationen. Die Weibchen fallen durch hellere Färbung der Thoraxsternite auf.

2) Nach dem 10.7. entstehen in rasch zunehmender Frequenz nichtfortpflanzungsfähige Tiere, die nach 4-5 Wochen an Land in Diapause gehen. Vorgängig bildet sich auf der ganzen Körperoberfläche ein charakteristischer, körniger Belag, der vermutlich sekretorischer Natur ist. Dieser Befund ist neu und bedarf weiterer Untersuchungen.

3) Im frühen Herbst nimmt in den Becken die Frequenz der Kurzflüglerhäutungen rasch und kontinuierlich zu. Dies führt zusammen mit der sukzessiven Abwanderung der älteren Imagines zu den in allen Freilandpopulationen beobachteten hohen Kurzflüglerfrequenzen im Spätherbst.

Unsere Befunde ergänzen und erweitern diejenigen von ANDERSEN (1973) und anderen, vorwiegend nordeuropäischen Autoren, mit denen sie im übrigen in vielen Details übereinstimmen.

#### LITERATUR

- ANDERSEN, N. M. 1973. Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters (Hem. Gerridae). *Ent. scand.* 4: 1-20.
- BRINKHURST, R. O. 1959. Alary polymorphism in the Gerroidea. *J. Animal Ecol.* 28: 211-230.
- DARNHOFFER-DEMAR, B. 1965. Zur Biologie des gemeinen Wasserläufers *Gerris lacustris*. *Diss. Wien.*
- LANDIN, J. and K. VEPSAELAEINEN, 1977. Spring dispersal flights of pondskaters *Gerris* ssp. *Oikos* 29: 156-160.
- POISSON, R. 1921. Brachyptérisme et aptérisme dans le genre *Gerris*. *C. r. hébd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 173: 947-950.
- 1924. Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Bull. biol. Fr. Belg.* 53: 51-306.



- VEPSAELAEINEN, K. 1971. The role of gradually changing daylength in the determination of wing-length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* population. *Ann. Acad. Sci. fenn.* 183: 1-25.
- 1974a. The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. species. *Acta Zool. fenn.* 141: 1-73.
- 1978. Wing Dimorphism and Diapause in *Gerris*: Determination and Adaptive Significance. In: Evolution of Insect Migration and Diapause (H. Dingle ed.), *Springer New York, Heidelberg, Berlin*, pp. 218-253.
- VEPSAELAEINEN, K. and S. KRAJEWSKI. 1974. The life cycle and alary dimorphism of *Gerris lacustris* L. in Poland. *Notul. ent.* 54: 85-89.
-



# Populationsbiologische Untersuchungen zur Art *Entomobrya nivalis* (Collembola)

von

H. von ALLMEN \* und J. ZETTEL \*

Mit 4 Abbildungen

## ABSTRACT

**Contribution to the population-biology of *Entomobrya nivalis* (Collembola).** — To characterize the size of a collembole the length of the fourth antennal segment (= A4) is introduced. The relation A4: body-length can be expressed as  $y = 0.273 x^{0.967}$ ,  $y$  being the A4-length and  $x$  the body-length.

The size structure of a field population of *E. nivalis* in different microhabitats was determined from September 1980 until November 1981. There is one annual generation produced, hatching in July in the litter layer, growing until autumn and hibernating as subadults; only a few animals hibernate as adults. From our results and the data of other authors we conclude, that two different types of migration can be observed in a population of *E. nivalis*: 1. Adult females inhabiting the tree strata throughout the year descend to the ground for oviposition. After 1 to 2 moults juveniles of the new generation climb up into the tree zone. We suppose that humidity is responsible for this behaviour. 2. At the beginning of winter the main part of the population leaves its summer habitat and retires for hibernation under the bark of the spruce trees of the research plot.

## EINLEITUNG

Die bisher nachgewiesenen Lebensräume der Collembolenart *Entomobrya nivalis* sind sehr vielfältig (AGRELL 1934, AGRELL 1941, BÖDVARSSON 1973, DUNGER 1964, FJELLBERG 1976, GISIN 1947, HÖREGOTT 1960, PRAT & MASSOUD 1980, SCHALLER 1951, SOUTH 1961, u.a.m.). Sie wird allgemein als trockenheitstolerante Art bezeichnet und kommt von der Streuschicht bis in die Baumkronen vor. Ihre geografische Verbreitung

\* Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz

Poster vorgelegt an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

haben AGRELL (1941) und SOUTH (1961) beschrieben, SCHALLER (1951) bezeichnet sie als einen Kosmopoliten.

Die meisten bisherigen Arbeiten tangieren *E. nivalis* jeweils im Rahmen grösserer faunistischer Untersuchungen. Demgegenüber liegen wenige Ergebnisse auf der Ebene einer gesamten Population vor. AGRELL (1941) hat einige Betrachtungen zu den ökologischen Ansprüchen dieser Art angestellt, die einzige synoptische Darstellung einer Population stammt von Schiermonnikoog/NL (JOSSE 1969).

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es, einerseits die kleinräumige Verteilung von *E. nivalis* im untersuchten Gebiet festzustellen, andererseits populationsbiologische Erkenntnisse im Jahresverlauf zu gewinnen. Sie stellt einen Teil eines umfassenden Forschungsprogrammes über Biologie und Ökophysiologie einiger Collembolenarten im subalpinen Fichtenwald dar.

## MATERIAL UND METHODE

Die Untersuchung erfolgte in einem subalpinen Fichtenwald (*Piceetum subalpinum*) im Gurnigelgebiet, 15 km westlich von Thun/BE, in einer Höhe von 1580 m.ü.M. und erstreckte sich über die Jahre 1980-1981. Die Fichten sind dicht mit verschiedenen Flechten bewachsen, die häufigsten Arten gehören in die Familie der Parmeliaceae

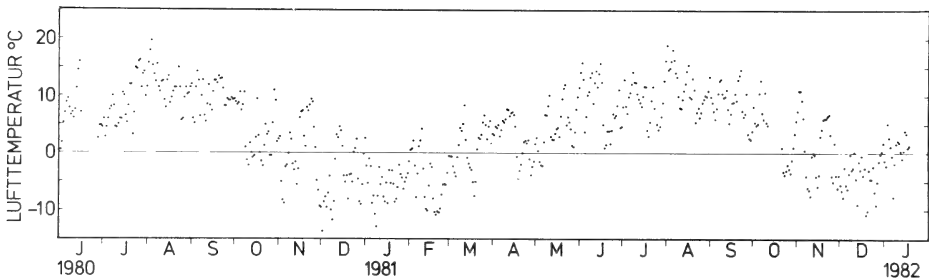


ABB. 1.

Jahresverlauf der mittleren Tagestemperaturen innerhalb der Untersuchungsfläche, 2 m über Boden gemessen.

Daily means of the air temperatures, measured 2 m above ground.

(*Platisma glauca*, *Hypogymnia physodes*, *Pseudevernia furfuracea*). Der Untergrund ist teilweise mit Moosen und — während der Vegetationszeit — mit Farnen bedeckt, an vielen Stellen kommt jedoch die blosse Nadelstreu zum Vorschein.

Das Klima im Gurnigelgebiet wird durch die Höhe über Meer und die voralpine Lage bestimmt. Die Untersuchungsfläche liegt in der Hangnebelzone mit 20-40 Nebeltagen pro Winterhalbjahr (WANNER 1978), die jährliche Niederschlagsmenge beträgt ca. 1300 bis 1500 mm. Die mittleren Tagestemperaturen (Fig. 1) schwanken sehr stark, in den Wintermonaten werden sehr tiefe Werte erreicht (minimaler Tagesmittelwert am 1.12.80:  $-13.7^{\circ}\text{C}$ ). Von November bis April liegt eine kompakte Schneedecke, die im Januar/Februar eine Mächtigkeit von 1.80 m erreichen kann.

Eine Voruntersuchung hat gezeigt, dass *E. nivalis* in der Moosschicht fehlt, jedoch in der Streu und den Flechten bis in die Wipfelregion verbreitet ist.

Aus vier verschiedenen Stufen (1. Streu, 2. abgefallene Flechten, 3. Flechten an Fichtenästen in Höhen zwischen 1.5-2 m, 4. in Höhen von 3-4.5 m) wurden monatlich je drei Mischproben von ca. 1.5 l Volumen entnommen. Die Auswahl erfolgte zufällig, jedoch immer auf derselben Fläche (ca. 1 ha). Zur Extraktion der darin vorhandenen Arthropoden wurden modifizierte Berlese-Tullgren-Trichter verwendet; die Proben wurden 7 Tage in den Trichtern belassen und die auswandernden Tiere in Isopropanol aufgefangen. Die Körperlänge und die Länge des vierten Antennengliedes aller *E. nivalis* wurden bei 50-facher Vergrößerung ausgemessen. Zur Ermittlung der Grössenverteilung wurden die Tiere der drei Mischproben pro Substrat zusammengefasst und in acht Grössenklassen eingeteilt.

## RESULTATE

### 1. Biometrische Untersuchungen

Ein gebräuchliches Mass für die Charakterisierung der Grösse der Collembolen ist die Körperlänge (AGRELL 1941, AGRELL 1948, JOOSSE 1969, JOOSSE & VELTKAMP 1970). Diese kann jedoch, je nach Streckungszustand der Tiere, innerhalb gewisser Grenzen variieren. Zudem ist die Körperlänge oft nicht leicht messbar, da sich die Tiere bei der

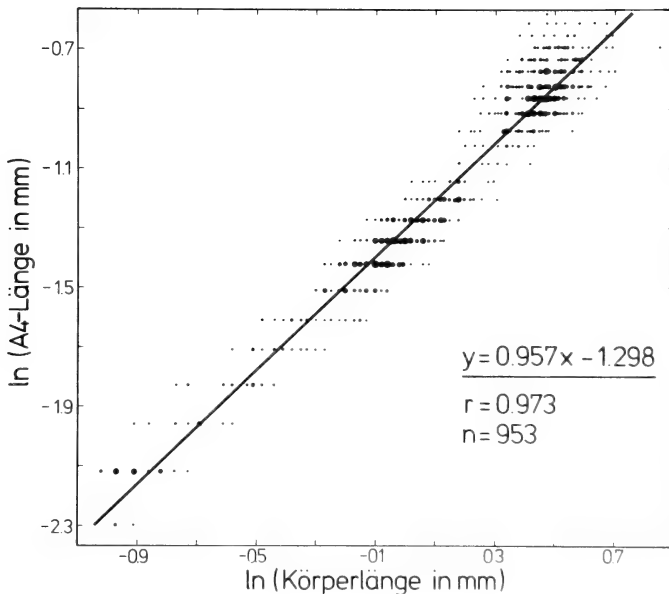


ABB. 2.

Beziehung zwischen der Körperlänge und der Länge des vierten Antennengliedes (A4) bei *Entomobrya nivalis*, doppelt logarithmische Darstellung.

Relation between body-length and length of the fourth antennal segment (A4) of *Entomobrya nivalis*.

Fixierung unterschiedlich stark krümmen. Als Alternative führten wir die Länge des vierten Antennengliedes (= A4) ein. Es ist bekannt, dass gerade Entomobryidae dieses leicht verlieren und es anschliessend im Laufe weiterer Häutungen wieder regenerieren (HANDSCHIN 1926), was zu falschen Messungen führen könnte. Mit einiger Übung können hingegen derart regenerierende Antennen leicht von normalen unterschieden werden.

Eine Veränderung der A4-Länge durch die Fixierung kann ausgeschlossen werden, in unserem Material weicht die gefundene Korrelation nicht signifikant von der Geraden  $y = x$  ab (Varianzanalyse, RIEDWYL 1980):

$$y = 0.9948x + 0.0007 \quad (n = 94, r = 0.9943)$$

mit  $y$ : A4-Länge des fixierten Tieres und

$x$ : A4-Länge des lebenden Tieres.

Die Korrelation zwischen A4-Länge und Körperlänge (Abb. 2) zeigt, dass das relative Wachstum des Antennengliedes mit der Funktion  $y = kx^a$  ( $y$ : A4-Länge,  $x$ : Körperlänge,  $k$ :Konstante) beschrieben werden kann, was bereits von AGRELL (1948) vorgeschlagen wurde. Aufgrund unseres Materials ergab sich die Beziehung  $y = 0.273x^{0.987}$ .

## 2. Populationsstruktur

Die prozentuale Grössenverteilung während der untersuchten Periode ist in Abb. 3 und Abb. 4 dargestellt. Ein Vergleich der absoluten Populationsdichten ist nicht möglich, da die jeweils untersuchte Substratmenge nicht konstant gehalten werden konnte und die verschiedenen Substrate (Flechten, Streu) nicht direkt quantitativ vergleichbar sind. Die Populationsstruktur liefert folgende Resultate:

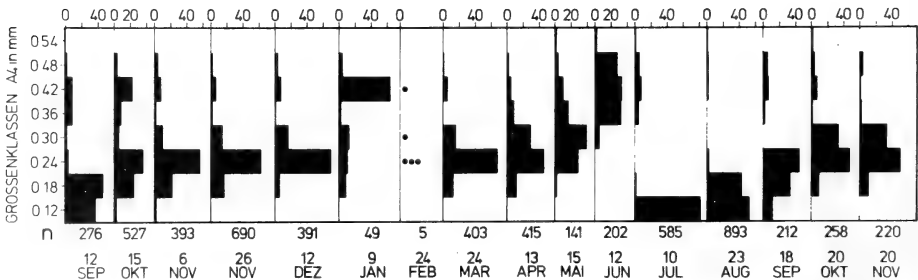


ABB. 3.

Prozentuale Grössenverteilung von *Entomobrya nivalis* in der untersuchten Population.  
(●: Einzeltier).

Size structure (expressed as percentage) of *Entomobrya nivalis* in the investigated population.  
(●: single specimen).

*E. nivalis* kommt in den untersuchten Substraten des Gurnigelgebietes das ganze Jahr über vor, wobei die Art zum grössten Teil im subadulten Stadium und zu einem geringen Teil als adulte Tiere überwintert. Zwischen April und Juni ist eine ausgeprägte Wachstumsphase der subadulten, von Juli bis Oktober der juvenilen Tiere festzustellen.

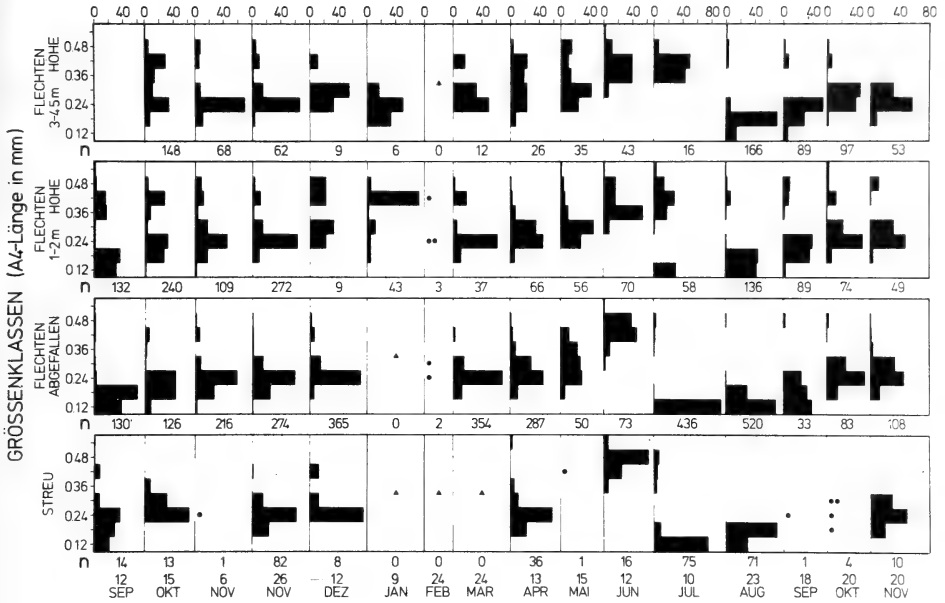


ABB. 4.

Prozentuale Grössenverteilung von *Entomobrya nivalis*, aufgetrennt nach den vier untersuchten Mikrohabitaten. (Am 12.9.80 wurden Flechten in 3-4.5 m Höhe nicht untersucht).

● : Einzeltier, ▲ : keine Tiere gefunden.

Size structure of *Entomobrya nivalis* in four microhabitats, from bottom to top: litter layer; lichens on ground, fallen from branches; lichens on branches, altitude 1.5-2 m; lichens on branches, altitude 3-4.5 m. (● : single specimen, ▲ : no animals found).

Im Winter findet kein Wachstum statt. Ende Juni werden die Eier abgelegt, Mitte Juli erscheinen Tiere des ersten Stadiums. Am Boden treten frisch geschlüpfte Tiere in wesentlich grösserer Zahl auf als in der unteren Baumschicht. Der Anteil an Jungtieren nimmt dort erst ab August zu, nachdem sie das zweite oder dritte Juvenilstadium erreicht haben. Der Anteil der adulten Tiere in der Streu und in abgefallenen Flechten ist im Vergleich zu demjenigen in der Baumschicht allgemein gering; der Juni stellt diesbezüglich eine Ausnahme dar, woraus gefolgert werden kann, dass sich die Weibchen in diesem Zeitpunkt zur Eiablage in die Streuschicht begeben. Im Januar und Februar werden nur noch vereinzelte Tiere gefunden, in der Streu fehlen sie vollständig. Weitere Untersuchungen haben gezeigt, dass sie während dieser Zeit in Rindenritzen der Fichtenstämmen Zuflucht suchen und daher in den übrigen Substraten kaum mehr anzutreffen sind. Dabei muss vermutet werden, dass kleinere Tiere eher die Tendenz haben sich zu verkriechen als grosse; nur so kann erklärt werden, dass der Anteil an adulten ausserhalb der Rinden im Januar unverhältnismässig hoch ist.

## DISKUSSION

## 1. Biometrische Untersuchungen

Als Charakteristikum für die Grösse der Collembolen scheint uns die Länge des vierten Antennengliedes zweckmässiger als üblicherweise verwendete Parameter, da sie sowohl bei lebenden als auch bei fixierten Tieren vergleichend herangezogen werden kann, wie dies aus der ermittelten Korrelation hervorgeht. Zudem ziehen wir dieses Mass der Körperlänge vor, da diese innerhalb eines weiten Bereiches unkontrollierbar variabel ist, je nach herrschender Feuchtigkeit, Ernährungs- und physiologischem Zustand des Tieres oder Art der Fixierung (CHRISTIANSEN 1958, SOUTH 1961).

AGRELL (1948) hat für das vierte Antennenglied von *E. nivalis*, im Vergleich zur Körperlänge, ein isogonisches Wachstum nachgewiesen ( $a = 1$ ). Der Unterschied zu unserem Wert ( $a = 0.957$ ), der sich signifikant von 1 unterscheidet (Varianzanalyse, RIEDWYL 1980), mag darin liegen, dass im vorliegenden Fall Werte über den ganzen Grössenbereich in die Berechnung einbezogen wurden, AGRELL die Korrelation aber nur aufgrund der Masse von 10 adulten und 10 Tieren des ersten Stadiums bestimmt hat. Dass die Werte nicht regelmässig, sondern in Form einer leichten S-Kurve um die Regressionsgerade verteilt sind (Abb. 2), hat AGRELL bei seinen Resultaten ebenfalls beobachten können. Aufgrund dieser Tatsache beurteilt er eine derartige Berechnung als mathematische Näherung, welche aber das biologische Phänomen mit genügender Genauigkeit beschreibt.

## 2. Populationsstruktur

Die Vermutung von AGRELL (1941), wonach *E. nivalis* auch als Ei überwintern soll, kann nicht bestätigt werden, da im Frühjahr und Vorsommer keine juvenilen Tiere des ersten Stadiums auftauchen. Dagegen stimmen unsere Befunde mit denjenigen von JOOSSE (1969) überein, wonach der überwiegende Teil der Population im subadulten Stadium überwintert und die Eiablage im Frühsommer stattfindet.

Nur im Juli erscheinen Tiere des ersten Stadiums, was bedeutet, dass pro Jahr eine neue Generation produziert wird. AGRELL (1941) hat in Schwedisch Lappland ebenfalls eine Generation pro Jahr beobachten können, während JOOSSE (1969) aufgrund ihres Beobachtungsmaterials auf jährlich zwei Generationen schloss. Dieser Unterschied könnte in den unterschiedlichen Klimata begründet sein. Offenbar reichen in arktischen und alpinen Gebieten (Schwedisch Lappland, Schweizer Voralpen) die Sommertemperaturen nicht für ein Wachstum bis zur Geschlechtsreife im gleichen Sommer aus, womit die subadulten, überwinterten Tiere erst im folgenden Jahr Geschlechtsreife erlangen können (VON ALLMEN & ZETTEL in prep.).

Unsere Beobachtungen stützen die Hypothese von AGRELL (1934, 1941), wonach die Weibchen zur Eiablage in die Streuschicht absteigen, wo sich ihre Eier, vor dem Austrocknen geschützt, entwickeln können. Die Tiere des ersten Stadiums erscheinen dann vorerst in der Streuschicht und wandern erst nach 1-2 Häutungen in die Makrophytenvegetation. ELLIS (1974) hat ebenfalls darauf hingewiesen, dass *E. nivalis*, als eindeutig epigäische Art, in der Jugendform zur edaphischen oder hemiedaphischen Fauna gehört.

AGRELL (1941) hat, ähnlich unseren Verhältnissen festgestellt, dass *E. nivalis* mit dem Herannahen des Winters aus der Streu in die Baumschicht wandert und dort vor allem unter loser Rinde von Birkenstämmen überwintert. Dieses Verhalten mag seinen



Grund in den extremen Wintertemperaturen haben. Obwohl *E. nivalis* sehr grosser Kälte standhalten kann (AGRELL 1941, JOOSSE 1969, LINNANIEMI 1912, SØMME 1976, ZETTEL & VON ALLMEN in prep.), sucht sie diesen bestmöglich auszuweichen. Unter loser Rinde ist sie vor dem Wind geschützt, zudem ist dort die Temperatur in der Regel um 0.5 bis 2.5° C höher als diejenige der Luft. Ein weiterer Grund liegt möglicherweise darin, dass ihre bevorzugten Habitate (Flechten an Fichtenästen) im Winter durch anhaftenden Schnee unbewohnbar werden. Wir konnten sogar beobachten, dass nach extremen Temperaturschwankungen die Flechten mit gefrorenem Schmelzwasser gänzlich vereist waren. Unsere Untersuchungen führen zum Schluss, dass innerhalb der Population von *E. nivalis* zwei verschiedene Wanderungen beobachtet werden: Die eine bei Wintereinbruch, welche durch die extremen Klimabedingungen begründet werden kann, die andere im Frühsommer, welche in die Streu (Weibchen) und zurück in die Baumschicht (Jungtiere) führt. Möglicherweise liegt deren Ursache in unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen von adulten und juvenilen Tieren (Feuchtigkeit, Nahrungsangebot), was bisher jedoch bei *E. nivalis* noch nicht untersucht worden ist. BAUER (1979) hat bei *Allacma fusca* festgestellt, dass das erste Juvenilstadium in stärkerem Masse an die Streuschicht gebunden sein dürfte, da es austrocknungsempfindlich ist und noch keine Regulationsfähigkeit der Transpiration besitzt. BOWDEN *et al.* (1976) haben für *E. nivalis* ebenfalls vertikale Wanderungen nachweisen können, insbesondere in Abhängigkeit vom Niederschlag. Sie geben aber keinerlei Angaben über das Alter der beobachteten Tiere, so dass deren Befunde in diesem Zusammenhang nicht bewertet werden können.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Als Ergänzung zu den bisher verwendeten Parametern für die Charakterisierung der Grösse der Collembolen, wurde die Länge des vierten Antennengliedes eingeführt und ihre Beziehung zur Körperlänge ermittelt.

In einer Freilandpopulation der Art *Entomobrya nivalis* wurde die jahreszeitliche Grössenverteilung in vier verschiedenen Vegetationsstufen bestimmt. Pro Jahr wird eine Generation hervorgebracht, welche im Juli in der Streuschicht schlüpft, bis im Herbst wächst und im subadulten Stadium überwintert; zu einem geringen Teil besteht die Winterpopulation aus adulten Tieren. Aufgrund der eigenen Befunde und den bisherigen Ergebnisse anderer Autoren werden in einer *E. nivalis*-Population zwei grundsätzlich verschiedene Wandertypen postuliert: 1. Adulte Weibchen, die sich vom Sommer bis in den Herbst in Flechten der Baumkrone aufhalten, suchen zur Eiablage die Streuschicht auf. Die juvenilen Tiere der neuen Generation wandern nach 1-2 vollendeten Häutungen in die Baumschicht. Es wird vermutet, dass die Feuchtigkeit dieses spezielle Verhalten steuert. 2. Der grösste Teil der Population verlässt bei Wintereinbruch ihr Sommerhabitat und überwintert in Rindenritzen der im Untersuchungsgebiet vorhandenen Fichten.

#### DANK

Wir danken Herrn Dr. K. Amman und seinen Mitarbeitern für die Bestimmung der Flechten sowie Herrn B. Bangertner für die Mithilfe bei der Bearbeitung statistischer Probleme.

## LITERATURVERZEICHNIS

- AGRELL, I. 1934. Studien über die Verteilung der Collembola auf Trieb sandböden. *Ent. Tidskr.* 54: 181-248.
- 1941. Zur Ökologie der Collembolen, Untersuchungen im Schwedischen Lappland. *Opusc. ent.* Suppl. 3: 1-236.
- 1948. Studies on the postembryonic development of collemboles. *Arkiv Zool.* 41A (12): 1-35.
- ALLMEN, H., VON und J. ZETTEL. in prep. Embryonal development and postembryonal growth in a population of *Entomobrya nivalis* (Collembola).
- BAUER, T. 1979. Die Feuchtigkeit als steuernder Faktor für das Kletterverhalten von Collembolen. *Pedobiologia* 19: 165-175.
- BÖDVARSSON, H. 1973. Contributions to the knowledge of Swedish forest collembola. *Res. Notes Dep. Reforest Stockholm* 13: 1-43.
- BOWDEN, J., I. H. HAINES und D. MERCER. 1976. Climbing Collembola. *Pedobiologia* 16: 298-312.
- CHRISTIANSEN, K. 1958. The nearctic members of the genus *Entomobrya* (Collembola). *Bull. Mus. comp. Zool.* 118 (7): 437-545.
- DUNGER, W. 1964. Tiere im Boden. *Neue Brehm-Bücherei* 327.
- ELLIS, W. N. 1974. Ecology of epigeic collembola in the Netherlands. *Pedobiologia* 14: 232-237.
- FJELLBERG, A. 1976. Mire invertebrate fauna at Eidskog, Norway, II. Surface-active collembola. *Norw. J. Ent.* 23: 181-183.
- GISIN, H. 1947. Le groupe *Entomobrya nivalis* (Collembola). *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 20: 541-550.
- HALE, W. G. 1965. Observations on the breeding biology of collembola. *Pedobiologia* 5: 146-152, 161-177.
- HANDSCHIN, E. 1926. Collembola (Springschwänze). in: SCHULZE, P. Biologie der Tiere Deutschlands. *Bornträger, Berlin.*
- HÖREGOTT, H. 1960. Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Arthropodenfauna in den Kieferkronen. *Beitr. Ent.* 10: 891-916.
- JOOSSE, E. N. G. 1969. Population structure of some surface dwelling collembola in a coniferous forest soil. *Neth. J. Zool.* 19: 621-634.
- JOOSSE, E. N. G. und E. VELTKAMP. 1970. Some aspects of growth, moulting and reproduction in five species of surface dwelling collembola. *Neth. J. Zool.* 20: 315-328.
- LINNANIEMI, W. M. 1912. Die Apterygotenfauna Finnlands II. *Acta Soc. Sci. fenn. Helsingfors* 40 (5): 1-360.
- PRAT, B. und Z. MASSOUD. 1980. Etude de la communauté des collemboles dans un sol forestier, I. Structure du peuplement. *Revue Ecol. Biol. Sol* 17 (2): 199-216.
- RIEDWYL, H. 1980. Regressionsgerade und Verwandtes. *UTB 923, Haupt, Bern.*
- SCHALLER, F. 1951. Zur Ökologie der Collembolen des Mainzer Sandes. *Zool. Jb. Syst.* 79: 449-513.
- SØMME, L. 1976. Cold-hardiness of winter-active Collembola. *Norw. J. Ent.* 23: 149-153.
- SOUTH, A. 1961. The taxonomy of the British species of *Entomobrya* (Collembola). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 113: 387-416.
- WANNER, H. 1978. Die Nebelverhältnisse der Kantone Bern und Solothurn. *Jb. geogr. Ges. Bern* 52/1975-76: 113-148.
- ZETTEL, J. und H. VON ALLMEN. 1982. Jahresverlauf der Kälteresistenz zweier Collembolenarten in den Berner Voralpen. *Revue suisse Zool.* 89: 927-939.

# Jahresverlauf der Kälteresistenz zweier Collembolen-Arten in den Berner Voralpen <sup>1</sup>

von

Jürg ZETTEL \* und Heinz von ALLMEN \*

Mit 3 Abbildungen und 3 Tabellen

## ABSTRACT

**The annual cycle of cold-hardiness in two Collembola from the Bernese Prealps.** — *Entomobrya nivalis* and *Isotoma hiemalis*, two winter-active collembolans, show different strategies of adaptation to winter temperatures. *E. nivalis*, living on trees, reaches its maximal cold-hardiness in late autumn. Cold-hardiness in this species is influenced by temperature and photoperiod. The hemiedaphic *I. hiemalis* can increase its cold-hardiness only by the direct influence of temperatures below 0° C, attaining maximal values in late winter at a site with complete and early snow cover (Gurnigel Berghaus, 1580 m), but already in early winter at a site with little snow and frequent soil-frosts (Dürnbachgraben, 880 m); increased supercooling ability is only present in winter. Juveniles of both species are cold-hardier than adults.

## EINLEITUNG

Das Phänomen der Kälteresistenz beschäftigt Forscher schon seit langer Zeit. Vorerst waren Pterygota und andere grössere Arthropoden Gegenstand der Untersuchungen (z.B. ASAHINA 1959, SALT 1961, SÖMME 1964, ASAHINA 1966, KIRCHNER UND

---

<sup>1</sup> Unterstützt vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Projekt 3.397.78.

Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

\* Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

KESTLER 1969). Mit verfeinerten Methoden wurde es möglich, die Untersuchungen auch auf Mikroarthropoden (Collembolen und Milben) auszudehnen (SØMME 1965a, 1976, 1978, 1979, SØMME & CONRADI-LARSEN 1977, BLOCK 1979, BLOCK & ZETTEL 1980).

Man kennt 2 Typen von Kälteresistenz: a) Diapausierende Imagines oder Entwicklungsstadien sind z.T. frostresistent, d.h. sie können gefrieren ohne Schaden zu nehmen (u.a. ASAHINA 1969, OHYAMA & ASAHINA 1972, SØMME 1974, ZACHARIASSEN 1977, SØMME & CONRADI-LARSEN 1979). b) Andere Arten sind frostepfindlich, d.h. ein Gefrieren ihrer Körperflüssigkeit führt unweigerlich zum Tode. Dafür besitzen sie die Fähigkeit zur Unterkühlung, indem durch die Synthese von gefrierpunkterniedrigenden Substanzen die Hämolymphe wesentlich tiefer unterkühlen kann bis der Körper spontan durchgefriert. Alle bisher untersuchten Mikroarthropoden gehören dem zweiten Typ an. Als Gefrierschutz-Substanzen konnten bisher Glycerin, höhere Polyole, Zucker, Glycoproteine, Peptide und Proteine nachgewiesen werden (z.B. SALT 1957, 1958, CHINO 1957, WYATT & MEYER 1959, AOKI 1962, ASAHINA & TANNO 1964, SØMME 1964, 1965b, 1969, TAKAHASHI *et al.* 1971, MANSINGH & SMALLMAN 1972, MILLER & SMITH 1975, DeVRIES & LIN 1977, DUMAN 1977, RING 1977, PATTERSON & DUMAN 1979, SCHNEPPENHEIM & THEEDE 1980, BLOCK & ZETTEL 1980). Während mehrere Autoren bei Pterygoten, Spinnen und Milben die Veränderung der Unterkühlungsfähigkeit in Abhängigkeit von der Jahreszeit untersuchten (MACPHEE 1964, SØMME 1965, HANEC 1966, KIRCHNER & KESTLER 1969, BLOCK 1979), liegen zu diesem Punkt erst wenige Angaben über Collembolen vor. Die Veränderung der Kälteresistenz durch die Einwirkung von Kälte demonstrierten BLOCK & ZETTEL (1980) bei *Isotoma hiemalis*. Bereits 1976 zeigte SØMME, dass *Entomobrya nivalis* und *Isotoma hiemalis* im Winter z.T. unterschiedliche Unterkühlungspunkte aufweisen, allerdings ohne auf die spezielle Lebensweise der beiden Arten einzugehen. Angaben über unterschiedliches Verhalten verschiedener Populationen der gleichen Collembolenart existieren noch nicht, jedoch ist dieses Phänomen bei Pterygoten und Milben bekannt (MACPHEE 1961, 1964, GEHRKEN UND ZACHARIASSEN 1977).

Mit der vorliegenden Arbeit ging es uns darum, an zwei Collembolenarten (*Entomobrya nivalis* und *Isotoma hiemalis*) auf der gleichen Untersuchungsfläche, aber in verschiedenen Mikrohabitaten nicht nur die maximale Kälteresistenz zu ermitteln, sondern auch zu verfolgen, wie sich diese im Verlaufe des Jahres verändert und durch Umweltfaktoren beeinflusst wird. Im weiteren wollten wir das Unterkühlungsverhalten einer Art an zwei unterschiedlichen Standorten verfolgen. Die Untersuchungen stellen einen Teil eines umfassenden Forschungsprogrammes über die Biologie und Ökophysiologie der beiden Arten dar.

Wir sind U. Zettel und B. Bachmann für manche wertvolle Diskussion und ihre Mitarbeit sowohl im Labor als auch im Feld zu grossem Dank verpflichtet. Frau D. Zbären korrigierte die englische Zusammenfassung.

## MATERIAL UND METHODEN

Die Versuchsfelder liegen in den Berner Voralpen (Gurnigel, 15 km westlich Thun):  
 a) *Gurnigel Berghaus*, 1580 m, ein subalpiner Fichtenwald, mehr oder weniger in Kuppenlage; der sehr feuchte Boden ist von Drainagegräben durchzogen, die Bodenbedeckung besteht vorwiegend aus Moos oder kahler Nadelstreu. Die Fichten sind dicht mit Flechten behangen (v.a. verschiedene Parmeliaceen und Usneaceen), dies eine Folge des recht feuchten und oft nebligen Klimas der nördlichsten Voralpenkette (WANNER 1978).  
 b) *Dürnbachgraben*, 880 m, ein mit Laubmischwald bestandenes sonnenarmes Bachtobel

am Fusse des Gurnigels. Auf den beiden Versuchsflächen wurden die Luft- und Streutemperaturen mit Temperaturschreibern TPA-6M (Gertsch, Zürich) in zweistündigen Intervallen während der ganzen Untersuchungszeit registriert.

Am Standort Berghaus konnten beide Springschwanzarten jederzeit problemlos gefunden werden. Im Dürrbachgraben dagegen, wo wir nur *I. hiemalis* untersucht haben, fanden wir in der schneefreien Zeit nur vereinzelt Individuen. Um trotzdem genügend Tiere für die monatlichen Stichproben zur Verfügung zu haben, setzten wir auf Schnee gesammelte Tiere in Populationskäfigen mit natürlichem Substrat aus. Diese Käfige bestanden aus PVC-Gefässen (Durchmesser 15 cm, Höhe 14 cm), welche mit Sand und Laubstreu vom Standort beschickt, in den Boden eingesenkt und mit Laubstreu bedeckt wurden. Aus dem Substrat extrahierten wir vorgängig sämtliche Bodentiere in Berlese-Tullgren-Trichtern. Dem Luft- und Feuchtigkeitsaustausch dienten je ein mit feiner Planktongaze verschlossenes Fenster in Deckel und Boden sowie zwei in den Seiten des Gefässes. Pro Käfig wurden 100 adulte oder subadulte Springschwänze eingesetzt.

Die Collembolen sammelten wir entweder mit einem Exhaustor direkt an Ort oder trieben sie in einem modifizierten Berlese-Tullgren-Trichter aus dem eingesammelten Substrat (bzw. Inhalt eines Populationskäfigs) aus und verwendeten sie so schnell wie möglich für die Messungen. Als Mass für die Kälteresistenz diente der Unterkühlungspunkt. Mit etwas Glisseal-Laborfett (Borer Chemie, Solothurn) wurden die Springschwänze an feinen Kupfer-Konstantan-Thermoelementen fixiert (Drahtdurchmesser 0.1 mm), in einem Glasröhrchen in ein Kühlbad mit Temperaturprogrammer (FTS MC-2-60-SV/TP-1) eingetaucht und mit einer konstanten Rate von 1°/min abgekühlt (SÖMME 1967, SALT 1969); die Temperaturen wurden mit einem schreibenden Potentiometer laufend registriert (Linseis LS-4, Messeinschub 04.183). Der jeweils durch das Freiwerden von Kristallisationswärme entstehende Temperaturanstieg beim Gefrieren eines Versuchstieres markierte den Unterkühlungspunkt des Individuums.

Um die Reaktion der Tiere auf Kälte zu überprüfen, wurden vor Wintereinbruch im Klimaschrank einmalige Nachtfroste verschiedener Länge simuliert (-2° C für 6, 13 und zusätzlich 24 Stunden) und nach einer Woche unter einer Photoperiode von LD 12:12 und einer Temperatur von 10°/3° (Tag/Nacht) die Unterkühlungspunkte der Versuchstiere bestimmt. Zur Überprüfung länger dauernder Kälteeinwirkung wurden sowohl Winter- wie auch Sommertiere je eine Woche bzw. einen Monat Temperaturen von 0° und -5° C unterworfen und direkt anschliessend ihre Unterkühlungspunkte gemessen.

## RESULTATE

### Temperaturregime der Untersuchungsflächen

Die wichtigsten Parameter des Temperaturverlaufes sind in Abb. 1 wiedergegeben. Da die Temperaturen nur alle 2 Stunden aufgezeichnet wurden, geben die Tagesminima unter Umständen nicht die absolut niedrigsten Werte wieder. Die Pentadenwerte stellen den Durchschnitt von je 5 Tagesmitteln dar, welche aus den 12 Werten pro Tag berechnet wurden. Die Sommer-, Winter- und Jahresmittel können der Tab. 1 entnommen werden.

*Standort Gurnigel Berghaus:* In den Übergangszeiten Spätherbst und Frühling wirkt sich die Temperaturpufferung des Bodens deutlich aus, indem an sonnigen Tagen die Luft bis 6° C wärmer sein kann als die Streu, an Frosttagen dagegen bis 6° C kälter. Besonders auffällig ist die Wirkung der Schneedecke, welche die Kälte der Luft abhält und den ganzen Winter über für eine konstante Streutemperatur von +0.1 bis +0.3° C

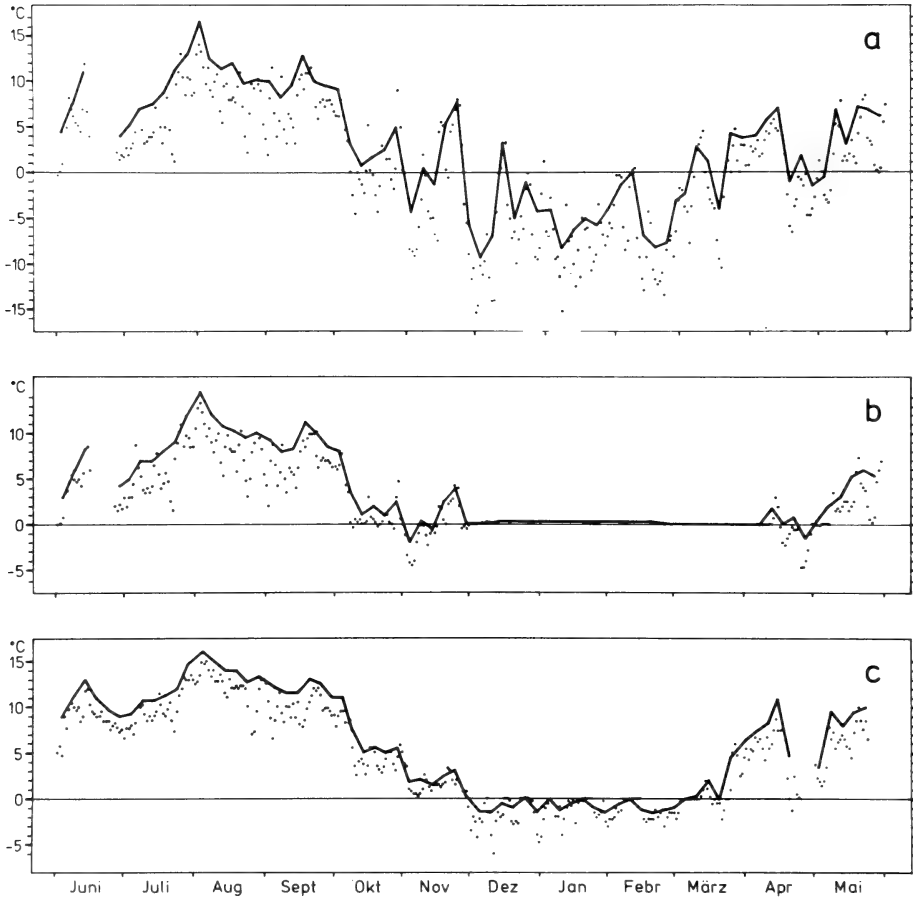


ABB. 1.

Jahresverlauf 1980/81 der Temperaturen. Pentadenmittel und Tagesminima.

- a) Luft, Standort Gurnigel Berghaus, 1580 m.  
 b) Streu, Standort Gurnigel Berghaus. c) Streu, Standort Dürrbachgraben, 880 m.

*Course of the temperature 1980/81: mean of pentades and daily minima.*

- a) air at site Berghaus. b) litter at site Berghaus. c) litter at site Dürrbachgraben.

sorgt (1980/81 vom 29. November bis 12. April), während in der Luft Werte von  $-15$  bis  $+11^{\circ}\text{C}$  registriert werden.

*Standort Dürrbachgraben:* Die wesentlichen Unterschiede zum Temperaturgang auf der Versuchsfläche Berghaus sind die höheren Streutemperaturen vom Frühling bis in den Herbst und der kürzere Winter mit häufigen Bodenfrösten, die durch die unregelmäßige Schneebedeckung zustande kommen. Minustemperaturen kommen den gan-

TABELLE 1.

Mittlere Temperaturen in °C in Streu und Luft für die beiden Standorte Dürrbachgraben (A, 880 m) und Gurnigel Berghaus (B, 1580 m), 1.6.1980-31.5.1981.  
 Mean temperatures in °C in litter (first column) and air (second column) at the two sites Dürrbachgraben and Berghaus.

| Zeitraum                   | A     |      | B     |      |
|----------------------------|-------|------|-------|------|
|                            | Streu | Luft | Streu | Luft |
| Winter (November bis März) | 0.3   | -1.3 | 0.3   | -2.5 |
| Sommer (April bis Oktober) | 10.1  | 10.2 | 5.8   | 7.0  |
| Jahr                       | 6.0   | 7.6  | 3.5   | 3.0  |

TABELLE 2.

Anzahl Tage mit tiefen Temperaturen an den beiden Standorten Dürrbachgraben (A, Streu) und Gurnigel Berghaus (B, Streu und C, Luft) in der Zeit vom 1.6.1980 bis 31.5.1981.  
 Number of days with low temperatures for the two sites Dürrbachgraben (A, litter) and Berghaus (B, litter and C, air).

| Tagesminimum °C | A  | B   | C   |
|-----------------|----|-----|-----|
| 0 - +0.5        | 38 | 163 | 20  |
| -1 - 0          | 23 | 22  | 15  |
| -2 - -1         | 25 | 4   | 7   |
| < -2            | 31 | 11  | 117 |

zen Winter über vor und erreichen tiefere Werte als am Standort Berghaus (vgl. Abb. 1 und Tab. 2). Bei einem Wintermittel von +0.3° C schwankt die Streutemperatur zwischen -6 und +5° C (Lufttemperatur im gleichen Zeitraum -13 bis +15° C). Die Sommermaxima betragen wie am Standort Berghaus ca. 24° C.

### Entomobrya nivalis

Diese Art wurde nur am Standort Berghaus untersucht. Die Tiere halten sich im Sommer vor allem in den Flechten der Fichtenäste auf, im Winter ziehen sie sich grösstenteils in Rindenritzen der Stämme zurück, wo die Temperaturen jedoch höchstens 2.5° C höher liegen als in der Luft (VON ALLMEN & ZETTEL, 1982).

Der Jahresverlauf der Kälteresistenz spiegelt ungefähr die Kurve der Lufttemperatur wider (Abb. 2). Im Laufe des Sommers nimmt die Unterkühlungsfähigkeit zu und erreicht im Herbst etwa  $-15^{\circ}\text{C}$ , was den tiefsten registrierten Wintertemperaturen entspricht. Die verstärkte Kälteresistenz wird somit aufgebaut bevor die ersten harten

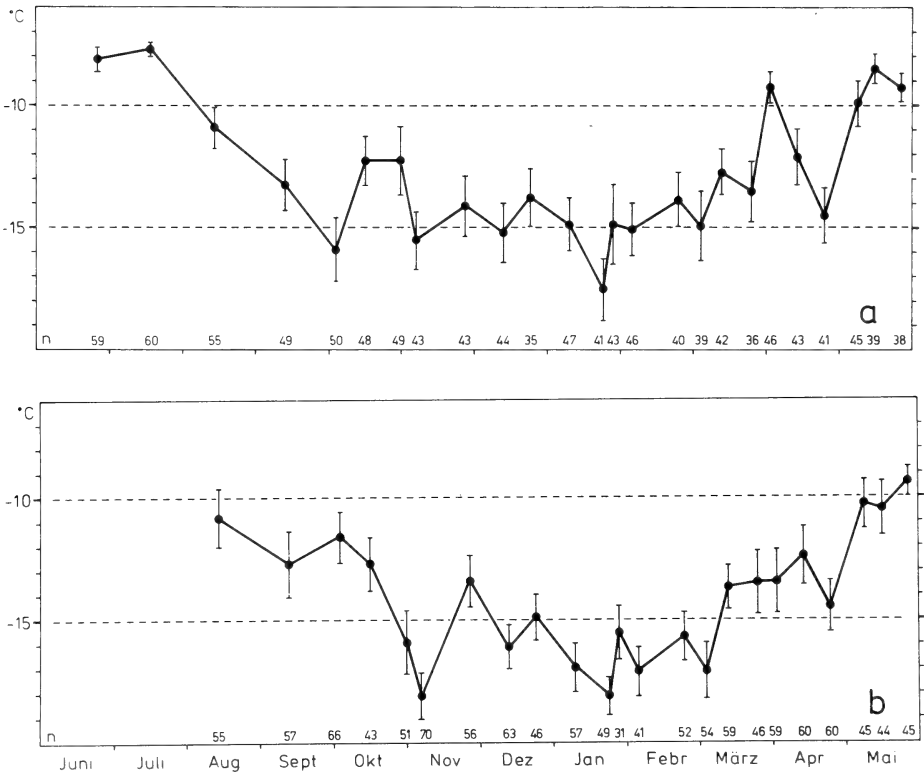


ABB. 2.

Jahresverlauf 1980/81 der Unterkühlungspunkte von *Entomobrya nivalis*  
( $\bar{x} \pm 95\%$  Vertrauensbereich).

a) adulte, b) juvenile Tiere.

Annual cycle (1980/81) of the supercooling points of *Entomobrya nivalis* ( $\bar{x} \pm 95\%$  C.L.)  
a) adults, b) juveniles.

Fröste auftreten und im Frühling, sobald die Temperaturen ansteigen, nimmt sie wieder ab. Das sommerliche Niveau reicht aus, um sämtliche Kälteeinbrüche unbeschadet zu überstehen, im Winter kann man jedoch immer wieder vereinzelte tote Individuen auf der Schneeoberfläche finden, welche extremen Frösten zum Opfer gefallen sind.

Die Jungtiere zeigen durchwegs tiefere Unterkühlungspunkte als die adulten: Der Verlauf der Mittelwerte ist um  $0.8^{\circ}\text{C}$  tiefer, die Differenz ist signifikant ( $P < 0.05$ ,



Wilcoxon-Test). Im Sommer weisen die jüngeren Tiere Unterkühlungspunkte von etwa  $-11^{\circ}\text{C}$  auf, im Winter solche bis  $-18^{\circ}\text{C}$ .

Bei kürzeren Intervallen zwischen den Stichproben (zweite Hälfte der dargestellten Zeitspanne) kommt deutlich eine kurzfristige Schwankung der Mittelwerte zum Vorschein, welche bei nur monatlich erhobenen Stichproben verloren geht. Bei beiden Alters-

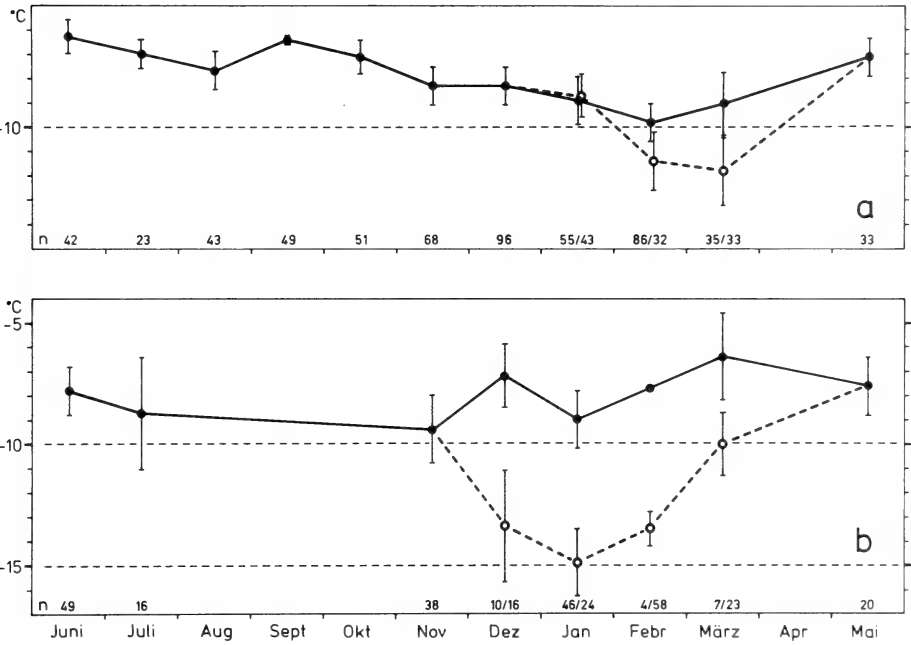


ABB. 3.

Jahresverlauf 1980/81 der Unterkühlungspunkte von *Isotoma hiemalis* ( $\bar{x} \pm 95\%$  Vertrauensbereich). ●—● aus der Streu extrahierte Tiere, ○—○ auf der Schneeoberfläche gefangene Individuen. a) Standort Berghaus. b) Standort Dürrbachgraben. Annual cycle of the supercooling points of adult and subadult *Isotoma hiemalis* ( $\bar{x} \pm 95\%$  C.L.). ●—● animals extracted from litter, ○—○ animals collected from the snow surface. a) site Berghaus. b) site Dürrbachgraben. (Only juveniles found from August through October).

gruppen sind die Stichprobenmittelwerte mit dem Mittel der Lufttemperatur eines Zeitintervalls vor den Stichprobenentnahmen korreliert, bei den jungen Individuen stärker als bei den alten (VON ALLMEN & ZETTEL, in prep. a). Die Stärke der Korrelation hängt von der Länge des Zeitintervalls ab, über welches die Temperatur gemittelt wurde. Dieser Befund bedeutet, dass die Temperatur direkt auf die Unterkühlungsfähigkeit einwirkt, welche sich somit ständig, mit einer gewissen Verzögerung, den herrschenden Temperaturen anpasst. Gleichzeitig besteht aber auch eine Beeinflussung durch die Photoperiode, wie ein erstes Experiment gezeigt hat.

**Isotoma hiemalis**

Im Gegensatz zu *E. nivalis* lebt *I. hiemalis* am Standort Berghaus fast ausschliesslich in Streuansammlungen in den Drainagegräben. Im Winter bleibt die Art vorerst in der Streuschicht, in der zweiten Winterhälfte erscheint sie bei günstigen Verhältnissen auf der Schneeoberfläche. Die meisten adulten Tiere sterben bald nach der Eiablage im Sommer. Um jeweils einen genügend grossen Stichprobenumfang zu erhalten, wurden 1-3 Stichproben zusammengefasst und neben den adulten auch die subadulten Individuen in die vorliegenden Berechnungen einbezogen. Dadurch wurden die Mittelwerte der Unterkühlungspunkte leicht erniedrigt, weil die subadulten Tiere etwas tiefer unterkühlen als die ausgewachsenen, jedoch deutlich höher als die jüngeren Stadien (ZETTEL, in press. a).

Im Sommerhalbjahr weist die Population am Standort Berghaus eine mittlere Unterkühlungsfähigkeit von  $-7^{\circ}\text{C}$  auf (Abb. 3a). Erst im Winter, mehrere Wochen nach dem Einschneien, beginnen die Tiere kälteresistenter zu werden. Sobald die Unterkühlungspunkte tiefer als  $-8^{\circ}\text{C}$  liegen, erscheinen die ersten Tiere auf der Schneeoberfläche; sie weisen die gleiche Unterkühlungsfähigkeit auf wie die Individuen welche gleichzeitig aus der Streu gewonnen wurden. Für alle Tiere nimmt die Kälteresistenz weiter zu, bis sich die Population Ende Januar deutlich in 2 Gruppen spaltet: Die eine hält sich in der Schneedecke auf, erscheint weiterhin auf der Schneeoberfläche und weist eine weiter zunehmende Unterkühlungsfähigkeit auf, die andere verbleibt in der Streu und verliert ihre erhöhte Kälteresistenz (vgl. Zettel in press. b).

In den Populationskäfigen am Standort Dürrbachgraben starben die adulten Tiere nach der Eiablage aus und die neue Generation erreichte das subadulte Stadium erst im November, woraus eine mehrmonatige Lücke in den Messwerten resultierte. Die grosse Streuung der 4 Individuen im Februar ( $\pm 6.4^{\circ}\text{C}$ ) ist in Abb. 3 nicht eingetragen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen am Standort Berghaus ist keine gerichtete Verän-

TABELLE 3.

Reaktion von *I. hiemalis* auf einen Kälteschock von  $-2^{\circ}\text{C}$  bei Winterbeginn. A) Dauer der Kälteeinwirkung in h, B) Unterkühlungspunkt der gesamten Stichprobe ( $\bar{x} \pm 95\%$  Vertrauensbereich), C) Stichprobenumfang, D) Anteil der Individuen mit leerem Darm in %, E) Unterkühlungspunkt der Tiere ohne Darminhalt ( $\bar{x} \pm 95\%$  Vertrauensbereich).

Reaction of *I. hiemalis* to freezing temperature ( $-2^{\circ}\text{C}$ ) at begin of winter. A) duration of submittance to cold, B) supercooling point of the whole sample ( $\bar{x} \pm 95\%$  C.L.), C) number of animals measured, D) percentage of animals without gut content, E) supercooling point of animals with empty gut ( $\bar{x} \pm 95\%$  C.L.).

| A  | B               | C  | D    | E               |
|----|-----------------|----|------|-----------------|
| 0  | $-6.6 \pm 1.1$  | 19 | 5.3  | $-13.6$         |
| 6  | $-8.4 \pm 1.6$  | 29 | 17.2 | $-15.9 \pm 5.4$ |
| 13 | $-12.2 \pm 2.7$ | 49 | 38.8 | $-15.8 \pm 1.6$ |
| 24 | $-12.0 \pm 2.1$ | 39 | 43.6 | $-18.6 \pm 1.6$ |

derung der Kälteresistenz im Jahresverlauf zu erkennen; die Populationskäfige waren mit Laubstreu zugedeckt, so dass im Substrat der Käfige keine Fröste auftreten konnten. Den Collembolen war der Kontakt mit Schnee und die Erfahrung von Minustemperaturen verwehrt, was zur Folge hatte, dass die Tiere die Zusammensetzung ihrer Hämolymphe nicht veränderten. Individuen von der Schneeoberfläche zeigten 1980 bereits beim ersten Auftreten Ende Dezember Unterkühlungspunkte von  $-13.4^{\circ}\text{C}$ . Im März ist die winterliche Unterkühlungsfähigkeit bereits weitgehend abgebaut, in milden Wintern sogar schon im Februar (17.2.1982:  $-7.6 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$ ), wobei ein späterer Kälteeinbruch die Unterkühlungsfähigkeit erneut erhöhen kann (am 3.3.1982, nach 7 kalten Tagen:  $-9.5 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$ , Unterschied zum Februarwert signifikant,  $P < 0.01$ ). Wie Laborexperimente zeigten, kann eine Verstärkung der Kältetoleranz schon durch einen einzigen Nachtfrost ausgelöst werden. 13 Stunden nach der Kälteeinwirkung ist noch keine Reaktion festzustellen, aber Messungen nach einer Woche zeigen eine Korrelation der Erniedrigung der Unterkühlungspunkte mit der Dauer der Kälteeexposition (Tab. 3).

Bei den Jungtieren wird die Kälteresistenz stark vom Alter bzw. von der Körpergröße beeinflusst, so dass sie nicht direkt mit den Werten für ausgewachsene Tiere verglichen werden kann; diese Resultate werden an anderer Stelle präsentiert (ZETTEL, in press. a).

## DISKUSSION

Eine gewisse Streuung der Unterkühlungspunkte ist allein aus der natürlichen Variabilität dieses ökophysiologischen Phänomens zu erwarten, ebenso aus dem unterschiedlichen Anteil von Individuen mit Darminhalt, welcher sich negativ auf die Kälteresistenz auswirkt (SALT 1953, SÖMME & CONRADI-LARSEN 1977).

Dass sich die ungeschützt in Flechten aufhaltenden *E. nivalis* prospektiv den tiefen Wintertemperaturen anpassen ist biologisch sinnvoll, denn die ersten Herbstfröste könnten sonst grosse Verluste verursachen. Diese langfristige Anpassung scheint durch die Photoperiode gesteuert zu sein. Es ist zu vermuten, dass die kurzfristigen Schwankungen der Unterkühlungsfähigkeit das Resultat eines dynamischen Gleichgewichtes zwischen Auf- und Abbau von Gefrierschutzsubstanzen ist, dass diese Veränderungen jedoch nur innerhalb gewisser Grenzen erfolgen können und direkt von der Temperatur beeinflusst werden. Dass solche Anpassungen der Kälteresistenz an die herrschenden Temperaturen auch bei *I. hiemalis* vorgenommen werden, demonstrieren die Messwerte vom Februar/März 1982 aus dem Dürrbachgraben (vgl. oben); durch häufigere Stichprobenentnahmen könnten eventuell auch bei dieser Art kurzfristige Schwankungen der Unterkühlungsfähigkeit nachgewiesen werden, jedoch mit geringeren Amplituden. Das in Tab. 3 dargestellte Experiment zeigt, dass *I. hiemalis* bereits auf einen einzigen Nachtfrost reagieren kann. Grundsätzlich stehen den Tieren zwei Strategien zur Verfügung, um ihre Kälteresistenz zu verstärken: Neben der Synthese von Gefrierschutz-Substanzen hat auch das Einstellen der Nahrungsaufnahme eine Erniedrigung der Unterkühlungspunkte zur Folge (z.B. SALT 1953, SÖMME & CONRADI-LARSEN 1977). Im vorliegenden Fall sind beide Möglichkeiten eingesetzt worden: Einerseits entleeren die Tiere mit zunehmender Dauer der Kälteeinwirkung vermehrt ihren Darm, andererseits sinkt ihr Unterkühlungspunkt gleichzeitig ab; für die Tiere ohne Darminhalt und 24 Stunden Kälteeexposition kann angenommen werden, dass die Zunahme der Kälteresistenz von  $-6.6^{\circ}$  auf  $-18.6^{\circ}\text{C}$  etwa je zur Hälfte der Synthese von Gefrierschutz-Substanzen und dem Einstellen der Nahrungsaufnahme zuzuschreiben ist (der Wert 13.6 in Kolonne E stellt einen Einzelwert dar). Für Tiere mit kürzerer Kälteeexposition überwiegt die Wirkung des entleerten Darmes.

Beim Vergleich der Abbildungen 2 und 3 fällt auf, dass bei *I. hiemalis* viel geringere Unterschiede zwischen Sommer und Winter vorkommen. Der Grund dafür dürfte in den sehr unterschiedlichen Erfahrungen mit der Kälte liegen: *E. nivalis* kann ihr nicht ausweichen und weist die grösste Kältetoleranz auf, die Schneetiere von *I. hiemalis* im Dürrbachgraben können ihr wegen der unregelmässigen Schneebedeckung nur bedingt ausweichen, am Standort Berghaus ziehen sie sich bei Lufttemperaturen unter  $-2.5^{\circ}\text{C}$  in den Schnee zurück, die Streutiere vom Berghaus können nur in den Übergangszeiten einige relativ schwache Fröste erfahren (vgl. Tab. 2) und die Käfigtiere schliesslich ohne Frosterfahrung zeigen keine Veränderung der Kälteresistenz. Aber trotz der Tatsache, dass sich *I. hiemalis* bei tieferen Temperaturen in die Schneedecke zurückzieht, wirkt sich die Lufttemperatur weiter auf die Kälteresistenz aus: Im kalten März und April 1980 wiesen Tiere vom Berghaus noch Unterkühlungspunkte von  $-13.8 \pm 1^{\circ}\text{C}$  bzw.  $-13.6 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$  auf, 1981 mit etwas mildereren Temperaturen solche von  $-11.4 \pm 1.2^{\circ}\text{C}$  (Februar) und  $-11.8 \pm 1.4^{\circ}\text{C}$  (März), während der Februarwert ( $-9.2 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$ ) und derjenige des März 1982 ( $-8.5 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ ) die äusserst milden Verhältnisse dieses Winters widerspiegeln. Die Mittelwerte der Lufttemperatur betragen im Januar/Februar 1981  $-5.5/4.6^{\circ}\text{C}$ , 1982  $-0.7/-1.8^{\circ}\text{C}$ ; leider begannen unsere Temperaturaufzeichnungen erst im Mai 1980, jedoch zeigt ein Vergleich für die Wetterstation Bern, dass März und April 1980 um  $2-4^{\circ}\text{C}$  kälter waren als 1981. Der Einfluss der tiefen Lufttemperaturen, welche ja von *I. hiemalis* am Standort Berghaus nie erfahren werden, könnte folgendermassen erklärt werden: Die Art weist eine ausgesprochene positive Phototaxis auf; die Schneetiere versuchen immer wieder, an die Schneeoberfläche vorzudringen. Bei tiefen Temperaturen werden sie aber daran gehindert, weil entweder die Luft- oder bereits die Schneetemperatur in den obersten Schichten unter  $-2.5^{\circ}\text{C}$  liegt. Je mehr Kontakt die Tiere nun mit dieser Grenztemperatur haben, umso mehr verstärken sie ihre Kälteresistenz im Verlaufe des Winters. Dass sich auch die Zeitdauer einer längerfristigen Kälteeinwirkung (1 Woche, 1 Monat) auf den Unterkühlungspunkt auswirkt, haben BLOCK & ZETTEL (1980) auch an *I. hiemalis* gezeigt.

Für *I. hiemalis* besteht keine Notwendigkeit einer prospektiven Anpassung. Die ersten Fröste dringen nicht tief in die Streuschicht ein und kleine Vertikalverschiebungen bringen die Springschwänze aus dem Gefahrenbereich. Leider konnten wir bisher noch keine Messungen an freilebenden Tieren aus der Streu des Standortes Dürrbachgraben durchführen. Dafür zeigen die Resultate der Käfigpopulationen, dass die unmittelbare Einwirkung von Temperaturen unter  $0^{\circ}\text{C}$  erforderlich sind, um eine erhöhte Kälteresistenz aufbauen zu können; dieser Befund wird durch die Ergebnisse vom Standort Berghaus (sinkende Unterkühlungspunkte im Verlaufe des Winters für Tiere, welche ständig im Kontakt mit dem Schnee sind) und Experimenten von BLOCK & ZETTEL (1980) (zunehmende Kältetoleranz nach Kälteeinwirkung) gestützt.

Der unterschiedliche Kurvenverlauf für Schneetiere von *I. hiemalis* an den beiden Standorten kann so gedeutet werden, dass am Standort Berghaus weniger und mildere Bodenfröste vor dem Einschneien vorkommen als im Dürrbachgraben: Im Herbst und frühen Winter 1980 wies die Streu am Standort Berghaus 21 Frosttage mit einem Mittel von  $-1.4^{\circ}\text{C}$  auf, im Dürrbachgraben 27 Frosttage mit einem Mittel von  $-2.4^{\circ}\text{C}$ . Die Springschwänze im Dürrbachgraben hatten somit mehr Kälteerfahrung und bauten dementsprechend eine stärkere Kältetoleranz auf. Es ist denkbar, dass zusätzlich die kompakte Schneedecke beim Berghaus die Collembolen vor tieferen Temperaturen schützte und so eine schnelle Anpassung nicht notwendig machte. Den Einfluss von unterschiedlichem Mikroklima demonstrierten GEHRKEN & ZACHARIASSEN (1977) an einem Borkenkäfer, welcher in den Schattseiten von Kiefernstämmen tiefere Unterkühlungspunkte aufwies als in den Sonnseiten der gleichen Stämme.

Bei *I. hiemalis* kann das Phänomen der erhöhten Kälteresistenz im Winter nicht unabhängig von der Cyclomorphose dieser Art (FJELLBERG 1976) betrachtet werden. Die auf dem Schnee auftauchenden Individuen gehören immer der Winterform an, während am Standort Berghaus die in der Streu bleibenden Tiere bereits ab Januar in die Sommerform wechseln (ZETTEL in press. b) und ihre Anpassungsfähigkeit an Kälte teilweise verlieren: Wintertiere zeigten nach einer Woche bei 0° bzw. -5° C eine erhöhte Kälteresistenz, bei Sommertieren blieben die Unterkühlungspunkte bei 0° unverändert und -5° C überlebten sie gar nicht. Dagegen reagierten Sommertiere über die Zeitdauer eines Monats bei 0° C in ähnlichem Rahmen wie Wintertiere (Absenkung um 3° bei Wintertieren, um 2.8° bei Sommertieren). Kurzfristig erhöhte Kälteresistenz scheint also nur bei Wintertieren möglich zu sein.

Aus den Unterschieden zwischen Streu- und Schneetieren kann folgende Hypothese abgeleitet werden: Aktivität auf der Schneeoberfläche ist die müheloseste Möglichkeit, neue potentielle Standorte zu besiedeln (vgl. LEINAAS 1981a für *Hypogastrura lapponica*); die in der Streu verbleibenden Individuen erreichen dank ununterbrochenem Wachstum grösstenteils noch vor dem Ausapern die Geschlechtsreife, so dass sie am bisherigen Standort sofort nach der Schneeschmelze mit der Reproduktion einsetzen können; im März 1982 unter 1.5 m Schnee gesammelte Streutiere schritten im Labor unter Winterbedingungen (LD 8:16, T = +0.5/-1° C) zum Teil bereits nach wenigen Tagen zur Fortpflanzung. Dass LEINAAS (1981b) bei seinen Untersuchungen über schneebewohnende Collembolen wohl vereinzelt *I. hiemalis* im Schnee, jedoch keine im darunterliegenden Boden fand, kann auf die geringe Stichprobengrösse und die sehr heterogene Verteilung der Art im Boden zurückgeführt werden.

#### ZUSAMMENFASSUNG

*Entomobrya nivalis* und *Isotoma hiemalis*, zwei auch im Winter aktive Collembolen, zeigen an einem Standort in den Berner Voralpen unterschiedliche Anpassungsstrategien an die Wintertemperaturen. Unterschiede bestehen auch zwischen zwei Populationen von *I. hiemalis* in verschiedenen Mikroklimata.

1. Die auf Bäumen lebende *E. nivalis* ist kälteresistenter als die hemiedaphische *I. hiemalis*: Das Sommerniveau der Unterkühlungspunkte liegt bei -9 bzw. -7° C, das Winterniveau liegt bei -15 bzw. sinkt auf -12 (Standort Berghaus) und -15° C ab (Standort Dürrbachgraben).
2. Jungtiere sind bei beiden Arten kälteresistenter als ausgewachsene Individuen.
3. *E. nivalis* baut prospektiv eine erhöhte Kälteresistenz auf und erreicht die winterliche Unterkühlungsfähigkeit bereits im Spätherbst. Als steuernde Faktoren wirken Temperatur und (sehr wahrscheinlich) Photoperiode. Die Unterkühlungspunkte sind mit den Temperaturmitteln über ein den Probeentnahmen vorausgehendes Zeitintervall korreliert.
4. *I. hiemalis* wird nur bei direkter Einwirkung von tiefen Temperaturen kälteresistenter, die Anpassungsfähigkeit ist nur im Winterhalbjahr vorhanden (Koppelung mit der Cyclomorphose). Am Standort Berghaus mit einer kompakten, isolierenden Schneedecke ab anfangs Dezember werden von den auf dem Schnee gesammelten Tieren erst Ende Winter maximale Werte erreicht, am Standort Dürrbachgraben mit unregelmässiger Schneebedeckung und vermehrten Bodenfrösten bereits Ende Dezember.

## LITERATURVERZEICHNIS

- ALLMEN, H. VON und J. ZETTEL. 1982. Populationsbiologische Untersuchungen zur Art *Entomobrya nivalis* (Collembola). *Revue suisse Zool.* 89: 919-926.
- ALLMEN, H. VON und J. ZETTEL. in prep. a. Contribution to the cold-hardiness of *Entomobrya nivalis* (Collembola).
- AOKI, K. 1962. Protective action of the polyols against freezing injury in the silkworm egg. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. III* 28: 29-36.
- ASAHINA, E. 1959. Prefreezing as a method enabling animals to survive at an extremely low temperature. *Nature* 184: 1003-1004.
- 1966. Freezing and frost resistance in insects. In: MERYMAN, H. T. (ed.): *Cryobiology*, pp. 451-486. *Academic Press, London*.
- 1969. Frost resistance in insects. *Adv. Insect Physiol.* 6: 1-49.
- ASAHINA, E. und K. TANNO. 1964. A large amount of trehalose in a frostresistant insect. *Nature* 204: 1222.
- BLOCK, W. 1979. Cold tolerance of micro-arthropods from Alaskan taiga. *Ecol. Ent.* 4: 103-110.
- BLOCK, W. und J. ZETTEL. 1980. Cold hardiness of some Alpine Collembola. *Ecol. Ent.* 5: 1-9.
- CHINO, H. 1957. Conversion of glycogen to sorbitol and glycerol in the diapause egg of the *Bombyx* silkworm. *Nature* 180: 606-607.
- DEVRIES, A. L. and Y. LIN. 1977. Structure of a peptide antifreeze and mechanism of adsorption to ice. *Biochem. Biophys. Acta* 495: 388-392.
- DUMAN, J. G. 1977. Variation in macromolecular antifreeze levels in larvae of the Darkling Beetle, *Meracantha contracta*. *J. exp. Zool.* 201: 85-92.
- FJELLBERG, A. 1976. Cyclomorphosis in *Isotoma hiemalis* Schött, 1893 (*mucronata* Axelson 1900) syn. nov. (Collembola, Isotomidae). *Revue Ecol. Biol. Sol* 13: 381-384.
- GEHRKEN, U. und K. E. ZACHARIASSEN. 1977. Variation in the cold-hardiness of hibernating *Ips acuminatus* Gyllenhal (Col., Scolytidae) related to the sun exposure of the habitat. *Norw. J. Ent.* 24: 149-152.
- HANEC, W. 1966. Cold-hardiness in the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hübner (Lasiocampidae, Lepidoptera). *J. Insect Physiol.* 12: 1443-1449.
- KIRCHNER, W. und P. KESTLER. 1969. Untersuchungen zur Kälteresistenz der Schilfradspinne *Araneus cornutus* (Araneidae). *J. Insect Physiol.* 15: 41-53.
- LEINAAS, H. P. 1981a. Cyclomorphosis in *Hypogastrura lapponica* (Axelson, 1902) (= *H. frigida* (Axelson, 1905) syn. nov.) (Collembola, Poduridae). Morphological adaptations and selection for winter dispersal. *Z. zool. Syst. Evol.* 19: 278-285.
- 1981b. Activity of arthropoda in snow within a coniferous forest, with special reference to Collembola. *Holarct. Ecol.* 4: 127-138.
- MACPHEE, A. W. 1961. Mortality of winter eggs of the European red mite *Panonychus ulmi* Koch, at low temperatures, and its ecological significance. *Can. J. Zool.* 39: 229-243.
- MACPHEE, A. W. 1964. Cold-hardiness, habitat and winter survival of some orchard arthropods in Nova Scotia. *Can. Ent.* 96: 617-625.
- MANSINGH, A. und B. N. SMALLMAN. 1972. Variation in polyhydric alcohol in relation to diapause and cold-hardiness in the larvae of *Isia isabella*. *J. Insect Physiol.* 18: 1565-1571.
- MILLER, L. K. und J. S. SMITH. 1975. Production of threitol and sorbitol by an adult insect: association with freezing tolerance. *Nature* 258: 519-520.
- OHYAMA, Y. und E. ASAHINA. 1972. Frost resistance in adult insects. *J. Insect Physiol.* 18: 267-282.
- PATTERSON, J. L. und J. G. DUMAN. 1979. Composition of a protein antifreeze from larvae of the beetle *Tenebrio molitor*. *J. exp. Zool.* 201: 361-367.

- RING, R. A. 1977. Cold-hardiness of the bark beetle *Scolytus ratzeburgi* Jans. (Col., Scolytidae). *Norw. J. Ent.* 24: 125-136.
- SALT, R. W. 1953. The influence of food on the cold-hardiness of insects. *Can. Ent.* 85: 261-269.
- 1957. Natural occurrence of glycerol in insects and its relation to their ability to survive freezing. *Can. Ent.* 89: 491-494.
- 1958. Role of glycerol in producing abnormally low supercooling and freezing points in an insect, *Bracon cephi* (Gahan). *Nature* 181: 1281.
- 1961. Principles of insect cold-hardiness. *A. Rev. Ent.* 6: 55-74.
- SCHNEPPENHEIM, R. und H. THEEDE. 1980. Isolation and characterization of freezing point depressing peptides from larvae of *Tenebrio molitor*. *Comp. Biochem. Physiol.* 67B: 561-568.
- SØMME, L. 1964. Effects of glycerol on cold-hardiness in insects. *Can. J. Zool.* 42: 87-101.
- 1965a. Changes in sorbitol content and supercooling points in overwintering eggs of the European red mite (*Panonychus ulmi* Koch). *Can. J. Zool.* 43: 881-884.
- 1965b. Further observations on glycerol and cold-hardiness in insects. *Can. J. Zool.* 43: 765-770.
- 1969. Cold-hardiness of the collembolan *Cryptopygus antarcticus* Willem from Bouvetøya. *Oikos* 31: 94-97.
- 1974. The overwintering of *Pelophila borealis* Paynk. III. Freezing tolerance. *Norsk ent. Tidsskr.* 21: 131-134.
- 1976. Cold-hardiness of winter-active Collembola. *Norw. J. Ent.* 23: 149-153.
- 1979. Overwintering ecology of alpine Collembola and oribatid mites from the Austrian Alps. *Ecol. Ent.* 4: 175-180.
- SØMME, L. und E.-M. CONRADI-LARSEN. 1977. Cold-hardiness of collembolans and oribatid mites from windswept mountain-ridges. *Oikos* 29: 118-126.
- SØMME, L. und E.-M. CONRADI-LARSEN. 1979. Frost resistance in alpine adult *Melasoma collaris* (Coleoptera). *Oikos* 33: 80-84.
- TAKAHASHI, S. Y., E. OHNISHI und N. YOSHITAKE. 1971. Sorbitol in the eggs of the silkworm *Bombyx mori*. *Develop. Growth Different.* 13: 89-96.
- WANNER, H. 1980. Die Nebelverhältnisse der Kantone Bern und Solothurn. *Jb. geogr. Ges. Bern* 52/1975-76: 113-148.
- WYATT, G. R. und W. L. MEYER. 1959. The chemistry of insect hemolymph. III. Glycerol. *J. gen. Physiol.* 42: 1005-1011.
- ZACHARIASSEN, K. E. 1977. Effects of glycerol in freeze-tolerant *Phyto depressus* L. (Col., Phytidae). *Norw. J. Ent.* 24: 25-29.
- ZETTEL, J. in press a. Age dependence of cold hardiness in *Isotoma hiemalis* and some other springtails. *Proc. Symp. Invertebrate cold-hardiness, Oslo* 1982.
- in press b. Some aspects of the cyclomorphosis in *Isotoma hiemalis* (Collembola). *Proc. V. Int. Coll. Apterygota, Louvain-la-Neuve* 1982.





# Schätzung der stadienspezifischen Dichten und Überlebensraten in einer Larvenpopulation von *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae)

von

M. ZIMMERMANN \*, R. HAUSER \* und J. HÜSLER \*\*

Mit 3 Tabellen und 5 Abbildungen

## ABSTRACT

**Estimation of stage-specific densities and survival rates of the immature stages in a population of *Gerris lacustris* (Hemiptera: Gerridae).** — During the activity period 1979 the density of the five immature stages of the common European pondskater *Gerris lacustris* was estimated on a small pond in the garden of the Zoological Institute of the University of Berne. The method used was stratified random sampling. For most samples the Kruskal-Wallis-test, a nonparametric analysis of variance, didn't reveal any significant differences in mean densities between the three strata. Overall larval density reached a peak by mid-June to mid-July. Afterwards density declined up to the end of August. From the beginning of September we found again an increase which indicated a second partial generation. We could show that a small proportion of the earliest summer females were able to reproduce shortly after moulting. The majority of the members, however, stayed immature and the survivors did only reproduce in the following spring after an overwintering diapause.

Based on the density of reproducing summer females and the stage-specific density estimates, the two generations were (somewhat artificially) separated. Stage-specific survival rates were estimated for the two groups. The survival proved to be higher for all stages of the first generation than for the corresponding stages of the second. Overall

\* Zoologisches Institut, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

\*\* Institut für mathematische Statistik und Versicherungslehre, Sidlerstrasse 5, CH-3012 Bern, Schweiz.

mortality for the immature stages (from  $L_1$  to adult) was estimated to be 83% and 89% respectively. Based on the stage-specific densities stage durations and numbers entering the different stages (adults included) were estimated. The estimates both for overall mortality and recruitment into the adult stage were in excellent correspondence with values for the same parameters obtained by more direct methods. The assumptions which have to be verified in order that the estimation procedure can be applied are shortly discussed.

## EINLEITUNG

Die Dynamik der Imaginalpopulationen von europäischen Gerriden wurde bereits von verschiedenen Autoren quantitativ untersucht (VEPSÄLÄINEN 1971, MATTHEY & FIORA 1979, MATTHEY 1981).

Die Beobachtungen zur Dynamik der Larvenpopulationen, die bisher publiziert wurden, sind demgegenüber eher qualitativer Natur und beschränkten sich im wesentlichen auf die Zusammensetzung aus den fünf Larvenstadien. BRINKHURST (1966) versuchte unseres Wissens als erster, die Dichte der Larvenstadien einer Gerridenart mit Hilfe von Quadratfängen quantitativ zu erfassen. SPENCE & SCUDDER (1980) schätzten die Dichte der verschiedenen Stadien von mehreren kanadischen Gerris- und Limnopusarten gestützt auf sogenannten „timed-catch samples“.

Im Rahmen einer mehrjährigen Untersuchung zur Dynamik der Imaginalpopulationen von *Gerris lacustris* auf vier kleinen Teichen (Abb. 1) im Garten unseres Instituts wurde 1979 auch die Dynamik der Larvenpopulation auf dem grössten dieser Teiche quantitativ erfasst. In dieser Arbeit beschränken wir uns auf die Darstellung dieser Teiluntersuchung. Allgemeine Angaben zur Dynamik der Imaginalpopulationen, deren Phänologie und deren Voltinismus geben Zimmermann & Hauser (in Vorb.) und HAUSER (1982). Zentrales Anliegen dieser Arbeit war die Schätzung der stadienspezifischen Dichten im Jahreslauf. Aufbauend auf diesen Schätzwerten sollten die stadienspezifischen Überlebensraten, die Stadiendauer und die stadienspezifischen Neueintritte (inkl. das Imaginalstadium) ermittelt werden. Für Freilandpopulationen von Gerriden sind uns keine solchen Angaben in der Literatur bekannt.

## MATERIAL UND METHODEN

*Untersuchungsgewässer* : Beim gewählten Teich handelt es sich um ein rechteckiges Betonbecken ( $7\frac{3}{4} \times 3$  m) (Abb. 1), das vor fünfzig Jahren erstellt worden ist und sich seither zu einem durchaus natürlichen und wenig gestörten Biotop mit reichem Pflanzen- und Tierleben entwickelt hat. Die Erstbesiedlung durch Wasserläufer der Art *Gerris lacustris* dürfte sich seinerzeit durch Einflug von Imagines ergeben haben. Seit Jahren besteht eine individuenreiche, autochthone Population, die alljährlich durch einige wenige langflügelige (LW) Immigranten verstärkt wird (Zimmermann & Hauser, in Vorb.).

*Stichprobenentnahme* : Für die Schätzung der Larvendichte benützten wir eine flächenbezogene Erhebungsmethode, die sog.

*Quadratfangmethode*. Vor dem Erscheinen der ersten Larven spannten wir eine gut sichtbare Kunststoffschnur ca. 10 cm unter der Wasseroberfläche auf und teilten die Teichfläche so zuerst in drei Schichten (Strata) von je einem Meter Breite und diese

darauf in Teilflächen von je einem Quadratmeter (Abb. 1). Zur Entnahme einer Einzelstichprobe (= Stichprobeneinheit) diente uns ein quadratischer Rahmen aus Balsaholz mit einer Grundfläche von 0,25 m<sup>2</sup>, der auf das Wasser abgesetzt wurde. Die Stichproben wurden von Anfang Juni bis Ende Oktober in wöchentlichen Zeitabständen entnommen.

Pro Gesamtstichprobe an einem bestimmten Datum wurden 15 Stichprobeneinheiten entnommen, je fünf aus jeder Schicht. Die jeweiligen Positionen innerhalb der drei Schichten wurden durch zweistellige Zufallszahlen bestimmt: die erste Ziffer gab das abgegrenzte Quadrat, in dem der Rahmen abgesetzt werden sollte, die zweite die

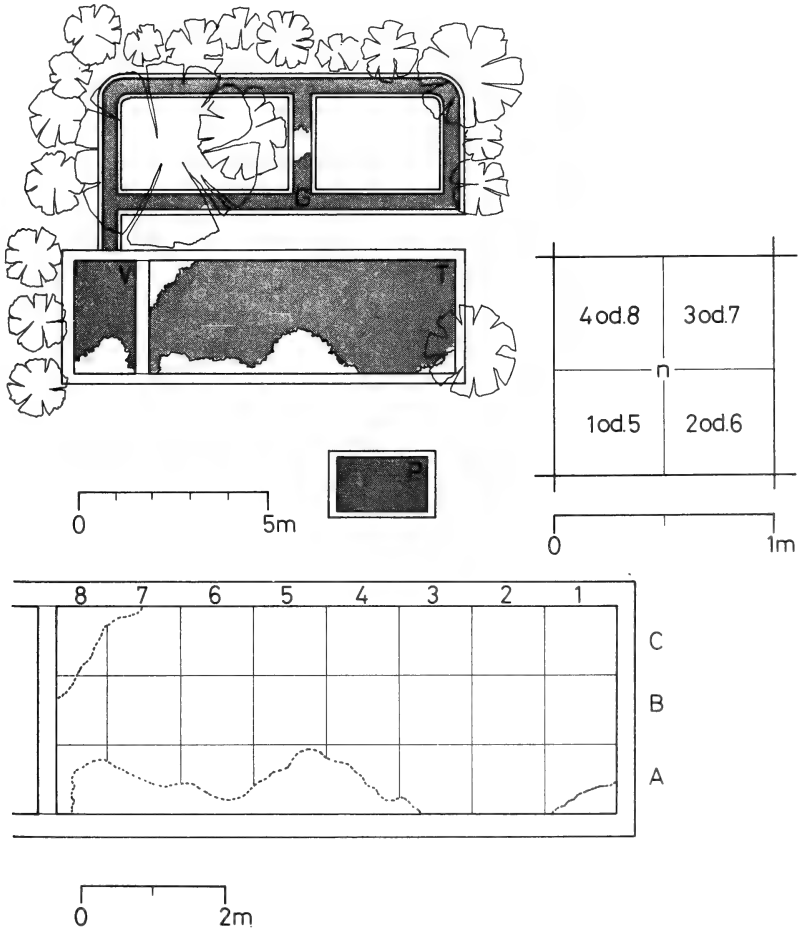


ABB. 1.

Planskizze der Teichanlage im Garten des Zoologischen Instituts (oben). Schichtenbildung (Schichten A, B und C) im Beobachtungsteich (T) (unten). Positionen der Stichprobeneinheiten in den abgegrenzten Teilflächen, wie sie mit Hilfe von zweistelligen Zufallszahlen ( $n_j$ ) ermittelt wurden ( $n, j = 1, \dots, 8$ ) (Mitte, rechts).

genaue Position innerhalb dieser Fläche an (Abb. 1). Aus den abgegrenzten Teilflächen wurde pro Stichprobe höchstens eine Stichprobeneinheit entnommen. Entnahmefehler, die durch Störung der Larven in der Nachbarschaft verursacht wurden, sollten so möglichst vermieden werden.

Eine Schichtenbildung wird von PIELOU (1974) empfohlen, „whenever there are reasons to believe, that individuals are more crowded in some parts than in others“. Nach BRINKHURST (1966), VEPSÄLÄINEN & JÄRVINEN (1974) und MATTHEY (1976a, 1981) kann die Verteilung der verschiedenen Stadien tatsächlich ungleichmässig sein. Dank der Schichtenbildung hatten wir Gewähr, dass unsere 15 Stichprobeneinheiten mehr oder weniger über den ganzen Teich verteilt waren.

Die gefangenen Larven wurden den entsprechenden Stadien zugeordnet, gezählt und darauf sofort wieder in dem Quadrat, in dem sie gefangen worden waren, ausgesetzt. Damit konnte der in den Sammelbecken stets auftretende Kannibalismus vermieden werden. Der an drei verschiedenen Fangdaten durchgeführte Vergleich zwischen dem geschilderten Vorgehen und einem anderen, bei dem die gefangenen Larven bis zum Ende der Stichprobentnahme in Becken zurückbehalten wurden, ergab keine Unterschiede im Sammelergebnis.

Unabhängig von diesen Stichproben wurden wöchentlich ca. 80 bis 90% der aktiven Imagines gefangen und anlässlich ihres Erstfanges individuell markiert. Wiederfänge wurden in einem Fangkalender (= Wiederfangprotokoll) festgehalten. Aus diesen Protokollen konnten wir zusätzliche Vergleichsinformationen über die Imagines (minimale Produktion, Altersaufbau, ungefähre Dichte fortpflanzungsfähiger Individuen usw.) entnehmen.

*Statistik*: Die Primärdaten wurden zunächst mit einem verteilungsunabhängigen Analogon zu einer Varianzanalyse, dem Kruskal-Wallis-Test (SOKAL & ROHLF 1981), auf allfällige Verteilungsunterschiede der fünf Larvenstadien zwischen den drei Schichten geprüft. Anschliessend berechneten wir die mittleren stadienspezifischen Dichten pro Stichprobeneinheit und das entsprechende 95%-Vertrauensintervall nach den Formeln für einfache Zufallsstichproben (PIELOU 1974).

Für jede der beiden Teilgenerationen, die wir feststellen konnten (s. Resultate und Folgerungen), wurden darauf die stadienspezifischen Überlebensraten, die Stadiendauer und die Zahl der stadienspezifischen Neueintritte berechnet. Für diese Berechnungen diente uns die von MANLY (1976) erweiterte Methode von KIRITANI & NAKASUJI (1967). Diese Methode stützt sich auf die stadienspezifischen Dichtekurven. Zunächst mussten die Flächen unter diesen Kurven berechnet werden. Mit Hilfe dieser Flächen konnten die stadienspezifischen Überlebensraten direkt ermittelt werden. Schätzt man zusätzlich die tägliche Überlebensrate, die als konstant und gleich für alle Stadien angenommen wird, so können auch die Stadiendauer und die Zahl der Neueintritte in die einzelnen Stadien (das Imaginalstadium eingeschlossen) berechnet werden.

Die tägliche Überlebensrate ( $k$ ) berechneten wir aus der Gesamtüberlebensrate ( $S_{1-5} = S_1 \times \dots \times S_5$ ) und der Entwicklungsdauer ( $D$ ) vom ersten Larvenstadium bis zur Imago nach der Formel  $k^D = S_{1-5}$ . Die Entwicklungsdauer schätzten wir analog zu Fox (1975), d.h. wir ermittelten zuerst das Zeitintervall zwischen dem ersten Auftreten von Erstlarven und von Imagines ( $D_1$ ), darauf das Intervall zwischen den maximalen Dichten dieser beiden Stadien ( $D_2$ ). Der erste Wert ist als Schätzung der Entwicklungsdauer wahrscheinlich zu klein, der zweite eher etwas zu gross; deshalb wurde als Schätzwert für die Entwicklungsdauer das arithmetische Mittel aus diesen beiden Werten genommen. Sämtliche Berechnungen konnten auf einem programmierbaren Taschenrechner durchgeführt werden.

## RESULTATE UND FOLGERUNGEN

Die Erstbeobachtungen der einzelnen Stadien der Sommergeneration wurden nicht nur 1979, sondern, wenn auch weniger konsequent, während der ganzen vierjährigen Untersuchungsperiode zeitlich festgehalten. Die Daten sind in Tabelle 1 zusammengefasst. Wir stellen im Vergleich zwischen diesen Jahren eine gute Übereinstimmung im Zeitpunkt des Auftretens der frühen Larvenstadien fest. Die ersten Larven des ersten Stadiums ( $L_1$ ) erschienen Ende Mai/Anfang Juni. Die ersten Imagines der Sommergeneration konnten Ende Juni/Anfang Juli, also ca. einen Monat nach den ersten Larven

TABELLE 1.

*Erstbeobachtungen der verschiedenen Stadien in den vier Untersuchungsjahren.*

|                 |    | $L_1$ | $L_2$ | $L_3$ | $L_4$ | $L_5$ | Imagines |
|-----------------|----|-------|-------|-------|-------|-------|----------|
| Erstbeobachtung | 78 | 6.6.  | 6.6.  | 6.6.  | —     | —     | 29.6.    |
|                 | 79 | 28.5. | 5.6.  | 5.6.  | 13.6. | 25.6. | 29.6.    |
|                 | 80 | 26.5. | —     | —     | 20.6. | 3.7.  | 17.7.    |
|                 | 81 | 28.5. | —     | —     | —     | —     | 6.7.     |

beobachtet werden. Die starke Verspätung um gut zwei Wochen im Jahre 1980 ist zweifellos auf die langanhaltenden ungünstigen Witterungsbedingungen im Frühsommer zurückzuführen. 1981 verliessen die meisten Imagines, bedingt durch das überaus milde Wetter im März, zwei bis drei Wochen früher als üblich ihre ufernahen Winterquartiere, besiedelten die Teiche und begannen dementsprechend auch früher mit der Eiablage. Trotzdem traten die ersten Larven nicht früher als in den Vorjahren in Erscheinung. Für drei kanadische *Gerris*-Arten stellten SPENCE *et al.* (1980) relativ hohe Temperaturschwellen für die Eientwicklung fest. Die beobachtete Entwicklungsverzögerung könnte durchaus durch eine hohe Temperaturschwelle bei *Gerris lacustris* (die noch nachzuweisen ist) erklärt werden.

Für die meisten Sammeldaten lieferte der Kruskal-Wallis-Test keine Anhaltspunkte für Verteilungsunterschiede der fünf Larvenstadien zwischen den drei Schichten (Tab. 2).

Die Ergebnisse über die Grösse der Larvenpopulation, ihre Zusammensetzung und die stadienspezifischen Dichten sind in Abb. 2 und 3 dargestellt. Die wöchentlichen Stichproben erfassen jeweils eine konstante Wasserfläche ( $15 \times 0,25 \text{ m}^2$ ). Die jeweiligen Stichprobenumfänge ( $n$ ) liefern uns damit untereinander vergleichbare Schätzwerte für die Grösse der Larvenpopulation, d.h. für die Gesamtlarvendichte. Diese stieg kurz nach dem Erscheinen der ersten Larven im Juni rasch an und erreichte Ende des Monats den maximalen Wert von ca. 100 Larven pro  $\text{m}^2$  (ca. 350 pro  $15 \times 0,25 \text{ m}^2 = 3,75 \text{ m}^2$ ). Bis ca. Mitte Juli blieb es bei dieser Dichte, dann sank sie bis Ende August auf ca. 1/5 ihres Maximalwertes ab, stieg im folgenden jedoch wieder bis Mitte September auf ca. 1/3 des Maximums an. Darauf war ein kontinuierlicher Rückgang der Gesamtlarvendichte zu verzeichnen. Erstlarven fanden wir bis Mitte Oktober, ältere Larvenstadien sogar bis zum Wintereinbruch. Larven, die sich bis zum Auftreten der ersten Nachtfröste

TABELLE 2.

Mittlere stadienspezifische Dichten. Die Trennung der beiden Generationen ist durch einen Querstrich gegeben. Larven oberhalb dieses Striches wurden zur ersten Generation, diejenigen unterhalb zur zweiten gezählt.

| Datum  | $\bar{n}$      |                |                |                |                |             | Imagines    |  |
|--------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------------|-------------|--|
|        | L <sub>1</sub> | L <sub>2</sub> | L <sub>3</sub> | L <sub>4</sub> | L <sub>5</sub> | 1. Teilgen. | 2. Teilgen. |  |
| 13.6.  | 8,7            | 4,5            | 2,7            | 0,1            | 0              | 0           |             |  |
| 19.6.  | 9,2*           | 2,5            | 4,2            | 1,2            | 0              | 0           |             |  |
| 26.6.  | 15,4**         | 4,1**          | 1,1            | 2,6            | 0,4            | 0           |             |  |
| 3.7.   | 7,6            | 4,5            | 2,4            | 1,5            | 1,6*           | 0           |             |  |
| 10.7.  | 8,2            | 5,1            | 4,5            | 1,5            | 2,9            | 0,5         |             |  |
| 19.7.  | 2,5            | 2,7            | 2,9            | 2,1            | 1,5            | 1,0         |             |  |
| 31.7.  | 1,2            | 1,7            | 2,1            | 3,1            | 3,2            | 2,2         |             |  |
| 7.8.   | 2,1            | 1,0            | 1,4*           | 1,3            | 2,9            | 4,3         |             |  |
| 14.8.  | 1,7            | 1,1            | 1,3            | 1,1            | 1,9            | 5,9         |             |  |
| 21.8.  | 3,5            | 0,7            | 0,5            | 0,9            | 0,9            | 3,3         |             |  |
| 28.8.  | 1,7            | 1,5            | 1,1            | 0,5            | 0,4            | 4,0         |             |  |
| 4.9.   | 3,2            | 1,6            | 0,9            | 0,3            | 0,8            | 2,7         |             |  |
| 11.9.  | 3,6            | 1,9            | 1,3            | 0,7            | 0,9            | 2,3         | 0,6         |  |
| 18.9.  | 1,5            | 1,5            | 0,9            | 0,2            | 0,5            | 2,2         | 0,9         |  |
| 25.9.  | 0,3            | 0,7            | 0,7            | 0,5            | 0,5            | 1,2         | 0,9         |  |
| 2.10.  | 0,3            | 0,7            | 0,5            | 0,7            | 0,5            | 0,4         | 0,6         |  |
| 9.10.  | 0,1            | 0,6            | 0,4            | 0,5            | 0,4            | 0,3         | 1,0         |  |
| 16.10. | 0,1            | 0              | 0,3            | 0,7            | 1,0            | 0,1         | 0,4         |  |
| 25.10. | 0              | 0              | 0,1            | 0,3            | 0,5            | 0,1         | 0,5         |  |

$\bar{n}$ : mittlere Dichte pro 0,25 m<sup>2</sup>

KRUSKAL-WALLIS-TEST zwischen den drei Schichten:

kein Zeichen: P > 5%

\*: 1% < P < 5%

\*\* : P < 1%

nicht zu Imagines häuten konnten, gingen zugrunde. Sie können nicht überwintern (MATTHEY & FIORA 1979).

Der Altersaufbau der Larvenpopulation, wie er sich aus den Stichproben ergab, ist in Abb. 2 gegeben. Wie zu erwarten, traten die verschiedenen Stadien in einer zeitlichen Folge auf. Alle fünf Stadien zusammen wurden erstmals Ende Juni gefunden. Die Bimodalität in der Larvendichte, die sich bereits aufgrund der Stichprobenumfänge andeutete, war mindestens für die ersten beiden Stadien ganz deutlich ausgeprägt (Abb. 3).

Zeitweilige Rückgänge in der Dichte, wie derjenige bei den  $L_2$  Mitte Juni (und zeitverschoben bei den älteren Stadien) und den  $L_1$  Ende August dürften auf Schlechtwettereinbrüche zurückzuführen sein (Abb. 2 oben, Pfeile).

Der Wiederanstieg der Dichte der jungen Larven im August und ihre Präsenz bis weit in den Spätherbst hinein sind Hinweise für das Erscheinen einer zweiten Nachkom-

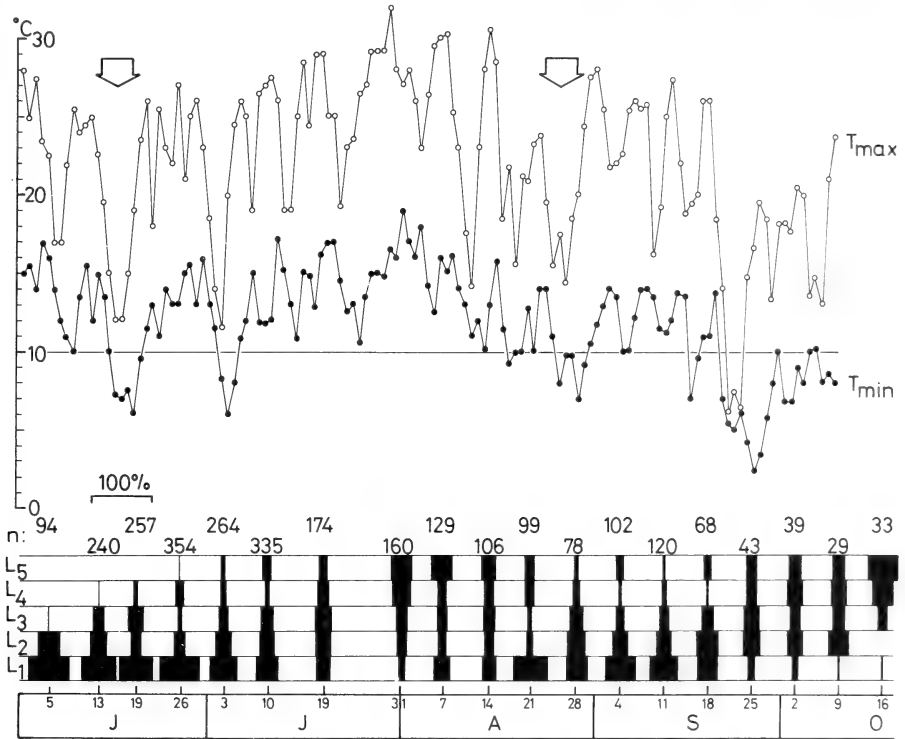


ABB. 2.

Altersaufbau der Larvenpopulation 1979, wie er aus den Stichproben ermittelt wurde (n = Stichprobenumfang). Oben sind die Maximal- und die Minimaltemperaturen, die von einer Wetterstation im Garten (ca. 1,5 m über dem Boden) aufgezeichnet wurden, wiedergegeben. Die beiden Pfeile kennzeichnen Schlechtwettereinbrüche.

mengeneration im gleichen Jahr. Diese Larven konnten unmöglich direkte Nachkommen der Frühlingsgeneration sein. Die letzten der wenigen im Hochsommer noch vorhandenen Weibchen dieser Generation waren bis Mitte August abgestorben (Abb. 4). Das Auftreten einer zweiten Teilgeneration wurde für *Gerris lacustris* in Mittel- und Nordeuropa von verschiedenen Autoren nachgewiesen (VON MITIS 1937, ANDERSEN 1973, VEPSÄLÄINEN 1974). ANDERSEN (1973) wies darauf hin, dass in Freilandpopulationen die zu subitaner Fortpflanzung (d.h. ohne vorhergehende Diapause) bereiten Weibchen

durch hellere Pigmentierung der Thoraxsternite gekennzeichnet sind. Wir überprüften diesen Zusammenhang, indem wir unserer Population 14 hellbrüstige und 10 dunkelbrüstige Weibchen, die sich anfangs Juli zu Imagines gehäutet hatten, entnahmen und diese vorübergehend im Labor auf eine allfällige Eiablage prüften. Kein einziges der dunklen, jedoch 13 der 14 hellen Weibchen legten Eier ab. Subitanweibchen sind bei uns bis Mitte Juli zu erwarten. Später schlüpfen nur noch diapausepflichtige Weibchen, die, vorausgesetzt sie überleben, erst im kommenden Frühling mit der Eireifung und der

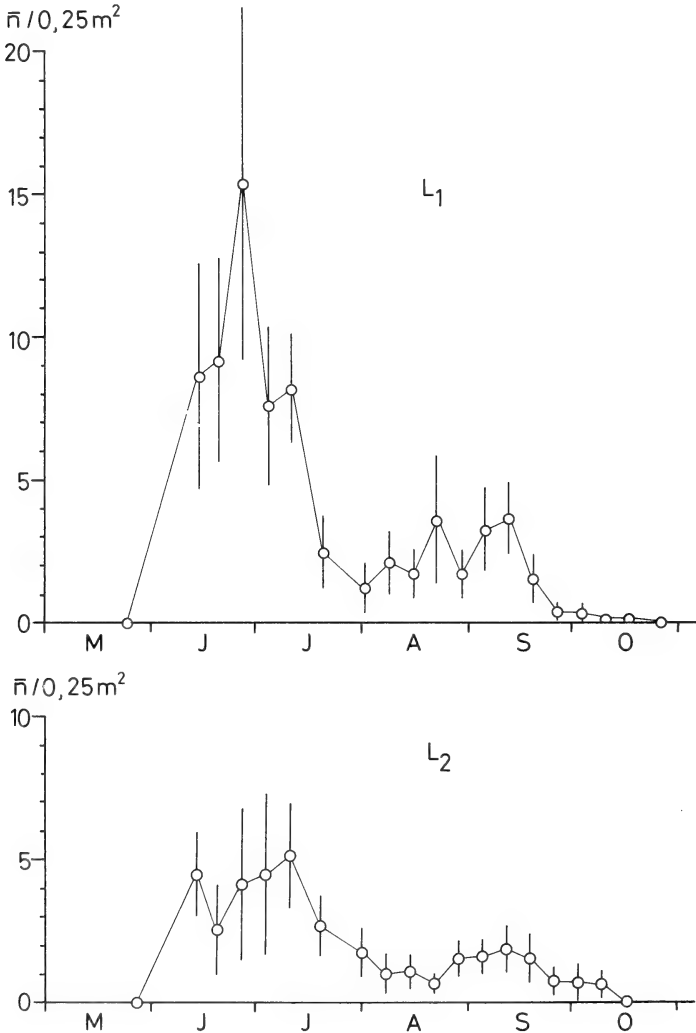
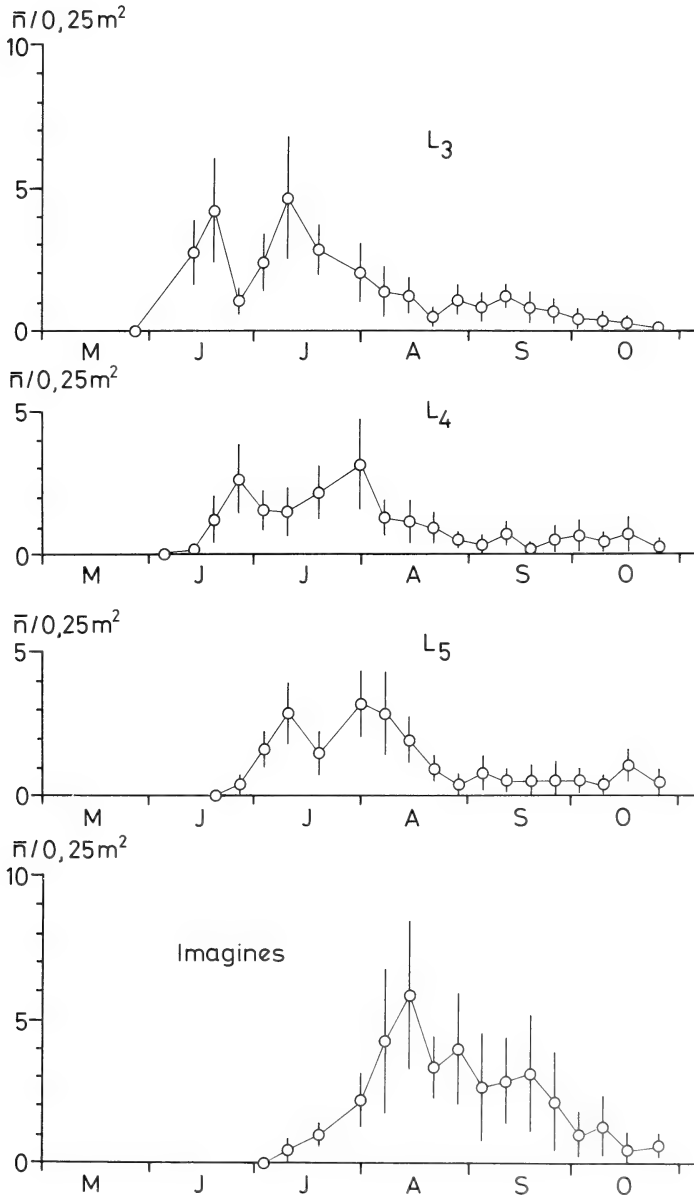


ABB. 3.

Mittlere stadienspezifische Dichten ( $\bar{n}$ ) pro Stichprobeneinheit (0,25 m<sup>2</sup>) und dazugehöriges 95%-Vertrauensintervall.





Eiablage beginnen (HAUSER 1982). Die Zahl der aufgrund der Thoraxpigmentierung identifizierten Subitanweibchen betrug 1979 30 (neben 774 diapausepflichtigen Individuen) und blieb damit in der Dichte hinter derjenigen der Elterngeneration zurück (maximale Dichte: ca. 60 Weibchen zwischen dem 19. April und dem 28. Mai; insgesamt besiedelten 99 Weibchen im Frühjahr 1979 den Untersuchungsteich).

Berücksichtigen wir für diese Subitanweibchen eine Reifezeit von einigen Tagen (HAUSER 1982) und für die Embryonalentwicklung 10 bis 14 Tage (VEPSÄLÄINEN 1973), so dürfen wir annehmen, dass spätestens ab Anfang August vorhandene  $L_1$ , ganz überwiegend zur 2. Sommer-(teil)-generation gehörten (Abb. 3: Dichtezunahme der  $L_1$  Anfang August). Für die Berechnungen nach MANLY (1976) haben wir die Trennung der Generationen so vorgenommen, dass wir die vor dem 1. 8. erfassten  $L_1$  zur ersten

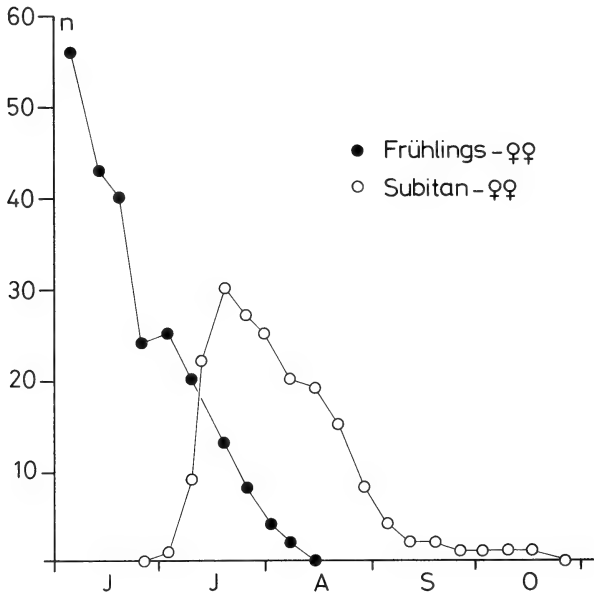


ABB. 4.

Absolute Dichten der Frühlings- bzw. der Subitanweibchen. Die Dichte der Frühlingsweibchen wurde durch Fang-Markierung-Wiederfang-Untersuchungen ermittelt. Die Dichte der Subitanweibchen entnahmen wir den Wiederfangprotokollen.

und alle später beobachteten zur zweiten Sommergeneration zählten. Für die weiteren Larvenstadien war das Trennungskriterium die erneute Dichtezunahme nach dem Trennzeitpunkt für das jeweils vorhergehende Stadium (Tab. 2, Querstriche). Für die Imagines ist eine solche Trennung nicht möglich, da sich diese ca. 5 Wochen aktiv auf dem Teich aufhielten. Die wöchentlichen Stichproben der Imaginespopulation ergaben eine Zunahme der Anzahl neu markierter Tiere und der geschätzten Zahl der „Geburten“ (Imaginalhäutungen) zwischen dem 31. August und dem 5. September. Wir nahmen deshalb an, dass alle Individuen, die nach dem 31. August markiert wurden, zur zweiten Sommergeneration gehörten. Die Zusammensetzung der Imaginespopulation aus diesen Individuen und solchen, die früher markiert wurden, konnte aus den Wiederfangprotokollen ermittelt werden. Mit diesen Werten wurde die Dichtekurve für die Imagines in die beiden Teilgenerationen aufgeteilt (Tab. 2).

Die Schätzwerte für die drei Populationsparameter sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Zu den Ergebnissen:

- Die Schätzwerte für alle fünf stadienspezifischen Überlebensraten der ersten Sommergeneration sind höher ausgefallen als die entsprechenden der zweiten (Abb. 5). Am deutlichsten ist der Unterschied für das zweite Larvenstadium. Erhöhter Kannibalismus kommt als mögliche Erklärung für diesen Unterschied

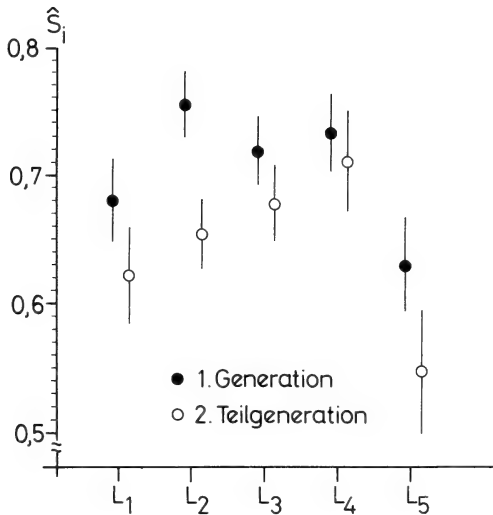


ABB. 5.

Stadienspezifische Überlebensraten  
für die beiden Generationen  $\pm$  geschätzter Standardfehler.

in Betracht (MATTHEY 1976a, b). Von den auf dem Wasser erschienenen L<sub>1</sub> erreichten 17 bzw. 11% das Imaginalstadium. Die Gesamtmortalität zwischen L<sub>1</sub> und Imago lag also irgendwo zwischen 80 und 90%. Über die Mortalität zwischen Ei und L<sub>1</sub> können wir keine Aussage machen. L<sub>1</sub> können nach dem Schlüpfen aus dem Ei u.U. nicht an die Wasseroberfläche gelangen und ertrinken; Eiprädation, Verpilzung usw. kommen als mögliche weitere Todesursache vor dem Erscheinen der L<sub>1</sub> auf der Wasseroberfläche in Frage (MATTHEY 1976b).

- Die Dauer der einzelnen Stadien war für Larven der 2. Generation länger als für die der ersten, was bei der herbstlichen Temperaturabnahme auch zu erwarten ist. Die erhaltenen Werte stimmen recht gut mit denjenigen von VEPSÄLÄINEN (1973) und B. Grossen (pers. Mittlg.) an Laborzuchten ermittelten überein. B. Grossen beobachtete eine durchschnittliche Gesamtentwicklungsdauer von der L<sub>1</sub> bis zur Imago von 35 Tagen bei einer konstanten Temperatur von 20° C.
- Die geschätzte Zahl der im Jahr 1979 auf dem Beobachtungsteich entstandenen Imagines (744/136) (Tab. 3) kann direkt mit derjenigen, die wir im Zusammenhang

TABELLE 3.

Schätzwerte für die stadienspezifischen Überlebensraten ( $S_i$ ), die Stadiendauer ( $d_i$ ) und die Zahl der Neueintritte in die einzelnen Stadien ( $N_i$ ) pro  $0,25 \text{ m}^2$ . Diese wurde auf die ganze Teichfläche umgerechnet ( $N_{\text{tot}} = 80 \times N_i$ ).

|       | $S_i \pm \text{s.e.}$ | $d_i$ | $N_i$ | $N_{\text{tot}}$ |
|-------|-----------------------|-------|-------|------------------|
| $L_1$ | $0,68 \pm 0,033$      | 9,3   | 54,7  | 4376             |
| $L_2$ | $0,76 \pm 0,026$      | 6,7   | 37,2  | 2976             |
| $L_3$ | $0,72 \pm 0,027$      | 8,0   | 28,1  | 2248             |
| $L_4$ | $0,73 \pm 0,028$      | 7,5   | 20,2  | 1616             |
| $L_5$ | $0,63 \pm 0,037$      | 11,1  | 14,8  | 1184             |
| Im.   | — —                   | —     | 9,3   | 744              |
| $L_1$ | $0,62 \pm 0,038$      | 10,1  | 15,7  | 1256             |
| $L_2$ | $0,65 \pm 0,027$      | 9,0   | 9,8   | 784              |
| $L_3$ | $0,68 \pm 0,031$      | 8,3   | 6,4   | 512              |
| $L_4$ | $0,71 \pm 0,043$      | 7,3   | 4,4   | 352              |
| $L_5$ | $0,55 \pm 0,051$      | 12,8  | 3,1   | 248              |
| Im.   | — —                   | —     | 1,7   | 136              |

1. Generation  
 $D_1 = 36$  Tage  
 $D_2 = 49$  Tage  
 $D = 42,5$  Tage  
 $k = 0,95924$   
 bis 1.9. 647 Images markiert

2. Teilgeneration  
 $D_1 = 46$  Tage  
 $D_2 = 49$  Tage  
 $D = 47,5$  Tage  
 $k = 0,95419$   
 nach 31.8. 157 Imagines markiert

mit den intensiven wöchentlichen Stichproben der Imagines und deren individueller Markierung ermittelten (647/157), verglichen werden. Schätzwert und Zählung stimmen für beide Generationen erstaunlich gut überein, was unser Vertrauen in die angewandte Schätzmethode festigt.

## DISKUSSION

Die in unserer Untersuchung angewandte, von KIRITANI & NAKASUJI 1967 entwickelte und von MANLY 1976 ausgebaute Schätzmethode ist bis heute nur selten benutzt worden, um Überlebensraten, Stadiendauer und die Zahl der Neueintritte in die einzelnen Stadien zu ermitteln. Diese Methode gilt als verhältnismässig einfach und zuverlässig (SOUTHWOOD 1978). Ihre Anwendung ist jedoch nur unter den folgenden zwei, ziemlich restriktiven, Voraussetzungen erlaubt:

1. Die tägliche Überlebensrate muss für alle Stadien konstant und gleich sein.
2. Alle Stadien müssen mit derselben Wahrscheinlichkeit gefangen werden.

In Laborkulturen sind die täglichen Überlebensraten annähernd konstant (B. Grossen pers. Mittlg.). MANLY gibt zudem an, dass kleinere Variationen in der täglichen Überlebensrate die Ergebnisse nur unwesentlich beeinflussen (MANLY 1976). Die Schätzwerte für die Stadiendauer und die stadienspezifischen Neueintritte hängen jedoch wesentlich von der Schätzung dieser täglichen Rate ab. Werden anstelle unserer mittleren Entwicklungsdauer  $D$  die beiden Schätzwerte  $D_1$  und  $D_2$  einzeln verwendet, so ergeben

sich für die Stadiendauern Unterschiede von  $\pm 1,5$  Tagen. Die geschätzte Zahl der Neueintritte in das Imaginalstadium verändert sich dementsprechend um  $\pm 120$  Tiere. Trotz des grossen Unterschiedes von 13 Tagen zwischen  $D_1$  und  $D_2$  sind die Schätzwerte nur wenig verschieden. Die Methode nach KIRITANI & NAKASUJI kann deshalb durchaus verwendet werden, wenn die tägliche Überlebensrate annähernd zuverlässig geschätzt werden kann. Allgemeinere Methoden, wie sie von SOUTHWOOD (1978) beschrieben werden, können nur verwendet werden, wenn neben den Dichteschätzungen weitere Zusatzinformationen in das Schätzmodell gesteckt werden; die Berechnungen sind zudem nur durch eine Datenverarbeitungsanlage durchführbar. Die Wahl der Methode nach KIRITANI & NAKASUJI schien deshalb durchaus gerechtfertigt. Die verwendete Quadratfangmethode umgeht die Schwierigkeiten, die auftreten, wenn Larven durch Netzfänge, d.h. in erster Linie auf Sicht gefangen werden. SPENCE (1980) benutzte die absoluten Dichtewerte, die er durch Quadratfänge erhielt, um seine „timed-catch samples“ also relative Werte in absolute Dichten umzurechnen.

Die Trennung der beiden Generationen ist für die ersten drei Larvenstadien mehr oder weniger durch die Dichtekurven vorgegeben. Frühere Trennzeitpunkte als die verwendeten kommen kaum in Frage und könnten nur schlecht begründet werden. Für die folgenden Stadien können allenfalls spätere Daten verwendet werden. Die Unterschiede in den stadienspezifischen Überlebensraten zwischen den beiden Generationen würden dadurch nur noch vergrössert (die beiden anderen Parameter würden sich dementsprechend ebenfalls verändern). Eine Trennung ist an sich immer künstlich, da sich die beiden Teilgenerationen überlappen. Da jedoch nur die Flächen unter den Dichtekurven berechnet werden müssen und die stadienspezifischen Dichten im Überlappungsbereich klein sind, kann die Überlappung durchaus vernachlässigt werden. Die von uns gewählten Trennzeitpunkte sind durch Vergleichsinformationen abgestützt und scheinen daher plausibel.

Das Vorhandensein junger Larvenstadien noch spät im Jahr wurde in früheren Publikationen entweder durch eine Ei-Diapause (DARNHOFER-DEMAR 1973) oder durch eine, auf niedrige Temperaturen zurückzuführende, Entwicklungsverlängerung (MATTHEY & FIORA 1979) zu erklären versucht. Für das Vorkommen einer Ei-Diapause gibt es unseres Wissens keinerlei experimentellen, oder durch zweifelsfreie Beobachtungen abgestützte Beweise. Die Befunde von MATTHEY & FIORA lassen auch eine andere als die von den Autoren gegebene Deutung zu. Da in den Torfmooren von Les Pontins die ersten Imagines der Sommergeneration schon Ende Juni/anfangs Juli auftraten, scheint es wahrscheinlich, dass sich 1976 unter ihnen auch zu subitaner Fortpflanzung befähigte Individuen befanden. Gelten die hohen Eizahlen, die die Autoren bei im Labor gehaltenen Weibchen der Frühlingsgeneration fanden, auch für die subitanen der Sommergeneration, so genügten ganz wenige von diesen, um den hohen Anteil an Junglarven im September zu produzieren. Hauser (unpubl.) erhielt 1981 von 5 Subitanweibchen von *Gerris lacustris*, die er in einem Becken im Freien hielt, in der Zeit vom 14. 7. bis 11. 9. 1500 Larven des ersten Stadiums. Diese wurden fortlaufend am Tage nach dem Schlüpfen auf dem Herkunftsteich der Eltern, der frei von fortpflanzungsfähigen Imagines war, ausgesetzt. In der Periode vom 19. 8. bis zum 29. 10. entwickelten sich aus diesen Larven 230 Imagines. Dies entspricht einer Gesamtüberlebensrate von  $L_1$  bis zur Imago von 15% bzw. einer Sterberate von 85%, was in ausgezeichneter Übereinstimmung mit den geschätzten Werten ist. Mit SOUTHWOOD (1978) können wir deshalb schliessen: „It is reasonable to claim that when there is agreement with other estimates, by other methods made simultaneously or sequentially, this substantially increases the probability that the true value lies close to the estimates“.

## ZUSAMMENFASSUNG

Auf einem kleinen Teich des Zoologischen Instituts der Universität Bern wurde die Dichte der fünf Larvenstadien des Wasserläufers *Gerris lacustris* über die ganze Aktivitätsperiode des Jahres 1979 hinweg mit Hilfe der Quadratfangmethode geschätzt.

Der Kruskal-Wallis-Test (ein verteilungsunabhängiges Analogon zu einer Varianzanalyse) ergab für die meisten Sammeldaten keine Hinweise auf ein stadienspezifisches Verteilungsmuster der Larven auf dem Gewässer. Die grössten Gesamtlarvendichten wurden zwischen Mitte Juni und Mitte Juli registriert. Im August war ein deutlicher Rückgang zu verzeichnen, gefolgt von einem erneuten Anstieg im September, was auf das Auftreten einer partiellen zweiten Generation hinweist. Wir konnten nachweisen, dass tatsächlich ein Teil der frühesten Weibchen der ersten Sommergeneration sich unmittelbar fortpflanzte; der grösste Teil hingegen ging ohne sich reproduziert zu haben in Diapause. Die Population war also partiell bivoltin.

Gestützt auf die stadienspezifischen Dichtekurven wurden die Larven (etwas willkürlich) der ersten bzw. der zweiten Sommergeneration zugeteilt. Für die beiden Gruppen wurden nun die stadienspezifischen Überlebensraten berechnet. Diese waren für die erste Generation etwas höher als für die zweite (Teil-) Generation. Die Gesamtmortalität betrug für die Larven (ab  $L_1$  bis Imago) der ersten Sommergeneration 83% und für diejenigen der zweiten Sommergeneration 89%. Über die Mortalität zwischen Ei und beobachtbarem ersten Larvenstadium können wir keine Aussage machen. Aufgrund der errechneten stadienspezifischen Überlebensraten liessen sich Schätzungen für die Stadiendauer und die Zahl der Rekrutierungen in die einzelnen Stadien (inkl. Imagines) ermitteln.

Die für die Schätzmethode notwendigen Annahmen werden kurz diskutiert.

## LITERATUR

- ANDERSEN, N. M. 1973. Seasonal Polymorphism and Developmental Changes in Organs of Flight and Reproduction in Bivoltine Pondskaters (Hem. Gerridae). *Ent. scand.* 4: 1-20.
- BRINKHURST, R. O. 1966. Population dynamics of the large pondskater *Gerris najas* DeGeer (Hemiptera-Heteroptera). *J. Anim. Ecol.* 35: 13-25.
- DARNHOFFER-DEMAR, B. 1973. Zur Populationsdynamik einer univoltinen Population von *Gerris lacustris* (L.) (Heteroptera, Gerridae). *Zool. Anz.* (3/4) 190: 189-204.
- FOX, L. R. 1975. Some demographic consequences of food shortage for the predator, *Notonecta hoffmanni*. *Ecology* 56: 868-880.
- HAUSER, R. 1982. Untersuchungen zu Flügelpolymorphismus und Voltinismus von *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae). *Revue suisse Zool.* 89: 903-917.
- KIRITANI, K. and F. NAKASUJI. 1967. Estimation of the stage-specific survival rate in the insect population with overlapping stages. *Res. Popul. Ecol.* IX: 143-152.
- MANLY, B. F. J. 1976. Extensions to KIRITANI and NAKASUJI's method for analysing insect stage-frequency data. *Res. Popul. Ecol.* 17: 191-199.
- MATTHEY, W. 1976a. Observations sur l'écologie de *Gerris remigis* Say (Heteroptera): durée du développement larvaire et colonisation des différents types d'étangs dans les Montagnes Rocheuses canadiennes (Alberta). *Revue suisse Zool.* 83: 405-412.
- 1976b. Etude des facteurs de mortalité dans une population de *Gerris remigis* Say (Heteroptera). *Bull. Soc. ent. Suisse* 49: 259-268.

- 1981. Observations sur *Gerris lateralis* Schumm. (Het., Gerridae) dans les tourbières du Haut-Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. ent. Suisse* 54: 333-339.
- MATTHEY, W. et M. FLORA. 1979. Contribution à l'étude entomologique de la tourbière des Pontins: observations sur les Hétéroptères aquatiques de surface, et plus particulièrement sur le genre *Gerris*. *Bull. Soc. neuchât. Sci. nat.* 102: 23-30.
- MITIS, H. von 1937. Ökologie und Larvenentwicklung der mitteleuropäischen *Gerris*-Arten (Heteroptera). *Zool. Jb. Syst.* 69: 337-372.
- PIELOU, E. C. 1974. Population and Community Ecology: Principles and Methods. *Gordon and Breach Science Publ., New York.* viii + 424 pp.
- SOKAL, R. R. and F. J. ROHLF. 1981. Biometry. *Freeman & Company, San Francisco,* xviii + 859 pp. 2nd ed.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. Ecological Methods with particular reference to the study of Insect Populations. *Chapman and Hall, London,* xxiv + 524 pp. 2nd ed.
- SPENCE, J. R. 1980. Density estimation for water-striders (Heteroptera: Gerridae). *Freshwater Biol.* 10: 563-570.
- SPENCE, J. R. and G. G. E. SCUDDER. 1980. Habitats, life cycles, and guild structure among water striders (Heteroptera: Gerridae) on the Fraser Plateau of British Columbia. *Can. Ent.* 112: 779-792.
- SPENCE, J. R., D. H. SPENCE, and G. G. E. SCUDDER. 1980. The effects of temperature on growth and development of water strider species (Heteroptera: Gerridae) of central British Columbia and implications for species packing. *Can. J. Zool.* 58: 1813-1820.
- VEPSÄLÄINEN, K. 1971. The role of gradually changing daylength in determination of wing length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* population (Gerridae, Heteroptera) in South Finland. *Ann. Acad. Sci. fenn. A, IV Biologica* 183: 1-25.
- 1973. Development Rates of Some Finnish *Gerris* Fabr. Species (Het. Gerridae) in Laboratory Cultures. *Ent. scand.* 4: 206-216.
- 1974. The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. species (Heteroptera, Gerridae). *Acta Zool. fenn.* 141: 1-73.
- VEPSÄLÄINEN, K. and O. JÄRVINEN. 1974. Habitat utilization of *Gerris argentatus* (Het. Gerridae). *Ent. scand.* 5: 189-195.
-





# Etude *in vivo* de la nature des relations hôte-parasite dans le complexe Amphibien-Polystome (Monogenea)<sup>1</sup>

par

Danièle MURITH \*

Avec 6 figures

## ABSTRACT

**In vivo-studies on the nature of host-parasite relationships in the amphibian-polystome (Monogenea)- complex.** — Some Polystomes (Monogenea), parasites of anuran amphibians, present two reproductive modalities: a rapid life cycle on the gill of the tadpole and a delayed one in the urinary bladder of the adult host. It was observed that the parasitic reproductive modality depends on the age of the contaminated tadpole (GALLIEN 1935), and more precisely whether it is in pre-, or already in pro-metamorphosis (MURITH 1981). The present work aims to define the nature of the ontogenic transformation which induces parasite adaptation. The test consists in observing Polystome growth on normal and neotenic tadpoles, maintained in neoteny by chemical treatment. The results show that the worm considers both tadpoles as identical hosts, which allows one to suppose that the parasitic reproductive strategy depends on the biochemical and not on the morphological or metabolic aspects of the amphibian. Comparison with the biochemical changes of the tadpole during metamorphosis defines the field of further research on this peculiar host-parasite relationship.

---

<sup>1</sup> Travail exécuté avec l'aide financière du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique (section de Neuchâtel).

Conférence présentée à l'assemblée annuelle de la SSZ à Neuchâtel, le 12-13 mars 1982.

\* Laboratoire de Biologie Animale de l'Université, F-66025 Perpignan Cedex (France) et Institut de Zoologie de l'Université, CH-2000 Neuchâtel (Suisse); adresse: Institut de Zoologie, rue Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel 7, Suisse.

## INTRODUCTION

Les Polystomes (Polystomatidae) parasites de la vessie des Amphibiens anoures font partie des rares Monogènes de Vertébrés terrestres. Les mœurs amphibiennes des hôtes contraignent un nombre représentatif de Polystomes à recourir à deux modes de reproduction pour assurer le maintien et la diffusion de la parasitose: « un cycle aqua-

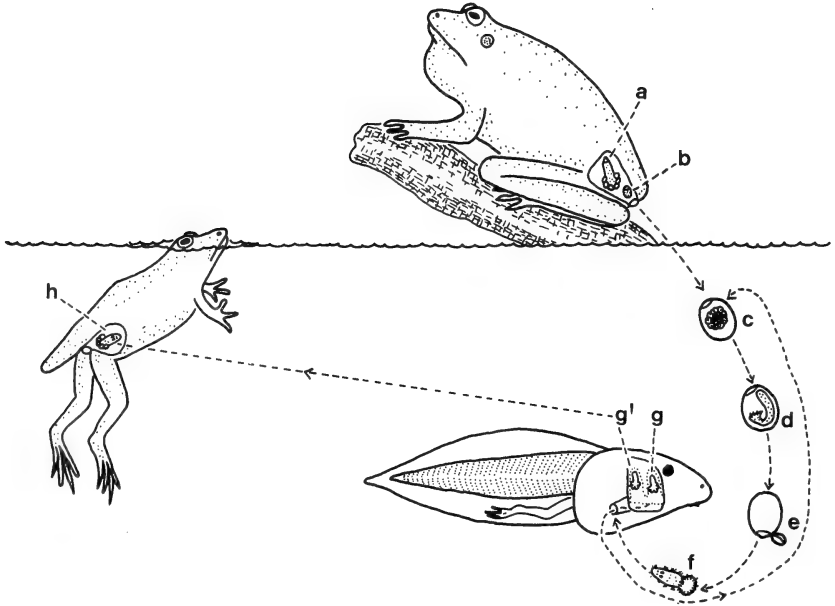


FIG. 1.

Cycle évolutif d'un Polystome: a) adulte vésical; b) à e) embryogénèse; f) oncomiracidium; g) forme mature sur la branchie (néoténique); g') larve à croissance lente destinée à migrer dans la vessie à la métamorphose de l'hôte; h) jeune Polystome vésical.

tique rapide sur la branchie du têtard et un cycle amphibie différé dans la vessie de l'hôte adulte » (fig. 1). Les larves des deux provenances possèdent la « dualité de développement » et leur option de croissance vers l'une ou l'autre forme reproductive dépend uniquement de l'âge du têtard contaminé (GALLIEN 1935, COMBES 1968).

En complément de ces informations tirées des travaux sur les Polystomes européens, on observe chez les espèces tropicales une coïncidence entre « l'entrée du têtard en prométamorphose » et le fait que la larve renonce à élaborer un cycle branchial et opte pour une maturation tardive dans la vessie (MURITH 1981).

L'idée de l'existence d'une relation directe entre l'ontogénie du têtard et le comportement parasitaire surgit, hypothèse qu'un autre phénomène particulier de la bio-

logie des Polystomes vient étayer. On admet sur la foi de nombreuses observations que le complexe Amphibien-Polystome obéit à une loi de stricte spécificité. Toutefois, des exceptions spectaculaires apparaissent dans le cas d'infestations de têtards juvéniles. Le phénomène surprend par le fait que des têtards susceptibles d'héberger les cycles aquatiques de plusieurs espèces de Polystomes pendant la prémétamorphose deviennent inaptes à jouer ce rôle « d'hôte-suppléant » après leur entrée en prométamorphose (MURITH 1979).

Cette double incidence de la prométamorphose de l'Amphibien sur le comportement parasitaire laisse entrevoir la possibilité d'une relation de nature intime entre les deux partenaires du complexe.

Le but de ce travail est de chercher à définir la nature exacte de cette relation, qui pourrait être d'ordre « physique, métabolique ou biochimique ». Nous abordons le problème par le biais d'infestations parallèles de têtards normaux et de têtards bloqués en néoténie par traitement chimique. La comparaison du développement des parasites sur les deux types d'hôtes devrait nous renseigner sur l'influence respective des aspects physique, métabolique et biochimique du Vertébré sur la biologie du Monogène.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux Ranidae africains, *Hylarana sp. (albolabris (Hallowell) auct.)* et *Ptychadena longirostris* (Peters), récoltés en basse Côte-d'Ivoire lors d'une mission au Centre suisse de Recherches scientifiques en février 1980, servent de matériel expérimental pour tester la possibilité de produire des têtards néoténiques chez des Amphibiens porteurs de Polystomes. Les cycles biologiques des Polystomes spécifiques de ces deux hôtes, *Polystoma perreti* Maeder, 1973 et *Metapolystoma cachani* (Gallien, 1957) ont fait l'objet d'une étude détaillée dans cette même zone de capture (MURITH 1981).

Les pontes d'*Hylarana sp.* et de *Ptychadena longirostris* obtenues et gardées sous contrôle au laboratoire de Perpignan sont divisées en deux lots égaux 10 jours après l'éclosion. Un lot est gardé en eau claire (têtards t), un lot est bloqué en néoténie par adjonction de 1 g/litre de perchlorate de soude à l'eau d'élevage (têtards b). Les autres paramètres, tels que l'éclairage, la nutrition, la température et l'oxygénation, restent identiques. On sait grâce aux récentes recherches sur les différents aspects de l'ontogénie des *Xenopus* (Pipidae) que le perchlorate de soude possède l'intéressante propriété de bloquer l'expression morphologique de la métamorphose des Amphibiens sans en inhiber le déroulement biochimique interne (DU PASQUIER & CHARDONNENS 1975).

La concentration adéquate à utiliser et la constance de l'effet de l'agent chimique sur nos Amphibiens africains ont été testées sur une centaine de têtards de chacune des espèces. Les effets du traitement sur la croissance physique des têtards sont notés par un relevé périodique des tailles dans les élevages parallèles. Après 180 jours de croissance, l'efficacité du traitement apparaît évidente, tant chez *Hylarana sp.* que chez *P. longirostris*. Dans les deux exemples, tous les têtards soumis au perchlorate montrent une croissance continue, tandis que leurs jumeaux témoins subissent les transformations morphologiques de la métamorphose (fig. 2,3 et 6).

La production « à volonté » de têtards néoténiques étant assurée, l'expérience helminthologique proprement dite peut s'entreprendre. Le test imaginé consiste à infester simultanément des têtards bloqués en néoténie et leurs jumeaux témoins et à comparer la réponse parasitaire. Le modèle utilisé dans ces essais est celui du complexe *P. longirostris-M. cachani*.

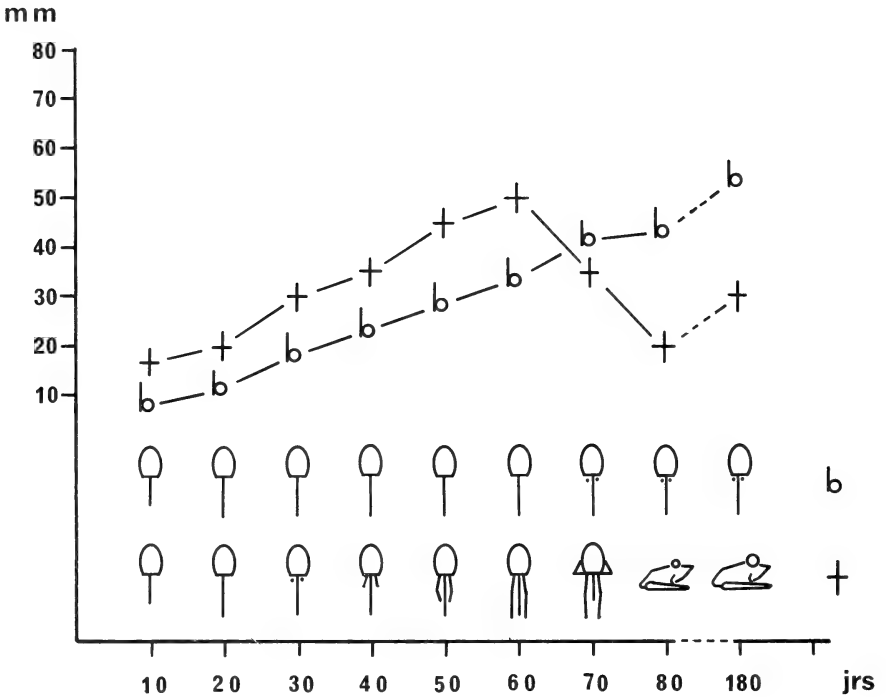


FIG. 2.

Développement d'*Hylarana* sp. en eau claire et en eau traitée au perchlorate de soude.  
 Courbe t = croissance des individus témoins;  
 courbe b = croissance des individus soumis à l'agent chimique;  
 mensurations en mm et figuration des stades ontogéniques correspondants.

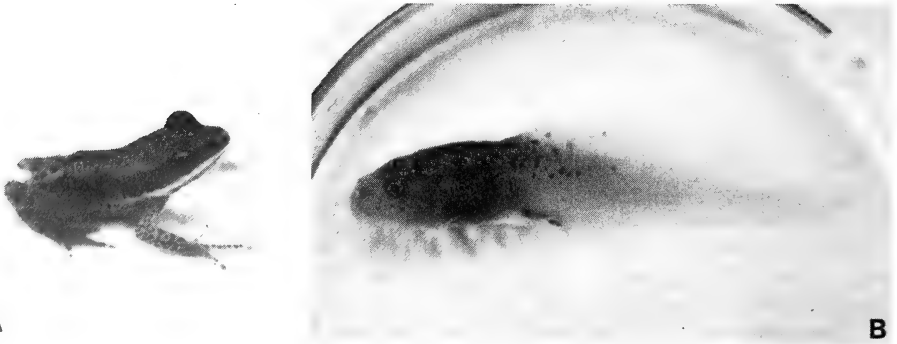


FIG. 3.

Illustration de l'effet du traitement au perchlorate sur les têtards d'*Hylarana* sp.  
 Deux individus âgés de 180 j.; a) individu témoin; b) individu bloqué en néoténie.

La procédure d'expérimentation est la suivante: au 15<sup>e</sup> jour après l'éclosion, 10 têtards de *P. longirostris* soumis au perchlorate de soude et 10 têtards jumeaux témoins sont retirés des élevages. Chaque têtard est isolé en cristallisoir et mis en présence d'une larve infestante de *M. cachani*. La bonne pénétration de la larve dans le spiracle de l'hôte est contrôlée par observation directe sous binoculaire. L'opération se

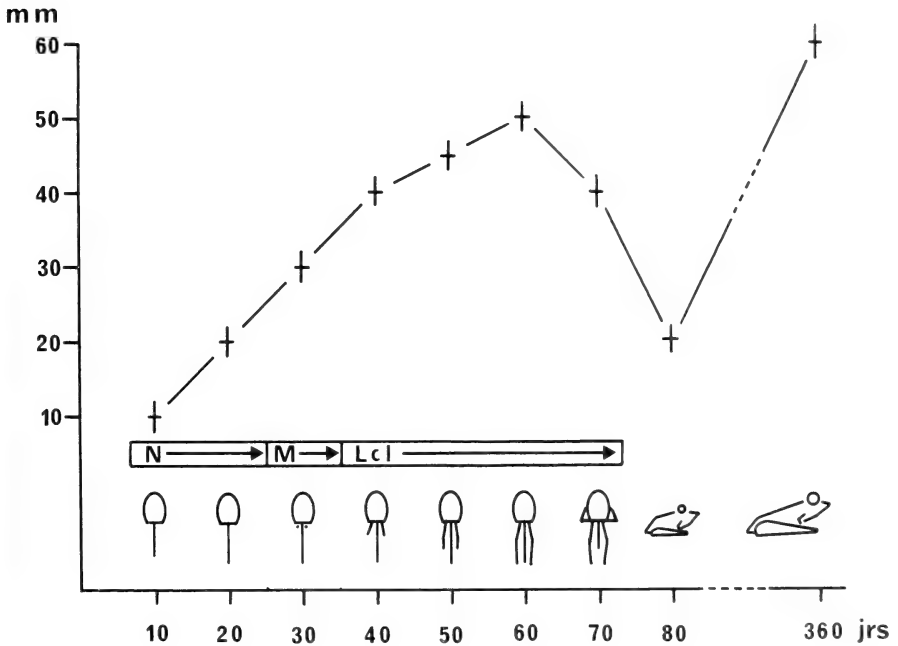


FIG. 4

Le cycle biologique de *Metapolystoma cachani*  
comparé au développement ontogénique de l'hôte, *Ptychadena longirostris*.

N = forme néoténique, M = forme méta-néoténique et LcI = larve à croissance lente.

répète dans les mêmes conditions sur des lots tirés des élevages au 25<sup>e</sup> et au 40<sup>e</sup> jour après l'éclosion. Les travaux antérieurs sur le cycle de *M. cachani* ont en effet montré qu'un têtard de *P. longirostris* en prémétamorphose (15<sup>e</sup> j.) permet la croissance d'un Ver à option néoténique (N), un têtard en prométamorphose (25<sup>e</sup> j.) un Ver à option méta-néoténique (M) et un têtard en fin de métamorphose (40<sup>e</sup> j.) un Ver à option vésicale (LcI), (fig. 4).

La dissection pour la récupération des parasites et leur comparaison s'effectue au plus tôt une vingtaine de jours après l'infestation. A ce stade, la morphologie du Ver transcrite sans conteste son option de développement (fig. 5). L'examen des parasites se fait sous microscope optique après montage entre lame et lamelle ou sous microscope au contraste de phase après écrasement du Ver entre lame et lamelle dans une goutte

de gomme au chloral de Faure. Cette technique permet la différenciation des stades parasites en fonction de l'armature du haptère, par la présence ou l'absence d'ébauche des hamuli (pièces sclérifiées caractéristiques des formes à option vésicale).

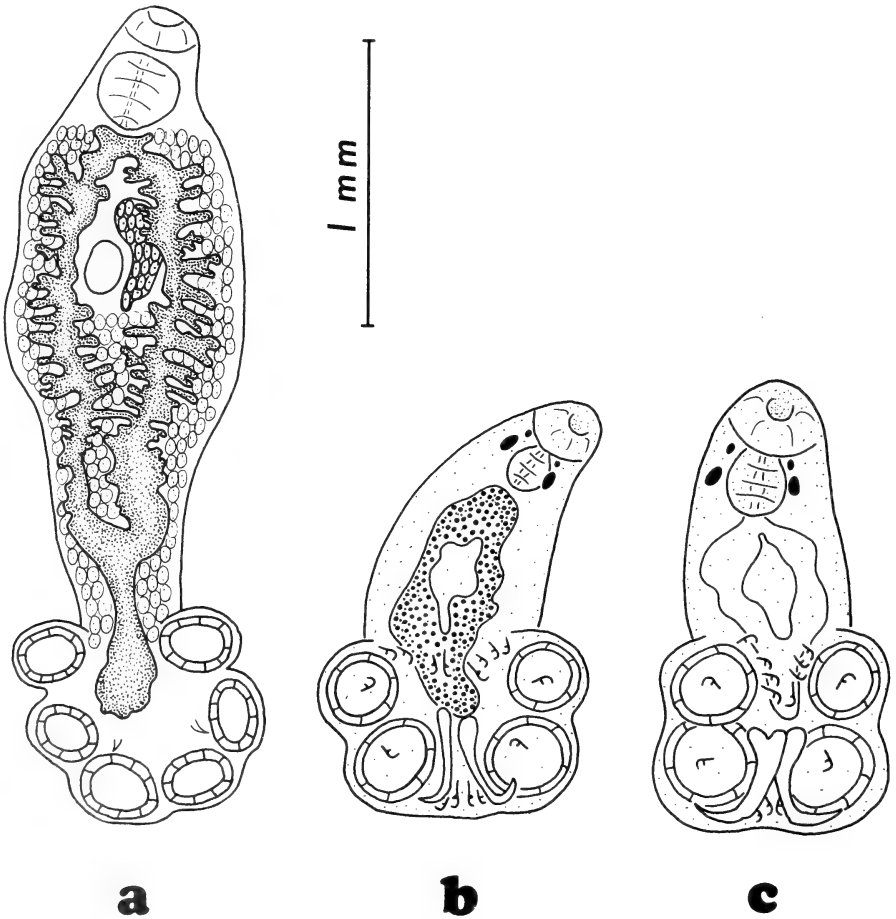


FIG. 5.

Morphologie comparée des trois formes évolutives de *M. cachani* après 20 jours de croissance; a) forme néoténique. b) forme méta-néoténique. c) larve à croissance lente.

## RÉSULTATS

La représentation graphique de l'expérience et de ses résultats illustre de façon évidente quelle fut la réponse parasitaire au blocage néoténique des hôtes (fig. 6).

La bonne tenue de nos élevages se remarque tout d'abord par le fait que la croissance des têtards de *P. longirostris* servant de témoins dans nos essais correspond exac-

tement à celle relevée dans les travaux précédents. La courbe t de la figure 6 se calque sur celle de la figure 4. La courbe b de la figure 6 donne la croissance des têtards bloqués, mesurée dans les élevages soumis au perchlorate de soude.

Les dissections pour le prélèvement des parasites révèlent un taux de réussite à l'infestation qui oscille entre 20 et 50 %. Ces chiffres correspondent également à ceux obtenus dans les essais précédents (MURITH 1981). Il faut relever encore que les taux restent les mêmes dans les deux types d'élevages, témoins et bloqués.

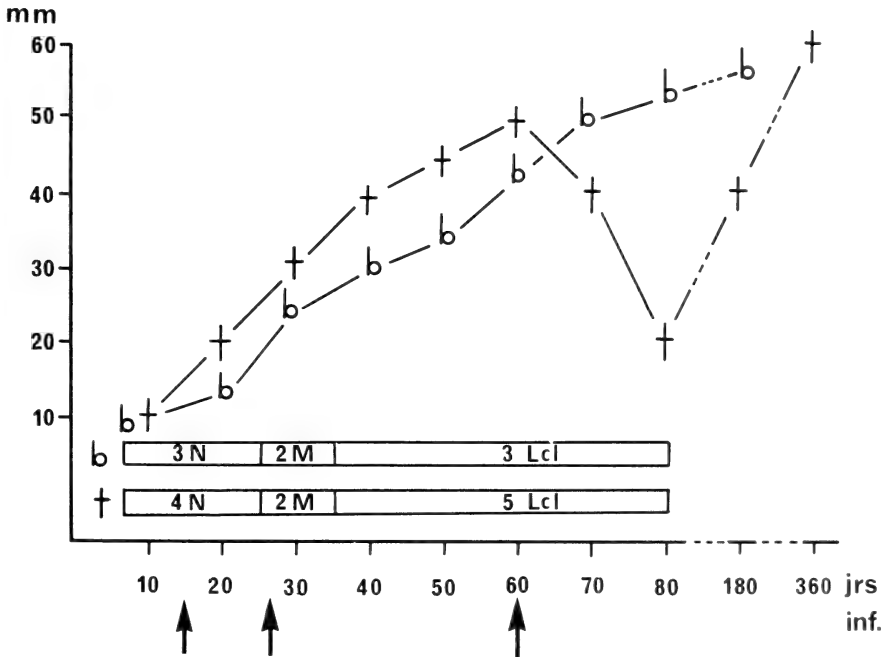


FIG. 6.

Développement des têtards de *P. longirostris* témoins et bloqués et comparaison de la réponse parasitaire de *M. cachani*. Courbe t = croissance des têtards témoins; courbe b = croissance des têtards bloqués en néoténie. Formes parasitaires retrouvées 20 jours après les infestations: N = forme néoténique, M = forme métanéoténique et LcI = larve à croissance lente. Les flèches indiquent les trois interventions expérimentales, faites sur 10 têtards de chaque type.

Enfin, la comparaison de la morphologie des Vers retrouvés sur les hôtes bloqués et témoins montre que les parasites à option néoténique (N), méta-néoténique (M) et à croissance lente (LcI) apparaissent simultanément dans les lots des deux types. Autrement dit, les Polystomes introduits réagissent de façon analogue au vieillissement des hôtes, qu'ils soient bloqués ou témoins.

L'identité de la réponse parasitaire dans les deux types d'élevages nous permet de conclure que le perchlorate de soude, bien qu'agissant comme un inhibiteur puissant de la métamorphose physique des Amphibiens, ne perturbe pas l'option de développement des Monogènes.

## DISCUSSION

Les résultats obtenus dans ce travail montrent que la persistance de l'aspect têtard chez un hôte subissant les transformations biochimiques internes de la métamorphose ne constitue pas un leurre pour le Monogène branchial.

La présence de parasites à option terrestre sur des têtards condamnés à rester aquatiques jusqu'à maturité (ils deviennent des néoténiques vrais) et qui vont garder des branchies fonctionnelles et un même régime alimentaire, tend à écarter l'hypothèse d'une information d'ordre physique (épaississement de la branchie en rétraction) ou métabolique (appauvrissement du sang par malnutrition du têtard pendant sa période perturbée de métamorphose) pour le développement concordant du Polystome. Ces hypothèses se fondent sur le fait que le Monogène, hématophage, est fortement tributaire de la qualité de son substrat branchial et de la composition du sang de l'hôte pour réussir son cycle biologique.

Par contre, puisque l'on sait que les transformations des structures biochimiques internes inhérentes à la métamorphose s'effectuent sous le couvert du perchlorate, l'apparition des Vers à option vésicale au moment de la prométamorphose de l'hôte tend à étayer l'idée de départ de notre recherche, à savoir que dans les exemples africains le synchronisme des cycles évolutifs des deux partenaires du complexe Amphibien-Polystome serait réglé par une relation de nature intime entre l'état biochimique interne du têtard et l'option de développement du Monogène.

Cet apport complète utilement les conclusions des premières enquêtes s'attaquant au problème de l'influence potentielle de la biochimie de l'Amphibien sur la biologie du parasite. Les auteurs, intrigués par le synchronisme parfait des périodes de ponte des deux protagonistes adultes, se sont attachés à rechercher l'existence d'une influence directe du système hormonal de l'hôte sur la maturation du Polystome vésical:

- STUNKARD (1959) traite un Amphibien femelle sub-adulte aux extraits de glande pituitaire et obtient la maturation précoce de l'hôte et du parasite;
- GORSHKOV (1964), par contre, ne parvient pas à provoquer une ponte décalée chez les Polystomes vésicaux par inoculation de gonadotropine et de concentrés hormonaux chez des Amphibiens sexuellement au repos.

On voit que les connaissances en ce domaine, loin d'être satisfaisantes, restent fragmentaires et contradictoires. L'apport de nos résultats est de concrétiser l'idée d'un impact direct du statut biochimique de l'hôte sur le comportement parasitaire. Il reste à définir quel facteur biochimique en transformation chez l'hôte en métamorphose sert effectivement « *d'indicateur d'évolution* » pour le Polystome branchial. Au vu des récentes données sur le développement biochimique de l'Amphibien durant son ontogénie, l'angle d'investigation des recherches sur cet aspect particulier des relations hôte-parasite se limite aux trois structures biochimiques connues pour subir de profonds remaniements au moment précis de la prométamorphose, moment où le Polystome change d'option de développement, à savoir: *le système hormonal sous influence thyroïdienne* (REGARD 1978), *le système protéinique sanguin* (JURD *et al.* 1970) et *le système immunitaire thymo-dépendant* (DU PASQUIER & WEISS 1973; DU PASQUIER & CHARDONNENS 1975; DU PASQUIER & WABL 1977).

Quel que soit le signal suivi par le Polystome branchial, on peut d'ores et déjà relever l'extraordinaire effort d'adaptation réalisé par les Monogènes d'Amphibiens



anoures qui, à l'origine ectoparasites de Vertébrés aquatiques, réussissent leur émergence en milieu terrestre grâce à une reconnaissance appropriée des changements de structures biochimiques internes chez l'hôte juvénile.

## BIBLIOGRAPHIE

- COMBES, C. 1968. Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 51: 1-195.
- DU PASQUIER, L. and X. CHARDONNENS 1975. Genetic Aspects of the Tolerance to Allografts Induced at Metamorphosis in the Toad *Xenopus laevis*. *Immunogenetics* 2: 431-440.
- DU PASQUIER, L. and M. R. WABL 1977. The ontogenesis of Lymphocyte Diversity in Anuran Amphibians. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biology* 41: 771-779.
- DU PASQUIER, L. and N. WEISS 1973. The thymus during the ontogeny of the toad *Xenopus laevis*: growth, membrane-bound immunoglobulins and mixed lymphocyte reaction. *Eur. J. Immunol.* 3, 12: 773-777.
- GALLIEN, L. 1935. Recherches expérimentales sur le dimorphisme évolutif et la biologie de *Polystomum integerrimum* Fröhl. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 12, 1: 1-181.
- GORSHKOV, P.V. 1964. Independance of ontogenesis and annual sexual cycle of *Polystoma* from its host *Rana temporaria* L. *Akad. Nauk. USSR, Zool.* 13, 2: 271-274.
- JURD, R. D. and N. MACLEAN 1970. An immunofluorescent study of the haemoglobins in metamorphosing *Xenopus laevis*. *J. Embryol. exp. Morph.* 23, 2: 299-309.
- MURITH, D. 1979. Identité des larves de Polystomes (*Monogenea*) parasites du têtard de *Dicroglossus occipitalis* (Günther) en Côte d'Ivoire. *Z. Parasitenkd.* 59: 187-194.
- 1981. Contribution à l'étude de la Biologie du Développement des Polystomes (*Monogenea*), parasites d'Amphibiens Anoures de basse Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 104: 1-33.
- REGARD, E. 1978. Cytophysiology of the Amphibian thyroid gland through larval development and metamorphosis. *Int. Rev. Cytology* 52: 81-118.
- STUNKARD, H. W. 1959. Induced gametogenesis in a Monogenetic Trematode, *Polystoma stellai* Vigueras, 1955. *J. Parasitol.* 45, 4: 389-394.
-



# Ecdysone metabolism in the tick *Ornithodoros moubata* (Argasidae, Ixodoidea)

by

J. BOUVIER \*, P. A. DIEHL \* and M. MORICI \*

With 4 figures and 1 table

## ABSTRACT

The metabolism of injected  $^3\text{H}$ -ecdysone was studied in last instar nymphs of the tick *Ornithodoros moubata* at different stages of the molt cycle. After extraction from haemolymph or from whole animals, 5 radioactive fractions were detected by high-performance liquid chromatography (HPLC; reverse phase RP-18). Fraction 1 contains unknown metabolites less polar than ecdysone. Fraction 2 corresponds to the injected ecdysone. Fraction 3 represents ecdysterone (20-OH-ecdysone). The identification is based on the observations that the metabolite cochromatographs with authentic ecdysterone on RP-18, silica or diol columns. Furthermore, the TSIM, acetonide or acetate derivatives cochromatograph with the corresponding derivatives from authentic ecdysterone. Fraction 4 may represent 20, 26-diOH-ecdysone. Fraction 5 contains polar ionisable metabolites of yet unknown chemical nature.

Our results indicate that the metabolism of injected  $^3\text{H}$ -ecdysone proceeds through 1) hydroxylation at  $\text{C}_{20}$ , and 2) probably hydroxylation at  $\text{C}_{26}$  to 20,26-diOH-ecdysone which yields then apolar and polar endproducts. In addition, ecdysone and ecdysterone may also be directly converted to apolar and polar metabolites. The formation of polar endproducts becomes very prominent during the 7<sup>th</sup>-9<sup>th</sup> day postfeeding when the endogenous ecdysteroid titer drops.

\* Institut de Zoologie de l'Université, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel 7, Switzerland.

Communication presented at the Annual Meeting of the Swiss Zoological Society, Neuchâtel (1982).

## INTRODUCTION

Recently the presence of ecdysone and ecdysterone, the principal molting hormones of insects and crustaceans, was also demonstrated in the ticks *Amblyomma hebraeum* and *Ornithodoros moubata* (DELBECQUE *et al.* 1978; GERMOND *et al.* 1982). Quite comparable to the situation in other arthropods the hormone titer fluctuated during the development of nymphs to adults. Apolysis was observed during rising hormone concentrations. Deposition of the adult epicuticle was temporarily correlated with the ecdysteroid peak whilst the following deposition of the adult exocuticle occurred during decreasing hormone titers.

The ecdysteroid titer in insects is thought to be the result of a delicate balance between the rates of synthesis, metabolism and excretion of the hormones (see e.g. review by GILBERT *et al.* 1980). The prothoracicotropic hormone (PTTH) produced by neurosecretory cells controls the rate of synthesis of ecdysone by the prothoracic glands. Ecdysone is then hydroxylated by several peripheral tissues at C<sub>20</sub> to ecdysterone (20-OH ecdysone) which is thought to be the active hormone. Inactivation of the ecdysteroids occurs by several pathways (see e.g. GILBERT *et al.* 1980; KOOLMAN 1980; LAFONT *et al.* 1980; OHTAKI 1981) leading to the production of e.g. 26-OH-ecdysone or -ecdysterone, C<sub>26</sub>-acids, inokosterone, 3-dehydro-ecdysteroids, 3 $\alpha$ -epimers, conjugates or poststerone (by side chain cleavage). Excretion of unchanged hormones may be another possibility.

In an effort to understand molting hormone metabolism and titer regulation in ticks we began several experiments with radiolabelled hormones. Here we report on the metabolism of <sup>3</sup>H-ecdysone in the argasid tick *Ornithodoros moubata*, injected at different physiological ages during nymphal- adult development. Special attention was paid to the question if hydroxylation of ecdysone to ecdysterone really occurs as one would expect from our earlier chemical study (GERMOND *et al.* 1982).

## MATERIAL AND METHODS

*Animals*: Fifth stage nymphs of the tick *Ornithodoros moubata* (Murray, 1877; *sensu* Walton, 1962) were fed on defibrinated pig blood (at 37° C) through a Parafilm membrane. They were kept in glass tubes plugged loosely with cotton at 27° C and 30-40 % relative humidity in the dark. The nymphs molted to females 9-10 days after the bloodmeal.

*Chemicals*: All solvents were of analytical or chromatographical grade (MERCK). Ecdysone, ecdysterone and Makisterone A were purchased from SIMES (Italy). 2-deoxy-ecdysone was a gift from Dr. Horn and Dr. Ohnishi. Ecdysone-23,24-<sup>3</sup>H (N) (Sp. activity: 80 Ci/mmol) was purchased from NEW ENGLAND NUCLEAR (NEN). It was purified by high-performance liquid chromatography immediately before use. <sup>3</sup>H-ecdysterone and the labelled metabolites 20,26-diOH-ecdysone, 26-COOH-ecdysone and 26-COOH-ecdysterone from *Pieris* nymphs were kindly prepared by Dr. Lafont (Paris).

*Injections*: Labelled ecdysone was dried under a stream of N<sub>2</sub> and taken up in 0.9 % NaCl or medium TC 199. About 10<sup>6</sup> cpm in 2  $\mu$ l were injected into a tick through an articulation membrane using a fine capillary tube.

*Extractions*: Haemolymph was taken with calibrated capillaries after puncturing the articulation membranes of several legs. It was vortexed in methanol. Whole animals

were homogenized in methanol-water (4:1). After centrifugation the pellets were extracted twice with methanol. The combined supernatants were kept overnight at  $-20^{\circ}\text{C}$  for lipid precipitation.

*Purification*: In one experiment, the extract containing the various ecdysone metabolites was purified by passage through a SEP-PAK  $\text{C}_{18}$  cartridge (WATERS ASSOC.) according to the procedure described by LAFONT *et al.* (1982). Polar metabolites were eluted with methanol-water (1:4), ecdysteroids with methanol-water (3:2) and apolar metabolites with methanol.

#### *Thin-layer chromatography (TLC)*:

Aliquots from the various extracts were separated by TLC on precoated plates (MERCK, silica gel 60 F 254, 0.25 mm thickness with concentration zone) by chloroform-methanol (3:1) or chloroform-ethanol (3:1). Cold ecdysone and ecdysterone were added as internal standards and visualized under UV. Small bands (0.5 cm width) were scraped and the silica gel transferred into scintillation vials for determination of the radioactivity.

#### *High-performance liquid chromatography (HPLC)*:

Aliquots of the various extracts were suspended in 50-300  $\mu\text{l}$  of methanol-water (3:7) and centrifuged at about 10,000 g. Cold ecdysone, Makisterone A, ecdysterone and 2-deoxy-ecdysone were added as internal standards. The samples were then separated by HPLC (PERKIN ELMER Series 3 chromatograph, with a LC 55 variable wavelength spectrophotometer at 242 nm) in the reverse phase mode (MERCK Hibar column RT; length: 25 cm; i.d. 4 mm; packed with Lichrosorb RP-18, 5 or 7  $\mu\text{m}$ ). The use of a precolumn considerably increased column life (packed with Perisorb RP-8; 30-40  $\mu\text{m}$ ). The ecdysteroid metabolites and internal standards were separated by a gradient of methanol-water (linear gradient 30 %-45 % methanol in 10', 45 % for 15', 45-100 % in 20', followed by 100 % for 10'). Column temperature  $27^{\circ}\text{C}$ ; flow 0.8 ml/min. Fractions of 0.4 ml or 0.8 ml were collected in 3 ml polypropylen vials and the radioactivity measured by scintillation counting.

Ecdysteroids were also separated by HPLC on a silica column (PERKIN ELMER Silica A; 0.26  $\times$  25 cm) under isocratic conditions (1,3 ml/min, chloroform-isopropanol-water (15:3:0.2). Separation was also performed on a diol column (MERCK Diol, Lichrosorb 10  $\mu\text{m}$ ). Conditions: 1 ml/min of 88 % chloroform - 12 % (isopropanol: water (100:4)).

#### *Liquid scintillation counting (LSC)*:

The HPLC fractions were mixed with a scintillation cocktail (Atomlight, NEN; 0.8 or 1.6 ml of cocktail per vial). Radioactivity was measured with a KONTRON MR 300 automatic liquid scintillation system, and corrected for quenching, if necessary.

#### *Formation of derivatives*:

After purification by HPLC, the metabolite presumed to be ecdysterone was derivatised with N-trimethylsilylimidazole (TSIM) as described by GERMOND *et al.*, 1982. Cold ecdysterone (240  $\mu\text{g}$ ) was added as internal standard. Authentic  $^3\text{H}$ -ecdysterone (NEN) was also derivatised. Silylation was performed during 3 hrs, 6 hrs and 20 hrs,

respectively. Ecdysteroid derivatives were separated by TLC on precoated silica gel 60 F 254 plates (0.5 mm; solvent system: toluene-ethyl-acetate (9:1)) and localized by UV absorption. The plate was then scraped (band width: 5 mm) and the radioactivity of the silicagel measured by LSC.

Similarly, formation of acetate and acetonide derivatives was performed according to KOOLMAN *et al.* (1979), except for the acetonide formation where the concentration of p-toluene sulfonic acid in acetone was adjusted to 1 mM. For kinetic analysis, acetylation was performed for 30', 50', 4 hours and 24 hours. Acetonide formation proceeded for 1 hour or 4 hours, respectively. Both types of derivatives were separated on precoated silica plates (MERCK; 0.5 mm; silica gel 60 F 254; solvent system: chloroform-methanol 8:2).

## RESULTS

### Ecdysone metabolism during the period of high endogenous ecdysteroid titer.

In a first experiment about 0.6 ng/tick of  $^3\text{H}$ -ecdysone (about  $10^5$  cpm) was injected into the haemolymph of last (5th) instar nymphs of *Ornithodoros moubata* which had fed 6 days ago. At this stage the endogenous ecdysteroid concentration in haemolymph and in whole ticks are highest (about 500 pg/ $\mu\text{l}$  haemolymph and 11 ng ecdysterone equivalents/tick; GERMOND *et al.*, 1982). After 24 hours the ecdysone metabolites from haemolymph and whole animals were extracted and separated by HPLC (Fig. 1). In both extracts 5 major radioactive fractions could be detected.

Fraction 1 contains several unidentified radioactive products which are less polar than ecdysone or 2-deoxy-ecdysone (apolar products: AP). In TLC, these metabolites are also less polar than ecdysone (see Table).

TABLE  
TLC of apolar metabolites purified by HPLC (Fraction 1).  
Mobile phase: chloroform-ethanol (9:3).

| Compound        | Rf-value |
|-----------------|----------|
| cholesterol     | 0.86     |
| 2-deoxyecdysone | 0.56     |
| AP (fraction 1) | 0.5      |
| ecdysone        | 0.36     |
| ecdysterone     | 0.27     |

Fraction 2 represents the injected ecdysone which has not yet been metabolized. It cochromatographs in HPLC and TLC with cold authentic ecdysone.

Fraction 3 corresponds to ecdysterone (20-OH-ecdysone). The identification is based on the observations that the metabolite cochromatographs with authentic ecdysterone not only in TLC but also in HPLC on silicic acid, diol or RP-18 columns. Furthermore, the metabolite together with authentic ecdysterone was derivatised to yield trimethylsilyl, acetate or acetonide derivatives, respectively. The various radio-

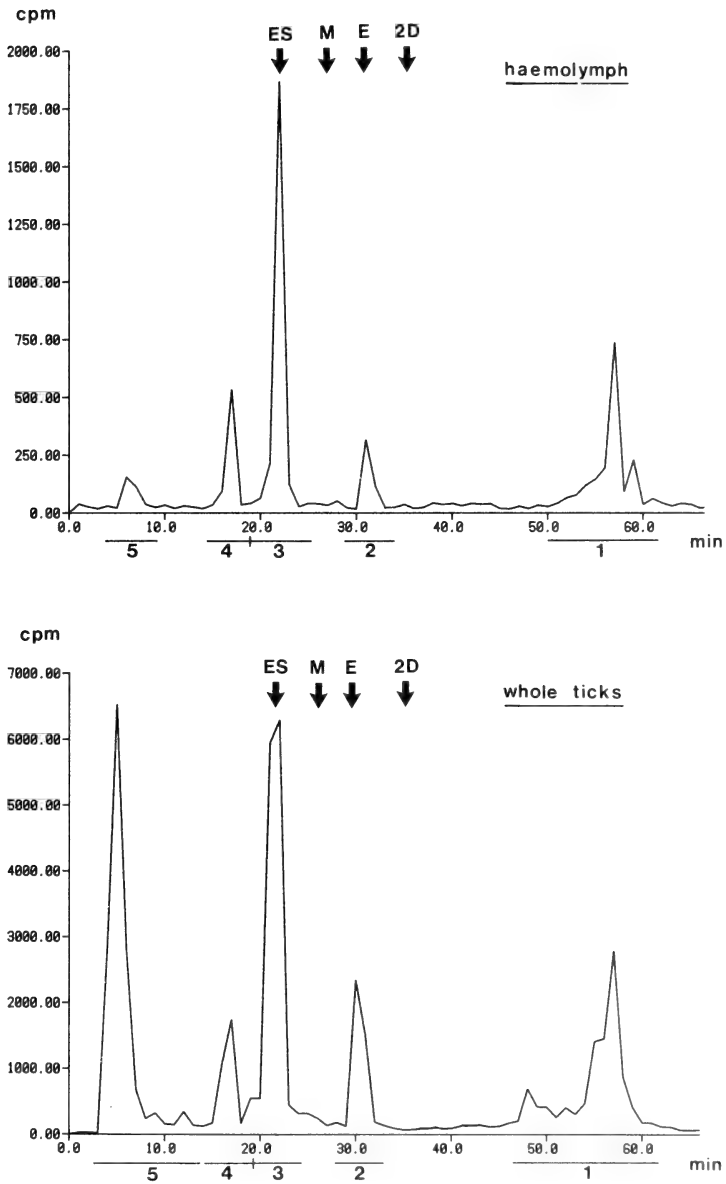


FIG. 1.

HPLC of the ecdysone metabolites in haemolymph and in whole ticks, 24 hours after injection into ticks from day 6 postfeeding. 5 major radioactive fractions (1-5) were detected. The positions of several ecdysteroid standards are indicated by arrows: ES (Ecdysterone), M (Makisterone A), E (Ecdysone), and 2D (2-deoxy-ecdysone).

active derivatives comigrated in TLC with the derivatives from the unlabelled standard. From these results we can conclude that the tick is indeed capable of hydroxylating ecdysone at C<sub>20</sub> to ecdysterone.

Fraction 4 has been tentatively identified as 20,26-diOH-ecdysone. The tick metabolite shows the same retention characteristics in TLC or HPLC as the metabolite from *Pieris* nymphs which was identified by LAFONT *et al.* (1980) as 20,26-diOH-ecdysone.

Fraction 5 contains several polar metabolites. In contrast to the products in fractions 1-4 their retention times depend on the pH of the mobile phase. They become less polar with decreasing pH (Fig. 2). They are thus likely to be ionisable substances of yet unknown chemical nature (acids?). However, judging from the HPLC retention times, we can apparently exclude in the tick the presence of the acidic polar metabolites 26-COOH-ecdysone and -ecdysterone which were identified in *Pieris* nymphs (LAFONT *et al.*, 1980).

### Ecdysone metabolism at various stages during the molt cycle.

In a second experiment the metabolism of <sup>3</sup>H-ecdysone was studied at various stages throughout the molt cycle (Fig. 3). Between 35-53 % of the ecdysone was present 3 hours after injection into nymphs from the first 4 days postfeeding when the endogenous ecdysteroid concentration is low (GERMOND *et al.*, 1982). After this period the ecdysone seems to be metabolized more slowly as 53-78 % of the hormone could still be found after 3 hours of incubation. This corresponds to the period of high (day 5-6) and decreasing endogenous ecdysteroid titer (day 7-day 9 postfeeding).

Three hours postinjection, all the radioactive metabolite fractions (1, 3, 4, 5) described above could already be detected at all stages throughout the molt cycle. Ecdysterone and the apolar metabolites were the most important fractions.

After 24 hours of metabolism, only between 5-11 % of the injected ecdysone was left in all stages examined. Fraction 3 (ecdysterone) and fraction 4 (20,26 diOH-ecdysone?) together constituted in most stages only a relatively minor part (8-20 %) of the total recovered radioactivity with ecdysterone being always more prominent. However, ticks injected at days 5, 6 or 7 accumulated comparatively more radioactivity in these 2 fractions (24-34 %). The ecdysterone fraction got most heavily labelled during the 7th day of the molt cycle (29 %) whilst fraction 4 reached its maximum value (9 %) during the 8th day.

An inverse relationship seems to exist between the radioactivity of the apolar fraction (1) and that of the polar products at different stages of the molt cycle. After 24 hours of incubation the apolar products represented always a very important metabolite fraction, especially in ticks injected at days 0-4 and days 9-10 postfeeding. On the other hand, the polar products became comparatively much more prominent in nymphs during the 7th-9th day when the endogenous ecdysteroid concentration drops.

Thus, most of the metabolized <sup>3</sup>H-ecdysone accumulated in the apolar fraction and, in addition, also in the polar fraction during days 7-9. Indeed, both fractions together represented at all stages between 54-86 % of the total radioactivity. We may therefore conclude that these two fractions contain the endproducts of the ecdysone metabolism.

### The metabolic pathway of ecdysone.

We propose that the ecdysterone produced in the first metabolic step is further hydroxylated to compound 4 which is tentatively identified as 20,26-diOH-ecdysone



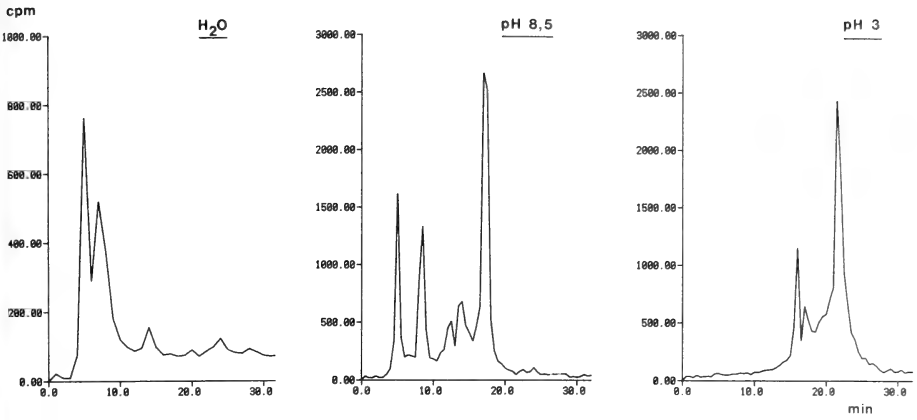


FIG. 2.

Influence of the pH of the mobile phase on the HPLC retention times of the polar ecdysone metabolites (Fraction 5) from ticks injected at day 6 postfeeding. The polar metabolites were obtained by purification through a SEP PAK  $C_{18}$  cartridge (elution with 20% methanol).

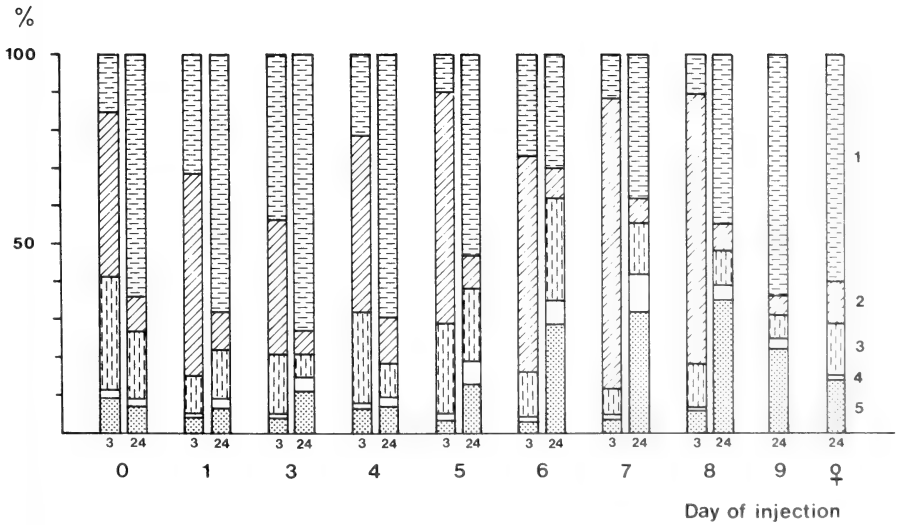


FIG. 3.

The radioactivity of the 5 different ecdysone metabolite fractions 1-5 expressed in % of the total recovered radioactivity after HPLC. Ticks were injected at several stages after the blood meal. ♀: freshly molted females. The animals were extracted 3 or 24 hours after the injection (3-4 ticks per assay).

(see Fig. 4). The metabolism then proceeds further to yield 1) polar ionisable products, and 2) also apolar substances. These are likely to represent the endproducts of the ecdysteroid metabolism as they accumulate during time at the expense of the injected ecdysone. This proposed pathway (Fig. 4) is supported by experiments where authentic  $^3\text{H}$ -ecdysterone or fraction 3 (purified by HPLC) were injected into ticks at day 5 post-feeding. In both cases, compound 4 and fractions 1 and 5 were present after 24 hours of metabolism. Furthermore, injection of purified compound 4 yielded fractions 1 and

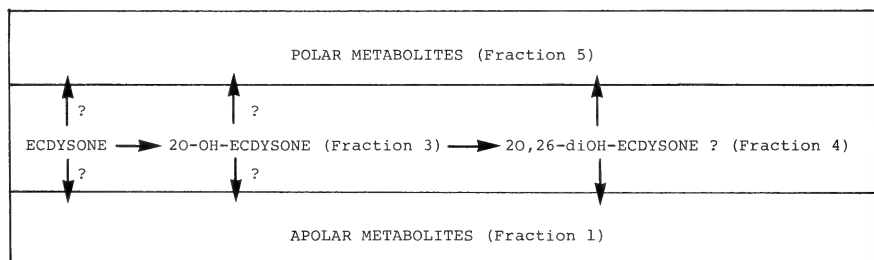


FIG. 4.

The proposed pathway of ecdysone metabolism in the tick. Ecdysone is hydroxylated 1) to ecdysterone, and then probably 2) to metabolite 4 (possibly 20, 26-diOH-ecdysone) which gives then rise to apolar (1) and polar metabolites (5). In addition, ecdysone and ecdysterone may perhaps yield directly apolar and polar products (?).

5. Thus, these experiments indicate that at least part of the injected ecdysone is indeed hydroxylated 1) to ecdysterone, then 2) to compound 4 which is ultimately transformed into polar and apolar endproducts (Fig. 4). At the moment however, we cannot decide if both endproducts are formed only from the metabolite 4 or, in addition, also directly from ecdysone and ecdysterone (see Fig. 4).

## DISCUSSION

As we expected from the earlier chemical demonstration of the presence of ecdysone and ecdysterone (GERMOND *et al.* 1982), the tick is indeed capable of hydroxylating injected ecdysone to ecdysterone at any moment of the molting cycle. These observations support thus our view that the two ecdysteroids must play a key role in the control of the tick molting processes.

Neither the site of ecdysone synthesis nor the organ(s) of subsequent  $\text{C}_{20}$ -hydroxylation in the tick are known at present. Indeed, endocrine organs equivalent to insect prothoracic glands, crustacean Y-organs or arachnid oenocytes (ROMER & GNATZY 1981) remain to be discovered in argasid ticks. This obvious lack of information contrasts with the situation in insects or crustaceans where it appears now well established that synthesis of ecdysone occurs in prothoracic glands and in as yet unidentified extra-prothoracic tissues. The released ecdysone is then hydroxylated to ecdysterone in several peripheral tissues such as fat body or Malpighian tubules (for review see e.g.

GILBERT *et al.* 1980). In crustaceans the ecdysone synthesized by the Y-organs is also hydroxylated in peripheral organs such as the hypodermis, hepatopancreas, gut, or genital organs (e.g. LACHAISE & FEYEREISEN 1976). Furthermore, preliminary results from *Opilio ravennae* indicate that spider ecdysteroids are produced by arachnid oenocytes and by an unknown site in the tergite of the opisthosoma (ROMER & GNATZY 1981).

From our results we propose that the ecdysterone produced in the first metabolic step is then transformed into compound 4 which is finally metabolized to apolar and polar endproducts, respectively. In addition, ecdysone and ecdysterone may also be directly transformed into both apolar and polar products (see Fig. 4).

The polar fraction is composed of several apparently ionisable substances of unknown structure which do, however, not comigrate with 26-COOH-ecdysone or -ecdysterone from *Pieris*. They may represent sulfate of phosphate esters or acids (different from C<sub>26</sub>-acids). Ticks thus resemble insects and crustaceans which metabolize ecdysone and ecdysterone to various polar inactivation and excretion products such as C<sub>26</sub>-acids and various conjugates (sulfate, phosphate, glucuronide or glycoside esters) (see e.g. GILBERT *et al.* 1980; KOOLMAN 1980; LAFONT *et al.* 1980; OHTAKI 1981).

Ticks also metabolize injected ecdysone to less polar products of unknown chemical nature. This seems to be an important pathway in the tick because between 28 % and 73 % of the total radioactivity may be found in this fraction. This is in contrast to the situation in other arthropods where the pathway leading to less polar metabolites appears to be generally of minor importance. In several insects (*Locusta*, *Drosophila*, *Calliphora*, *Daphnis*, *Periplaneta*) ecdysone and ecdysterone can be converted to 3-dehydro-ecdysone and -ecdysterone (FEYEREISEN *et al.* 1976; KOOLMAN 1978) or even to less polar products (unidentified product R in *Locusta*: FEYEREISEN *et al.* 1976). The authors suggest that this reaction leads to the inactivation of ingested exogenous ecdysteroids.

It is interesting that in the tick both pathways—formation of polar and apolar metabolites—are operative during the molt cycle. However, the polar pathway becomes much more important during the period of decreasing endogenous ecdysteroid titer when hormone catabolism is supposed to be very active (GERMOND *et al.* 1982). Thus it is tempting to speculate that the formation of polar compounds may be the preferred mode of hormone elimination. However, what could then be the significance of the apolar pathway? Is it also used for the inactivation of endogenous ecdysteroids? Or do the apolar products represent «unspecific» metabolites which are produced not by the tick itself but rather by the abundant rickettsia-like symbionts (e.g. BALASHOV 1972)?

At this stage however, it should be remembered that it is difficult to draw conclusions about enzyme or pathway activities at different physiological ages based only on metabolic experiments *in vivo* using exogenous ecdysone. Indeed, several factors may influence the fate and turnover rate of the injected <sup>3</sup>H-ecdysone like e.g. the concentration of enzymes, availability of substrates and enzymes, binding to binding proteins in haemolymph or target cells, or differences in speed of haemolymph circulation. Thus, only further studies on the *in vitro* metabolism of different tick organs or on the fate of ingested ecdysone may clarify the relative importance of the two different metabolic pathways for the inactivation of endogenous ecdysteroids.

Our results show that the greatest part of the injected <sup>3</sup>H-ecdysone is converted into polar or apolar metabolites during an incubation period of 24 hours as most of the radioactivity (80-90 %) is recovered during extraction and chromatography. Thus it is likely that the two other possibilities of hormone inactivation present in insects—namely 1) excretion of unchanged hormone and 2) side chain cleavage (see e.g. GILBERT *et al.* 1980; OHTAKI 1981)—do not play a significant role in the tick.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful for the financial support by the Swiss National Science Foundation (Request No. 3.303-0.78) and by the Emil Barrel Stiftung. We thank very much Dr. R. Lafont (Paris) for his help.

## BIBLIOGRAPHY

- BALASHOV, YU. S. 1972. Bloodsucking ticks (Ixodoidea)-vectors of diseases of man and animals. *Misc. Publs. ent. Soc. Am.* 8: 159-376.
- DELBEQUE, J. P., P. A. DIEHL & J. D. O'CONNOR 1978. Presence of ecdysone and ecdysterone in the tick *Amblyomma hebraeum* Koch. *Experientia* 34: 1379-1381.
- FEYEREISEN, R., M. LAGUEUX & J. A. HOFFMANN. 1976. Dynamics of ecdysone metabolism after ingestion and injection in *Locusta migratoria*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 29: 319-327.
- GERMOND, J. E., P. A. DIEHL & M. MORICI 1982. Correlations between integument structure and ecdysteroid titers in fifth-stage nymphs of the tick, *Ornithodoros moubata* (Murray, 1877; sensu Walton, 1962). *Gen. Comp. Endocrinol.* 46: 255-266.
- GILBERT, L. I., W. E. BOLLENBACHER & N. GRANGER 1980. Insect endocrinology: Regulation of endocrine glands, hormone titer, and hormone metabolism. *Annu. Rev. Physiol.* 42: 493-510.
- KOOLMAN, J. 1978. Ecdysone oxydase in insects. *Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem.* 359: 1315-1321.
- 1980. Ecdysteroids in the blowfly, *Calliphora vicina*. In: Progress in Ecdysone Research (J. A. HOFFMANN, ed.) pp. 187-209. Elsevier/North-Holland. Amsterdam/New York/Oxford.
- KOOLMAN, J., L. REUM & P. KARLSON 1979. 26-Hydroxyecdysone, 20, 26-Dihydroxyecdysone and Inokosterone detected as Metabolites of Ecdysone in the Blowfly *Calliphora vicina* by Radiotracer Experiments. *Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem.* 360: 1351-1355.
- LACHAISE, F. & R. FEYEREISEN 1976. Métabolisme de l'ecdysone par divers organes de *Carcinus maenas* L. incubés *in vitro*. *C. r. hébd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 283: 1445-1448.
- LAFONT, R., P. BEYDON, G. SOMME-MARTIN & C. BLAIS 1980. High-performance liquid chromatography of ecdysone metabolites applied to the cabbage butterfly, *Pieris brassicae* L. *Steroids* 36: 185-207.
- LAFONT, R., J. L. PENNETIER, M. ANDRIANJAFINTRIMO, J. CLARET, J. F. MODDE & C. BLAIS 1982. Sample processing for high-performance liquid chromatography of ecdysteroids. *J. Chromat.* 236: 137-149.
- OHTAKI, T. 1981. Ecdysteroid Metabolism in Insects. *Am. Zool.* 21: 727-731.
- ROMER, F. & W. GNATZY. 1981. Arachnid Oenocytes: Ecdysone synthesis in the legs of Harvestmen (Opiliones). *Cell Tissue Res.* 216: 449-453.
-

# Les peuplements de micromammifères le long des autoroutes: Inventaire faunistique et exemples d'occupation par *Microtus arvalis* (Pallas)<sup>1</sup>

par

J.-D. BOURQUIN \* et A. MEYLAN \*

Avec 3 figures dans le texte

## ABSTRACT

**Small mammals communities along divided highways: faunas and examples of spatial distribution of *Microtus arvalis* (Pallas).** — Small mammals samplings made along different divided highways segments on the Swiss Plateau have shown the following predominant species: the common vole, *Microtus arvalis*, to which can be attributed the larger part of dammages to trees and shrub plantations, the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*, the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula*, the Northern mole, *Talpa europaea*, and the water vole, *Arvicola terrestris scherman*. The relative abundance of these species, their geographical repartition and their distribution according to the different habitats are described. The spatial distribution of *M. arvalis* on an embankment and on the median strip was studied with the CMR method and by tracking radioactive tagged animals. Activity centres and homes ranges are presented and discussed.

## INTRODUCTION

Le long des autoroutes de Suisse, les petits mammifères occasionnent des dégâts parfois importants à la végétation. Certaines espèces rongent le collet ou les racines des

---

<sup>1</sup> Travail mandaté par l'Union des professionnels suisses de la route, financé par l'Office fédéral des routes et réalisé à la Station fédérale de recherches agronomiques de Changins à Nyon.

Poster présentés à l'Assemblée annuelle de la SSZ à Neuchâtel, les 13 et 14 mars 1982.

\* Service de Zoologie des Vertébrés, Station fédérale de recherches agronomiques de Changins, CH-1260 Nyon, Suisse.

arbustes et des jeunes arbres, ce qui peut nécessiter le remplacement des plants attaqués; d'autres bouleversent le sol par leur activité fouisseuse, les taupinières entravant la tonte régulière de l'herbe et les galeries étant quelquefois à l'origine de l'érosion des talus. Pour tenter de limiter ces dommages, l'Office fédéral des routes et l'Union des professionnels suisses de la route ont financé une étude destinée à cerner les divers problèmes liés à la présence de micromammifères et à proposer des méthodes de prévention et de lutte.

D'une manière générale, plusieurs espèces de petits mammifères, essentiellement des rongeurs, sont susceptibles de causer des dégâts dans les plantations ou les herbages (GOLLEY *et al.* 1975, MYLLYMÄKI 1979). Mais quelles sont les espèces qui colonisent les bords des autoroutes et comment occupent-elles ces milieux? Ce thème n'a suscité que peu d'intérêt et les quelques informations dont nous disposons proviennent surtout d'études sur la contamination par le plomb de petits mammifères vivant au voisinage des routes en Grande-Bretagne (JEFFERIES & FRENCH 1972, WILLIAMSON & EVANS 1972) ou aux USA (QUARLES *et al.* 1974). D'autres travaux, tous réalisés en Amérique du Nord, concernent plus spécialement les déplacements de micromammifères le long d'axes routiers (HUEY 1941, GETZ *et al.* 1978) ou au travers de ceux-ci (OXLEY *et al.* 1974, KOZEL & FLEHARTY 1979).

En Suisse, l'emprise des autoroutes est relativement limitée, aussi les talus et la berme centrale constituent-ils des habitats particuliers en raison de leur faible largeur. Dans une première étape, nous avons procédé à des piégeages faunistiques en divers points du réseau autoroutier national, les premiers résultats ayant fait l'objet d'une note (BOURQUIN 1981). Dans une seconde phase, nous avons examiné plus en détail les modalités d'occupation de ces milieux par l'espèce la plus abondante, le Campagnol des champs, *Microtus arvalis* (Pallas).

Dans le présent travail, nous rapportons succinctement les résultats de ces deux études.

## I. INVENTAIRE FAUNISTIQUE

### Méthodes et zones d'étude

C'est à l'aide de trappes-cages que nous avons échantillonné les petits mammifères aux mœurs épigées. Les pièges, appâtés au fromage et à la carotte, ont été placés à intervalles de 2 m sur des lignes de 50 m. L'ensemble de ces lignes-échantillons disposées sur un tronçon d'autoroute définit une localité de piégeage. Entre août et novembre 1979, 53 lignes de pièges ont été installées sur 12 segments d'autoroutes du Plateau suisse (Fig. 1), ce qui représente un effort de capture de 3506 nuits-pièges. Les sites retenus correspondent assez bien à l'état de développement du réseau autoroutier si l'on excepte la N 3 Zürich-Coire, la N 13 St-Gall-frontière tessinoise et la N 2 au sud des Alpes. En mai et en septembre-octobre 1980, les piégeages réalisés se répartissent sur 5 tronçons, soit trois nouveaux et deux déjà visités l'année précédente; avec 35 lignes-échantillons, ils totalisent 2425 nuits-pièges. En avril 1981, un seul segment a été prospecté avec 5 lignes de trappes, l'effort de piégeage correspondant à 375 nuits-pièges.

Quant aux micromammifères fouisseurs, nous les avons attrapés à l'aide de trappes-pinces introduites dans l'axe des galeries souterraines creusées par ces animaux. L'ouverture pratiquée pour placer les pinces a été refermée afin d'augmenter les chances de capture de la Taupe, *Talpa europaea*, très sensible aux perturbations de son terrier. Entre août et septembre 1979, nous n'avons observé que peu de traces de micromammifères fouisseurs. Seules 76 pinces ont été installées dans deux localités, l'effort

de capture étant de 122 nuits-pièges. En mai et décembre 1980, deux segments d'autoroutes ont été échantillonnés au moyen de 130 pinces totalisant 301 nuits-pièges. En février et en avril 1981, nous avons placé 125 trappes sur deux tronçons, ce qui représente 244 nuits-pièges.

Les piégeages ont été conduits dans quatre types de zones vertes bordant les autoroutes. Les mesures d'entretien mentionnées n'ont pas un caractère général mais se rapportent à celles pratiquées sur la N 1 Genève-Lausanne.

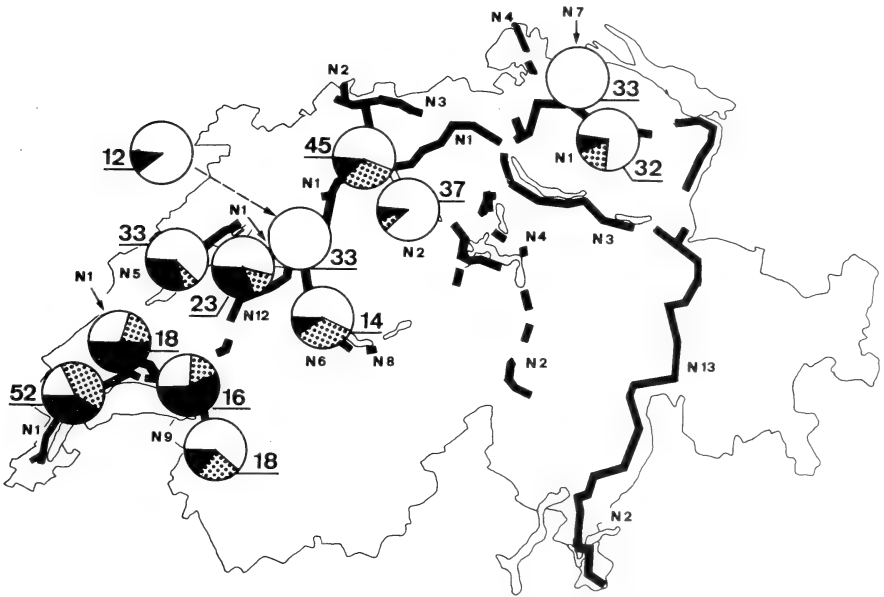


FIG. 1.

Pourcentages des différentes espèces de micromammifères capturés à l'aide de trappes-cages sur 9 tronçons d'autoroutes en service et 3, en construction. Les chiffres indiquent, pour chaque localité, le total d'animaux piégés. Secteur blanc: *Microtus arvalis*, secteur pointillé: *Apodemus* sp. et secteur noir: *Crocidura russula* et *Sorex coronatus*.

— Les remblais et déblais (talus). S'ils sont uniquement recouverts de gazon, l'herbe est tondue avec régularité, soit 4 à 6 fois l'an. Mais dès que la largeur s'avère suffisante et la nature du terrain adéquate, les talus sont plantés d'essences pionnières telles que *Alnus* sp., *Salix* sp., *Acer* sp., *Fraxinus excelsior*, *Rosa canina* ou *R. rugosa*, etc. Dans ce cas, l'entretien est réduit au minimum; seule la frange située au voisinage des voies de circulation est tondue périodiquement.

— Le terre-plein central (berme). Cette bande, large de 4 m, est formée de tout-venant recouvert de 5 cm de terre végétale compressée sur laquelle est semé un mélange de graminées à croissance lente. La haie médiane est composée surtout de *Ligustrum vulgare* ssp. et *Carpinus betulus* plantés dans une rigole de 50 cm de largeur et de 50 cm de profondeur. L'entretien annuel se limite à deux fauchages de l'herbe.

— Les espaces entre les bretelles de raccordement (jonctions). Ceux-ci sont plantés d'essences pionnières identiques à celles des talus. Mais il faut y ajouter *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris* et d'autres espèces pouvant atteindre de grandes dimensions. Une tonte régulière des bordures non plantées et parfois un fauchage de la zone de plantation suffisent à l'entretien annuel.

— Les places de repos. La strate arborescente est constituée de petits îlots d'essences diverses où domine *Pinus sylvestris*. Quant aux pelouses, elles sont entretenues par une tonte mensuelle.

Tous les micromammifères capturés ont été tués à l'éther, déterminés et mesurés et leur état sexuel contrôlé après dissection. Les crânes ont été préparés et les carcasses sont conservées en alcool. En fin d'étude, ce matériel sera déposé au Musée d'Histoire naturelle de Berne.

## Résultats

Les données globales des piégeages faunistiques de 1979 à 1981 sont groupées dans le Tableau 1. Nous avons fait figurer séparément dans deux colonnes les nombres d'animaux capturés avec des trappes-cages et au moyen de pinces.

En 1979 et 1980, nous avons piégé respectivement 366 et 194 micromammifères grâce aux trappes-cages. La presque totalité des individus, soit 98,1% en 1979 et 98,0% en 1980, appartient à trois espèces: le Campagnol des champs, *Microtus arvalis*, le Mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus*, et la Musaraigne musette, *Crocidura russula*. *M. arvalis* prédomine nettement avec 63% des captures en 1979 et 52% en 1980. La fréquence de *A. sylvaticus* varie de 17 à 22% et celle de *C. russula* de 19 à 24%. La part de la Musaraigne couronnée, *Sorex coronatus*, et de la Musaraigne aquatique, *Neomys fodiens*, n'excède pas 1% les deux années. Le Campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus*, et la Souris domestique, *Mus musculus*, n'ont été attrapés chacun qu'une seule fois. Il en est de même pour le Mulot fauve, *Apodemus flavicollis*; cependant deux individus du genre *Apodemus* n'ont pu être déterminés.

Sur la Figure 1, nous avons représenté graphiquement les pourcentages de *M. arvalis*, d'*Apodemus* sp. ainsi que des musaraignes *C. russula* et *S. coronatus* capturés en 1979. Les nombres placés en regard de chaque localité indiquent l'effectif des animaux piégés par l'ensemble des lignes situées sur le tronçon prospecté. Cette figure fait apparaître des variations géographiques dans les proportions de *M. arvalis* et de *C. russula*. Nous négligerons *S. coronatus* qui n'est représenté que par 4 individus, 2 capturés sur la N 1 Winterthur-St-Gall, 1 sur la N 6 Berne-Thoune et 1 sur la N 1 Berne-Morat. Quant aux Mulots, leur répartition est plus irrégulière; les raisons en seront analysées plus loin.

Excepté sur la N 9, au voisinage d'Aigle, la proportion de *C. russula* est particulièrement forte dans le bassin lémanique, où elle atteint 42 à 56%. Elle est encore importante dans la région de Neuchâtel (N 5) et de Frauenkapellen, entre Morat et Berne (N 1); les taux de capture sont respectivement de 30 et 26%. En revanche, la fréquence la plus élevée que nous ayons enregistrée dans le centre et l'est du Plateau est de 11% sur la N 1 entre Oensingen et Rothrist. A l'inverse, *M. arvalis* est présent à plus de 50% dans les échantillons récoltés en dehors du bassin lémanique, exception faite de la région d'Aigle. Par contre, cette valeur est inférieure à 28% le long des autoroutes N 1 Genève-Lausanne et Lausanne-Oulens et N 9 Lausanne-Chexbres.

Nous avons renoncé à examiner ces variations géographiques d'un point de vue statistique. Premièrement, les échantillons sont restreints, en particulier dans les régions



TABLEAU 1.

Résultats des piégeages faunistiques réalisés le long des autoroutes de Suisse entre 1979 et 1981. Les nombres d'animaux capturés à l'aide de trappes-cages sont séparés de ceux piégés au moyen de trappes-pinces.

|   | 1979  |     | 1980  |     | 1981 |     | 1979-81 |     |
|---|-------|-----|-------|-----|------|-----|---------|-----|
| Nombre de nuits-pièges:<br>trappes-cages/trappes-pinces | 3 506 | 122 | 2 425 | 301 | 375  | 244 | 6 306   | 667 |
| Espèces capturées                                       |       |     |       |     |      |     |         |     |
| <i>Talpa europaea</i>                                   |       | 2   |       | 2   |      | 3   |         | 7   |
| <i>Sorex coronatus</i>                                  | 4     |     | 1     |     |      |     | 5       |     |
| <i>Neomys fodiens</i>                                   |       |     | 1     |     |      |     | 1       |     |
| <i>Crocidura russula</i>                                | 68    |     | 46    |     | 1    |     | 115     |     |
| <i>Clethrionomys glareolus</i>                          |       |     | 1     | 1   |      |     | 1       | 1   |
| <i>Microtus arvalis</i>                                 | 229   |     | 101   | 4   | 1    |     | 331     | 4   |
| <i>Arvicola terrestris scherman</i>                     |       | 2   |       | 13  |      | 16  |         | 31  |
| <i>Apodemus sylvaticus</i>                              | 62    |     | 43    |     |      |     | 105     |     |
| <i>Apodemus flavicollis</i>                             | 1     |     |       |     |      |     | 1       |     |
| <i>Apodemus</i> sp.                                     | 2     |     |       |     |      |     | 2       |     |
| <i>Mus musculus</i>                                     |       |     | 1     |     |      |     | 1       |     |
| Total   | 336   | 4   | 194   | 20  | 2    | 19  | 562     | 43  |

de Suisse alémanique; secondement, nous n'avons pas piégé avec la même intensité dans les différents milieux caractérisant les bords d'autoroutes. En revanche, en automne 1980, nous avons procédé à des piégeages plus importants sur deux segments d'autoroutes, l'un situé dans la région lémanique (N 1 Genève-Lausanne) et l'autre au nord de Berne (N 1 Berne/Forsthaus-Berne/Wankdorf). Les nombres respectifs de captures sont 104 et 48 micromammifères. Le pourcentage de *C. russula* est de 36 dans la première localité et de 13 dans la seconde. La proportion de *M. arvalis* correspond à 33% dans le bassin lémanique et 79% près de Berne. Ces deux échantillons diffèrent alors de manière significative ( $\chi^2_2 = 28,54$ ;  $p < 0,001$ ) et confirment la différence de peuplements observée en 1979.

Sur le Tableau 2, nous avons indiqué les nombres de captures dans trois milieux des bords d'autoroutes, en ne tenant compte que de l'ensemble des piégeages réalisés en Suisse alémanique, ceci, afin de ne pas interférer avec la variation géographique observée entre l'est et l'ouest du Plateau. L'effort de capture reste cependant plus élevé sur les talus, car c'est le seul milieu visité systématiquement, y compris le long des autoroutes en construction où le terre-plein central n'est pas encore aménagé. On remarque que *M. arvalis* se rencontre dans les trois types de zones vertes prospectés. C'est sur la berme centrale que le taux de capture de cette espèce est le plus élevé, soit 96%, alors que

TABLEAU 2.

Nombres et pourcentages des différentes espèces de micromammifères capturés à l'aide de trappes-cages dans les trois grands types de zones vertes bordant les autoroutes.

|                             | Talus |        | Terre-plein |        | Jonction |        | Total |        |
|-----------------------------|-------|--------|-------------|--------|----------|--------|-------|--------|
| Nombre de nuits-pièges      | 1 578 |        | 350         |        | 528      |        | 2 456 |        |
| Espèces capturées           |       |        |             |        |          |        |       |        |
| <i>Sorex coronatus</i>      | 2     | 1.7%   | 2           | 3.8%   | 0        | 0.0%   | 4     | 1.5%   |
| <i>Crocidura russula</i>    | 15    | 12.7%  | 0           | 0.0%   | 10       | 11.0%  | 25    | 9.6%   |
| <i>Microtus arvalis</i>     | 69    | 58.5%  | 50          | 96.2%  | 80       | 87.9%  | 199   | 76.3%  |
| <i>Apodemus sylvaticus</i>  | 32    | 27.1%  | 0           | 0.0%   | 1        | 1.1%   | 33    | 12.6%  |
| <i>Apodemus flavicollis</i> |       |        |             |        |          |        |       |        |
| <i>Apodemus</i> sp.         |       |        |             |        |          |        |       |        |
| Total                       | 118   | 100.0% | 52          | 100.0% | 91       | 100.0% | 261   | 100.0% |

sur les talus, il n'excède pas 59%. Cette valeur se monte à 88% dans les jonctions. *A. sylvaticus* et *C. russula* occupent surtout les talus où leurs fréquences sont respectivement de 27 et 13%. Ces espèces se rencontrent également dans les jonctions avec des pourcentages respectifs de 1 et 11, mais non sur le terre-plein central.

L'année suivante, les piégeages comparatifs effectués sur la bande médiane et les talus de l'autoroute Genève-Lausanne révèlent que si *M. arvalis* reste prédominant sur le terre-plein central avec plus de la moitié des animaux capturés (23 sur 42), *A. sylvaticus* et *C. russula* y vivent également (resp. 14 et 5 sur 42). Sur les talus, *A. sylvaticus* est toutefois l'espèce dominante avec un taux de capture de 44%, suivi de *M. arvalis* avec 29% et *C. russula* 6% ( $n = 87$ ). La différence entre ces deux peuplements est significative ( $\chi^2_2 = 9,001$ ;  $p < 0,005$ ).

Les deux espèces de micromammifères fouisseurs qui habitent le long des autoroutes sont la Taupe, *Talpa europaea*, et le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* (Tabl. 1). Les signes d'activité de ces petits mammifères nous ont paru assez peu répandus en 1979. Il est vrai que durant l'été, les taupinières passent facilement inaperçues lorsque l'herbe est haute. Cette année-là, nous n'avons repéré des taupinières que dans quatre places de repos, sur la N 6 Thoun-Spiez et la N 1 Oensingen-Rothrist et les piégeages n'ont fourni qu'un Campagnol terrestre et une Taupe sur chacun des deux tronçons. En revanche, les taupinières furent abondantes sur les talus de la N 1 Genève-Lausanne durant l'hiver 1980-81. La capture nous a montré que ces traces étaient dues à l'activité de *T. europaea* dont 5 exemplaires ont été piégés. Deux furent pris dans une place de repos voisine d'une pinède, deux autres sur des talus et le dernier dans une jonction. Nous n'avons rencontré qu'une seule colonie d'*A. t. scherman* pendant le même hiver, également sur la N 1 Genève-Lausanne. Elle occupait l'îlot situé entre la route et le parc d'une place de repos. La distribution de cette espèce ne reste pourtant pas

limitée à ce genre de milieu. En effet, à la suite de la pullulation de *A. t. scherman* survenue dans les prairies de Gruyère dès 1980, nous avons désiré savoir si ce phénomène s'était étendu aux abords de l'autoroute. C'est ainsi qu'au printemps 1981, un piégeage a permis de capturer 16 de ces rongeurs. Les talus qu'ils occupaient étaient souvent labourés suite à leur activité hivernale.

## Discussion

Les piégeages au moyen de lignes de trappes-cages, réalisés le long des autoroutes du Plateau suisse, révèlent que les peuplements de micromammifères sont composés en majeure partie de Campagnols des champs (63%), de Mulots sylvestres (17%) et de Musaraignes musettes (19%). En France, SAINT-GIRONS (1965) trouve des pourcentages similaires de ces trois espèces dans les pelotes de réjection de Chouette effraie, *Tyto alba*, chassant en terrain ouvert, soit respectivement, 66,4, 15,5 et 11,5%. Ainsi donc, bien que passablement boisés, les bords des autoroutes n'ont pas une faune de petits mammifères caractéristique du bocage.

Le fait que *M. arvalis* soit omniprésent n'a rien d'étonnant. Selon STEIN (1958), les biotopes primaires de cette espèce sont les terrains vagues, les friches, les bords de chemins et de caniveaux. Il y a d'ailleurs quelques années, l'un de nous (MEYLAN 1966) avait relevé que l'abondance des Buses variables (*Buteo buteo*) le long de la N 1 Genève-Lausanne s'expliquait par la présence du Campagnol des champs sur les talus. Mais la plasticité écologique dont fait preuve cet animal lui permet également d'occuper le terre-plein central.

Les plantations situées en bordure de plusieurs autoroutes de Suisse alémanique, ainsi que des régions de Neuchâtel et d'Aigle, ont subi des dommages occasionnés par les rongeurs durant l'hiver 1978-79. Vu que *M. arvalis* domine dans tous les échantillons récoltés sur ces tronçons en 1979, et en l'absence de toute autre espèce ravageuse, nous en déduisons que le Campagnol des champs est responsable de l'écorçage et parfois, de la destruction des racines des jeunes arbres et arbustes. Un tel comportement est bien connu chez cette espèce.

La distribution de *A. sylvaticus* est assez irrégulière dans les piégeages effectués en 1979. Nous pouvons l'expliquer par le fait que sur certains tronçons, nous avons disposé les lignes de trappes sur des talus arborisés ou au voisinage immédiat de boisements, ce qui ne fut pas le cas dans d'autres stations de piégeage. Or le Mulot sylvestre est une espèce plutôt liée aux talus plantés (SAINT-GIRONS 1965) et aux haies, même si elle s'en écarte parfois (POLLARD & RELTON 1970). La participation de *A. sylvaticus* au peuplement de la berme centrale est peut-être assez variable. En effet, il est probable que les échanges d'individus entre le terre-plein et les talus soient plus fréquents chez cette espèce que chez *M. arvalis*. Ainsi en automne 1981, nous avons noté le passage sur les talus de 4 des 14 Mulots sylvestres marqués sur la bande médiane alors que, dans le même temps, seul un *M. arvalis* sur les 23 résidents du terre-plein avait traversé.

*C. russula* est plus abondante en Suisse occidentale que dans l'est et le centre du Plateau, ce que FATIO (1869) avait déjà relevé. Il est probable que les températures hivernales plus clémentes sur les rives du Léman et du lac de Neuchâtel (moyenne de janvier 1931-60:  $> + 2^{\circ} \text{C}$ , SCHLÜEPF 1965) et les précipitations moins importantes (hauteur annuelle des pluies 1901-40: 80-120 cm, HUTTINGER 1967) que sur le reste du Plateau jouent un rôle important dans la répartition de cette espèce. VOGEL (1976) a montré l'origine paléotropicale des Crocidurinae et GENOUD & HAUSSER (1979) mettent en cause le bilan énergétique de la Musaraigne musette pour expliquer son anthropophilie marquée en altitude et dans le nord de son aire de distribution.

Insectes et mollusques sont présents sur le terre-plein central, mais en quantité probablement moindre que sur les talus et la nourriture pourrait être un facteur limitant le nombre des musaraignes dans ce milieu. D'autres éléments peuvent entrer en ligne de compte dont le sel épandu en hiver sur la chaussée — et dont nous ne connaissons l'effet sur aucune des trois espèces de micromammifères présentes sur la berme centrale — ainsi que le plomb. QUARLES *et al.* (1974) montrent que la Grande musaraigne, *Blarina brevicauda*, accumule une quantité de ce métal nettement plus élevée que les rongeurs *Microtus pennsylvanicus* et *Peromyscus leucopus* en raison de sa situation dans la chaîne alimentaire. Il nous semble peu probable que les pertes éventuelles dues à un empoisonnement par le plomb soient compensées par l'immigration d'individus des alentours, comme le pensent GETZ *et al.* (1977). En effet, nous n'avons observé aucune Musaraigne musette qui ait traversé une voie de circulation; si le phénomène se produit, il doit être rare.

*T. europaea* et *A. t. scherman* sont moins ubiquistes que les trois précédentes espèces au bord des autoroutes. S'ils trouvent un milieu favorable essentiellement dans les places de repos où la couche de terre végétale est profonde, ils n'occupent que secondairement les talus au sol le plus souvent caillouteux. Selon MILNER & BALL (1970), *T. europaea* évite ce type de terrain. Nos observations, encore fragmentaires, semblent indiquer que Taupes et Campagnol terrestre ne sont présents dans les talus des bords d'autoroutes que lorsque leur densité régionale est élevée. Ces micromammifères fouisseurs ne colonisent pas la berme centrale, la couche de terre y étant beaucoup trop faible et trop compacte. Il est difficile de se prononcer sur l'aptitude de ces animaux à traverser les chaussées. Nous avons cependant la preuve que tant *T. europaea* que *A. t. scherman* sont capables de franchir tout au moins les voies d'accès puisqu'ils se sont établis dans des îlots d'une jonction et d'une place de repos.

## II. OCCUPATION D'UN TALUS ET DE LA BERME CENTRALE PAR *MICROTUS ARVALIS*

### Zone d'étude et méthodes

Depuis novembre 1980, nous suivons une population de Campagnols des champs, *Microtus arvalis*, sur un tronçon de la N 1 Genève-Lausanne, au niveau de Gilly (VD). La zone d'étude comprend la berme centrale sur une longueur de 200 m ainsi que les talus situés de part et d'autre sur 100 m en position médiane par rapport au segment du terre-plein. La berme centrale, large de 4 m, comporte une haie, composée de *Ligustrum vulgare* et de *Rosa canina*, déportée latéralement par rapport à la glissière de sécurité. L'herbe y est relativement courte vu les deux tontes annuelles et elle est détruite chimiquement sous la glissière. Le talus nord, régulièrement tondu, n'est pas planté; il se continue derrière la clôture à gibier par un droit de passage laissé en friche jusqu'à fin novembre 1981. Il était lui-même limité par un champs de maïs. Ce droit de passage a été inclus dans la zone de piégeage dès février 1981, cette portion de la zone d'étude ayant ainsi une largeur de 8 m. Le talus sud est arborisé et jouxte les cultures.

L'évolution de la population de *M. arvalis* est suivie par la méthode de capture-marquage-recapture à l'aide de pièges Longworth. Le long des 200 m de berme centrale, les trappes sont disposées tous les 2 m, alternativement de chaque côté de la glissière. Sur le talus, ils sont placés également chaque 2 m sous forme d'une grille de 100 × 8 m. Les pièges contiennent des flocons d'avoine, de la carotte et du foin. En été, ils sont recouverts d'herbe afin d'empêcher leur échauffement.

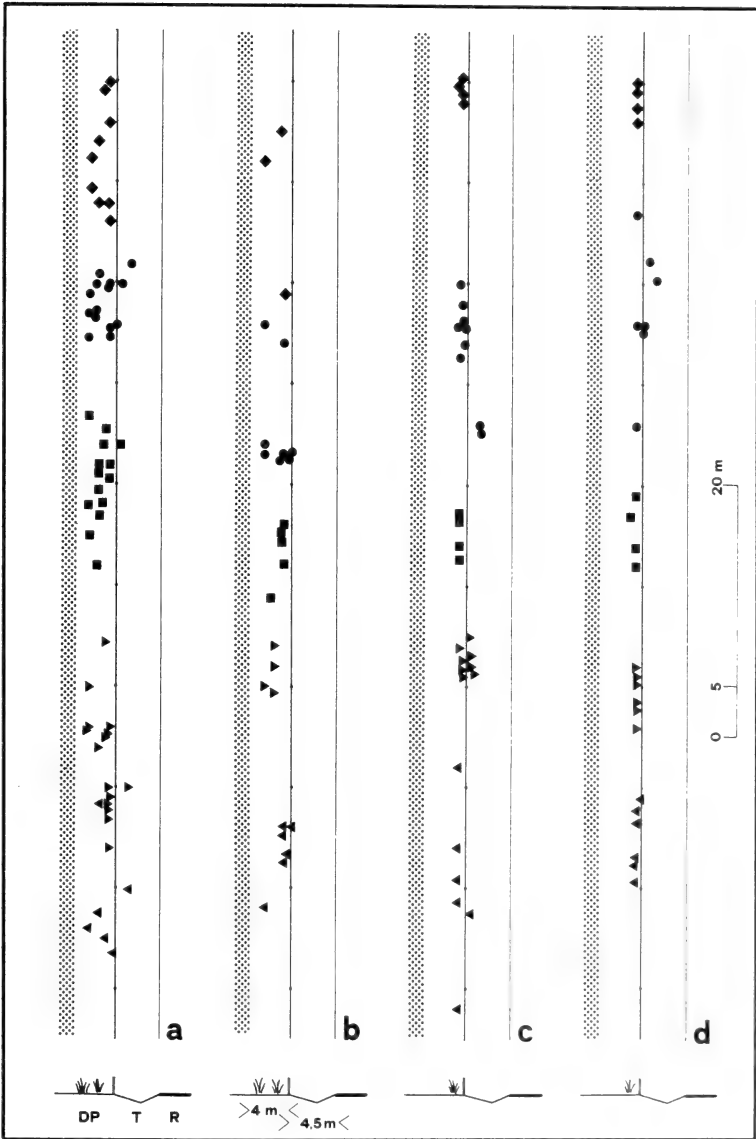


FIG. 2.

Occupation par *M. arvalis* d'un talus (T) et du droit de passage attenant (DP) sur 100 m de long de l'autoroute (R) Genève-Lausanne. Chaque signe représente le centre d'activité d'un individu (voir texte). Les différents symboles correspondent à des groupes familiaux distincts.  
 a: août 1981; b: octobre 1981; c: décembre 1981 et d: janvier 1982.

Les micromammifères capturés sont sexés, pesés, marqués simultanément par amputation des orteils et par une marque métallique à l'oreille; ils sont relâchés à l'endroit de leur capture.

Nous nous sommes efforcés de piéger aussi régulièrement que possible mais des conditions météorologiques défavorables, telles que brouillard, pluie ou neige, rendent tout travail impossible sur le terre-plein central pour des raisons de sécurité. Le manque de visibilité nous a aussi conduit à renoncer au piégeage nocturne. Les trappes sont donc amorcées le matin, contrôlées trois fois durant la journée et laissées en position de préappâtage pour la nuit.

Pour mieux connaître le domaine vital de *M. arvalis* dans un milieu linéaire, nous avons marqués 3 ♀♀ sur la berme centrale avec un filament de Tantale radioactif selon la technique utilisée par AIROLDI (1979). Ils ont été suivis durant tout le mois de novembre 1981 avec un compteur Geiger-Müller.

## Résultats

Sur les Figures 2 et 3, nous avons représenté la position des Campagnols des champs sur le talus nord et le terre-plein central par leur centre d'activité défini comme le barycentre des points de captures successives. Chaque animal a été capturé en moyenne 3,4 fois par piégeage sur le talus et 2,8, sur la berme centrale.

### *Le talus nord*

Le nombre de Campagnols des champs présents dans la zone étudiée a été évalué par le calendrier des captures (KREBS, 1966). D'août à octobre 1981, la population estimée à 58 individus a chuté à 33. Par la suite, la diminution a été beaucoup plus faible. En décembre, il en restait encore 32 et en janvier 1982, 27.

D'août à octobre, ces rongeurs occupaient toute la largeur du droit de passage, soit une bande de 3,7 à 4 m (Fig. 2, *a* et *b*). En août, le tiers de ces individus (19/58) a aussi été capturé au moins une fois sur les 2 m du talus adjacent au droit de passage, et en octobre, 15% des animaux (5/33) ont pénétré au minimum une fois sur le talus. Le 29 novembre 1981, le droit de passage a été fauché sur presque toute sa largeur; il ne subsistait alors qu'une friche de quelque 70 cm au voisinage de la clôture à gibier. *M. arvalis* se cantonna essentiellement dans cette bande herbeuse (Fig. 2, *c* et *d*). Toutefois, des exemplaires furent à nouveau capturés sur la moitié nord du talus, soit 10 en décembre (31%) et 5 en janvier (19%).

### *La berme centrale*

En novembre (Fig. 3*a*) et décembre 1980, 5 groupes familiaux étaient présents sur le secteur étudié, totalisant respectivement 23 et 22 individus. Le 2 février 1981, suite à d'abondantes chutes de neige, plus aucun individu n'était recensé. Tous les animaux avaient disparu, sauf 4 d'entre eux qui avaient émigré sur le talus. Cette situation se prolongea jusqu'en août 1981; 10 Campagnols des champs ont alors été capturés à nouveau sur ce terre-plein. L'effectif était de 8 au début septembre (Fig. 3*b*), de 13 à fin octobre (Fig. 3*c*) pour tomber à 4 en janvier 1982 (Fig. 3*d*).

*M. arvalis* occupe donc la berme centrale par petits groupes familiaux de 4 à 7 individus comprenant une ♀ adulte et un nombre variable d'immatures. En 1980, nous n'avons capturé aucun ♂ en état de reproduction dans le secteur étudié, alors que 3 étaient présents en 1981.

Le centre d'activité de la plupart des individus est déporté par rapport à la glissière de sécurité et coïncide avec la position de la haie (Fig. 3). Cette relation apparaît encore plus nettement si l'on considère le domaine vital d'une ♀ adulte marquée radioactivement (Fig. 3e). Le périmètre de ce domaine est établi de la manière suivante: les points de

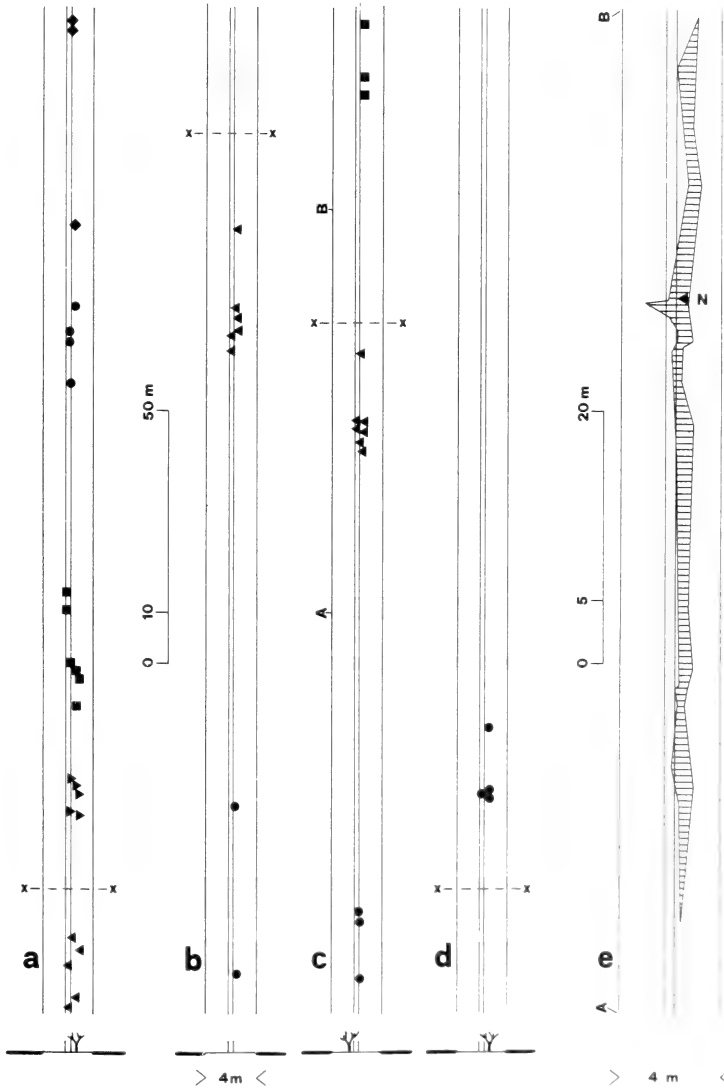


FIG. 3.

Occupation du terre-plein central par *M. arvalis*.

a-d: centres d'activité de différents animaux appartenant à des groupes familiaux distincts.

e: domaine vital d'une ♀ marquée radioactivement et suivie du 6 au 30 novembre 1981, N: nid.

localisation périphériques sont numérotés à la suite et reliés successivement deux à deux dans l'ordre 1 et 3, 2 et 4, 3 et 5, etc. Cette manière de procéder est certes discutable car difficilement reproductible vu que les points périphériques sont choisis arbitrairement. Nous sommes cependant convaincus que ce schéma correspond assez exactement au domaine vital individuel puisqu'il inclut tous les points où l'animal a été repéré et que les espaces « vides » sont réduits au minimum.

Le domaine vital présenté, fondé sur 59 localisations, mesure 73 m de long pour une largeur maximale de 1,8 m au voisinage du nid, soit du point où le rongeur a été repéré le plus régulièrement. Dans ce cas, le nid n'occupe pas une position centrale, mais se trouve au tiers du domaine. Nous avons retrouvé cette disposition chez la deuxième ♀, le domaine individuel, basé sur 64 localisations, mesurant 27 m de long. Chez la troisième ♀, immature, le domaine vital construit à partir de 49 localisations s'étend sur 51 m et le nid est en position centrale. Chez ces trois sujets suivis par marquage radioactif, le nid est situé dans la rigole de plantation, sous les racines d'un arbuste.

## Discussion

Nos observations sur la colonisation des talus et de la berme centrale des autoroutes par *M. arvalis* sont encore fragmentaires mais permettent cependant de premières constatations. Au bord des autoroutes, le Campagnol des champs occupe d'une manière préférentielle les zones non entretenues, à végétation herbacée dense. Ce fait n'est pas nouveau, ainsi SPITZ (1977) indique que les bords de chemins et autres milieux « annexes » prennent une valeur importante tant pour la multiplication que pour l'hivernage de ce rongeur. Cependant, les zones entretenues de manière intensive peuvent également être incluses dans les domaines vitaux de certains individus. Lors des marquages radioactifs de Campagnols des champs vivant sur les talus, nous avons constaté qu'une partie du terrier d'une ♀, et notamment son nid, se trouvait au niveau de la zone fauchée. En l'absence de relevés nocturnes, la fréquence des déplacements en milieu découvert n'a pas pu être déterminée, mais elle est vraisemblablement faible vu le manque de protection contre les prédateurs tels les rapaces.

Sur le terre-plein central, *M. arvalis* occupe surtout la zone située sous la haie et la glissière de sécurité. Il dispose ici non seulement d'un certain couvert mais aussi d'une couche de terre végétale suffisamment meuble et profonde pour y établir son réseau de galeries. Les piégeages ne donnent toutefois qu'une idée incomplète de la manière dont le territoire est utilisé et l'estimation des dimensions du domaine vital est biaisée (AMBROSE 1969). La technique du marquage radioactif livre de meilleurs résultats mais nos données appellent deux remarques.

Premièrement, c'est en étendant nos repérages sur une période d'un mois que nous avons déterminé les domaines vitaux. Or AMBROSE (*op. cit.*) a montré que le domaine individuel pouvait se déplacer assez rapidement chez un autre campagnol, *M. pennsylvanicus*. Nous avons constaté nous-mêmes que les centres d'activité des sujets suivis par piégeage changeaient de position avec le temps (Fig. 3, *b* et *c*) sans être certains que ce déplacement corresponde à une réelle modification du domaine vital.

Secondement, le domaine individuel tel qu'il est révélé par l'enregistrement d'animaux marqués radioactivement correspond surtout à sa partie profonde. En effet, souvent nous avons dérangé le campagnol lors du repérage car l'exiguïté du terre-plein central ne permet pas de fixer la sonde du compteur Geiger à une perche assez longue et nous oblige à nous approcher à moins de 2 m de l'animal marqué.

Si des observations complémentaires sont encore nécessaires pour mieux comprendre les modalités d'occupation des talus et de la berme centrale des autoroutes par *M. arvalis*,



d'autres points méritent également d'être approfondis. Ainsi, nous ne connaissons pratiquement rien sur la fréquence des déplacements des Campagnols des champs entre talus et bande médiane. Certes en hiver 1980-81 avons-nous observé le passage de quatre individus du terre-plein sur les talus. De même, après les premières neiges de novembre 1981, nous avons retrouvé les restes de deux exemplaires tués par des voitures alors que, selon toute vraisemblance, ils tentaient de quitter la bande médiane. Jusqu'à maintenant, seuls des mouvements de fuite ont été constatés durant l'hiver mais aucun déplacement entre les talus et la berme centrale. Ces données fragmentaires nous permettent cependant d'émettre quelques hypothèses. Les mouvements de fuite observés en hiver seraient provoqués par la mauvaise qualité du milieu durant cette saison et peut-être accélérés par le sel épandu sur les chaussées. Les apports par immigration des talus seraient un phénomène rare, la recolonisation estivale de la bande médiane s'effectuant essentiellement par les quelques sujets survivants dans ce milieu particulier.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Von 1979 bis 1981 wurden faunistische Erhebungen entlang verschiedener Autobahnabschnitte des Mittellandes durchgeführt. Es zeigte sich, dass die vorhandene Kleinsäugerfauna eine für die offene Landschaft charakteristische Artenzusammensetzung aufweist. Die Feldmaus, *Microtus arvalis*, ist die häufigste Art. Sie soll für die meisten festgestellten Schäden an Bäumen und Sträuchern verantwortlich sein. Regelmässig anzutreffen sind auch die Waldmaus, *Apodemus sylvaticus*, und die Hausspitzmaus, *Crocidura russula*. Die erste Art ist vor allem an die Nähe von bewaldeten Zonen gebunden, während die zweite besonders häufig im Genferseebecken und in der Umgebung des Neuenburgersees vorkommt. Alle drei Arten bewohnen die Böschungen, die Grünzonen der Autobahnanschlüsse und der Ruheplätze, sowie, in unterschiedlichem Ausmasse, den Mittelstreifen. Als hypogäische Arten sind der Maulwurf, *Talpa europaea*, und die Schermaus, *Arvicola terrestris scherman*, auf den geräumigeren Flächen der Autobahnanschlüsse und der Ruheplätze anzutreffen. Die Böschungen besiedeln sie nur im Falle hoher regionaler Populationsdichte, und auf dem Mittelstreifen sind sie nicht vorhanden. Die Schermaus kann auch für die beobachteten Schäden an der Vegetation mitverantwortlich sein.

Die wiederholte Beobachtung einer Population von *M. arvalis* auf einem bestimmten Autobahnabschnitt zeigt die Anpassungsfähigkeit dieses Nagetiers an eine so spezielle Umwelt. Obwohl die Feldmaus die extensiv unterhaltenen Grünflächen vorzieht, wird sie auch, in geringerem Ausmasse, auf den regelmässig gemähten Böschungen angetroffen. Sie bewohnt überdies auch den Mittelstreifen. Hier sind die individuellen Reviere sehr lang gestreckt, und die Tiere suchen unter der Mittelhecke Deckung. Unter welchen Bedingungen *M. arvalis* die Fahrpisten überquert, bleibt noch ungeklärt. Im Frühwinter wurden einige Fluchtbewegungen aus dem Mittelstreifen in Richtung der Böschungen beobachtet. Trotzdem ist es wahrscheinlich, dass die Feldmaus — Populationen des Mittelstreifens sich ohne nennenswerte Immigration aufrechterhalten können.

#### SUMMARY

Between 1979 and 1981, samplings of small mammals were made along different divided highways segments on the Swiss Plateau showing the same characteristics of the open field's community. The common vole, *Microtus arvalis*, is the most abundant species to which can be attributed the larger part of damages to trees and shrub plan-

tations. The wood mouse, *Apodemus sylvaticus*, and the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula*, are the two other frequent species, the first one along wooded zones, the second one mainly in the regions of the lakes of Geneva and Neuchâtel. These three species colonize the embankments, the green spaces between junctions ways and those of the resting area, as well as, according to variable patterns, the median strip. Two fossorial species, the Northern mole, *Talpa europaea*, and the water vole, *Arvicola terrestris scherman*, live in wider surfaces of the junctions and resting area. They colonize the embankments only when density is high in the regions where highways are built, but never occupy the median strip. The water vole also plays a part in the damages to vegetation.

The study of a *M. arvalis* population on a highway segment proves this species adaptation faculties to such a particular environment. Although it prefers the less or unmaintained zones, it inhabits in a lesser way the mowed embankments. In addition, it colonizes the median strip; in that case, the home ranges are very elongated, the holding cover being the median hedgerow. The problem of crossing the traffic ways remains unsolved. Winter escaping displacements from the median strip to the embankments have been observed, but it would be possible that populations may subsist on the central strip without important immigration.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AIROLDI, J.-P. 1979. Etude du rythme d'activité du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw. *Mammalia* 43: 35-52.
- AMBROSE III, H. W. 1969. A Comparison of *Microtus pennsylvanicus* Home Range As Determined by Isotope and Live Trap Methods. *Am. Midl. Nat.* 81: 535-555.
- BOURQUIN, J.-D. 1981. Les petits mammifères vivant le long des autoroutes. *Route et Trafic* N° 2, février 1981: 43-47.
- FATIO, V. 1869. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume I: Histoire naturelle des Mammifères. *H. Georg, Genève-Bâle*. 410 pp.
- GENOUD, M. et J. HAUSSER. 1979. Ecologie d'une population de *Crocidura russula* en milieu rural montagnard (Insectivora, Soricidae). *Terre Vie* 33: 539-554.
- GETZ, L. L., L. VERNER and M. PRATHER. 1977. Lead concentrations in small mammals living near highways. *Environ. Pollut.* 13: 151-157.
- GETZ, L. L., F. R. COLE and D. L. GATES. 1978. Interstate roadsides as dispersal routes for *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mammal.* 59: 208-212.
- GOLLEY, F. B., L. RYSZKOWSKI and J. T. SOKUR. 1975. The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated fields. In: GOLLEY, F. B., K. PETRUSEWICZ and L. RYSZKOWSKI (eds.): Small mammals: their productivity and population dynamics: 223-241. *International Biological Programme 5, Cambridge Univ. Press*.
- HUEY, L. M. 1941. Mammalian invasion via the highway. *J. Mammal.* 22: 383-385.
- HUTTINGER, H. 1967. Climat et temps II. Carte 12: Hauteur annuelle des pluies en cm. Moyenne de la période 1901-1940. In: Service topographique fédéral Wabern-Berne (éd.): *Atlas de la Suisse*, 2<sup>e</sup> éd.
- JEFFERIES, D. J. and M. C. FRENCH. 1972. Lead concentrations in small mammals trapped on roadside verges and field sites. *Environ. Pollut.* 3: 147-156.
- KOZEL, R. M. and E. D. FLEHARTY. 1979. Movements of rodents across roads. *SWest. Nat.* 24: 239-248.

- KREBS, C. J. 1966. Demographic Changes in Fluctuating Populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monogr.* 36: 239-273.
- MEYLAN, A. 1966. Note sur les rapaces en bordure de l'autoroute Lausanne-Genève. *Nos Oiseaux* 28: 217-219.
- MILNER, C. and F. BALL. 1970. Factors affecting the distribution of the mole (*Talpa europaea*) in Snowdonia (North Wales). *J. Zool. (Lond.)* 162: 61-69.
- MYLLYMÄKI, A. 1979. Importance of small mammals as pests in agriculture and stored products. In: STODDART, D. M. (ed.): Ecology of small mammals: 239-279. *Chapman and Hall, London*.
- OXLEY, D. J., M. B. FENTON and G. R. CARMODY. 1974. The effects of roads on populations of small mammals. *J. appl. Ecol.* 11: 51-59.
- POLLARD, E. and J. RELTON. 1970. Hedges. V. A study of small mammals in hedges and cultivated fields. *J. appl. Ecol.* 7: 549-557.
- QUARLES III, H. D., R. B. HANAWALT and E. ODUM. 1974. Lead in small mammals, plants, and soil at varying distances from a highway. *J. appl. Ecol.* 11: 937-949.
- SAINT-GIRONS, M. C. 1965. Influence des talus plantés sur les populations de petits mammifères d'après les analyses de pelotes d'Effraye. *Penn. ar bed* 5: 96-100.
- SCHLÜEPP, M. 1965. Climat et temps I. Carte 11: Températures moyennes de janvier. In: Service topographique fédéral Wabern-Berne (éd.): *Atlas de la Suisse*, 2<sup>e</sup> éd.
- SPITZ, F. 1977. Le campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pallas) en Europe. *Bull. OEPP* 7: 165-175.
- STEIN, G. H. W. 1958. Die Feldmaus. *Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt*. 76 pp.
- VOGEL, P. 1976. Energy Consumption of European and African Shrews. *Acta theriol.* 21: 195-206.
- WILLIAMSON, P. and P. R. EVANS. 1972. Lead: Levels in Roadside Invertebrates and Small Mammals. *Bull. environ. Contam. & Toxicol.* 8: 280-288.
-



# Microarthropod Population Gradients and Aggregations in the Soil of a Mixed Temperate Deciduous Forest

by

**Bruno STREIT \***

With 4 figures

## ABSTRACT

Population gradients and aggregations of springtails and mites in the uppermost 5 cm of the soil of a mixed beech-oak-pine forest were studied. Definite gradients along axes between tree trunks could be detected, which often had opposite directionality for different microarthropod species. Within larger-scale aggregations, often measuring several metres of diameter, smaller aggregations were detected, especially in the Cryptostigmata (Oribatei) group. Other features of the forest, such as fungi and pathway structures, are discussed in terms of their significance to population aggregations and gradients.

## INTRODUCTION

Soil systems contain some of the most species-rich communities in nature. Well-developed temperate woodland soils may contain up to a thousand species of soil animals alone, including several hundred species of mites and springtails (ANDERSON 1975).

Knowledge of the distribution pattern of soil microarthropods is an important prerequisite for many ecological studies such as energy flow analyses, population biology, or human impact studies on soil invertebrates. The distribution of microarthropods within a single soil has been examined by, e.g., HAARLØV & WEIS-FOGH (1953), EITMINAVICIUTE (1959), WOOD (1967), ANDERSON (1971), PANDE & BERTHET (1975), and MITCHELL (1978). According to these studies as well as our own (SCHENKER & STREIT

---

\* Department of Biological Sciences, Stanford University, California 94305.

Poster Presentation at the Annual Meeting of the Swiss Zoological Society, Neuchâtel 1982.

1980), we know that microarthropod populations often occur in rather clumped dispersion patterns of different sizes and exhibit population gradients which are difficult to attribute to environmental factors.

The origin of the aggregated distribution patterns and gradients of microarthropod populations is not definitely clear. Some hypotheses, according to BERTHET (1964), are the following:

1. Eggs are generally laid in patches, and the animals remain near the hatching place. This might be a possible explanation for rather small-scale aggregations.
2. The animals are aggregated in places where they find the best microclimatic conditions, especially humidity.
3. The animals have marked feeding habits and are clumped where it is possible to satisfy these.
4. The animals are inherently gregarious.

It is still an unsolved problem, whether these clumps are distributed more or less randomly within the temperate deciduous forest or according to an as yet unknown regulating system. Correlations between clumps of Cryptostigmata (= Oribatei) mites and some abiotic factors such as moisture or nutrient content of the soil have sometimes been found (MITCHELL 1978, SCHENKER 1981). ANDERSON & HALL (1977) have found a strong positive correlation between mite species diversity and microhabitat diversity. But most correlations found so far between population densities and macroclimatic structures are weak and cannot contribute more than a small part to a model of the macrodistribution of mites and springtails in soils.

In the present study, we try to answer the following questions: How large are aggregation units of microarthropod populations in mixed deciduous forests? Are the aggregations rather weakly or unequivocally demonstrable? In order to get an answer to this problem, we correlated densities of microarthropod groups and single species to obvious forest structures, such as tree trunks. In a second step, we also correlated densities to environmental factors and tried to answer the second question: Are the distribution patterns found in the mixed deciduous forest explained to a large extent by environmental factors?

The present study is a preliminary report. A more detailed description is in preparation.

## METHODS

### a) Studying area

The forest under consideration was a mixed deciduous forest of the *Quercus carpinetum* association, on a brown loess soil, approximately 6 km south of Basel (Bruderholz, 390 m above sea level, mean annual temperature 9.4° C, mean annual precipitation 842 mm). Pine trees had been introduced long ago, so that the most dominant tree species now are the beech (*Fagus sylvatica*), the oak (*Quercus robur*), and the pine tree (*Pinus silvestris*).

Through the action of a freezing rain in the winter 1977/78 a great amount of wood (branches and whole trees) had fallen onto the ground and was removed by man during the following two winters. Together with cut trees, a large amount of wood, approximating the amount of many years' forest production, was removed in these two winters (1977/78 and 1978/79). Thus, when we started our sampling period, a relatively loose structure of the forest was encountered, the mean distance between trees

varied between about 4 and 15 metres. The ground vegetation was not very dense and consisted of a variety of plants typical for the *Quercus carpinetum* of this region (cf. SCHENKER 1981). Many vehicle tracks had persisted and could in part be seen several years later. The study began in January 1979.

Within the forest, we looked for a situation where the three most abundant tree species were found at approximately equal intervals (about 12 metres), thus forming a triangle with no other tree within this triangle (with the exception of a newly cut beech stump). Samples were taken at approximately equal distances between the trees (0 m, 3 m, 6 m, 9 m, 12 m) and around the trees (at approximately 30, 50, 70, and 90 cm from the trunks).

#### b) Extraction of animal materials

Microarthropod samples were taken monthly for one year (January 1979 to February 1980). Samples were taken with a core sampler (BIERI *et al.* 1978a). Extraction of the arthropods was performed during a 6 days' extraction procedure in an altered version of the MACFADYEN extraction apparatus, as described in BIERI *et al.* (1978b). An individual sample had a diameter of 5.8 cm and a depth of 5 cm, so comprising a volume of 130 cm<sup>3</sup>. 69 to 96 core samples, all lying in the uppermost 20 cm layer, were taken. Only the top 5 cm core units were used for the data presented in this paper.

A rough separation of the main microarthropod groups (Collembola: Arthropleona and Symphypleona; Acari: Cryptostigmata, Mesostigmata, Prostigmata, Astigmata) was followed by determination of the species of some of the groups by specialists.

#### c) Mapping

Mapping of species abundances was performed by using the GEOMAP program (Dept. Geography, Univ. Waterloo, Ont., Canada), available through the University's computer centre.

#### d) Physical and chemical determinations

Physical and chemical determinations (especially soil temperature, solar radiation, humidity of the soil, pore volume, carbon content, nitrogen content, C/N value, Ca content, Na content, K content, cation exchange capacity, pH) were performed according to usual methods and taken from other cores than the ones that had been used for extraction of the microarthropods. Correlations to microarthropod numbers were calculated using non-parametric correlation coefficients (Kendall rank correlation coefficient and Spearman rank correlation coefficient).

## RESULTS

Group and species densities of samples were measured at different distances from adult trunks of three tree species that were the most abundant in the forest under consideration. The following results exemplify results that will be described in more detail elsewhere:

At equal distances of approximately 3 metres between each combination of the three tree species, the densities of the different microarthropod groups were determined. The Cryptostigmata and the Collembola (consisting mainly of Arthropleona) groups

for June 1979 are plotted in Fig. 1. There was a clear minimum of both the Cryptostigmata and the Collembola between all the tree individuals, but around the oak, we found densities not higher than those found between the three tree specimens. This relationship persisted nearly for the whole year in the Cryptostigmata group, but was found only in the late spring/early summer samples in the Collembola group.

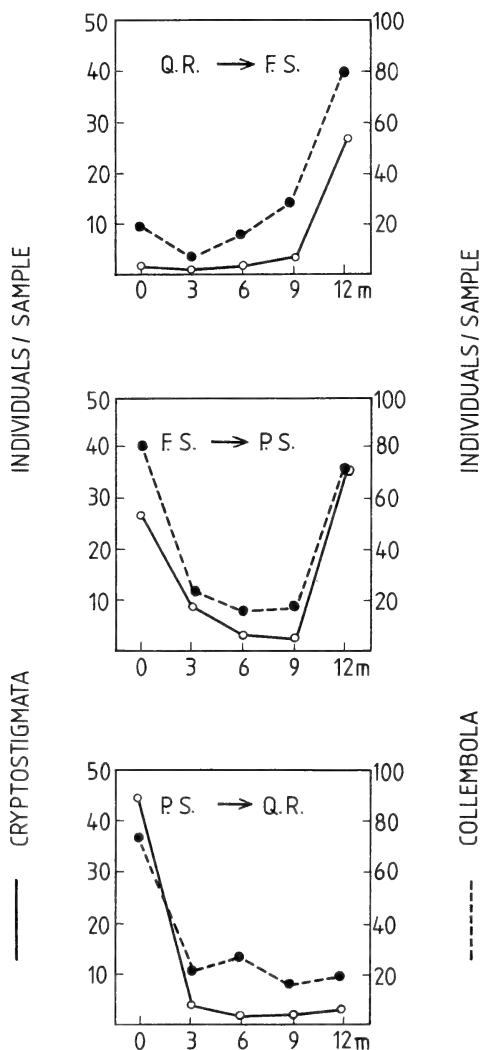


FIG. 1.

Group abundances between (a) oak (Q.R.) and beech (F.S.), (b) beech and pine (P.S.), and (c) pine and oak, as extracted in June 1979 from 130 cm<sup>3</sup> samples of the uppermost 5 cm layers. Overall preferences to the beech and the pine locality are very obvious. At other dates of the year, and especially in other microarthropod groups, this pattern was often much less well developed.



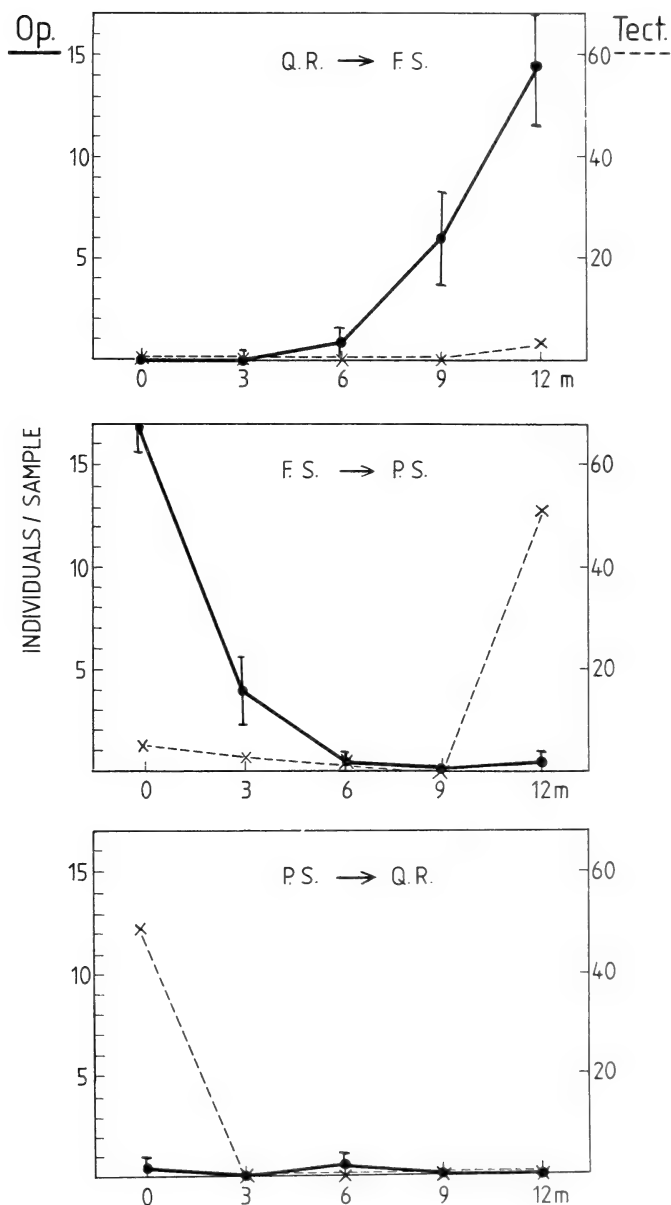


FIG. 2.

Densities of the Cryptostigmata species *Oppiella nova* OUD (Op.) and *Tectocephus velatus* MICH (Tect.) between the same tree specimens as in Fig. 1. Values indicate numbers of adults and standard deviation per 130 cm<sup>3</sup> sample, as found in March 1979.

C R Y P T O S T I G M A T A

A R T H R O P L E O N A

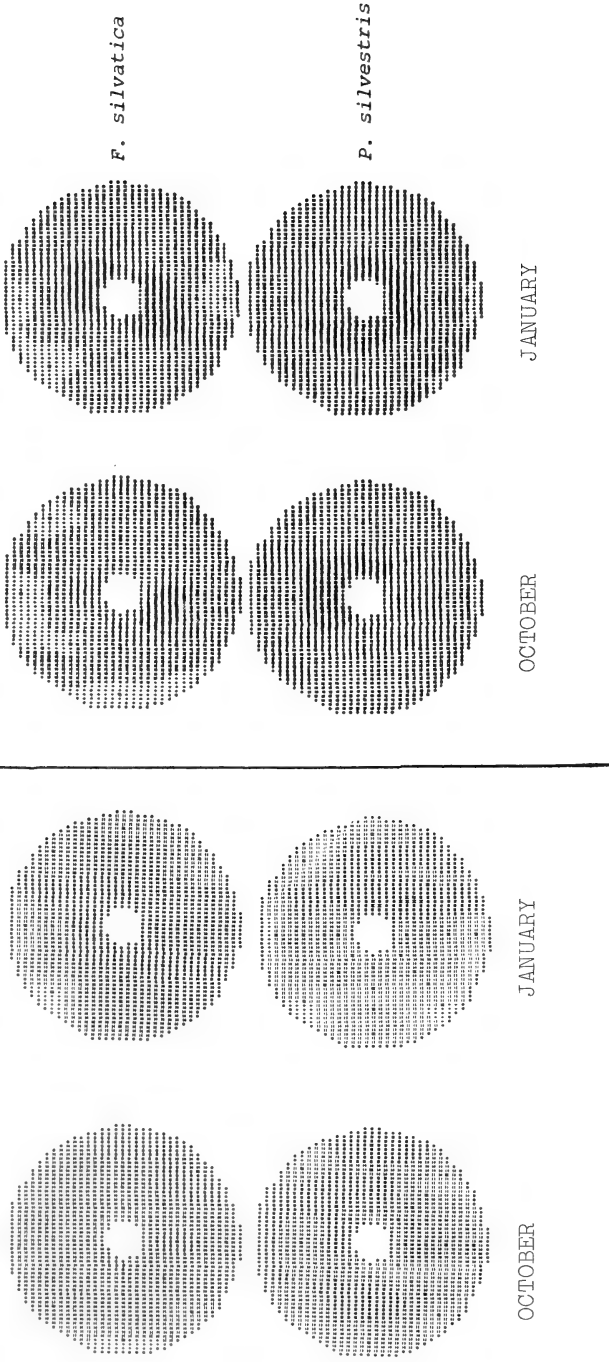


FIG. 3.

Densities of Arthropleona and Cryptostigmata around the beech (*F. silvatica*) and the pine (*P. silvestris*). Scale 1:80. Small-scale aggregation patterns, beside the existence of the large gradients (Fig. 1), are detectable, especially in the Cryptostigmata group. Individuals per 130 cm<sup>3</sup> sample of the top 5 cm:

- 0-2; [dots]
- 2-6; [dots]
- 6-14; [dots]
- 14-30; [dots]
- 30-62; [dots]
- 62-126; [dots]
- 126-254; [dots]
- 254-510; [dots]

In comparative studies around other specimens of the same tree species, it was found that these tree-near aggregations are not the same around all the tree specimens of the respective tree species. Therefore, explanations for aggregations according to Fig. 1 cannot yet be definitely given in terms of the distance from a certain tree species.

In some cases, these overall densities in microarthropod groups are caused primarily by the numerical dominance of a single species. The density of just one important



FIG. 4a.

Photograph of the study area, indicating pathway, as taken in spring 1982.

species of the Cryptostigmata (*Oppiella nova* OUD.) was found to follow a gradient as presented in Fig. 2. The high density of *Oppiella nova* around the beech dominates the Cryptostigmata fauna there, as may be seen by comparison of Fig. 1 (Cryptostigmata lines) and Fig. 2. But *Oppiella nova* is very rare around the pine site as well as around the oak site. (This distribution pattern as revealed here by *Oppiella nova* in March 1979, was not so striking during the other seasons of the year). *Tectocepheus velatus* MICH. on the other hand was rather abundant around the pine. By comparing Fig. 1 and 2, attention should be paid to the fact that Fig. 1 data represent June values, Fig. 2 March values.

Aggregation patterns in the two ecologically similar groups, the Arthropleona and the Cryptostigmata, differ. The difference in smaller scale distribution patterns in the close neighbourhood of the beech and pine trees is exemplified by the situation in October

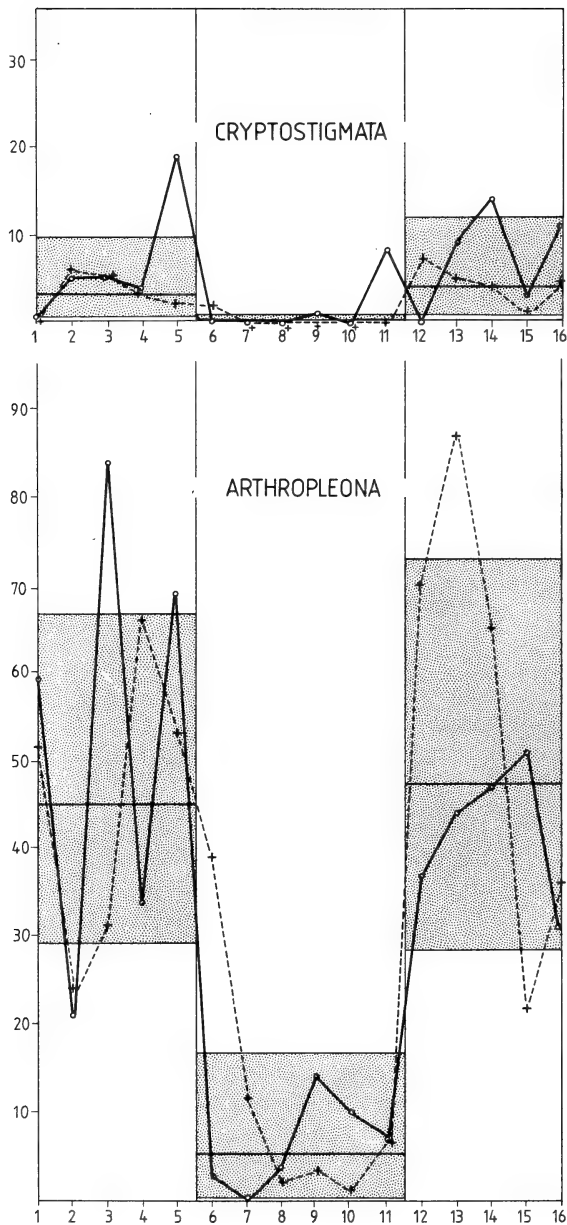


FIG. 4b.

Total numbers of Cryptostigmata mites and of Arthropleona, as found at two pathway transects within the study area in August 1981. Each sample of ca. 6 cm diameter was taken next to its neighbouring sample, except at the pathway borders (5/6 and 11/12 position), where a distance of about 6 cm was left between the two adjacent samples. Total distance of the transect therefore about 108 cm. Mean values of two transects and  $\pm$  one standard deviation (based on cubic roots) are indicated.

1979 and January 1980 (see the computer map in Fig. 3). The scale is approximately 80 times smaller than the original site. The Arthropleona group was more equally distributed than the Cryptostigmata group. The aggregated distribution pattern of the Cryptostigmata is much more strongly expressed.

The influence of fungal hyphae on microarthropod numbers was estimated by extracting core samples exactly below the fruiting bodies. It was expected that rather suitable feeding possibilities would be found in this small area of soil. Total numbers of the Cryptostigmata were not higher than elsewhere, those of the Arthropleona were somewhat higher on an average, and those of the Mesostigmata were significantly higher than at other sites.

During the period of 1980 approximately, people have begun to use a definite path which crossed through our study area. We determined abundances beside and directly in the pathway in August 1981. All microarthropod groups exhibited rather low figures of abundance (Arthropleona, Symphypleona, Cryptostigmata, Mesostigmata, Prostigmata). The only exception — consisting of relatively small individuals always arranged in small-scale aggregations — was found in the Astigmata group, which was found at about equal densities beside the pathway as well as in the pathway. The very sharp density gradients at the border between the pathway and the normal soil correlate with several factors, such as pore volume, humidity, or litter content on the surface (which was lowered through unintentioned removal of leaves by pedestrians). Besides the difference in total number, there is an obvious association difference, in that larger species, e.g. the Cryptostigmata species *Platynothrus peltifer* and *Phthiracarus laevigatus* (dry weight approximating 10-50  $\mu\text{g}$ ), are excluded from the pathway. Species still found in the pathway are primarily small-sized, such as *Oppiella nova*, weighing 1-3  $\mu\text{g}$ .

Pathways — either of human or of animal origin — could therefore represent interruption stretches for many populations of soil dwelling microarthropods (Fig. 4a + b).

## DISCUSSION

According to ANDERSON (1977), soil animals are not organized in well defined communities. The centres and boundaries of species populations are scattered along macro-environmental gradients such that at any points on the gradient a species assemblage is found which is extremely difficult to associate with vegetation type or physico-chemical features of the habitat. This situation may be partially the result of failing to define the environmental variables at a scale which is meaningful to the animals and/or choosing the correct variables to describe the habitat.

It was therefore somewhat surprising that it could be stated in this study that aggregations and gradients of microarthropod populations in the mixed deciduous forest under consideration can be clearly established, if correlated to somewhat "arbitrary" and complex forest structures, such as tree species or human pathways.

It was found in this study, that the aggregations and gradients:

1. Are not purely arbitrarily distributed, but are correlated to some structures in the habitat. Important structure units are tree trunks. Abiotic factors, as hypothesized by MITCHELL (1978) and others may also be of importance. Selective influences of organic compounds released through the tree leaves or roots would be another possible factor, yet the leaf assemblages were not very different at the different sites.
2. There exist aggregations several meters in diameter, in which smaller aggregation units are scattered (Fig. 3). These small-scale aggregations correspond to those found

by us in a neighbouring forest and by a somewhat different method of sampling (SCHENKER & STREIT 1980). The large-scale aggregations are not delimited by a sharp boundary, but rather by a gradient, suggesting either the existence of a similar gradient of the regulating factor or the effect of some diffusion based outspread of the whole aggregation (cf. also STREIT & ROSER-HOSCH 1982). Trees are more important than fungi in this respect. The effects of herbaceous ground cover have not been tested. Human pathways seem to be a more or less pronounced boundary between adjacent aggregation sites.

3. Different taxonomic groups exhibited different distribution patterns: (a) The sluggish Cryptostigmata are found in rather well-established aggregations, (b) Collembola in less well established ones; (c) the often predatory and agile Mesostigmata exhibit more equal distribution patterns.
4. A purely deterministic explanation, basing population densities on mesasurable and macroenvironmental factors alone, does not seem to be possible. SCHENKER (1981) tested the influence of humidity, pore volume, pH, organic substances, carbon, nitrogen, C/N ratio, Ca, Na, K, and cation exchange capacity on the total number of Cryptostigmata as well as on the density of single species of this group. He only found a positive correlation between Cryptostigmata number and organic substance content (Kendall rank correlation coefficient = 0.222, Spearman rank correlation coefficient = 0.300). Another correlation was found between the density of *Brachychthonius berlesesi* and the Na-concentration (Kendall correlation coefficient = 0.245). This may represent a causal relationship between the arthropods and mineral source, as postulated by CROMACK *et al.* (1977), but random correlations should not be completely excluded from having occurred in the analysis cited. Much stronger correlations are reported to have been found by ANDERSON & HALL (1977) in the analysis between micro-scale habitat structural complexity and mite species diversity. Based on all these facts, we would assume that macroaggregations possibly arise in a somewhat arbitrary fashion and persist for only a limited time (one to several years). An appropriate model for describing and predicating population structures in woodland would perhaps contain deterministic aspects, as elaborated by the correlations to abiotic factors (humidity, sodium), as well as stochastic elements, in that the establishment of an aggregation of single populations might occur also more or less arbitrarily. Dominant species often show little evidence of trophic specialization in the field (EVISON 1981). Determinations of transient times of aggregations would be most important for a model of microarthropod communities in the mixed deciduous forest.

The following are still open questions:

Do single aggregations show diffusional outspread? What is the velocity of this outspread and is it an important aspect of colonizing "empty" areas in the soil system? (Some studies on this topic with non-forest microarthropods have been carried out by STREIT & ROSER-HOSCH 1982). What are critical densities, which still allow successful reproduction, and what densities are too low? These problems are especially prominent for the great number of "rare" species in the soil. Do the individual aggregations as demonstrated in this study represent real biological population units with only a minimal gene flow between aggregations (as, e.g., demonstrated to occur in populations of the rather mobile checkerspot butterfly *Euphydryas*, EHRLICH & MURPHY 1981) or does the whole "super population" of the forest form a biological unit, or even a still larger

unit? What are the food preferences of single species that are so dominant at certain sites (e.g. *Oppiella nova* around the beech trunk) and how specialised are these species? Are they opportunistic in what they consume? Studies of this kind are in preparation.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Horizontale Aggregationsmuster und Gradienten in der Populationsdichte bodenbewohnender Milben und Collembolen wurden innerhalb der obersten 5 cm des Bodens eines Laubmischwaldes (*Quercus carpinetum* mit eingefügten *Pinus silvestris*) untersucht. Zwischen den einzelnen Baumstämmen wurden teilweise ausgeprägte Dichtegradienten unterschiedlichen Charakters gefunden (Fig. 1 + 2). Innerhalb grösserer Aggregationen von mehreren Metern Durchmesser wurden — v.a. bei den Cryptostigmata — kleinere Aggregationseinheiten gefunden (Fig. 3). Auch andere Strukturmerkmale des Waldbodens, wie Pilze und schwach ausgeprägte Fussgängerpfade (Fig. 4) wurden bezüglich ihrer Auswirkung auf die Populationsdichten untersucht. Wie weit ein korrelativer Zusammenhang zwischen Populationsdichten und messbaren Umweltparametern besteht, wird kritisch diskutiert.

#### RÉSUMÉ

Les concentrations de microarthropodes (acariens et collemboles) et les gradients de densité de leurs populations ont été étudiés dans une forêt mixte (*Quercus carpinetum* avec des pins implantés). D'un arbre à l'autre d'espèces diverses existent des gradients de densités distincts et significativement différents, mais avec chacun son orientation propre pour chaque espèce (Fig. 1, 2). A côté des grandes concentrations (d'un diamètre de plusieurs mètres), il existe de plus petites concentrations (Fig. 3), spécialement chez les oribates. On a d'autre part envisagé l'effet d'autres éléments forestiers, par exemple la présence de champignons ou l'existence de sentiers. On a remarqué que les corrélations entre la densité des microarthropodes et les facteurs écologiques mesurables s'avèrent faibles; cette constatation est particulièrement discutée dans le présent travail. Les facteurs physico-chimiques déterminent peut-être partiellement le développement des associations, qui apparaissent probablement aussi accidentellement, surtout dans le cas apparemment fréquent d'espèces non spécialisées.

#### ACKNOWLEDGMENT

I would like to express my sincere thanks to Dr. Rudolf Schenker, now at the British Antarctic Survey, Cambridge, for allowing me to include parts of his Ph. D. thesis' results in this study (Fig. 2 and part of Fig. 3). I also thank Dr. R. Hobbs and Dr. H. Reichert for critically reading the manuscript.

#### REFERENCES

- ANDERSON, J. M. 1971. Observations on the vertical distribution of Oribatei (Acarina) in two woodland soils. pp. 257-272, in: IV Colloquium pedobiologiae, Dijon, (1970).
- 1975. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *J. Anim. Ecol.* 44: 475-495.
- 1977. The organization of soil animal communities. (In:) U. LOHM & T. PERSSON (eds.): Soil Organisms as Components of Ecosystems. *Ecol. Bull.* No. 25: pp. 15-23.

- ANDERSON, J. M. & H. HALL, 1977. Cryptostigmata species diversity and soil habitat structure. — (In:) U. LOHM & T. PERSSON (eds.): Soils Organisms as Components of Ecosystems. *Ecol. Bull.* No. 25: pp. 473-475.
- BERTHET, P. L. 1964. Field study of the mobility of Oribatei (Acari), using radioactive tagging. *J. Anim. Ecol.* 33: 443-449.
- BIERI, M., V. DELUCCHI, & C. LIENHARD, 1978a. Beschreibung von zwei Sonden zur standardisierten Entnahme von Bodenproben für Untersuchungen an Mikroarthropoden. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 51: 327-330.
- 1978b. Ein abgeänderter Macfadyen-Apparat für die dynamische Extraktion von Bodenarthropoden. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 51: 327-330.
- CROMACK, K. Jr., P. SOLLINS, R. L. TODD, D. A. Jr. CROSSLEY, W. M. FENDER, R. FOGEL & A. W. WOOD. 1977. Soil micro-organism-arthropod interactions: Fungi as major calcium and sodium sources. (In:) W. J. MATTON (ed.): The Role of Arthropods in Forest Ecosystems. pp. 78-84.
- EHRlich, P. R., D. D. MURPHY. 1981. The population biology of checkerspot butterflies (*Euphydryas*). *Biol. Zbl.* 100: 67-69.
- EITMINAVICIUTE, I. 1959. Migration of oribatids in the soil layers. *Acta parasit. lith.* 2: 111-117.
- EVISON, B. 1981. Vergleichende Untersuchung der Mikroarthropoden in einer Fettwiese und einer Brachypodium-Brache am Jura-Nordhang mit besonderer Berücksichtigung der Cryptostigmata (Acarina, Oribatei). *Diss. Univ. Basel*, 198 pp.
- HAARLØV, N. & T. WEIS-FOGH, 1953. A microscopical technique for studying the undisturbed texture of soils. *OIKOS* 4: 44-57.
- MITCHELL, M. J. 1978. Vertical and horizontal distribution of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. *Ecology* 59: 516-525.
- PANDE, Y. D. & P. BERTHET. 1975. Observations on the vertical distribution of soil Oribatei in a woodland soil. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 127: 259-275.
- SCHENKER, R. 1981. Dispersion, Populationsdynamik und Systemstellung der Cryptostigmata (Acari) im Boden-Oekosystem eines Laubmischwaldes der Nordwestschweiz. *Diss. Univ. Basel*, 137 pp.
- SCHENKER, R. & B. STREIT. 1980. Saisonale Verteilungsmuster von Mikroarthropoden. *Revue suisse Zool.* 87: 1017-1028.
- STREIT, B. & S. ROSER-HOSCH. 1982. Experimental compost cylinders as insular habitats: Colonisation by microarthropod groups. *Revue suisse Zool.* 89: 891-902.
- WOOD, T. G. 1967. Acari and Collembola of moorland soil from Yorkshire. England. II. Vertical distribution in four grassland soils. *OIKOS* 18: 137-140.
-



# Der Geschlechtszyklus männlicher Dachse (*Meles meles* L.) in der Schweiz<sup>1</sup>

von

M. GRAF \* und A. I. WANDELER \*\*

Mit 2 Abbildungen

## ABSTRACT

**The reproductive cycle of male badgers (*Meles meles* L.) in Switzerland.** — The testes from 134 healthy male badgers from different areas of Switzerland were chosen for a study on sexual maturity and breeding in male badgers. After fixation in formalin their weight was determined and the epididymides were examined for spermatozoa content. Testis weights of adult badgers are highest in early spring, during the time most of the adult females become pregnant. Badgers with a high concentration of spermatozoa in the tubuli of their epididymides can be found all year round. Male badgers become sexually mature in the spring or summer of their second year of life.

Die Gonadenaktivität männlicher Dachse interessierte uns aus zwei Gründen. Erstens wollten wir feststellen in welchem Alter junge Dachse in der Schweiz geschlechtsreif werden. Zweitens stellte sich die Frage, ob zu den verschiedenen postulierten Ranzzeiten Dachsrüden überhaupt in der Lage sind, Weibchen zu begatten.

## MATERIAL UND METHODEN

Allen Dachsrüden die an der Schweizerischen Tollwutzentrale oder im Naturhistorischen Museum Bern zur Untersuchung gelangten, wurden die Gonaden entnommen und nach Abtrennung der Tunica vaginalis in 4 %igem Formalin fixiert. Nach Ausscheidung der Organe von kranken, abgemagerten Tieren blieben für diese Untersuch-

<sup>1</sup> Die 3 Beiträge zur Biologie des Dachses sind Herrn Prof. Dr. W. Huber, Bern, zum 65. Geburtstag gewidmet.

\* Naturhistorisches Museum, 3000 Bern, Schweiz.

\*\* Schweiz. Tollwutzentrale d. Universität, Länggass-Strasse 122, 3001 Bern, Schweiz.

ung die Hoden und Nebenhoden von 134 Dachsen. Für die Gewichtsbestimmung wurden die Hoden oberflächlich mit Papierhandtüchern abgetrocknet. In den Berechnungen für Abb. 1 verwendeten wir das mittlere Gewicht der Hodenpaare. Durch den Nebenhodenkopf und Schwanz machten wir je einen Rasiermesserschnitt. Mit einem leichten Druck auf die Organe wurde der Inhalt der angeschnittenen Epididymistubuli auf einen Objektträger gepresst. Unter dem Mikroskop haben wir die Spermienkonzentration der ausgepressten Flüssigkeit semiquantitativ beurteilt.

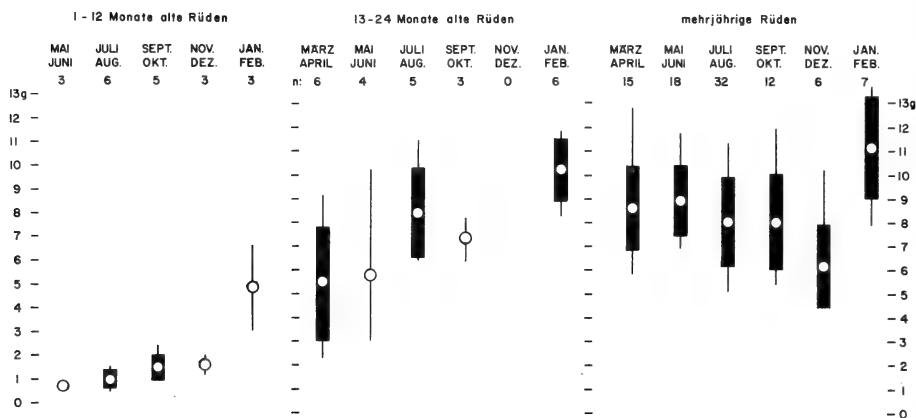


ABB. 1.

Gewichtsentwicklung und saisonale Gewichtsschwankungen des mittleren Hodengewichtes von Dachsen. Kreis: Arithmetisches Mittel über 2 Monate; Vertikaler Balken: Streuung; vertikale Linie: Variation.

## RESULTATE

Die Entwicklung und saisonalen Schwankungen der Hodengewichte sind in Abbildung 1 dargestellt. Die Gonaden junger Dachse erreichen im Durchschnitt erst im Juli-August des zweiten Lebensjahres Adultwerte. Bei mehrjährigen Tieren sind die Hoden im Februar am schwersten. Von März bis Oktober bleiben die Durchschnittsgewichte nahezu konstant bei 8 bis 9 g. Am leichtesten sind die Hoden der Tiere aus den Monaten November und Dezember. Während des ersten Lebensjahres werden praktisch keine reifen Spermien in den Nebenhodentubuli gefunden (Abb. 2). Nur eines von 7 etwa halbjährigen Tieren enthielt wenige Spermatozoen in den Epididymides. Die Spermio-genese-Aktivität steigt etwa mit einjährig an. Von 5 anderthalbjährigen Dachsrüden aus den Monaten Juli und August hat nur einer keine, die anderen haben viele bis sehr viele Spermien in den Epididymistubuli. Mit einer einzigen Ausnahme haben alle 90 untersuchten mehrjährigen Dachse Spermien in den Nebenhodenkanälchen. Tiere mit hoher bis sehr hoher Spermienkonzentration findet man während des ganzen Jahres. Am häufigsten sind sie im Januar-Februar, am wenigsten häufig im November-Dezember. Der Unterschied zwischen den beiden letzten Gruppen ist jedoch beim geringen Umfang nicht signifikant.

DISKUSSION

Dachse leben in exklusive Territorien beanspruchenden Sippschaften (Clans) von variablem Umfang (NEAL 1977; KRUK 1978a). Neben den üblichen gemischtgeschlechtlichen Gruppen gibt es in Grossbritannien auch reine Junggesellencians (KRUK 1978a). Die Clangrösse und die Grösse des von einem Clan besetzten Territoriums sind weitgehend von der Produktivität der Umwelt kontrolliert (KRUK 1978b; KRUK *et al.* 1979; KRUK & PARISH 1982). Die Struktur eines Clans dürfte Einfluss haben auf die Fortpflanzungstätigkeit seiner Mitglieder. Variiert das Alter bei der Pubertät und die

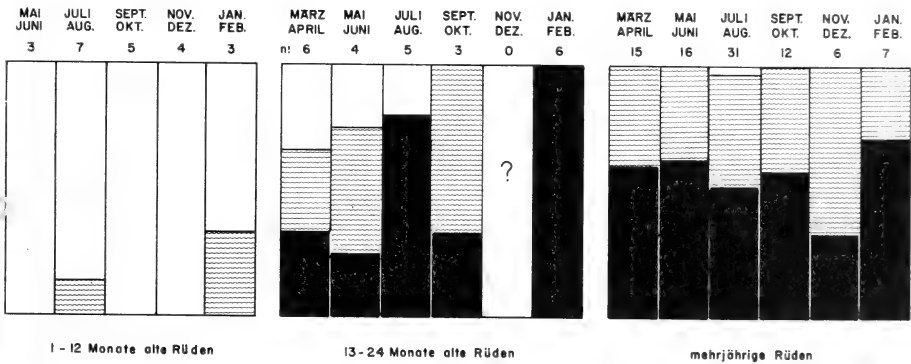


ABB. 2.

Spermiengehalt von Epididymistubuli. Weiss: Keine Spermien; gerastert: Vereinzelt bis wenige Spermien; schwarz: Viele bis sehr viele Spermien.

Fortpflanzungsaktivität adulter Tiere in Abhängigkeit von ihrer sozialen Stellung, so sollte diese Variabilität ihren Niederschlag finden in einer entsprechenden Streuung morphologischer Befunde an Geschlechtsorganen. Man darf aber nicht erwarten, dass morphologische Untersuchungen die komplexen Zusammenhänge zwischen Biotopqualität, Sozialstruktur und Fortpflanzung wesentlich erhellen könnten.

Nach unseren Befunden werden männliche Dachse in der Schweiz mit 13 bis 18 Monaten geschlechtsreif. Dies ist früher als NEAL (1977) für Grossbritannien annimmt, stimmt aber mit den Resultaten von AHLUND (1980) in Schweden überein. Damit erreichen männliche Dachse die sexuelle Reife im selben Alter wie Dachswibchen (AHLUND 1980; WANDELER & GRAF 1982). Offen bleibt die Frage, ob sie auch gleich die im Frühsommer erstmals brünstigen anderthalbjährigen Dachsfähen begatten können. Dies wird möglicherweise durch soziale Mechanismen verhindert. Die von uns festgestellten saisonalen Schwankungen der Hodengewichte mehrjähriger Dachse sind nahezu identisch mit den Beobachtungen von NEAL & HARRISON (1958), RELEXANS & CANIVENC (1967), AUDY-RELEXANS (1972) und AHLUND (1980). Übereinstimmend sind in allen Arbeiten im Februar-März die Gonadengewichte am höchsten. Dies ist auch die Zeitperiode, in welcher die überwiegende Anzahl mehrjähriger Weibchen post partum wie-

der konzipiert. Nach den histologischen Untersuchungen von NEAL & HARRISON (1958) sind die Testes aktiv von Februar bis Juli. AUDY-RELEXANS (1972) findet aber nur geringe Variationen des histologischen Hodenbildes im Laufe des Jahres. Das mit der Gonadenaktivität gekoppelte Plasmatestosteron ist nur in den Monaten September und Oktober niedrig (AUDY 1980). Trotz diesen Anzeichen für Saisonalität findet man zu jeder Jahreszeit Dachse mit vielen bis sehr vielen Spermatozoen in den Epididymistubuli. Nach unseren schweizerischen Beobachtungen konzipieren alle fertilen Dachsfähen im Zeitraum zwischen Februar und Juni. Nach NEAL (1977) kann man aber Kopulationen noch bis in den Oktober beobachten. AHLNUND (1980) macht darauf aufmerksam, dass die bei trächtigen Weibchen während der Vortragzeit auftretenden Östrusperioden möglicherweise für den Gruppenzusammenhalt von Bedeutung sind. Ranzverhalten der Weibchen ist aber nur sinnvoll, wenn kopulationsbereite Rüden darauf reagieren können. Ob für das ganzjährige Vorkommen von fertilen Männchen diese oder eine andere Erklärung zutrifft, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Von 134 aus verschiedenen Regionen der Schweiz stammenden Dachsrüden haben wir die Hodengewichte bestimmt und den Spermiengehalt der Nebenhoden beurteilt. Die mittleren monatlichen Hodengewichte adulter Dachse sind im Februar am höchsten, im Oktober-November am niedrigsten. Nebenhoden mit hohen Konzentrationen von Spermien in den Tubuli kann man während des ganzen Jahres finden. Mit 13 bis 18 Monaten erreichen die meisten jungen Dachsrüden die Gonadencharakteristik adulter Tiere.

#### LITERATUR

- AHLNUND, H. 1980. Sexual maturity and breeding season of the badger, *Meles meles* in Sweden. *J. Zool. Lond.* 190: 77-95.
- AUDY-RELEXANS, M. C. 1972. Le cycle sexuel du blaireau mâle (*Meles meles* L.) *Annls. Biol. anim. Biochim. Biophys.* 12: 355-366.
- AUDY, M. C. 1980. Variations saisonnières du rythme nycthemeral de la testostérone plasmatique chez le Blaireau européen *Meles meles* L.. *C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D 291: 291-294.
- KRUUK, H. 1978a. Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles*. *J. Zool. Lond.* 184: 1-19.
- 1978b. Foraging and spatial organization of the European badger, *Meles meles* L., *Behav. Ecol. & Sociobiol.* 4: 75-89.
- KRUUK, H. and T. PARISH. 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. *J. Zool. Lond.* 196: 31-39.
- KRUUK, H., T. PARISH, C. A. J. BROWN and J. CARRERA. 1979. The use of pasture by the European badger (*Meles meles*). *J. appl. Ecol.* 16: 453-459.
- NEAL, E. G. 1977. Badgers. *Blandford Press, Poole, Dorset*; 231 p.
- NEAL, E. G. and R. J. HARRISON. 1958. Reproduction in the European badger (*Meles meles*). *Trans. zool. Soc. Lond.* 29: 67-131.
- RELEXANS, M. C. et R. CANIVENC. 1967. Evolution pondérale du testicule du Blaireau européen (*Meles meles* L.) au cours du cycle génital annuel. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* 161: 600-603.
- WANDELER, A. I. und M. GRAF. 1982. Der Geschlechtszyklus weiblicher Dachse (*Meles meles* L.) in der Schweiz. *Revue suisse Zool.* 89: 1009-1016.

# Der Geschlechtszyklus weiblicher Dachse (*Meles meles* L.) in der Schweiz<sup>1</sup>

von

A. I. WANDELER \* und M. GRAF \*\*

Mit 4 Abbildungen

## ABSTRACT

**The reproductive cycle of female badgers (*Meles meles* L.) in Switzerland.** — The reproductive tracts of 230 female badgers from different parts of Switzerland were examined. The results are in accordance with published findings from England, France, and Sweden. The majority of older females become pregnant shortly post partum in February and March. Yearling females ovulate and conceive for their first time later in spring or early summer. An average of 2.9 blastocysts and 4.7 corpora lutea per pregnant female was found. Both figures show a slight increase from spring to summer. It appears, that ovulations during the delay phase of gestation occur, and that at least part of the resulting ova are still fertilised. The increase in the number of corpora lutea may partly also be due to a luteinization of follicles without ovulation. Implantations occur in December and January. An average of 3.1 implanted fetuses per pregnant female was found. The majority of litters is born between the end of January and the end of March; those at lower elevations probably earlier than those at a higher altitude. A large proportion of adult females examined in spring showed fresh placental scars, but no signs of suckling offspring. This may indicate a high perinatal mortality.

Dachse haben eine sogenannte verlängerte Tragzeit, beruhend auf Keimruhe mit verzögerter Implantation. Über die Paarungszeit herrscht in der älteren Literatur grosse Uneinigkeit. Je nach Autor wurde eine Haupttranz und eine oder mehrere Nebenranzperioden zu verschiedenen Jahreszeiten angenommen. Ziemlich einheitlich wird von den

---

<sup>1</sup> Die 3 Beiträge zur Biologie des Dachses sind Herrn Prof. Dr. W. Huber, Bern, zum 65. Geburtstag gewidmet.

\* Schweiz. Tollwutzentrale d. Universität, Länggass-Str. 122, 3001 Bern, Schweiz.

\*\* Naturhistorisches Museum, 3000 Bern, Schweiz.

meisten Autoren (NEAL & HARRISON 1958; HARRISON 1963; AHNLUND 1980) angegeben, dass junge Weibchen im 2. Lebensjahr geschlechtsreif werden. Ob sie dann im Februar-März gleich konzipieren oder erst später im Laufe des Jahres wird verschieden postuliert. Dieselbe Kontroverse gilt für mehrjährige Tiere. Nach NEAL & HARRISON (1958) wird nur etwa ein Drittel der adulten Weibchen zwischen Februar und Juni trächtig und ein grösserer Teil konzipiert erst zwischen Juli und September. CANIVENC (1966) ist der Ansicht, dass in Frankreich die Mehrzahl der adulten Weibchen post partum zwischen Ende Januar und Anfang März ovulieren und konzipieren. AHNLUND (1980) kommt bei der Untersuchung von schwedischen Dachsen zum selben Schluss. Die vorliegende Arbeit soll, soweit dies mit Sektionsmaterial möglich ist, über das Alter bei Erreichen der Geschlechtsreife und über die Ranzperioden schweizerischer Dachse Auskunft geben. In diesem Zusammenhang interessierte uns auch, ob verschiedene Altersgruppen zu verschiedenen Jahreszeiten konzipierten. Die jahreszeitliche Verteilung der Konzeptionen, der Anzahl Corpora lutea pro Weibchen, der Blastocysten pro Weibchen, der Feten pro Weibchen und der Häufigkeit von laktierenden Weibchen sollte uns zudem Hinweise geben über die Entwicklung der Natalität und über prä- und perinatale Mortalität. In diese Fragestellung mit eingeschlossen ist das Problem, ob ein schon trächtiges Weibchen in einer späteren Ranzperiode noch weiter begattet wird und ob dabei zusätzliche Eier befruchtet werden.

## MATERIAL UND METHODEN

An der Schweizerischen Tollwutzentrale und im Naturhistorischen Museum Bern wurden die Geschlechtsorgane von ungefähr 800 weiblichen Dachsen gesammelt und untersucht. Die Daten von Dachsen in unterdurchschnittlich schlechtem Nährzustand und mit Anzeichen von langdauernder oder chronischer Erkrankung wurden für diese Arbeit weggelassen. Damit blieben für die vorliegende Untersuchung Angaben von 230 Tieren.

Bei der Sektion wurden die Uteri mit den Ovarien sorgfältig herauspräpariert und die beiden Hörner durch einen Längsschnitt von der Bifurkation durch Cervix und Vagina voneinander getrennt. Dies ermöglichte eventuelle Blastocysten mit physiologischer NaCl-Lösung aus dem Uteruslumen auszuspülen. Die gewonnenen Keime wurden unter der Binokularlupe gezählt und ihre Grösse bestimmt, soweit der Materialzustand dies erlaubte. Die ausgespülten Uterushörner wurden aufgeschnitten, um Anzahl, Lage und Färbungsintensität von Plazentanarben festzustellen. Darauf wurden Uterus und Ovarien in 4%igem Formalin fixiert. Die nach Fixation bestimmten Gewichte dieser Organe sind hier nicht ausgewertet. Die fixierten Ovarien haben wir mit Rasierklingen in  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  mm dicke Scheibchen zerlegt, um die Anzahl und die Grösse von Corpora lutea zu bestimmen.

## RESULTATE

Mit Ausnahme des Februars haben wir während des ganzen Jahres Tiere erhalten, bei welchen wir Blastocysten nachweisen konnten. Bei Dachsen aus den Monaten März bis April haben die Blastocysten einen Durchmesser von 0,25 bis 0,40 mm und die sie umhüllenden Zonae pellucidae sind 0,40 bis 0,65 mm weit. Die Blastocysten und Zonae nehmen dann im Laufe des Jahres an Grösse zu bis zu 3 bis 4 mm im Spätherbst und Winter. Die durchschnittliche Anzahl der bei 58 trächtigen Dachsw weib-

chen nachgewiesenen Blastocysten beträgt 2,93. Bei 24 trächtigen Tieren aus den Monaten März bis Mai sind es 2,50 Blastocysten pro Weibchen, im Juli bis August sind es 3,32 (n=19) und vom September bis Januar 3,13 (n=15). Der Anstieg von 2,50 auf 3,32 Blastocysten pro trächtigem Weibchen ist signifikant ( $P < 0,01$ ). Dies alleine darf aber nicht als Beweis für das Vorkommen von Superfetation genommen werden. Für die Befruchtung von Eiern, die während der Vortragzeit sekundär ovuliert wurden, gibt es jedoch noch ein strengeres Indiz. Bei einem Dachse vom Juni und einem weiteren

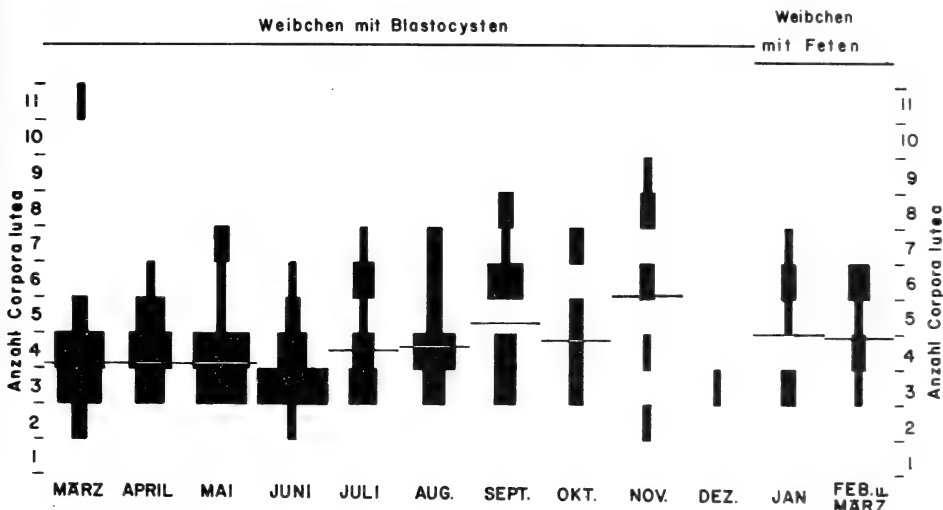


ABB. 1.

Monatliche Verteilung der Anzahl Gelbkörper (Corpora lutea) pro trächtigem Weibchen.

Querstriche: Arithmetische Mittel. Säulenbreite: Anzahl Individuen mit entsprechender Gelbkörperzahl; schmalste Abschnitte = 1 Tier, breiterer Abschnitt (im Juni) = 10 Tiere.

vom Oktober liessen sich je 5 Blastocysten aufgrund ihrer Grösse in je zwei Generationen trennen. Vierzehn trächtige Individuen aus den Monaten Januar bis März wiesen durchschnittlich 3,1 implantierte Feten auf. Von den 43 nachgewiesenen Feten waren bei einem Tier alle 3, bei 2 weiteren je einer in Resorption begriffen. Damit enthielten die Uteri der 14 Dachse zum Zeitpunkt des Todes im Durchschnitt 2,7 intakte Feten.

Pro trächtigem Weibchen haben wir im Durchschnitt 4,4 Gelbkörper nachgewiesen. Ähnlich wie bei den Blastocysten besteht auch bei den Corpora lutea die Tendenz einer Vermehrung ihrer Anzahl im Laufe des Jahres (Abb. 1). Trächtige Weibchen aus den Monaten März, April und Mai unterscheiden sich in ihrer Gelbkörperzahl nicht von solchen vom Juni, Juli und August, jedoch ist der Unterschied zu Tieren aus der 2. Hälfte der Vortragzeit (Sept.-Dez.) signifikant ( $P < 0,001$ ). Junge Gelbkörper sind relativ gross. Man erkennt sie am aus dem Antrum folliculi hervorgegangenen, unregelmässigen zentralen Liquorraum. Ihre Grösse nimmt im Laufe des Sommers etwas ab (Abb. 2). Während der Vortragzeit hat die Mehrzahl der Gelbkörper weniger als 10 mm<sup>3</sup> Volu-

men. Grosse Gelbkörper finden wir nur bei Weibchen mit implantierten Feten aus den Monaten Januar bis März. Nicht alle Gelbkörper haben aber nach Beendigung der Blastocystendiapause eine Volumenvergrößerung erfahren. Bei laktierenden Weibchen unterscheiden sich regredierende Gelbkörper bzw. frische Corpora albicantia durch ihre dichtere Struktur und unregelmässige Begrenzung von neuen Corpora lutea.

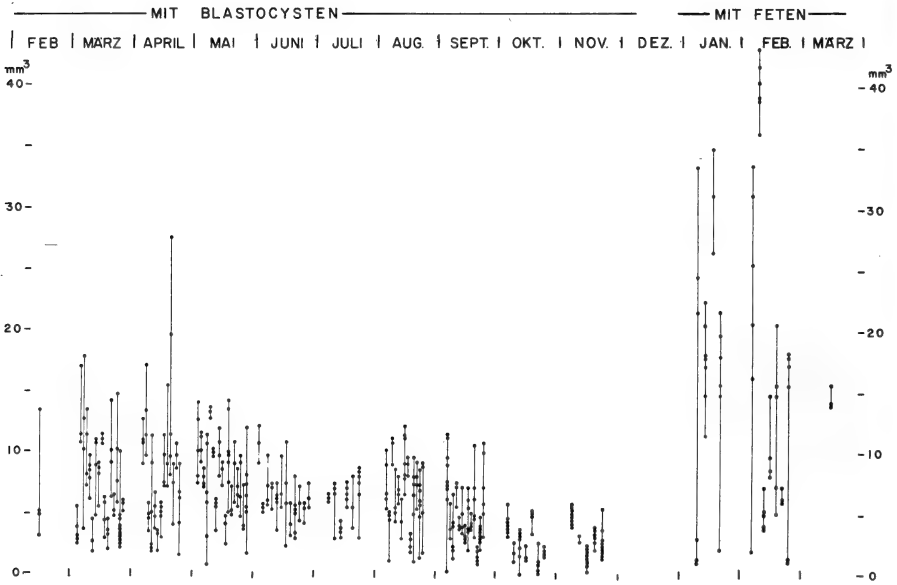


ABB. 2.

Volumina der Gelbkörper im Laufe des Jahres. Die Volumina sind als Kugelinhalte angenommen und aus mittleren Durchmesserern berechnet. Die Werte der Corpora lutea eines Individuums sind durch je eine vertikale Linie verbunden.

Um ein Bild von der jahreszeitlichen Verteilung von Konzeptionen zu erhalten, haben wir die kumulativen Prozentsätze trächtiger Weibchen im Laufe eines Dachsjahres (beginnend im Februar) untersucht (Abb. 3). Diese sind berechnet aus der Anzahl der untersuchten Weibchen, die zwischen Anfang Dachsjahr und Ende des betreffenden Monats aus diesem Jahr stammende Blastocysten oder Feten aufwiesen, und der Anzahl der zwischen Anfang des betreffenden Monats und Ende des Dachsjahres nicht trächtigen untersuchten Dachsfähen. Dabei nimmt man an, dass das zu einem bestimmten Zeitpunkt als trächtig befundene Weibchen auch in einem späteren Monat des Dachsjahres noch trächtig gewesen wäre, wenn es überlebt hätte. Wie in der Diskussion weiter ausgeführt wird, ist diese Annahme wahrscheinlich weitgehend korrekt. In Abbildung 3 sind die kumulativen Prozentsätze von trächtigen Individuen unter 1- bis 2-jährigen und bei mehrjährigen getrennt dargestellt. In beiden Altersgruppen konzipieren alle oder nahezu alle Tiere. Bei den 1- bis 2-jährigen Dachsfähen sind erst ab



Juni mehr als die Hälfte gravid, während bei den mehrjährigen schon im März mehr als 80% wieder trächtig sind.

Die ersten laktierenden Dachse registrierten wir im Februar, das letzte noch mit Feten gravide Tier Mitte März. In Abb. 4 ist die Entwicklung des quantitativen Ver-

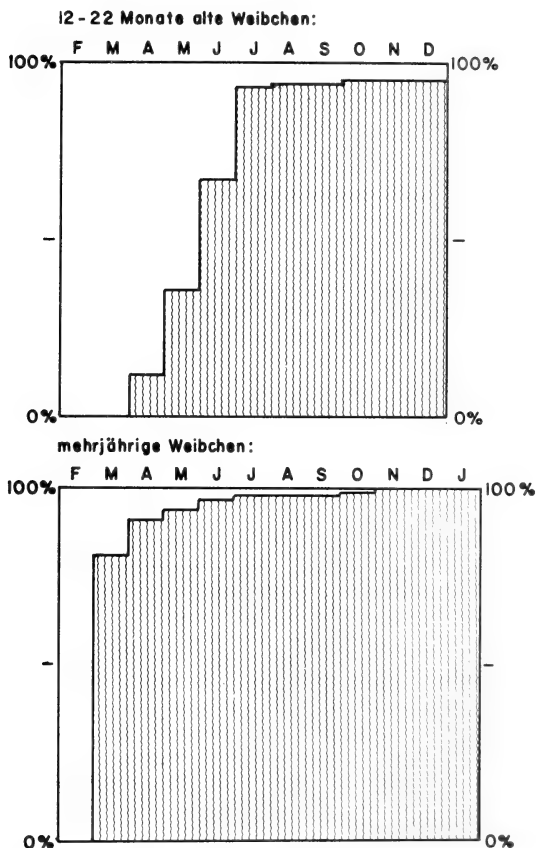


ABB. 3.

Entwicklung des kumulativen Prozentsatzes trächtiger Weibchen im Laufe des Jahres (Berechnung im Text erläutert). Gerastert: Trächtige Dachsfähen. Weiss: Nicht trächtige Weibchen. Oben: 1- bis 2-jährige Weibchen (n = 40); unten: Mehrjährige Weibchen (n = 144).

hältnisses von noch graviden zu schon laktierenden Fähen dargestellt. Die ersten laktierenden Weibchen stammten aus dem Mittelland, die letzten noch trächtigen Tiere aus Alpentälern des Kantons Graubünden. Diesbezügliche Beobachtungen sind aber zu wenig umfangreich, um unterschiedliche mittlere Geburtstermine für Mittelland- und Alpen-Dachse zu beweisen.

Schon im Februar erhielten wir ein erstes Weibchen, das zwar im Uterus frische Plazentanarben aufwies, das aber nicht oder nicht mehr säugte. Im März machten wir diese Beobachtung bei etwa einem Drittel aller untersuchten mehrjährigen Dachsfähen. Der Prozentsatz an laktierenden Tieren nimmt bis in den Juli weiter kontinuierlich ab (Abb. 4). Bei säugenden Weibchen lassen sich ebenso häufig frische Gelbkörper und Blastocysten nachweisen wie bei nicht laktierenden.

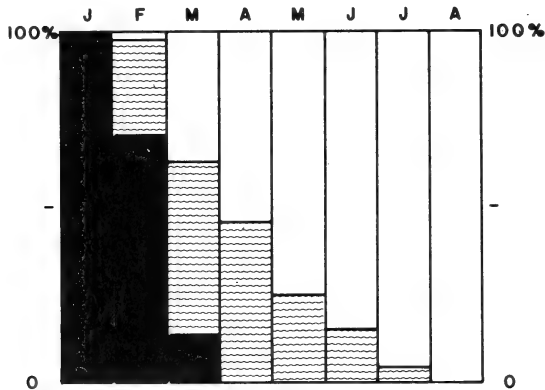


ABB. 4.

Entwicklung der quantitativen Verhältnisse von noch graviden (schwarz) zu nicht mehr trächtigen (gerastert und weiss) Fähen, und von laktierenden (gerastert) zu nicht mehr säugenden (weiss) Weibchen ( $n = 109$ ). Für jeden Monat sind kumulative Prozentwerte berechnet.

## DISKUSSION

Nach unseren Befunden ist für schweizerische Dachse eine deutliche Gliederung der Paarungszeit in eine Haupt- und eine Nebenranz nicht möglich. Es scheint als ob die Mehrzahl der mehrjährigen Dachse kurz nach der Geburt ihrer Jungen im frühen Frühling wieder konzipieren. Ein- bis 2-jährige Dachswelbchen werden erst zwischen April und Juni trächtig. Die Vortragzeit dauert dann 6 bis 10 Monate und wird frühestens im Dezember beendet. In dieser Periode können weitere Ovulationen zu einer Vermehrung der Gelbkörper und gelegentlich auch der Blastocysten führen. Östrusverhalten und Kopulationen während der Vortragzeit wurden von HARRISON & NEAL (1956) beschrieben. Es ist aber fraglich, ob die grosse Zahl der überzähligen Corpora lutea alle von sekundären Ovulationen während der Trächtigkeit stammen. Möglicherweise sind die bei der Implantation klein bleibenden Gelbkörper keine Corpora lutea vera, sondern luteinisierte Follikel. Mit den von uns verwendeten Methoden lässt sich diese Frage nicht entscheiden. Die Vortragzeit wird während der Winterruhe beendet. Diese Zeit relativer Inaktivität der Dachse ist auch für die Materiallücke im Dezember und Januar verantwortlich. Wir können deshalb kein mittleres Implantationsdatum bestimmen. Die Mehrzahl der Geburten dürfte in der zweiten Hälfte Februar stattfinden.

Aus unserem Material ergeben sich Hinweise, dass die Geburten im Mittelland eher etwas früher, diejenigen im Alpenraum eher etwas später sind. Interessant ist die Beobachtung, dass alle gesunden mehrjährigen und nahezu alle 1- bis 2-jährigen Weibchen im Laufe des Frühjahrs und Sommers trächtig werden. Diese Feststellung steht in Widerspruch zu Feldbeobachtungen (NEAL 1977; eigene Beobachtungen), wonach lange nicht in allen Dachsfamilien jedes Jahr Junge aufgezogen werden. Wie gross die Eiverluste zu Beginn der Trächtigkeit sind und wieviele Eier bei sekundären Ovulationen verloren gehen, lässt sich nur schlecht abschätzen, da die durchschnittliche Zahl von 4.4 Corpora lutea pro Weibchen wahrscheinlich nicht ausschliesslich durch Ovulationen zustande gekommen ist. Sicherlich unbedeutend sind die Verluste an Blastocysten während der langen Vortragzeit; die Zahl der Blastocysten pro Weibchen und die Anzahl Feten pro Weibchen sind nicht signifikant verschieden. Auffällig ist aber die hohe fetale Mortalität. In Wirklichkeit könnte sie am Ende der Trächtigkeit noch höher sein als von uns in Einzelbeobachtungen zu verschiedenen Zeitpunkten der anderthalb Monate dauernden Austragerperiode festgestellt. Ein Indiz für eine hohe praenatale Mortalität gibt auch die in vielen Uteri beobachtete grosse Variation in der Pigmentierung und Grösse von Plazentationsnarben. Erheblich dürften auch die peri- und postnatalen Verluste sein, wie die rapide Verminderung des Anteiles an laktierenden Weibchen im Laufe des Frühjahrs vermuten lässt.

Unsere Befunde sind zwar in einem gewissen Widerspruch zu älteren Arbeiten, aber sie stehen in gutem Einklang mit den Resultaten von NEAL & HARRISON (1958), CANIVENC (1966) und AHLNUND (1980). Während die Untersuchungen von CANIVENC und Mitarbeitern (Übersicht in CANIVENC & BONNIN 1981) sich in erster Linie auf die Klärung der physiologischen Mechanismen konzentrieren, sind AHLNUND's Angaben direkter mit unseren Zahlen vergleichbar. Die Zahl der Corpora lutea und der Blastocysten und die Zeitpunkte der Konzeption bei mehrjährigen und 1- bis 2-jährigen Dachsen sind in Schweden (AHLNUND 1980) und der Schweiz nahezu identisch. Einzig die Trächtigkeitsrate 1- bis 2-jähriger Weibchen scheint bei uns höhere Werte zu erreichen. AHLNUND (1980) nimmt im Gegensatz zu uns an, dass alle überzähligen Corpora lutea ihren Ursprung in Ovulationen, zum Teil in Ovulationen während der Trächtigkeit nehmen. Wir können echte Gelbkörper nicht sicher von luteinisierten Follikeln unterscheiden. Sekundäre Ovulationen während der Vortragphase gibt es aber ohne Zweifel sowohl bei schwedischen wie bei schweizerischen Dachsen. Dabei wird nicht jeweilen eine ältere Generation von Blastocysten durch eine jüngere ersetzt (HARRISON & NEAL 1956; CANIVENC 1958). AHLNUND (1980) diskutiert die Möglichkeit, dass mit den Ovulationen einhergehende Östruserscheinungen während der Trächtigkeit für die Dynamik bzw. die Aufrechterhaltung der Sozialstruktur von Bedeutung sein könnten.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung der Geschlechtsorgane von 230 weiblichen Dachsen aus dem ganzen Gebiet der Schweiz ergab Befunde, die sich mit den Resultaten neuerer Untersuchungen in England, Frankreich und Schweden weitgehend decken. Dachse haben eine verlängerte Tragzeit, beruhend auf Keimruhe mit verzögerter Implantation. Die überwiegende Mehrzahl der mehrjährigen Dachse ovuliert und konzipiert post partum im Februar oder März. Weibliche Dachse im 2. Lebensjahr werden meist erst im Laufe des Frühjahrs und Sommers erstmals trächtig. Durchschnittlich findet man in einem trächtigen Weibchen 2,9 Blastocysten und 4,7 Corpora lutea. Während des Frühjahrs und Sommers nimmt die Zahl der Blastocysten und der Gelbkörper in trächtigen Weib-

chen zu. Dass mindestens ein Teil der während der Vortragzeit ovulierten Eier noch befruchtet wird, ergibt sich aus dem Nachweis von je 2 Blastocystengenerationen bei 2 Tieren. Die Vermehrung der Anzahl Corpora lutea während der Vortragzeit beruht aber wahrscheinlich nicht nur auf sekundären Ovulationen, sondern auch auf Luteinisierung von Follikeln. Die Implantationen erfolgen im Dezember und Januar. Vierzehn trächtige Weibchen wiesen im Durchschnitt 3,1 implantierte Feten auf. Die Jungen werden zwischen Ende Januar und Ende März geboren. Eine grosse Zahl der im März, April und Mai untersuchten mehrjährigen Weibchen hatte zwar frische Plazentanarben im Uterus, war aber nicht säugend. Dies dürfte als Hinweis auf eine hohe perinatale Mortalität gedeutet werden.

## LITERATUR

- AHNLUND, H. 1980. Sexual maturity and breeding season of the badger, *Meles meles* in Sweden. *J. Zool. Lond.* 190: 77-95.
- CANIVENC, R. 1958. Destinée des blastocystes et des corps jaunes issus du coït post partum chez le Blaireau européen *Meles Meles* L. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, D 246: 1914-1917.
- CANIVENC, R. 1966. A study of progestation in the European badger (*Meles meles* L.) *Symp. zool. Soc. Lond.* 15: 15-26.
- CANIVENC, R. and M. BONNIN. 1981. Environmental control of delayed implantation in the European badger (*Meles meles*). *J. Reprod. Fert.*, Suppl. 29: 25-33.
- HARRISON, R. J. 1963. A comparison of factors involved in delayed implantation in badgers and seals in Great Britain. In A. C. ENDERS (ed.). Delayed implantation. *University of Chicago Press*: 99-114.
- HARRISON, R. J. and E. G. NEAL. 1956. Ovulation during delayed implantation and other reproductive phenomena in the badger (*Meles meles* L.) *Nature, Lond.* 177: 977-979.
- NEAL, E. G. 1977. Badgers. *Blandford Press, Poole, Dorset*, 231 p.
- NEAL, E. G. and R. J. HARRISON. 1958. Reproduction in the European badger (*Meles meles*). *Trans. zool. Soc. Lond.* 29: 67-131.
-

# Altersbestimmung bei Dachsen (*Meles meles* L.)<sup>1</sup>

von

M. GRAF \* und A. I. WANDELER \*\*

Mit 3 Abbildungen

## ABSTRACT

**Age determination in badgers (*Meles meles* L.).** — We examined different criteria of the bacula of 372 badgers and of lower jaw canini of 827 badgers for their suitability for age determination. Length and weight of bacula attain adult proportions during the second year of life. While it is possible to distinguish a baculum of a young animal from that of an older badger, a more precise determination is impossible because of the big individual variation of the examined criteria. The determination of the relative width of the pulp cavity of canini on x-ray photographs allows differentiation between 0 to 1 year old, 1 to 2 year old and older badgers. In older individuals an age determination may be made by counting incremental lines in the cementum of toluidinblue-stained tooth sections. In 16 % of the examined canini we were unable to count lines because they were too faint or too irregular. The age structure of the examined collection of Swiss badgers is given in table 1. It is questionable whether this material represents an unbiased sample of the population of living badgers.

Methoden der Altersbestimmung sind wichtige technische Hilfsmittel für Untersuchungen an Wildtierpopulationen. Diese Methoden sollten einerseits wenig Anforderungen stellen an Materialzustand und Verarbeitung, und sie sollten andererseits möglichst präzise Altersbestimmungen ermöglichen. Im Rahmen von Untersuchungen über die Biologie von Tollwutvektoren haben wir geprüft, ob sich am Baculum und an den Canini von Dachsen geeignete Alterskriterien finden lassen.

---

<sup>1</sup> Die 3 Beiträge zur Biologie des Dachses sind Herrn Prof. Dr. W. Huber, Bern, zum 65. Geburtstag gewidmet.

\* Naturhistorisches Museum, 3000 Bern, Schweiz.

\*\* Schweiz. Tollwutzentrale d. Universität, Länggass-Str. 122, 3001 Bern, Schweiz.

## MATERIAL UND METHODEN

Unser Material stammt von Dachsen, die aus der ganzen Schweiz an die Tollwutzentrale zur Untersuchung eingesandt wurden und von Tieren, die das Naturhistorische Museum Bern im Berner Mittelland sammelte.

Für die vorliegende Arbeit berücksichtigten wir die Bacula von 372 Dachsen. Die frischentnommenen Penisknochen wurden oberflächlich von umgebenden Geweben befreit, dann autoklaviert und gereinigt. Länge und Gewicht wurden nach mehrwöchigem Trocknen bei Zimmertemperatur bestimmt.

Von ungefähr 1500 an die Tollwutzentrale eingesandten Dachsen haben wir je einen Unterkieferast autoklaviert und anschliessend daraus den Caninus entfernt. Die so gewonnenen Eckzähne plus weitere Dachscanini aus dem Naturhistorischen Museum wurden in Seitenlage geröntgt. Die entwickelten Röntgenfilme wurden auf eine Leinwand projiziert, um die relative Weite der Pulpahöhle zu bestimmen. Die relative Weite der Pulpahöhle ist der Pulpahöhledurchmesser in Prozent des Zahndurchmessers in der Höhe des Zahnhalses.

Von 827 Canini haben wir die Wurzeln abgetrennt und seitlich angeschliffen. Diese Sagittalscheibchen wurden 48 Stunden in 5%iger HNO<sub>3</sub> entkalkt. Nach weiteren 24 Stunden in fließendem Brunnenwasser wurden mit einem Gefriermikrotom 15 µ dicke Längsschnitte durch die Caninuswurzeln angefertigt. Die Schnitte färbten wir 10 Minuten in 1%iger wässriger Toluidinblaulösung. Die flottierenden Schnitte wurden dann durch destilliertes Wasser auf Objektträger gebracht, mit Filterpapier angepresst und oberflächlich getrocknet, dann via Toluol und Xylol mit Entellan eingedeckt. In Toluidinblau-Präparaten sind Jahrringe oft deutlicher als in Schnitten, die mit Hämalaun oder Hämatoxylin gefärbt sind; erstere bleichen aber bedeutend rascher aus.

## RESULTATE

In Abb. 1 und 2 sind Länge bzw. Gewicht der Penisknochen von 372 Tieren ausgewertet. Die Gruppierung in 1 bis 12 Monate alte, 13 bis 24 Monate alte und in mehrjährige Tiere erfolgte auf Grund von Körpergewicht, Zahnabnutzung (STUBBE 1965; NEAL 1977) und relativer Weite der Pulpahöhle des Caninus. Diese drei Methoden lieferten in keinem Fall widersprüchliche Resultate. Gelegentlich war aber mit der Beurteilung von Körpergewicht und Zahnabnutzung die Einteilung in die eine oder andere Altersgruppe nicht möglich. In diesen Fällen wurde auf die relative Weite der Pulpahöhle abgestellt. Die Länge von 257 Bacula von mehrjährigen Dachsen beträgt im Mittel 74 mm mit einer Streuung von  $\pm 5$  mm. Die Penisknochen erreichen diese Durchschnittslänge in der Mitte des 2. Lebensjahres. Einzelne Tiere haben aber schon im Alter von 12 Monaten Bacula, die in ihrer Länge im Streubereich derjenigen mehrjähriger Tiere liegen. Auch das Adultgewicht der Penisknochen von  $1,26 \pm 0,21$  g wird etwa in der Mitte des zweiten Lebensjahres erreicht. Jedoch ist die Gewichtszunahme während des ersten Lebensjahres weniger steil als das Längenwachstum. Einzelne Werte fallen aber auch schon im Alter von 12 Monaten in den Streubereich der Gewichte von Penisknochen mehrjähriger Dachse.

In Abb. 3 ist die relative Weite der Caninuspulpa gegen das mit Hilfe der Zementannuli geschätzte Alter aufgetragen. Charakteristisch ist die rasche Verengung der Pulpahöhle während der ersten 2 Lebensjahre. Mit etwa 5 Jahren ist die Pulpahöhle ein

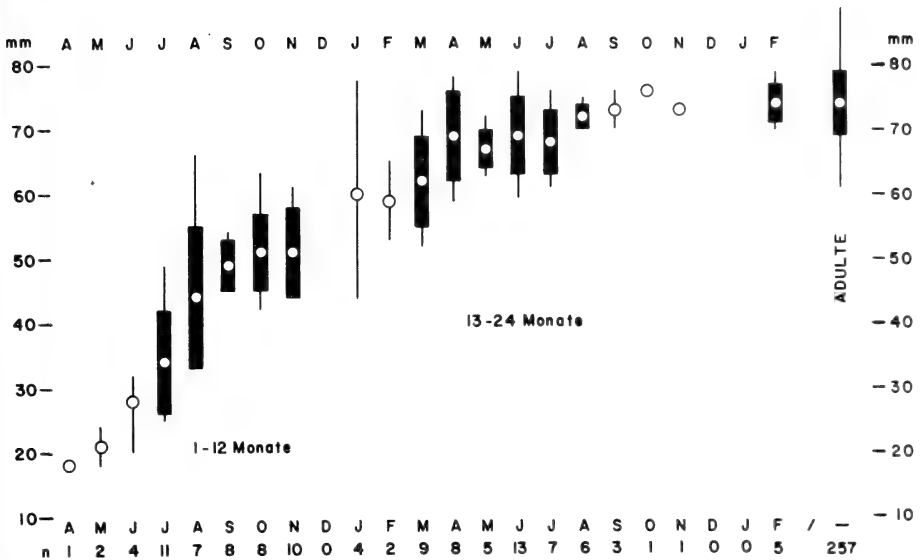


ABB. 1.

Längen in mm von 115 Bacula aufgliedert nach Monaten während der ersten 2 Lebensjahre und von 257 Bacula mehrjähriger Dachse. Kreis: Arithmetisches Mittel; vertikaler Balken: Standardabweichung; vertikale Linie: Variationsbreite.

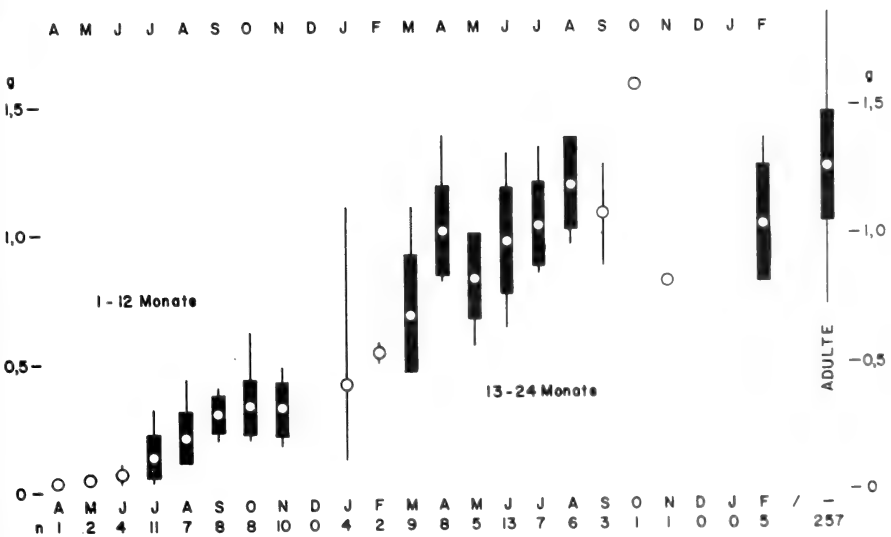


ABB. 2.

Gewichte in g von 115 Bacula aufgliedert nach Monaten während der ersten 2 Lebensjahre und von 257 Bacula mehrjähriger Dachse. Kreis: Arithmetisches Mittel; vertikaler Balken: Standardabweichung; vertikale Linie: Variationsbreite.

dünnen Kanal, der kaum mehr verkleinert wird. Alle stark aus der Streuung herausfallenden Werte stammen von defekten Zähnen. Kommt es durch Zahnabnutzung oder Fraktur zur Eröffnung der Pulpahöhle, so stoppt die Dentinablagerung und damit die weitere Verengung des Zahnlumens.

Periodische Verdichtungen in den Zementablagerungen sind bei vielen Säugetieren als jährliche Zuwachslinien nachgewiesen (GRUE & JENSEN 1979). Die Vermutung liegt

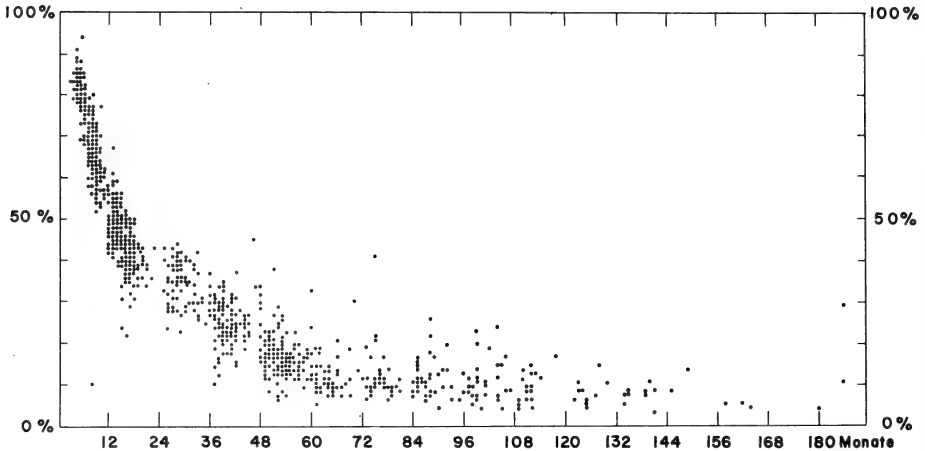


ABB. 3.

Relative Weite der Caninuspulpa in %, aufgetragen gegen das mit Hilfe der Zementannuli geschätzte Alter in Monaten.

nahe, dass sich Dachse in dieser Beziehung wie andere Säuger verhalten. Bei ungefähr einjährigen Dachsen entsteht eine erste Linie zwischen Januar und April (GRUE & JENSEN 1979; GRAF 1980). Da wir aber keine mehr als zweijährigen Dachse bekannten Alters zur Verfügung haben, können wir nicht beweisen, dass die im Zement von Zahnschnitten nachweisbaren Schichten tatsächlich Jahrringe sind. Die gute Korrelation der Anzahl Zuwachslinien mit der Abnahme der Pulpahöhlenweite (Abb. 3) ist nur ein Indiz für eine Übereinstimmung mit dem Alter in Jahren. Im Einzelfall können verschiedene Schwierigkeiten zu Fehlbestimmungen führen. Unter den von uns untersuchten Caninuswurzeln waren bei 125 (= 16%) die Linien so undeutlich, diffus, verzweigt oder unterbrochen, dass wir auf eine Zählung verzichten mussten. AHLUND (1976) bevorzugt aus diesen Gründen die Zählung von Dentinlinien. Zählbare Dentinschichten liessen sich aber in den von uns untersuchten Zahnwurzeln nur beschränkt nachweisen.

#### ALTERSAUFBAU DES UNTERSUCHUNGSMATERIALS

Vollständigkeit der Angaben über Fundort, Funddatum, Fundumstände und Sektionsbefunde waren die Kriterien für die Auswahl von 827 Dachsen zur Altersbestimmung. Die Verteilung der 702 Dachse mit zählbaren Annuli auf verschiedene Klassen



TABELLE 1.

*Alterszusammensetzung von 702 untersuchten Dachsen*

| Alter       | N   | %     |
|-------------|-----|-------|
| 0-1 jährlig | 139 | 19.80 |
| 1-2 »       | 123 | 17.52 |
| 2-3 »       | 70  | 9.97  |
| 3-4 »       | 91  | 12.96 |
| 4-5 »       | 99  | 14.10 |
| 5-6 »       | 40  | 5.70  |
| 6-7 »       | 34  | 4.84  |
| 7-8 »       | 34  | 4.84  |
| 8-9 »       | 28  | 3.99  |
| 9-10 »      | 17  | 2.42  |
| 10-11 »     | 10  | 1.42  |
| 11-12 »     | 9   | 1.28  |
| 12-13 »     | 2   | 0.28  |
| 13-14 »     | 3   | 0.43  |
| 14-15 »     | 1   | 0,14  |
| 15-16 »     | 2   | 0.28  |

ist aus Tabelle 1 ersichtlich. Auffällig ist der relativ niedrige Prozentsatz juveniler und subadulter Tiere. Die Caninuswurzeln von zwei Individuen weisen je 15 Zuwachslinien auf.

## DISKUSSION

Aus der relativ grossen Zahl der in der Literatur (MORRIS 1972; HABERMEHL 1975) beschriebenen Methoden der Altersbestimmung bei Säugetieren haben wir nur eine kleine Auswahl testen können. Ausgewählt haben wir auf Grund früherer Erfahrungen (WANDELER 1976; GRAF 1980) Methoden, die eine gewisse Treffsicherheit erwarten liessen und die an leicht zu sammelnden Organen durchzuführen sind (Tab. 2). Länge und Gewicht von Penisknochen hätten das mit anderen Methoden geschätzte Alter männlicher Dachse bestätigen oder falsifizieren sollen. Die beiden Merkmale erfüllten aber diese Erwartungen nur ungenügend. Hingegen erlaubt die relative Weite der Pulpahöhle doch eine Differenzierung in 0-bis 1-, 1- bis 2-jährige und in ältere Dachse. Für eine Altersbestimmung der mehr als zweijährigen Tiere ist die ziemlich aufwendige histologische Aufarbeitung von Zahnwurzeln unumgänglich. Für Dachse fehlt jedoch ein Beweis für die Treffsicherheit der Methode. Unser Vertrauen beruht ganz auf den positiven Erfahrungen mit anderen Carnivoren (KLEVEZAL & KLEINENBERG 1967; MORRIS 1972; GRUE & JENSEN 1979). Wie für AHLNUND (1976) ist auch für uns die Beurteilung von Zementablagerungen bei Dachsen schwieriger als bei anderen einheimischen Wildcarnivoren. Damit ergibt sich der relativ hohe Prozentsatz an Tieren, deren Alter nicht genau bestimmbar ist. Dies macht es notwendig bei der Sektion eine provisorische Altersschätzung vorzunehmen anhand von Körpergewicht (GRAF 1980), Epiphysenfugen und anderen Kriterien (AHLNUND 1976; NEAL 1977), Zahnabnutzung (STUBBF 1965; NEAL

TABELLE 2.

*Übersicht über die untersuchten Altersbestimmungsmethoden*

| Kriterien                                | Vorteile  | Nachteile   | unterscheidbare Altersgruppen   |
|--|---|---|---|
| Länge und Gewicht von Bacula             | Bacula leicht zugänglich und gut konservierbar<br><br>geringer technischer Aufwand<br>einfache Messmethoden | nur bei Rüden anwendbar   | gut: < 6 Mon.:<br>> 6 Mon. mässig<br>gut: 6-12 Mon.:<br>> 12 Mon.       |
| relative Weite der Pulpahöhle von Canini | Canini leicht konservierbar<br>einfache Messmethoden  | erfordert Röntgenapparat<br>viele mögliche Fehlerquellen  | gut: < 12 Mon.:<br>> 12 Mon.<br>mässig gut:<br>12-18 Mon.:<br>> 18 Mon. |
| Zementanlagerungen an Caninuswurzeln     | Canini leicht konservierbar   | grosser Zeitaufwand<br><br>technischer Aufwand: Gefriermikrotom, Farbstoffe, etc.<br>mikroskopische Beurteilung<br>viele mögliche Fehlerquellen | Altersangabe in Jahren unbegrenzt                                       |

1977) und Entwicklungszustand der Geschlechtsorgane (AHLNUND 1976; GRAF 1980). Auf diese Weise lässt sich die Zuordnung von biologischen Befunden zu falschen Altersgruppen vermeiden. Ob Museums- oder anderes Sammlungsmaterial für Populationsstudien benutzt werden darf, ist eine andere Frage: Unsere Sammlung ist nicht notwendigerweise eine repräsentative Stichprobe aus dem in der Schweiz lebenden Dachsbestand. Im Vergleich zu den auf gleiche Weise gesammelten Füchsen (WANDELER 1976) lässt sich immerhin feststellen, dass im Dachsmaterial juvenile und subadulte Tiere weniger häufig sind, und dass Individuen mit 10 und mehr Zementannuli nicht selten sind. Weiterreichende Überlegungen zur Populationsdynamik lassen sich nur anstellen, wenn die Frequenz und Altersverteilung verschiedener Todesursachen bekannt sind oder wenn Feldbeobachtungen über den Bestandesturnover die Untersuchungen an toten Tieren ergänzen.

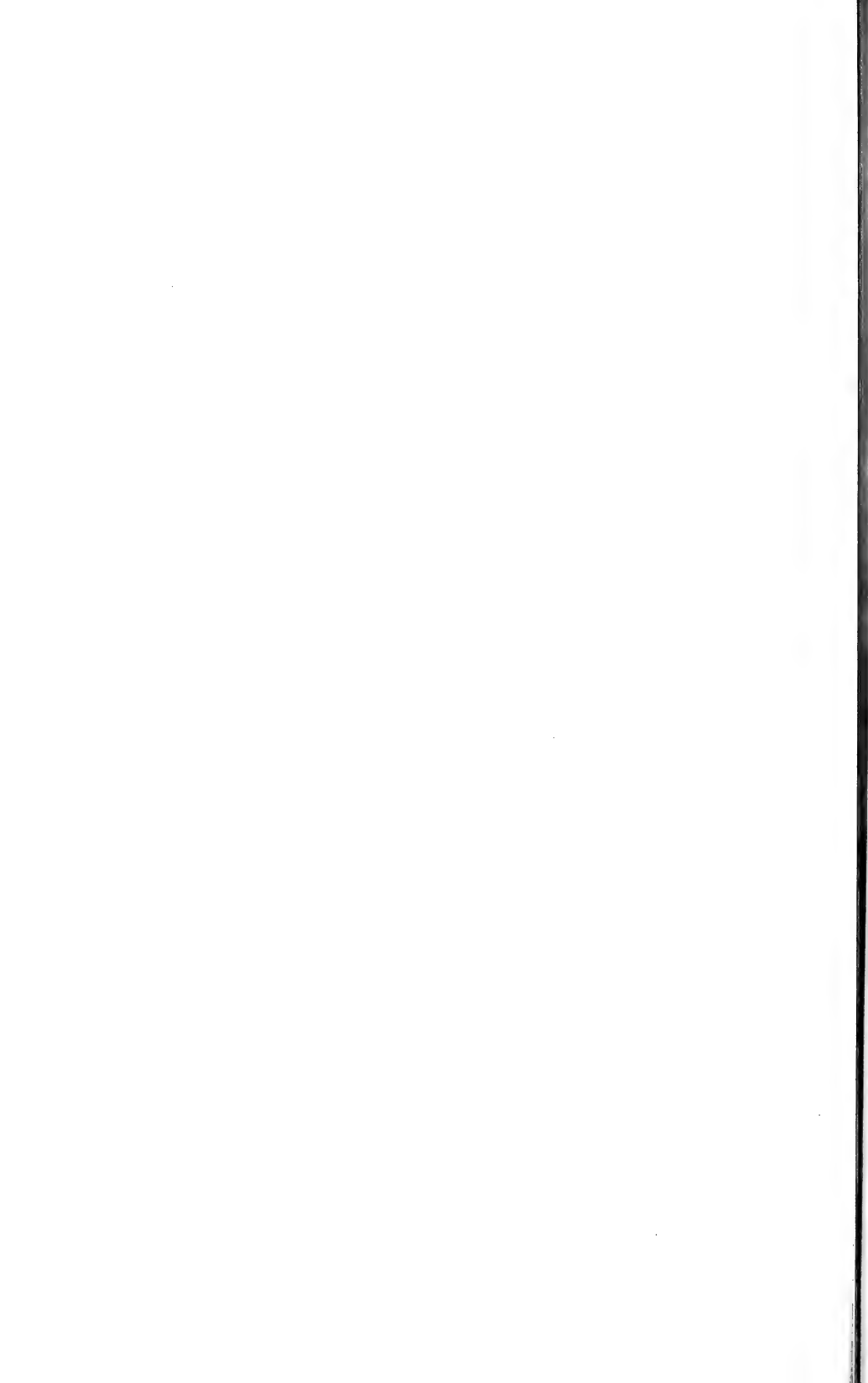
## ZUSAMMENFASSUNG

Es wurden die Bacula von 372 Dachsen und die Canini aus dem Unterkiefer von 827 Dachsen auf ihre Eignung zur Altersbestimmung untersucht. Länge und Gewicht der Penisknochen erreichen im zweiten Lebensjahr Adultwerte. Die grossen Variations-

breiten machen diese Merkmale für eine Altersschätzung eher ungeeignet. Die röntgenologisch festgestellte relative Weite der Caninuspulpa lässt eine Differenzierung in 0-bis 1-, 1-bis 2-jährige und in mehrjährige Tiere zu. Für eine Altersschätzung älterer Tiere ist eine Zählung der Zuwachsringe im Zement notwendig. In unserem Material war bei 16% der Tiere das Alter auch mit dieser Methode nicht bestimmbar. Es wird diskutiert, ob die Alterszusammensetzung von Untersuchungsmaterial für Aussagen über die Populationsdynamik benutzt werden darf.

## LITERATUR

- AHNLUND, H. 1976. Age determination in the European badger, *Meles meles* L. *Z. Säugetierk.* 41: 119-125.
- GRAF, M. 1980. Untersuchungen zur Altersbestimmung und zum Geschlechtszyklus beim europäischen Dachs (*Meles meles* L.) in der Schweiz. *Diplomarbeit Univ. Bern*, 88 p.
- GRUE, H. and B. JENSEN. 1979. Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. *Danish Rev. Game Biol.* 11: 48 p.
- HABERMEHL, K. H. 1975. Die Altersbestimmung bei Haus- und Labortieren. *Parey, Berlin und Hamburg*, 2. Auflage, 216 p.
- KLEVEZAL, G. A. and S. E. KLEINENBERG. 1967. Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones. Russisch. English translation by *Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem*, 1969. 128 p.
- MORRIS, P. 1972. A review of mammalian age determination methods. *Mammal Rev.* 2: 69-104.
- NEAL, E. G. 1977. Badgers. *Blandford Press, Poole, Dorset*. 231 p.
- STUBBE, M. 1965. Zur Biologie der Raubtiere eines abgeschlossenen Waldgebietes. *Z. Jagdwiss.* 11: 73-102.
- WANDELER, A. I. 1976. Altersbestimmung bei Füchsen. *Revue suisse Zool.* 83: 956-963.
-



## Animaux nouveaux décrits dans le tome 89 de la Revue suisse de Zoologie

### Helminthes

*Hymenolepis phyllostomi* n. sp. Vaucher, p. 458

### Oligochaeta

*Allobophora thaleri* n. sp. Zicsi, p. 563

### Copepoda

*Diacyclops iranicus* n. sp. Pesce et Maggi, p. 177

### Isopoda

*Afrophiloscia aelleni* n. sp. Ferrara et Taiti, p. 439

*Armadillidium aelleni* n. sp. Caruso et Ferrara, p. 809

### Acari

*Amerioppia aelleni* n. sp. Mahunka, p. 383

*Bakerdania pygidifera* n. sp. Mahunka et Mahunka-Papp, p. 598

*Berlesezetes cuspidatus* n. sp. Mahunka, p. 509

*Brachychochthonius variabilis* n. sp. Mahunka, p. 505

*Hauserophthiracarus* n. gen. Mahunka, p. 502

*Hauserophthiracarus oenipontanus* n. sp. Mahunka, p. 502

*Imparipes (Imparipes) chacoensis* n. sp. Mahunka et Mahunka-Papp, p. 601

*Liochthonius phitosi* n. sp. Mahunka, p. 507

*Machuella hellenica* n. sp. Mahunka, p. 511

*Microzetes sestasi* n. sp. Mahunka, p. 510

*Multioppia similis* n. sp. Mahunka, p. 386

*M. spinifera* n. sp. Mahunka, p. 386

*Oppia gibber* n. sp. Mahunka, p. 511

*O. philippinensis* n. sp. Mahunka, p. 388

*Oribella fujikawae* n. sp. Mahunka, p. 514

*Oribotritia hauseri* n. sp. Mahunka, p. 505

*Scutacarus (Scutacarus) dlouhyi* n. sp. Mahunka et Mahunka-Papp, p. 601

- S. (S.) saturitatis* n. sp. Mahunka et Mahunka-Papp, p. 604  
*Sphaerochthonius strinatii* n. sp. Mahunka, p. 381  
*Steganacarus echinodiscus* n. sp. Mahunka, p. 503  
*Tecteremaeus hauseri* n. sp. Mahunka, p. 390

### Ricinulei

- Ricinoides megahanseni* n. sp. Legg, p. 290

### Scorpiones

- Isometrus (Reddyanus) besucheti* n. sp. Vachon, p. 93  
*Isometrus (Reddyanus) acanthurus loebli* n. ssp. Vachon, p. 98

### Pseudoscorpiones

- Apocheiridium pallidum* n. sp. Mahnert, p. 125  
*Caffrowithius planicola* n. sp. Mahnert, p. 701  
*Cheiridium perreti* n. sp. Mahnert, p. 123  
*Cheiridium (Ch.) tumidum* n. sp. Mahnert, p. 121  
*Neocheiridium africanum* n. sp. Mahnert, p. 127  
*N. pusillum* n. sp. Mahnert, p. 128  
*Nudochernes gracilimanus* n. sp. Mahnert, p. 705  
*Pseudochiridium kenyense* n. sp. Mahnert, p. 119  
*Feaella (Tetrafeaella) perreti* n. sp. Mahnert, p. 115

### Diplura

- Campodea (Indocampa) deharvengi* n. sp. Condé, p. 735  
*Centrijapyx mahunkorum* n. sp. Pagés, p. 156  
*Leletocampa* n. gen. Condé, p. 745  
*Leletocampa marthaleri* n. sp. Condé, p. 745  
*Oncinocampa* n. gen. Condé, p. 71  
*Oncinocampa falcifer* n. sp. Condé, p. 71  
*Papucampa* n. gen. Condé, p. 741  
*Papucampa coineae* n. sp. Condé, p. 741  
*Parajapyx (P.) alienus* n. sp. Pagés, p. 161  
*Plusiocampa bonadonai pavani* n. ssp. Condé, p. 171

### Heteroptera

- Acoryphocoris indicus* n. sp. Heiss, p. 257  
*A. similis* n. sp. Heiss, p. 258  
*Bengalaria* n. gen. Heiss, p. 250  
*B. gibbosa* n. sp. Heiss, p. 252

- B. simplex* n. sp. Heiss, p. 254  
*Clavicornia subparallela* n. sp. Heiss, p. 260  
*Libiocoris indicus* n. sp. Heiss, p. 248  
*Mezira (Zimera) loebli* n. sp. Heiss, p. 262  
*Morphocoris sculpturatus* n. sp. Heiss, p. 246  
*Neuroctenus meghalayensis* n. sp. Heiss, p. 255  
*Pseudomezira* n. gen. Heiss, p. 264

### Coleoptera

- Aleochara (P.) heeri* nom. nov. Likovsky, p. 663  
*Aleochara (Polychara) helvetica* n. sp. Likovsky, p. 663  
*Antoinella gigoni* n. sp. Casale, p. 230  
*Aprostoma pulawskii* n. sp. Słipiński, p. 618  
*As* n. gen. Słipiński, p. 220  
*As alae* n. sp. Słipiński, p. 220  
*Asymbius indicus* n. sp. Strohecker, p. 308  
*A. sinensis* n. sp. Strohecker, p. 308  
*Cyrtusa gracilis* n. sp. Daffner, p. 211  
*Cyrtusoma* n. gen. Daffner, p. 203  
*Cyrtusoma foveola* n. sp. Daffner, p. 204  
*Cyrtusoma (Paracyrtusoma)* n. subgen. Daffner, p. 206  
*C. (Paracyrtusoma) bullata* n. sp. Daffner, p. 206  
*Ectomychus nepalensis* n. sp. Strohecker, p. 310  
*Emilka* n. gen. Słipiński, p. 622  
*E. rotundata* n. sp. Słipiński, p. 623  
*Emmelostiba* n. gen. Pace, p. 446  
*Emmelostiba besucheti* n. sp. Pace, p. 447  
*Euxestus globosus gomyi* n. ssp. Słipiński, p. 227  
*Illerylon* n. gen. Słipiński, p. 221  
*Illerylon besucheti* n. sp. Słipiński, p. 221  
*I. mauritanum* n. sp. Słipiński, p. 222  
*Kathetopodion* n. gen. Löbl, p. 792  
*Laemostenus peloponnesiacus* n. sp. Casale, p. 233  
*L. thessalicus* n. sp. Casale, p. 236  
*Leptusa (Adexiopsisalia)* n. subgen. Pace, p. 585  
*L. (A.) pyrenaica* n. sp. Pace, p. 585  
*L. (Chondrelytropisalia) indica opulenta* n. ssp. Pace, p. 581  
*L. (Dysleptusa)* n. subgen. Pace, p. 580  
*L. (Eospisalia)* n. subgen. Pace, p. 583  
*L. (Eospisalia) ishizuchiensis* n. sp. Pace, p. 584  
*L. (Homopsisalia)* n. subgen. Pace, p. 584  
*L. (Homopsisalia) bengalensis* n. sp. Pace, p. 584  
*L. (Lasiopsisalia) herminia* n. sp. Pace, p. 592  
*L. (Oncopsisalia)* n. subgen. Pace, p. 589  
*L. (Neopsisalia) diecki confinis* n. ssp. Pace, p. 591  
*L. (N.) othmaniorum paphlagonica* n. ssp. Pace, p. 591  
*L. (Stictopsisalia) batumiensis artviniensis* n. ssp. Pace, p. 588  
*L. (St.) ionopolitana* n. sp. Pace, p. 587

- L. (St.) ionopolitana amisensis* n. ssp. Pace, p. 588  
*L. (Tropidiopasilia) gadesensis* n. sp. Pace, p. 592  
*Liocyrtusa* n. gen. Daffner, p. 209  
*L. mussardi* n. sp. Daffner, p. 209  
*Microprius mirabilis* n. sp. Slipiński, p. 621  
*Mycetina sasajii* n. sp. Strohecker, p. 309  
*M. (Phaeomychus) maderi* n. sp. Strohecker, p. 310  
*Neopselaphus adisi* n. sp. Besuchet, p. 801  
*N. armatus* n. sp. Besuchet, p. 801  
*N. degallieri* n. sp. Besuchet, p. 806  
*N. filipalpis* n. sp. Besuchet, p. 806  
*N. parki* n. sp. Besuchet, p. 805  
*N. tavakiliani* n. sp. Besuchet, p. 804  
*Oncosomechusa* n. gen. Pace, p. 444  
*O. besucheti* n. sp. Pace, p. 446  
*Onthophagus ruficapillus guilanensis* n. ssp. Pittino, p. 517  
*Oxyroda* (subgen.?) *besucheti* n. sp. Focarile, p. 549  
*Paederus besucheti* n. sp. Biswas et Sen Gupta, p. 146  
*P. (Pseudopaederus) loebli* n. sp. Biswas et Sen Gupta, p. 148  
*P. (P.) mussardi* n. sp. Biswas et Sen Gupta, p. 150  
*Pathelus loebli* n. sp. Slipiński, p. 224  
*P. mauritanus* n. sp. Slipiński, p. 224  
*Phalantias besucheti* n. sp. Bonadona, p. 65  
*Ph. euconnoides* n. sp. Bonadona, p. 58  
*Ph. loebli* n. sp. Bonadona, p. 59  
*Ph. minutus* n. sp. Bonadona, p. 64  
*Ph. mussardi* n. sp. Bonadona, p. 66  
*Ph. praeclarus* n. sp. Bonadona, p. 63  
*Philothermopsis (Pseudophilothermus) addendus* n. sp. Slipiński, p. 226  
*Philothermus gomyi* n. sp. Slipiński, p. 225  
*Priochirus (Plastus) lankcus* n. sp. Biswas et Sen Gupta, p. 144  
*Pseudobothrideres addendus* n. sp. Slipiński, p. 625  
*Teredolaemus heinzei* n. nom. Slipiński, p. 624  
*Thoracochirus decanus* n. sp. Biswas et Sen Gupta, p. 138  
*Troglagonum* n. gen. Casale, p. 238  
*T. novaehiberniae* n. sp. Casale, p. 238  
*Tychobythinus strinatii* n. sp. Besuchet, p. 50  
*Zeadolopus nanula* n. sp. Daffner, p. 216  
*Z. turgidum* n. sp. Daffner, p. 215

### Hymenoptera

- Basalys besucheti* n. sp. Huggert, p. 192  
*B. cornutus* n. sp. Huggert, p. 196  
*B. geobius* n. sp. Huggert, p. 194  
*B. geoides* n. sp. Huggert, p. 191  
*B. geus* n. sp. Huggert, p. 189  
*B. loebli* n. sp. Huggert, p. 193  
*Claudivania* n. gen. Huggert, p. 185



*C. miranda* n. sp. Huggert, p. 187

*Monelata incisipennis* n. sp. Huggert, p. 183

### Diptera

*Dilophus neglectus* n. sp. Haenni, p. 349

### Siphonaptera

*Hectopsylla gracilis* n. sp. Mahnert, p. 570

*Hystrichopsylla talpae istrica* n. ssp. Beaucournu, Launay et Mahnert, p. 681

*Hystrichopsylla talpae transalpina* n. ssp. Beaucournu, Launay et Valle p. 678

*Plocopsylla angusticeps* n. sp. Mahnert, p. 568

### Pisces

*Barbus condei* n. sp. Mahnert et Géry, p. 484

*B. foerschii* n. sp. Kottelat, p. 425

*B. prionacanthus* n. nom. Mahnert et Géry, p. 473

*Crenicichla britskii* n. sp. Kullander, p. 642

*Osteochilus pentalineatus* n. sp. Kottelat, p. 431

*Pectenocypris* n. gen. Kottelat, p. 421

*Pectenocypris korthausae* n. sp. Kottelat, p. 421

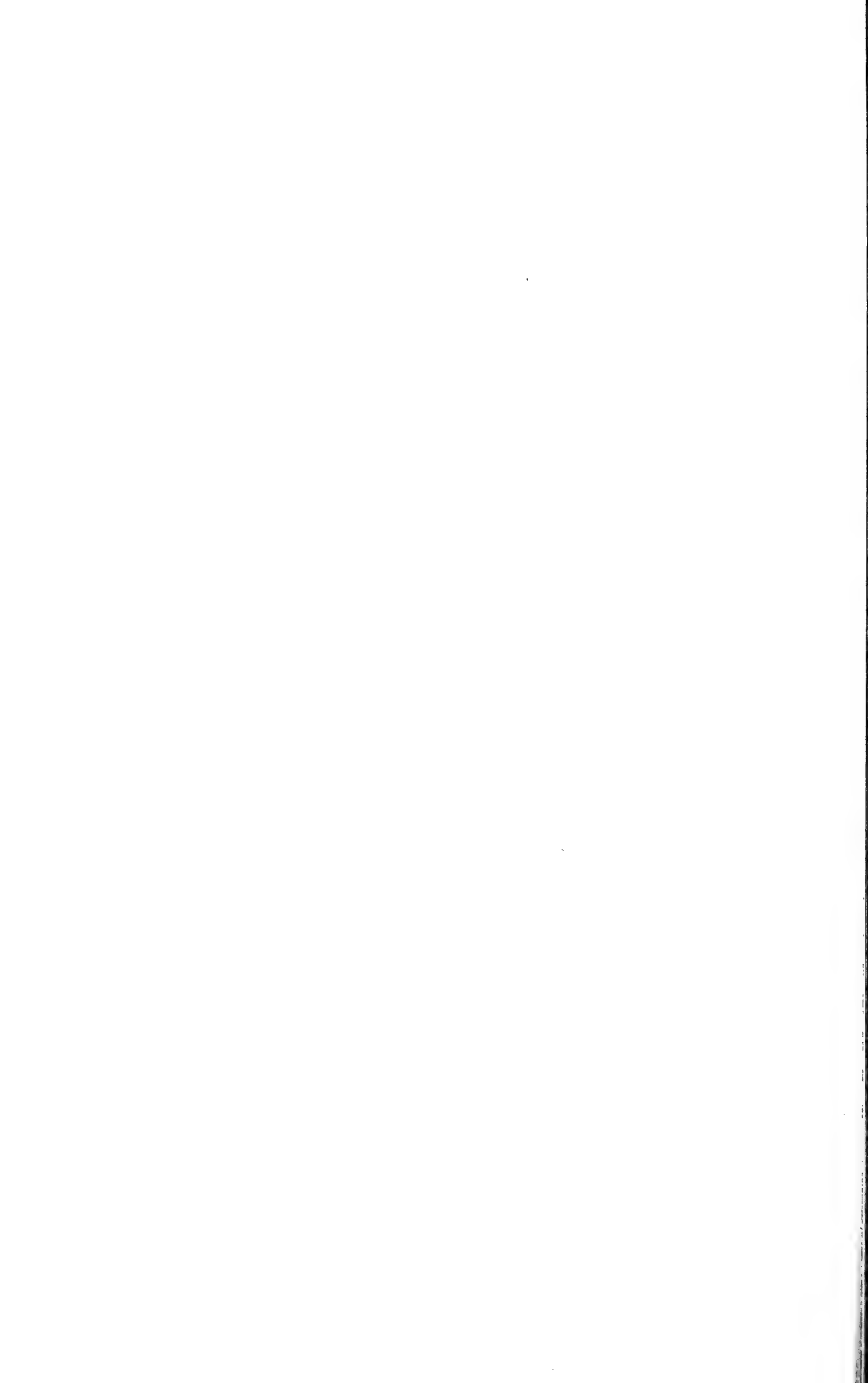
---



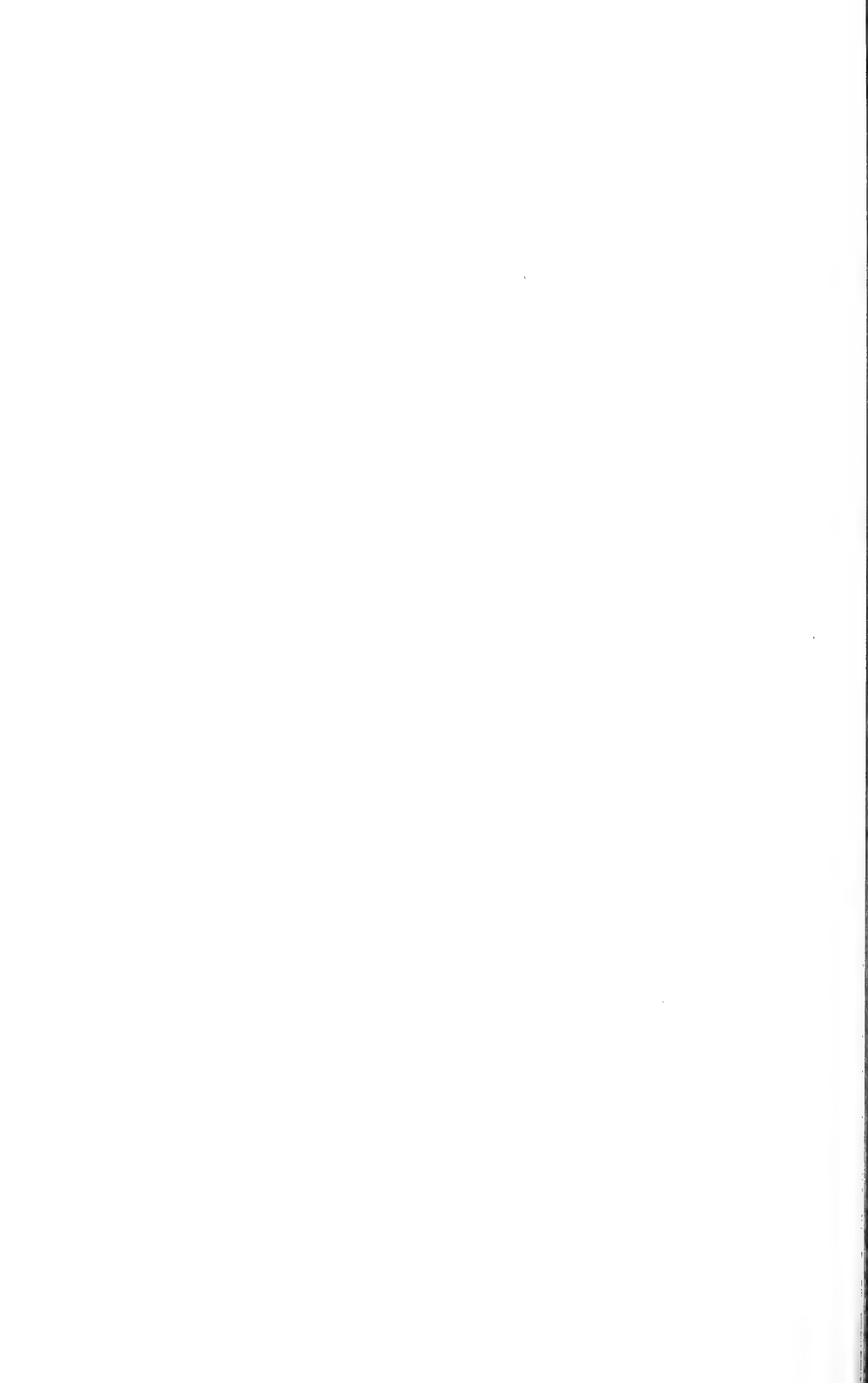
|   | Pages    |
|---|----------|
| SCHULIN, Rainer. Zur adaptiven Bedeutung des „mechanischen Vorteils“ des <i>M. gastrocnemius</i> bei Anatiden (Mit 2 Abbildungen) . . . . .   | 829-836  |
| BINKERT, J., P. BORNER und P. S. CHEN. Über die Letalität und Hybridogenese beim <i>Rana esculenta</i> -Komplex (Mit 4 Tabellen und 2 Abbildungen) . . . . .  | 837-844  |
| GRAF, Rolf and Hans BRIEGEL. Comparison between aminopeptidase and trypsin activity in blood-fed females of <i>Aedes aegypti</i> (With 3 figures) . . . . .   | 845-850  |
| CAMENZIND, R. Das Follikelepithel während der paedogenetischen Entwicklung der Gallmücke <i>Heteropeza pygmaea</i> (Cecidomyiidae, Diptera) (Mit 1 Abbildung und 3 Tabellen) . . . . .  | 851-858  |
| DIEHL, P. A., J. E. GERMOND and M. MORICI. Correlations between ecdysteroid titers and integument structure in nymphs of the tick, <i>Amblyomma hebraeum</i> Koch (Acarina: Ixodidae) (With 13 figures and 1 table) . . . . .   | 859-868  |
| WÜEST, Jean. Action de la décapitation et du traitement par un juvénoïde sur la cytologie du tissu adipeux et de l'ovaire de la blatte <i>Nauphoeta cinerea</i> (Avec 16 figures) . . . . .                                     | 869-879  |
| JÄGGY, Astrid and Bruno STREIT. Toxic effects of soluble copper on <i>Octolasmus cyaneum</i> Sav. (Lumbricidae) (With 3 figures) . . . . .  | 881-889  |
| STREIT, Bruno and Sabine ROSER-HOSCH. Experimental Compost Cylinders as Insular Habitats: Colonisation by Microarthropod Groups (With 6 figures) . . . . .  | 891-902  |
| HAUSER, R. Untersuchungen zu Voltinismus und Flügelpolymorphismus beim Wasserläufer <i>Gerris lacustris</i> (Hemiptera, Gerridae) (Mit 2 Tabellen und 4 Abbildungen) . . . . .  | 903-917  |
| ALLMEN, H., von und J. ZETTEL. Populationsbiologische Untersuchungen zur Art <i>Entomobrya nivalis</i> (Collembola) (Mit 4 Abbildungen) . . . . .   | 919-926  |
| ZETTEL, Jürg und Heinz von ALLMEN. Jahresverlauf der Kälteresistenz zweier Collembolen-Arten in den Berner Voralpen (Mit 3 Abbildungen und 3 Tabellen) . . . . .  | 927-939  |
| ZIMMERMANN, M., R. HAUSER und J. HÜSLER. Schätzung der stadienspezifischen Dichten und Überlebensraten in einer Larvenpopulation von <i>Gerris lacustris</i> (Hemiptera, Gerridae) (Mit 3 Tabellen und 5 Abbildungen) . . . . . | 941-955  |
| MURITH, Danièle. Etude <i>in vivo</i> de la nature des relations hôte-parasite dans le complexe Amphibien-Polystome (Monogenea) (Avec 6 figures) . . . . .  | 957-965  |
| BOUVIER, J., P. A. DIEHL and M. MORICI. Ecdysone metabolism in the tick <i>Ornithodoros moubata</i> (Argasidae, Ixodoidea) (With 4 figures and 1 table) . . . . .   | 967-976  |
| BOURQUIN, J.-D. et A. MEYLAN. Les peuplements de micromammifères le long des autoroutes: Inventaire faunistique et exemples d'occupation par <i>Microtus arvalis</i> (Pallas) (Avec 3 figures) . . . . .                        | 977-991  |
| STREIT, Bruno. Microarthropod Population Gradients and Aggregations in the Soil of a Mixed Temperate Deciduous Forest (With 4 figures) . . . . .  | 993-1004 |

|  |           |
|--|-----------|
| GRAF, M. und A. I. WANDELER. Der Geschlechtszyklus männlicher Dachse ( <i>Meles meles</i> L.) in der Schweiz (Mit 2 Abbildungen) . . . . . | 1005-1008 |
| WANDELER, A. I. und M. GRAF. Der Geschlechtszyklus weiblicher Dachse ( <i>Meles meles</i> L.) in der Schweiz (Mit 4 Abbildungen) . . . . . | 1009-1016 |
| GRAF, M. und A. I. WANDELER. Altersbestimmung bei Dachsen ( <i>Meles meles</i> L.) (Mit 3 Abbildungen) . . . . .                           | 1017-1023 |
| Animaux nouveaux décrits dans le tome 89/1982 . . . . .  | 1025-1029 |

|  | Pages |
|--|-------|
| SCHULIN, Rainer. The adaptive significance of the "mechanical advantage" of the muscle <i>M. gastrocnemius</i> in Anotidae . . . . .   | 829   |
| BINKERT, J., P. BORNER und P. S. CHEN. Concerning the lethality and Hydridogenesis in <i>Rana esculenta</i> complex . . . . .  | 837   |
| GRAF, Rolf and Hans BRIEGEL. Comparison between aminopeptidase and trypsin activity in blood-fed females of <i>Aedes aegypti</i> . . . . .   | 845   |
| CAMENZIND, R. The follicular epithelium during paedogenetic development of the gall midge <i>Heteropeza pygmaea</i> (Cecidomyiidae, Diptera) . . . . .   | 851   |
| DIEHL, P. A., J. E. GERMOND and M. MORICI. Correlations between ecdysteroid titers and integument structure in nymphs of the tick, <i>Amblyomma hebraeum</i> Koch (Acarina: Ixodidae) . . . . .      | 859   |
| WÜEST, Jean. The effect of decapitation and juvenoid treatment upon fat body and ovarian cytology in the cockroach <i>Nauphoeta cinerea</i> . . . . .  | 869   |
| JÄGGY, Astrid and Bruno STREIT. Toxic effects of soluble cooper on <i>Octolasion cyaneum</i> Sav. (Lumbricidae) . . . . .  | 881   |
| STREIT, Bruno and Sabine ROSER-HOSCH. Experimental Compost Cylinders as Insular Habitats: Colonisation by Microarthropod Groups . . . . .  | 891   |
| HAUSER, R. Observations on wing-polymorphism and voltinism of the pond-skater <i>Gerris lacustris</i> . . . . .  | 903   |
| ALLMEN, H., von and J. ZETTEL. Contribution to the population-biology of <i>Entomobrya nivalis</i> (Collembola) . . . . .  | 919   |
| ZETTEL, Jürg and Heinz von ALLMEN. The annual cycle of cold-hardiness in two Collembola from the Bernese Prealps . . . . .   | 927   |
| ZIMMERMANN, M., R. HAUSER and J. HÜSLER. Estimation of stage-specific densities and survival rates of the immature stages in a population of <i>Gerris lacustris</i> (Hemiptera: Gerridae) . . . . . | 941   |
| MURITH, Danièle. In vivo-studies on the nature of host-parasite relationships in the amphibian-polystome (Monogenea)-complex . . . . .   | 957   |
| BOUVIER, J., P. A. DIEHL and M. MORICI. Ecdysome metabolism in the tick <i>Ornithodoros moubata</i> (Argasidae, Ixodoidea) . . . . .   | 967   |
| BOURQUIN, J.-D. and A. MEYLAN. Small mammals communities along divided highways: faunas and examples of spatial distribution of <i>Microtus arvalis</i> (Pallas) . . . . .                           | 977   |
| STREIT, Bruno. Microarthropod Population Gradients and Aggregations in the Soil of a Mixed Temperate Deciduous Forest . . . . .  | 993   |
| GRAF, M. and A. I. WANDELER. The reproductive cycle of male badgers ( <i>Meles meles</i> L.) in Switzerland . . . . .  | 1005  |
| WANDELER, A. I. and M. GRAF. The reproductive cycle of female badgers ( <i>Meles meles</i> L.) in Switzerland . . . . .  | 1009  |
| GRAF, M. and A. I. WANDELER. Age determination in badgers ( <i>Meles meles</i> L.) . . . . .   | 1017  |
| New taxa described in vol. 89/1982 . . . . .   | 1025  |









# Instructions pour les auteurs

## 1. INSTRUCTIONS GÉNÉRALES

**Travaux reçus :** la Revue suisse de Zoologie publie en principe des travaux de zoologistes, membres de la Société suisse de Zoologie ou des travaux concernant l'activité du Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Tous les manuscrits des membres de la Société suisse de Zoologie, y compris ceux des communications présentées lors des assemblées annuelles sont soumis à un comité de lecture.

**Langue :** les travaux proposés à la Revue peuvent être rédigés en français, allemand, italien ou anglais.

**Frais :** la Revue assume les frais d'impression et de clichage, mais seulement dans une proportion qui dépend de ses possibilités financières.

**Tirés à part :** les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part sans couverture, les exemplaires commandés en plus, ou avec couverture, sont facturés par l'imprimeur selon son tarif.

## 2. TEXTE

**Manuscrits :** les manuscrits doivent être livrés prêts pour l'impression, en 3 exemplaires, l'original et 2 copies. Ils doivent être dactylographiés et comporter le titre courant et l'emplacement désiré des figures.

**Nombre de pages :** les travaux présentés aux assemblées de la Société suisse de Zoologie ne dépasseront pas 8 pages imprimées (y compris les illustrations). Les autres travaux ne dépasseront pas, en principe, 20 pages, et pour les thèses de doctorat, 30 pages.

**Abstract :** pour tous les travaux, il est demandé le titre et un court « abstract » en anglais qui paraîtront en tête de l'article.

**Résumé :** pour tous les travaux, il est demandé un résumé n'excédant pas, en principe, une demi-page, dans la langue de l'article. Un autre résumé dans une autre langue nationale (français, allemand, italien) est recommandé.

**Indications typographiques :** souligner

— une fois les textes à mettre en *italique* (par exemple les mots latins).

== deux fois les textes à mettre en PETITES CAPITALES (par exemple les noms d'auteurs cités).

=== trois fois les textes à mettre en CAPITALES.

~ par un trait ondulé les textes à mettre en caractères gras.

--- par des tirets les mots et textes à mettre en évidence (caractères espacés).

**Mots latins :** les noms de genres et d'espèces et autres locutions latines doivent être en italique: *Glomeris conspersa*, *in vitro*, mais non les désignations telles que: n. gen., n. spec., etc. Les noms de catégories supérieures et les termes anatomiques ne sont pas en italique, par exemple: Picidae, lobus frontalis.

**Noms d'auteurs :** les noms d'auteurs cités doivent être en petites capitales. Cependant, le nom d'auteur suivant un nom de genre ou d'espèce s'écrit en romain et ne doit pas être souligné: *H. hamifer* Attems.

**Bibliographie :** les listes bibliographiques doivent être établies selon le plan suivant: (titre en caractères ordinaires; références en italiques).

PENARD, E. 1888. Recherches sur le *Ceratium macroceros*. Thèse, Genève, 43 pp.

— 1889a. Etudes sur quelques Héliozoaires d'eau douce. *Archs. Biol. Liège* 9: 1-61, 419-472.

— 1889b. Note sur quelques Héliozoaires. *Archs. Sci. phys. nat. Genève* (3) 22: 524-539.

MERTENS, R. und H. WERMUTH. 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. *Kramer, Frankfurt am Main*, XI+264 pp.

On trouvera une liste des abréviations des titres de la plupart des revues zoologiques dans: *List of serial publications in the British Museum (Natural History) Library* London 1968.

## 3. ILLUSTRATIONS

**Généralités :** toutes les illustrations doivent être fournies en 3 jeux, c'est-à-dire:

1. les originaux;

2. deux copies des originaux. Ces copies doivent être réduites au moins au format A4.

**Réduction :** Les lettres et chiffres dans les figures doivent avoir au moins 1 mm après réduction. La réduction définitive est décidée par les rédacteurs; les auteurs sont priés d'indiquer la réduction qu'ils souhaitent. Il est recommandé de tracer une échelle sur chaque figure.

**Dimension :** les figures ou groupes de figures dans le texte ne peuvent pas dépasser les dimensions de la justification, soit 18,4 cm de haut × 12,2 cm de large, légende comprise.

**Planches :** les photos peuvent être groupées en planches hors texte (avec participation de l'auteur aux frais). Les planches doivent être livrées prêtes à la reproduction, les figures qui les constituent étant très soigneusement coupées et collées à leur place exacte, dans un cadre qui, une fois réduit, aura les dimensions de la justification (18,4 cm × 12,2 cm).

**Légendes :** les légendes des figures doivent être réunies sur une page séparée.

## 4. CORRESPONDANCE

Toute correspondance concernant l'impression d'un travail doit être échangée avec la rédaction de la Revue.

**Adresse :** Rédaction de la Revue suisse de Zoologie  
Muséum d'Histoire naturelle  
Route de Malagnou — Case postale 434  
CH-1211 Genève 6 (Téléphone: (022) 35 91 30).

PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

*En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève*

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

|       |     |   |          |
|-------|-----|---|----------|
| Fasc. | 1.  | SARCODINÉS par E. PENARD                                  | Fr. 12.— |
|       | 2.  | PHYLLOPODES par Th. STINGELIN                             | 12.—     |
|       | 3.  | ARAIGNÉES par R. DE LESSERT                               | 42.—     |
|       | 4.  | ISOPODES par J. CARL                                      | 8.—      |
|       | 5.  | PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT                         | 5.50     |
|       | 6.  | INFUSOIRES par E. ANDRÉ                                   | 18.—     |
|       | 7.  | OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER                 | 18.—     |
|       | 8.  | COPÉPODES par M. THIÉBAUD                                 | 18.—     |
|       | 9.  | OPILIONS par R. DE LESSERT                                | 11.—     |
|       | 10. | SCORPIONS par R. DE LESSERT                               | 3.50     |
|       | 11. | ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET                    | 38.—     |
|       | 12. | DÉCAPODES par J. CARL                                     | 11.—     |
|       | 13. | ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ                              | 11.—     |
|       | 14. | GASTÉROTRICHES par G. MONTET                              | 18.—     |
|       | 15. | AMPHIPODES par J. CARL                                    | 12.—     |
|       | 16. | HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES<br>et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ | 17.50    |
|       | 17. | CESTODES par O. FUHRMANN                                  | 30.—     |
|       | 18. | GASTÉROPODES par G. MERMOD                                | 68.—     |

---

*En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève*

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK  
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie — FOSSILES — 1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches Fr. 300.—

---

COLLEBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 30.—

---

THE EUROPEAN PROTURA  
THEIR TAXONOMY, ECOLOGY AND DISTRIBUTION  
WITH KEYS FOR DETERMINATION

by J. NOSEK

346 pages, 111 figures in text Fr. 30.—

---

CLASSIFICATION OF THE DIPLOPODA

par Richard L. HOFFMAN

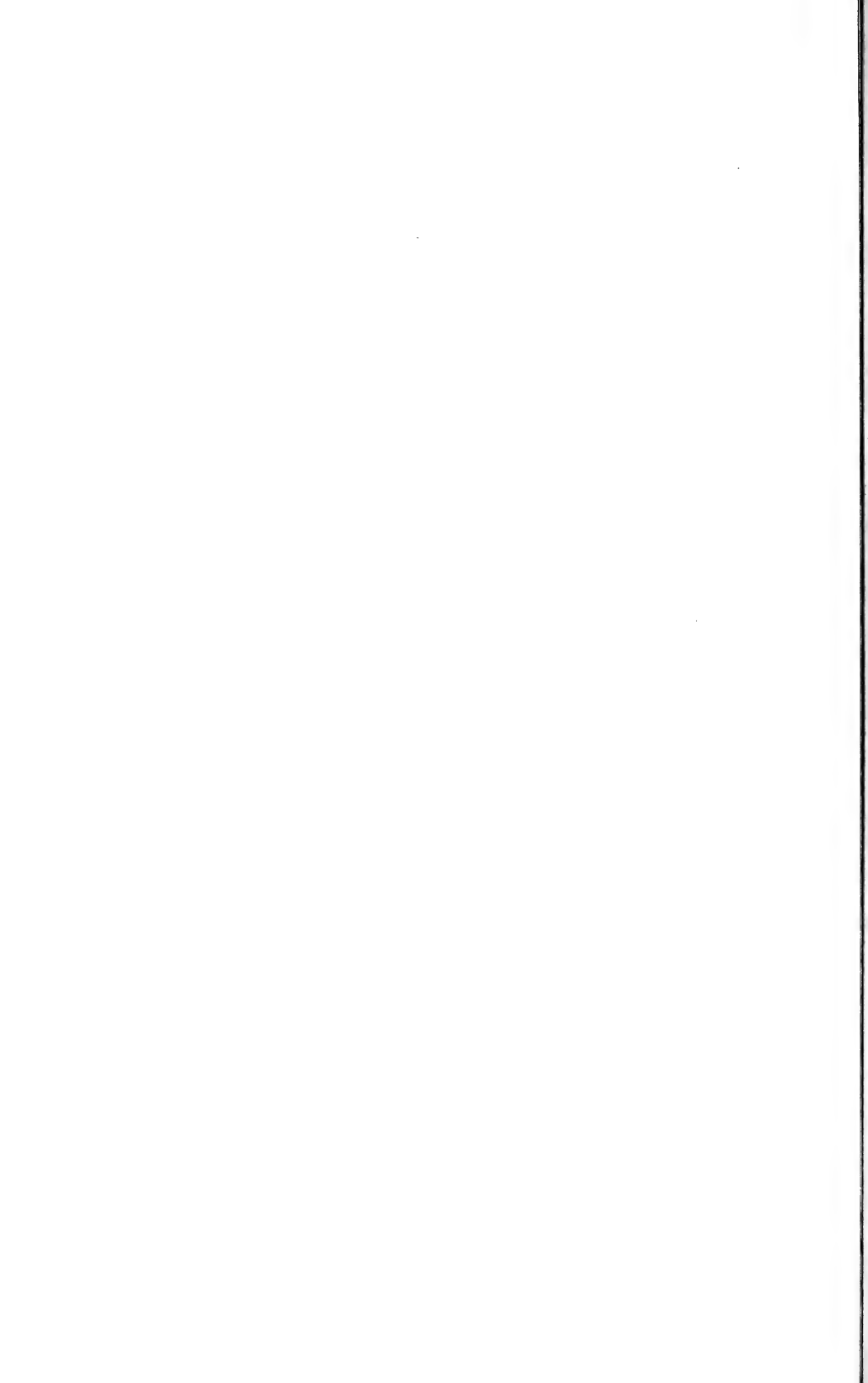
237 pages Fr. 30.—

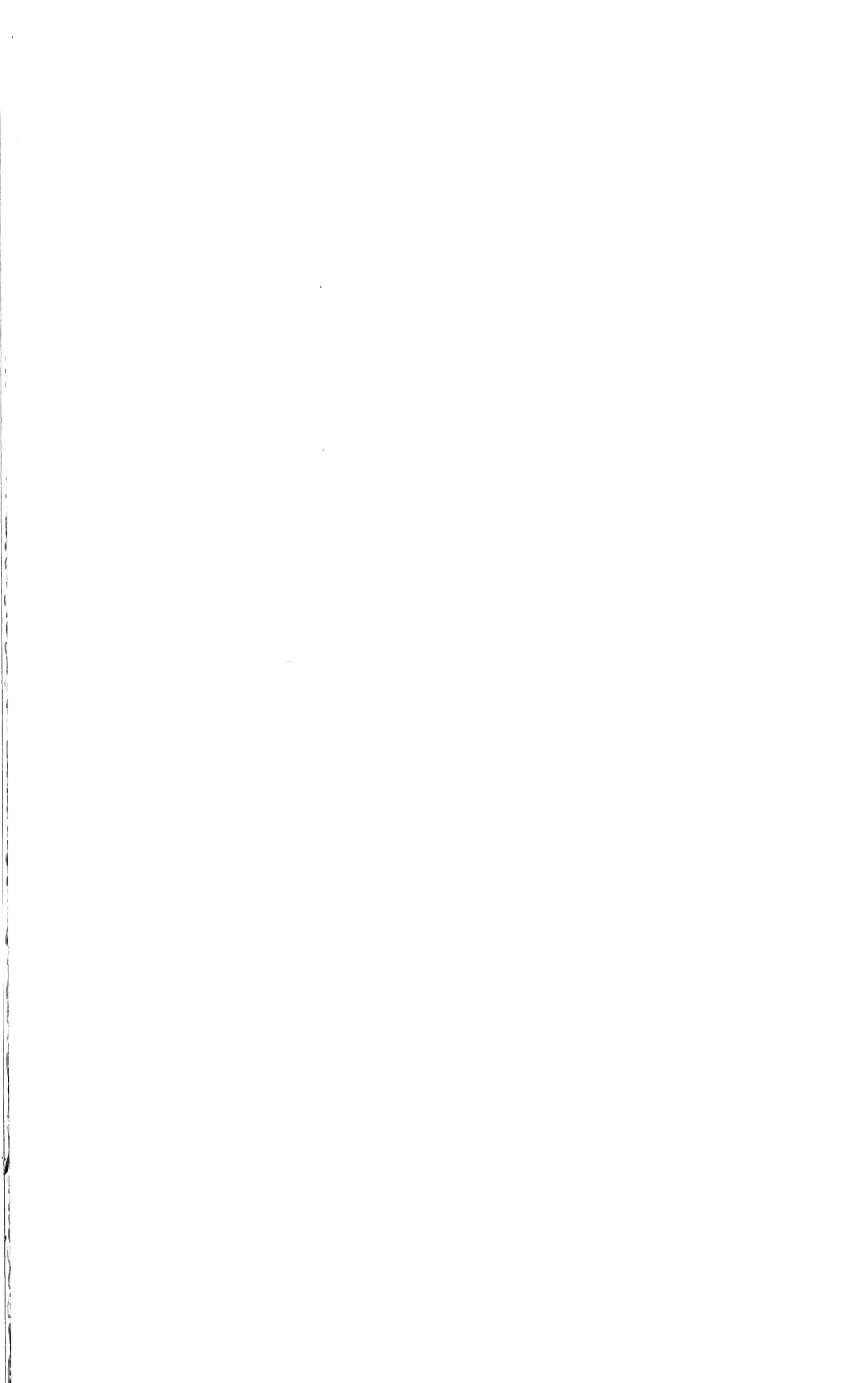
---

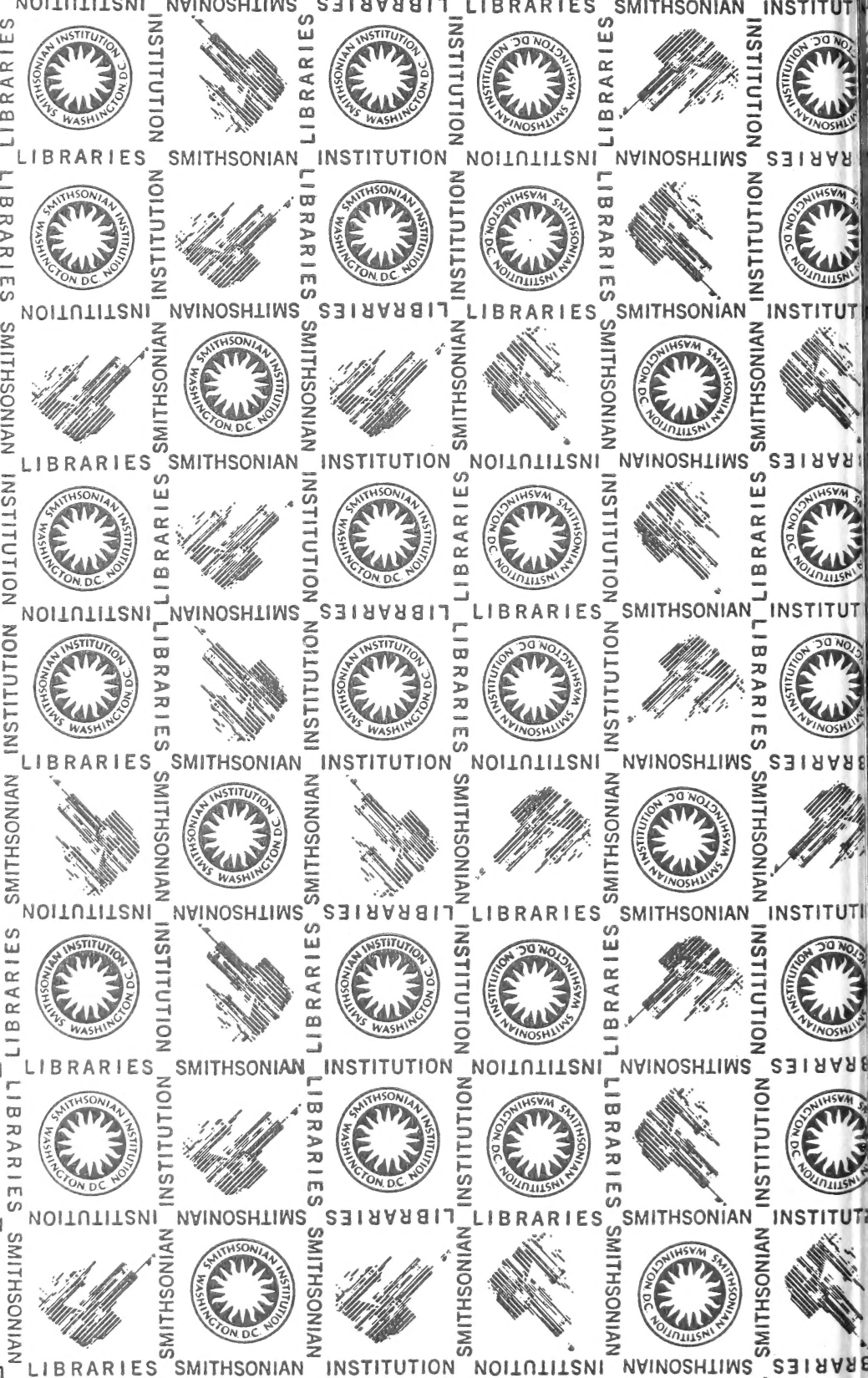
REVUE DE PALÉOBIOLOGIE

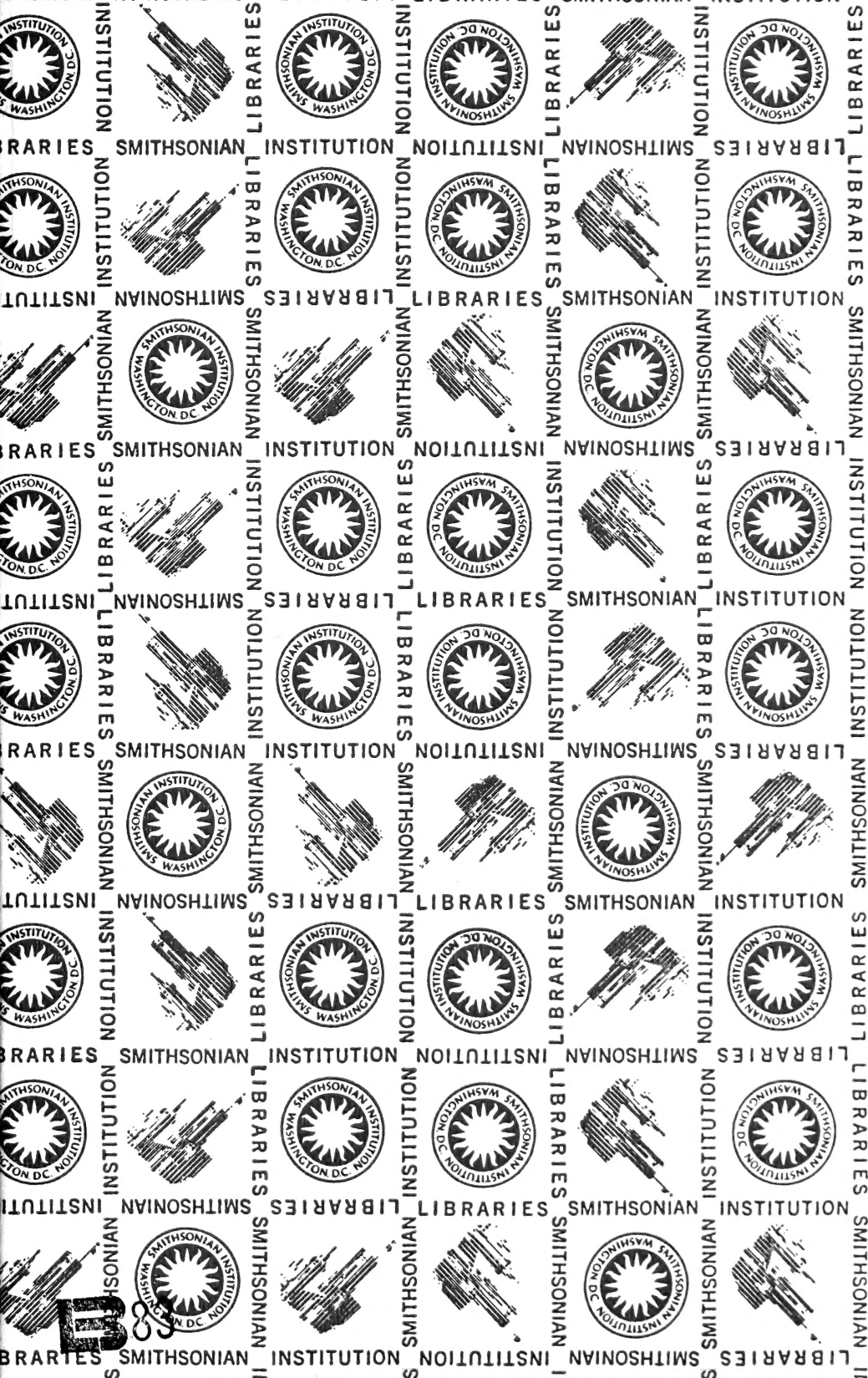
Echange











SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1670