R454
SI NH

Tome 66 **Fascicule 2** (N° 9-20) **Août 1959**

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT
fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN
Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER
Conservateur des invertébrés

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1959

LIBRARY OF CONGRESS
OCT 9 1959
SMITHSONIAN DEPOSIT

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 66. En cours de publication.

Pages

N° 1. E. Dottrens. Systématique des Corégones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique. Avec 12 figures et 16 tableaux dans le texte . . . 1

N° 2. Georges Dubois. Revision des *Cyclocoelidae* Kossack 1911 *(Trematoda)*. Avec 11 figures et 5 tableaux dans le texte 67

N° 3. V. Kiortsis. Développement de la crête chez la femelle du Triton. (Actions endocrines et déviation du nerf.) Avec 1 tableau et 4 figures dans le texte 149

N° 4. G. Pilleri. Ontogenese und Cerebralisation beim Biber (*Castor canadensis*, Kuhl). Mit 5 Textabbildungen 165

N° 5. Robert Matthey. Formules chromosomiques de *Muridae* et de *Spalacidae* La question du polymorphisme chromosomique chez les Mammifères. Avec 70 figures dans le texte 175

N° 6. Bruno Bögli. Das tubo-uterine Ventil beim Goldhamster. Mit 18 Textabbildungen 211

N° 7. Chusaburo Shoho. Sur l'identité des Filaires sous-cutanées du Blaireau (*Meles meles* L.) de Suisse. Avec 3 figures dans le texte 229

N° 8. Chusaburo Shoho. Die Setarien vom schweizerischen Reh, *Capreolus capreolus*. Mit 7 Textabbildungen 233

N° 9. G. Anders und H. Ursprung. Bildung von Pigmentschollen im Auge von *Drosophila melanogaster* nach experimenteller Schädigung der Imaginalanlagen. Mit einer Textabbildung 259

N° 10. Carl Bader. Das gestörte Geschlechtsverhältnis bei Hydracarinen. Mit 3 Textabbildungen 266

N° 11. H. Burla und M. Greuter. Vergleich des Migrationsverhaltens von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura*. Mir 4 Textabbildungen . . 272

N° 12. P. S. Chen. Trennung der Blutproteine von *Drosophila*- und *Culex*-Larven mittels Stärke-Gel-Elektrophorese. Mit 4 Textabbildungen 280

N° 13. E. Ernst. Beobachtungen beim Spritzakt der *Nasutitermes*-Soldaten. Mit 1 Textabbildung 289

N° 14. Ilse Faulhaber und Pierre Tardent. Das Verhalten der freien Aminosäuren im Verlauf der normalen und gehemmten Regeneration bei *Tubularia*. Mit 3 Textabbildungen 295

N° 15. Hans-Rudolf Haefelfinger. Remarques sur le développement du dessin de quelques Glossodoridiens (Mollusques Opisthobranches). Avec 8 figures dans le texte 309

N° 16. H.-J. Huggel. La pression sanguine du système veineux autonome de l'aile de la Roussette *Eidolon helvum* Kerr *(Macrochiroptera)*. Avec 2 figures dans le texte 315

N° 17. H. Mislin. Über die zentralnervöse Brustflossenrhythmik der Jungforellen *(Salmo fario)* während der Dottersackperiode. (Erste Lokalisierungsversuche.) Mit 7 Textabbildungen 321

N° 18. Marcus von Orelli. Über das Schlüpfen von *Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris*. Mit 8 Textabbildungen 330

N° 19. H. Sägesser und M. Lüscher. Über die Orientierung der Larve von *Rhadinoceraea micans* Kl. (Irisblattwespe). Mit 3 Textabbildungen 343

N° 20. Pierre Tardent. Capture d'un *Abudefduf saxatilis vaigiensis* Q. und G. *(Pisces, Pomacentridae)* dans le Golfe de Naples. Avec 2 figures dans le texte 347

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.— **Union postale Fr. 65.—**

(en francs suisses)

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

Tome 66, nos 9 à 20. — Juillet 1959

COMMUNICATIONS FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE, TENUE A LAUSANNE LES 7 ET 8 MARS 1959

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN LAUSANNE DEN 7. UND 8. MÄRZ 1959

Communications qui seront publiées dans une autre revue:
Mitteilungen, die in einer anderen Zeitschrift veröffentlicht werden:

Bargetzi, J.-P. (Neuchâtel): Les corégones du lac de Neuchâtel, cytologie et dosage de DNA.

Hauschteck, E. (Zurich): Über die Cytologie der Parthenogenese und der Geschlechtsbestimmung bei der Gallmücke *Oligarces paradoxus* Mein.

Mangold-Wirz, K. et **v. Orelli, M.** (Bâle): Die Blastokinese von *Octopus vulgaris*.

Weber, R. (Berne) et **Baell, Edgar** (Newhaven): Zur biochemischen Kennzeichnung von Mitochondrienpopulationen bei verschiedenen Entwicklungsstadien von *Xenopus*.

N° 9. **G. Anders** und **H. Ursprung,** Zürich. — Bildung von Pigmentschollen im Auge von *Drosophila melanogaster* nach experimenteller Schädigung der Imaginalanlagen. (Mit einer Textabbildung.)

Aus dem zoologisch-vergl.-anatomischen Institut der Universität Zürich[1].

Herrn Prof. Dr. **Hans Steiner** zum 70. Geburtstag.

Einleitung und Problemstellung

Die Augenfarbstoffe von *Drosophila melanogaster* lassen sich zwei Substanzgruppen zuordnen: die roten Pigmente sind Pterine (Viscontini, Hadorn und Karrer, 1957), die braunen gehören zu den Ommochromen (vgl. Kühn, 1956). Über Genetik und Pathologie der Ommochrombildung sind zahlreiche Einzelheiten bekannt. So wird bei vielen Mutanten der *lozenge* Pseudoallelgruppe, deren Hauptmerkmal eine komplexe Augenmissbildung ist (Literatur bei Anders, 1955), Ommochrompigment in Gestalt grober, karminroter Schollen abgelagert, deren Volumen ein Vielfaches der normalen Pigmentgranula betragen kann. Wie diese Konkrementbildung in den Augen der *lozenge* Mutanten zustandekommt, ist bisher nicht bekannt.

Nun lassen sich solche Ommochrom-Ablagerungen experimentell auch in den Malpighischen Gefässen herbeiführen, die normalerweise keine Ommochrompigmente enthalten (Ursprung, Graf und Anders, 1958). Im Anschluss an diese Beobachtung stellte sich die Frage, ob experimentell im Auge der Wildfliege die Bildung abnormer Ommochrom-Konkremente ausgelöst werden könne. Damit würde ein weiterer Beitrag zum Verständnis des *lozenge* Manifestationsmusters geleistet.

---

[1] Herrn Prof. Dr. E. Hadorn sind wir für die grosszügige Förderung unserer Arbeit sehr zu Dank verpflichtet.

Material und Methode

Wir verwendeten für unsere Versuche den Wildstamm *Sevelen* und einen *vermilion* Stamm. Augen-Imaginalscheiben verpuppungsreifer Larven wurden nach der bei Ursprung, Graf und Anders (1958) für Malpighische Gefässe beschriebenen Methode *in vitro* mit kurzwelligem UV bestrahlt und anschliessend in gleichalte Larven implantiert. In einigen Versuchsserien wurde eine Augenanlage von 12 h alten Puppen unmittelbar nach der Kopf-Ausstülpung von der Seite her *in situ* bestrahlt; dazu musste das Puparium über der Augenscheibe entfernt werden. In einer weiteren Versuchsanordnung teilten wir larvale Augenscheiben *in vitro* durch parallele Einschnitte mit Wolframnadeln in 5—6 schmale Gewebestreifen auf, die alle durch die unversehrt gelassene Antennenanlage in Verbindung blieben. Diese mechanisch geschädigten Imaginalscheiben implantierten wir ebenfalls in Wirtslarven. Für die mikroskopische Untersuchung wurden die Implantate resp. die *in situ* bestrahlten Augen nach der Metamorphose in 0,9% NaCl zu Quetschpräparaten verarbeit. Einige Objekte fixierten wir in Carnoy'scher Flüssigkeit und schnitten sie nach Einbettung in Paraffin (7—10 μ).

Ergebnisse

Aus früheren Untersuchungen an verschiedenen Allelen der Mutante *lozenge* wussten wir, dass die Menge des abnormen Pigmentes je nach Expressivität des Allels stark schwanken kann, wobei starke Allele zahlreiche und grosse Ommochromschollen aufweisen, bei schwächeren Allelen hingegen nur einzelne Körner zu finden sind (Anders, unveröffentlicht). Im Auge der Wildform konnten jedoch bei zahlreichen Stichproben nie abnorme Konkremente gefunden werden. Dementsprechend werteten wir bei der vorliegenden Untersuchung die Feststellung von mindestens einer klar abgrenzbaren Pigmentscholle in einem behandelten Auge als positiven Befund. Nicht selten waren behandelte Augen mit zahlreichen Konkrementen durchsetzt. Es war jedoch nicht das Ziel der Arbeit, das Ausmass dieser Schwankungen quantitativ zu erfassen. — Unsere Ergebnisse sind in der Tabelle S. 263 zusammengestellt.

Die Pigmentschollen sind im Gegensatz zu den gelben bis zinnoberrroten normalen Pigmentgranula leuchtend karminrot. Ihre Form ist unregelmässig kantig. Der Durchmesser beträgt meist ein bis mehrere μ. Die häufig auftretenden Agglomerate von Schollen sind entsprechend grösser. Vorläufig haben wir keine Anhaltspunkte dafür, dass die Schollen durch Zusammenballung normaler Pigmentgranula entstehen würden. Die Tatsache, dass sie ab und zu als längliche, geometrisch klar abgegrenzte, kristallähnliche Gebilde auftreten, spricht gegen eine Herkunft aus normalen Pigmentgranula. Sowohl im frischen Quetschpräparat, als auch auf Schnitten fanden wir die Pigmentschollen mitten unter normalen Pigmentgranula. Es ist deshalb anzunehmen, dass sie genau wie in den Malpighischen Gefässen intrazellulär entstehen. Eine andere Entstehungsweise lässt sich jedoch nicht ausschliessen.

a) *UV-bestrahlte Imaginalscheiben* (Versuchsserie A, Tab. S. 263, Abb. 1).

Meist erfolgte hier eine Reduktion des pigmenthaltigen Augenteils auf 1/3 bis 1/10 des Volumens eines unbehandelten Implantats. Die Schädigung durch Bestrahlung beschränkt sich aber nicht auf das Pigment. Auch die Chitinstrukturen werden betroffen. Die wenigen Fazetten, die wir beobachten konnten, waren selten gut ausgebildet; meist fehlten die Fazettenborsten. Die Rhabdomeren waren häufig verkürzt oder fehlten. Das Gesamtbild des geschädigten Auges ähnelt sehr dem Phänotypus starker *lozenge* Allele.

Von 44 implantierten Augenscheiben entwickelten 43 normales rotes Pigment; in 26 dieser pigmentierten Implantate wurden neben normalen Farbstoffgranula Pigmentschollen gefunden. Ein einziges Implantat entwickelte nur Chitinstrukturen (Tab. S. 263, A).

b) *in situ bestrahlte Augen junger Puppen* (Serie E).

Die allgemeine Morphologie der Schädigung entspricht den soeben beschriebenen Befunden bei behandelten Imaginalscheiben. Da durch die Bestrahlung der Puppen ausser der Augenanlage auch mehr oder weniger grosse benachbarte Zellbereiche getroffen werden, sind alle Tiere schlüpfunfähig und müssen zur Untersuchung aus dem Puparium herauspräpariert werden. Der Tod erfolgt

nicht selten auf dem Bestrahlungsstadium vor jeglicher Ausfärbung. Unsere Daten beziehen sich auf diejenigen Tiere, die nach vollständiger Entwicklung untersucht wurden.

Von 29 sezierten Tieren fanden wir bei 21 abnorme Pigmentschollen. Die Zahl der Schollen war durchwegs kleiner als bei den larval bestrahlten Organen.

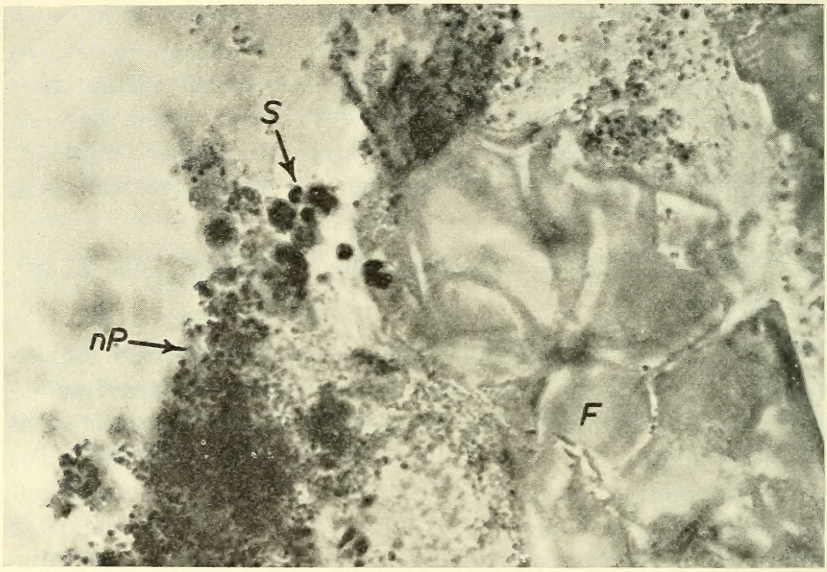


Abb. 1.

Mikrophotographie eines Quetschpräparates der Versuchsserie A. F, Fazettenchitin; nP, normale Pigmentgranula; S, Pigmentschollen. Vergrösserung ca. 1000 ×.

c) *Weitere Behandlungsergebnisse* (Serie D).

Von unseren Versuchen an Malpighischen Gefässen her wussten wir, dass ein einfaches mechanisches Trauma die Bildung von Ommochrompigment bewirken kann. Die Befunde an einigen nach der auf S. 260 angegebenen Weise aufgeteilten Imaginalscheiben bestätigen diese Ergebnisse. Alle 6 behandelten Implantate bildeten ansehnliche Mengen von Pigmentschollen.

Auch die Behandlung von Augen-Imaginalscheiben mit alkalischem Trypsin führt zur Pigmentschollen-Bildung. (Wir sind Herrn Prof. Dr. HADORN für die Überlassung dieses unveröffentlichten Befundes zu Dank verpflichtet.)

TABELLE.

Versuchsanordnungen und Ergebnisse. n, *Anzahl untersuchte Implantate resp.* in situ *bestrahlte Augen. In Serie E kamen nur solche Augen zur mikroskopischen Untersuchung, die bei schwacher Binokularvergrösserung sichtbar pigmentiert waren (29).*

Serie	Spender	Behandlung der Implantate	Wirt	n	Implantate mit Pigment	davon mit Pigment-schollen
A	+	10-15 Min. UV	+	44	43	26
B	v	10-12 Min. UV	v	26	23	0
C	v	10 Min. UV	+	14	7	5
D	+	mechanische Schädigung	+	6	6	6
E	Bestrahlung von pupalen + Augen *in situ*, 1—20 Min. UV			29	(29)	21

d) *Die Natur der pathologischen Pigmentschollen* (Serien B und C).

Durch die Kombination des Gens *vermilion (v)* mit dem Faktor *lozenge* wurde bereits gezeigt, dass die *lozenge*-Pigmentschollen Ommochromnatur haben (ANDERS, 1955). Dasselbe wurde für die Schollen der traumatisierten Malpighischen Gefässe nachgewiesen (URSPRUNG, GRAF und ANDERS, 1958).

Um diese Verhältnisse im Rahmen unserer Experimente abzuklären, bestrahlten wir *v* Augenscheiben und implantierten sie sowohl in *v*, als auch in Wildwirte. Bei 7 *v* Implantaten, die in Wildwirten Pigment des Wildtyps entwickelten, fanden wir in 5 Fällen gut ausgebildete Pigmentschollen. Bei 26 *v* Implantaten, die zur Kontrolle in *v* Wirte verpflanzt wurden, fanden wir in keinem einzigen Fall abnorme Schollen. Die Unterschiede zwischen Serie B und C sind mit $\chi^2 = 11$ stark gesichert ($p < 0{,}001$), diejenigen zwischen den Serien A und B mit $\chi^2 = 12$ ($p < 0{,}001$).

Auf Grund dieser Befunde dürfte die Ommochromnatur der Pigmentschollen als erwiesen gelten.

Diskussion

Die strenge Trennung im Schädigungsmuster der Mutante *lozenge* zwischen Pigmenten der Pterin- und der Ommochromreihe ist ein besonders auffallendes biochemisches Phän (Anders, 1955). Aus unseren früheren Untersuchungen an Malpighischen Gefässen geht hervor, dass sich Anomalien im Ommochromstoffwechsel mit unspezifischen Mitteln hervorbringen lassen (Ursprung, Graf und Anders, 1958). Die vorliegenden Versuche zeigen nun, dass, wenn beide Pigmente im Augengewebe dem gleichen experimentellen Trauma ausgesetzt werden, in erster Linie die Ommochromgruppe mit leicht erfassbaren Anomalien reagiert. Diese Befunde entsprechen dem für *lozenge* charakteristischen Wirkungsmuster.

Die Gleichartigkeit der Reaktion auf verschiedenartige Agentien (UV, mechanisches Trauma, Fermenteinwirkung) deutet darauf hin, dass die experimentell ausgelöste Bildung von Pigmentschollen im Auge auf relativ einfache und unspezifische Weise zustandekommt. Die Tatsache, dass Pigmentschollen inmitten von normalen Pigmentgranula und ohne äussere Beziehung zu ihnen entstehen können, lässt vermuten, dass auch im Augenbereich Ommochrom unabhängig von den Pigmentträgern entstehen kann. Dies steht für die Malpighischen Gefässe bereits fest und scheint auch im Bereiche der Hoden möglich zu sein (Goldschmidt und Hadorn, 1959).

Die experimentelle Entstehung von Ommochrom lässt sich jedoch nicht beliebig verwirklichen. Wie wir bei den Versuchen mit der Mutante *vermilion* feststellen konnten, müssen dazu ganz bestimmte genphysiologische Voraussetzungen erfüllt sein.

Wenn wir von unseren Befunden auf die Wirkungsweise des *lozenge* Gens rückschliessen, können wir annehmen, dass die Bildung von Ommochromschollen im *lozenge* Auge kein direktes Produkt der Genaktivität darstellt, sondern als ein von der primären Genwirkung eventuell erheblich entferntes Merkmal aufzufassen ist. Im Zusammenhang mit anderen Befunden (Anders, 1955) lässt sich nun allmählich eine Hierarchie der Phäne im lozenge Wirkungsmuster aufstellen.

Summary

1. Wildtype larval eye discs of *Drosophila melanogaster*, when irradiated with UV-light and transplanted into + hosts, form dark red purple pigment masses in addition to the normally present light red granules.

2. When *vermilion* was used both as donor and host, no pigment masses were detected, whereas *vermilion* discs formed the masses in + hosts. It is concluded that the additional pigment is an ommochrome.

3. The formation of the red masses is not a specific result of UV irradiation. It was also observed after mechanical damage.

LITERATUR

Anders, G. 1955. *Untersuchungen über das pleiotrope Manifestationsmuster der Mutante lozenge-clawless (lz^{cl}) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererb. 87, 113-186.

Goldschmidt, E. and E. Hadorn. 1959. *Host-transplant interactions in biosynthesis of Drosophila pteridines*. J. Embryol. Exp. Morphol. (im Druck).

Kühn, A. 1956. *Versuche zur Entwicklung eines Modells der Genwirkungen*. Naturwiss. 43, 25-28.

Ursprung, H., G. E. Graf und G. Anders. 1958. *Experimentell ausgelöste Bildung von rotem Pigment in den Malpighischen Gefässen von Drosophila melanogaster*. Rev. Suisse Zool. 65, 449-460.

Viscontini, M., E. Hadorn und P. Karrer. 1957. *Fluoreszierende Stoffe aus Drosophila melanogaster: die roten Augenfarbstoffe*. Helv. chim. Acta 40, 579-585.

N° 10. **Carl Bader,** Basel. — Das gestörte Geschlechtsverhältnis bei Hydracarinen. (Mit 3 Textabbildungen.)

Naturhistorisches Museum Basel.

In der umfangreichen Hydracarinenliteratur finden sich immer wieder Angaben, die auf ein gestörtes Geschlechtsverhältnis gewisser Arten hinweisen. So hat O. Lundblad erst kürzlich für das Auftreten der Männchen folgende Prozentzahlen angegeben:

Lebertia zschokkei	40,3%
Hygrobates fluviatilis	37,9%
Protzia rugosa	24,5%
Aturus scaber	20,3%
Feltria rubra	19,8%
Sperchon denticulatus	7,6%

Es handelt sich dabei um die Verwertung eines grossen Materials, das der schwedische Forscher im Laufe einiger sommerlichen Sammelreisen in mitteleuropäischen Bächen gefangen hat. Seine Angaben decken sich weitgehend mit den Befunden meiner eigenen Sammeltätigkeit (Julifänge) im Schweizerischen Nationalpark. Aus dem noch nicht vollständig bearbeiteten Material kann ich hier schon die folgenden Ergänzungen geben:

Sperchon glandulosus	61,7%
Lebertia zschokkei	38,5%
Hydrovolzia placophora	33,3%
Feltria rubra	26,6%
Sperchon violaceus	9,8%
Feltria setigera	5,7%

Das gestörte Geschlechtsverhältnis ist durch die Untersuchung einer grossen Anzahl bestimmter Wassermilben sicher unbestritten, und so drängt sich hier die Frage auf, wie diese Störung zu erklären sei.

Eine erste Abklärung ergab die gründliche Erforschung von etwa 20 Gebirgsbächen des Nationalparks. Hier konnte zunächst

bewiesen werden, dass das gestörte Geschlechtsverhältnis einiger Arten im ganzen Bachverlauf, also von der Quelle bis zur Einmündung in den Hauptfluss, gleichmässig auftritt. Weiter zeigte sich die Tatsache, dass die beiden Geschlechter auch sonst keine bevorzugten Stellen in den Bächen aufsuchen. Im Moos, in den Algen oder unter den Steinen war die Verteilung von ♂ und ♀ immer ungefähr die gleiche. Einzig bei den Nymphen schien es, als ob diese noch nicht geschlechtsreifen, körperlich schwächeren Tiere das Moos in der etwas schwächeren Strömung bewohnen.

Einige Zufallsbeobachtungen im Laufe mehrerer Jahre veranlassten mich, eine jahreszeitliche Untersuchung durchzuführen. Im Kiental (B. O.) fand sich auf 1000 m Meereshöhe ein Bach mit nahezu idealen Bedingungen: konstante Wasserführung, geringe Temperaturdifferenzen während des Jahres und ein reichlicher Moosbewuchs gaben die Grundlage für eine intensive Erforschung des Problems.

Ich liess mir in regelmässigen Abständen eines Monats eine etwa 10-litrige Moosprobe auf schnellstem Wege nach Basel schicken, wo ich spätestens 20 Stunden nach der Entnahme das Moos gründlich auswaschen konnte. Die noch immer lebhaften Wassermilben wurden herausgesucht und in der KOENIKE'schen Flüssigkeit konserviert. Eine oberflächliche Kontrolle der Tiere ergab den ersten Befund, dass gegen 7000 Hydracarinen in ca. 16 Arten vertreten waren. Von diesen wurde die in 4466 Exemplaren vorhandene Art *Sperchon glandulosus* Koenike einer ausführlichen Untersuchung unterworfen: jedes Tier wurde nach der Geschlechtsbestimmung in seiner Länge gemessen, die Farbtönung notiert und bei geschlechtsreifen Weibchen die Anzahl der reifen Eier im Körperinnern festgestellt. Dabei wurden die folgenden Resultate gewonnen:

Aus Abbildung 1 geht deutlich hervor, dass das Geschlechtsverhältnis im Laufe eines Jahres einer auffallenden Schwankung unterworfen ist. Im Januar sind die ♂ gleichstark mit den ♀ vertreten. Die relative Zahl der ♂ nimmt bis März auf ca. 25% ab, dann steigt sie im Mai wieder auf 50%, um sich im Laufe der nächsten Monate bis auf 60% zu erhöhen. Erst gegen Ende des Jahres fällt die Zahl wieder auf 50%.

Um den zweiten Teil dieser Kurve zunächst erkären zu können, ist es notwendig, die Auswertung der einzelnen Monatsbefunde zu betrachten. Bis zum April sind bei beiden Geschlechtern die Vertei-

lungskurven nach Grösse und Anzahl gleichmässig. Diese werden vom Mai an gestört. Zuerst erscheinen die juvenilen, kleinen und hellen ♂. In Abb. 2 zeigt sich dies als Störung in der Verteilungskurve der ♂, wo die juvenilen Tiere zwischen 650 und 850 μ, die adulten zwischen 850 und 1150 μ zu finden sind. Der Kurvenverlauf der ♀ bleibt normal (900—1250 μ). Im Juni treten schon recht viele juvenile ♂ auf, aber erst nur einige wenige vereinzelte junge ♀, die erst ab Juli in verstärkter Zahl zu bemerken sind. Die ♂ der

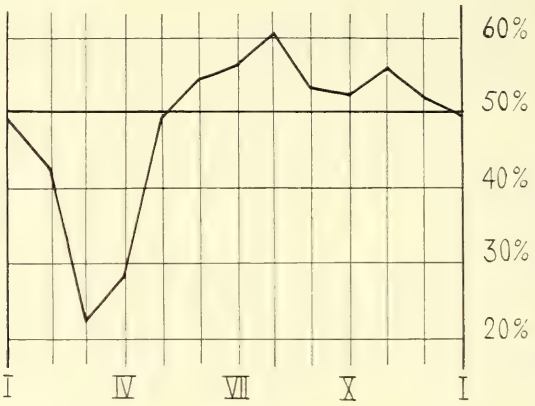


Abb. 1.
Sperchon glandulosus, Geschlechtskurve beim ♂.

neuen Generation sind also den ♀ um ca. 2 Monate voraus, was sich im Ansteigen der männlichen Geschlechtskurve auswirken muss, denn diese erhöht sich bis zum August auf ca. 60%. Erst von diesem Monat an macht sich der verstärkte Nachschub der ♀ bemerkbar, und da ab September keine juvenilen ♂ mehr erscheinen, muss die Kurve absteigen bis zum Moment, wo auch ab Dezember keine jungen ♀ mehr nachrücken. Damit ist der normale Prozentsatz von 50% erreicht.

Zu Beginn des neuen Jahres sind demnach 2 Generationen, ungefähr gleichmässig verteilt, nebeneinander zu finden.

Wie schon früher gezeigt worden ist (Bader 1938), kann der blind-endende Mitteldarm die Rückstände der Verdauung nicht ins Freie ausstossen. Die dunkel gefärbten, unverdaulichen Abbauprodukte sammeln sich mit der Zeit in den Darmzellen an; das Tier wird immer dunkler. Auf Grund dieser Erkenntnis können im

Januar die beiden Generationen voneinander unterschieden werden. Die älteren Tiere sind intensiv dunkel gefärbt, die jungen sind von diesen durch ihre hellbraune Farbe zu unterscheiden. Vom Januar an nehmen die dunklen ♂ in ihrer Anzahl ab, im März sind sie verschwunden. Daher muss die Kurve der ♂ auf ca. die Hälfte des Bestandes, also auf ca. 25% fallen. Vom März an werden auch die dunklen ♀ seltener, im Mai sind sie nicht mehr nachweisbar. Das Geschlechtsverhältnis der „jungen" Generation ist nun wieder

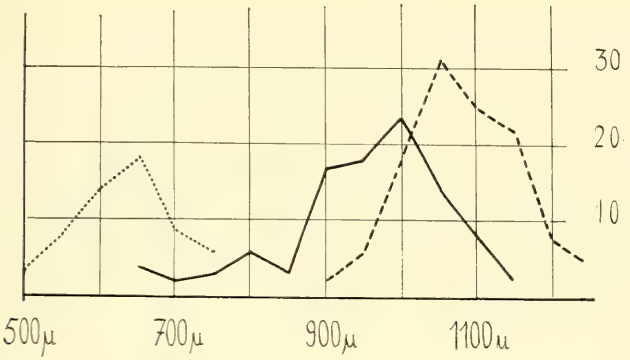


Abb. 2.
Sperchon glandulosus, Verteilungskurven im Mai.
Ny ....., ♂ ———, ♀ - - - - -.

normal, wird aber durch das Auftreten der nächsten Generation wieder gestört. Das Schwanken der Geschlechtskurve kann also bei *Sperchon glandulosus* durch das Nebeneinander von 2 Generationen und das verspätete Erscheinen der ♀ erklärt werden. Ob diese Erklärung für sämtliche bachbewohnenden Wassermilben gilt, ist im Moment durchaus ungewiss. Auf keinen Fall kann das 5-prozentige Auftreten der ♂ von *Feltria setigera* im Nationalpark (Julifänge) auf diese Weise gedeutet werden.

Gegen Ende des Jahres können im Körperinnern der hellen juvenilen ♀ die ersten vereinzelten Eier festgestellt werden, und bald darauf finden sich auch die Eipakete an den Moosbüscheln. Das Auftreten der reifen Eier ist also mit der Eiablage identisch. Im Mai tragen nahezu alle ♀ im Innern eine gewisse Anzahl von reifen Eiern (1—17 Stück), die Kurve der eiertragenden ♀ erreicht im Mai mit 86% ihr Optimum, um dann bis zum September auf

den Nullpunkt abzuklingen. Aus den Eiern schlüpfen nach einigen Tagen die sechsbeinigen Larven, über deren Entwicklung bis jetzt nur sehr wenig bekannt geworden ist. Immerhin ist anzunehmen, dass das von WALTER aufgestellte Schema mit 9 Entwicklungsstadien auch bei der vorliegenden Art Gültigkeit hat. Aus den wahrscheinlich parasitierenden Larven entstehen nach einer gewissen Zeit die 8-beinigen Nymphen. Diese fehlen in dem zur Untersuchung gelangten Material in den Monaten August und September,

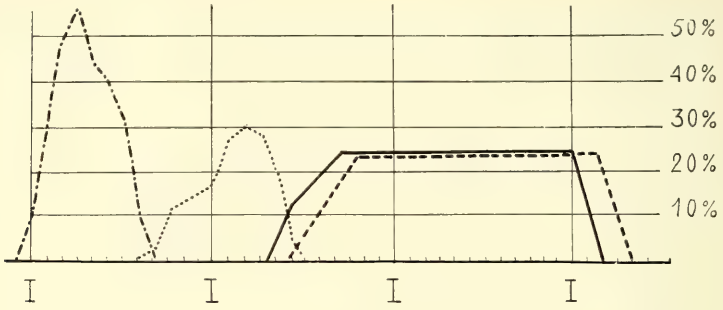


ABB. 3

Sperchon glandulosus, Entwicklungsschema.
Eiertragende ♀ ———, Ny ....., ♂ ———, ♀ - - - - -.

nehmen aber dann an Zahl und Grösse rasch zu und sind vor allem in den Wintermonaten häufig. Die Nymphenkurve erreicht ihr Optimum im März, so dass aus dieser Tatsache entnommen werden kann, dass die erste Phase der Entwicklung Ei — Nymphe im Durchschnitt 10 Monate beansprucht.

Über die Lebensdauer der Nymphen kann mit Sicherheit nur so viel ausgesagt werden, dass diese Tiere höchstens 10 Monate, im Durchschnitt aber nur 6 Monate alt werden. Die beiden letzten Ruhestadien vor der Imago, die des *Teleiochrysallis-* und des *Teleiophan*-Stadiums, beanspruchen nach meinen Beobachtungen nicht mehr als 4 Wochen; sie finden sich in den Monaten April bis November und führen zu den erwachsenen Tieren. Von diesen erscheinen ab Mai die juvenilen ♂, 2 Monate später die juvenilen ♀. Die Gründe dieser Verschiebung sind zur Zeit noch unbekannt.

Weiter geht aus dem vorliegenden Untersuchungsmaterial hervor, dass die im Spätsommer geschlüpften ♀ schon ab Dezember

geschlechtsreif werden und bis spät in den nächsten Sommer zur Eiablage gelangen. Am Anfang des darauffolgenden Jahres beginnt das Absterben dieser Generation, und zwar sind es eben die ♂, die zuerst verschwinden, gefolgt, mit einer zweimonatigen Verspätung, von den ♀.

In Abb. 3 sind meine vorläufigen Befunde in einer graphischen Darstellung entwickelt worden: im ersten Jahre erfolgt die Eiablage, im zweiten Jahre häufen sich die Nymphen, aus denen sich im gleichen Jahr die juvenilen Imagines entwickeln. Im dritten Jahre schreiten die Tiere zur Fortpflanzung und sterben zu Beginn des vierten Jahres ab. Mit Absicht ist das Nebeneinander der beiden Generationen nicht dargestellt worden, doch dürfte es nicht schwer fallen, sich die beiden Generationen in Form von übereinander liegenden Bändern vorzustellen.

Mit dieser Untersuchung kann zum ersten Male über die Entwicklung bachbewohnender Wassermilben eine präzise Angabe gemacht werden. Von der Eiablage bis zum Tode verstreichen bei *Sperchon glandulosus* ziemlich genau drei Jahre, eine Feststellung, die zunächst nur für einen Gebirgsbach in 1000 m Höhe gilt. Es ist klar, dass nur durch die gründliche Erforschung weiterer Bäche sowohl im Hochgebirge als auch im Flachland noch viele andere Probleme der Hydracarinen einer Lösung nahe gebracht werden können.

LITERATUR

Bader, C. 1938. *Beitrag zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarinen.* Rev. suisse Zool. 45, 721-806.

Lundblad, O. 1956. *Zur Kenntnis süd- und mitteleuropäischer Hydrachnellen.* Arkiv för Zoologie. 10, 1-306.

Walter, C. 1915. *Notizen über die Entwicklung torrentikoler Hydracarinen.* Zool. Anz. XLV, 442-456.

N° 11. **H. Burla** und **M. Greuter,** Zürich. — Vergleich des Migrationsverhaltens von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura.* (Mit 4 Textabbildungen.)

Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Drosophila subobscura und *obscura* sind die zwei häufigsten Arten der *obscura*-Gruppe in der Schweiz. Bei *Drosophila*fängen (1, und unveröffentlichte Ergebnisse) zeigt es sich immer wieder, dass sich die zwei Arten unterschiedlich über die Biotope Wald und Feld verteilen. *D. obscura* tritt fast ausschliesslich im Waldinnern und am Waldrand auf, seltener bei freistehenden Gehölzen. Bei anhaltender Trockenheit begegnet man ihr fast nur noch an feuchteren Stellen des Waldinnern. *D. subobscura* dagegen hat ihr Dichtemaximum am Waldrand und findet sich selbst bei trockener Witterung in der Nähe freistehender Büsche und Bäume, zum Beispiel unter Obstbäumen. Bei ökologischen Beobachtungen in Westeuropa (2) wurde *D. subobscura* morgens und abends auf Ködern festgestellt, die bis 100 m vom Waldrand entfernt in einer Wiese ausgelegt waren. Alle diese Beobachtungen lassen darauf schliessen, dass *D. subobscura* vom Waldrand aus ins Freiland migriert, periodisch je morgens und abends, während *D. obscura* in ihrem Vorkommen an die Wälder gebunden ist.

In der vorliegenden Arbeit wird über Experimente berichtet, die diese unterschiedlichen Befunde nachprüfen sollen. Es handelte sich darum, festzustellen, ob bei Freilassungsversuchen markierter Fliegen *D. subobscura* mit grösserer Leichtigkeit ins Freiland migriert als *D. obscura.*

Eine solche unterschiedliche Biotopwahl wäre wohl imstande, sich auf die Intensität der Rassenbildung auszuwirken. Im zentral- und westeuropäischen Gebiet ist der Wald stark gelichtet und auf isolierte Parzellen beschränkt. *Drosophila obscura* würde daher, dank ihrer Bindung an den Wald, in zahlreiche isolierte Populationen aufgesplittert sein, und die Unterschiede zwischen den Isolaten dürften sich im Lauf der Zeit erhöhen, während bei *D. subobscura* die Isolate dauernd durch Migration über das freie Feld

aufgebrochen würden, was eine Rassenbildung verlangsamte. Damit stehen diese Migrationsexperimente in Zusammenhang mit vergleichenden Untersuchungen über die Intensität der Rassenbildung bei den beiden *Drosophila*-Arten.

Methode

Beide Arten wurden in Massen bei einer Zimmertemperatur von 20—22° C gezüchtet. Die Fliegen wurden 1—24 h vor dem Aussetzen mit Rotor Brilliant-R, einem roten Fettfarbstoff (3), in Narkose trocken bestäubt. Der Farbstoff hielt sich mehrere Tage auf der Fliegencuticula, vor allem im Rüsselpolster, an der Flügelbasis und an den Beingelenken. Bepuderte Tiere, die täglich auf frisches Futter umgesetzt wurden, behielten den Farbstoff in erkennbaren Spuren mehr als 10 Tage lang bei. Der Farbstoff konnte beim narkotisierten Tier leicht im auffallenden Licht bei einer Vergrösserung von 30 × festgestellt werden. Im Zweifelsfall wurden Fliegen auf einem Fliesspapier mit einem Tropfen Azeton benetzt. Die allenfalls vorhandene Farbe wurde hierbei ausgewaschen und bildete auf dem Papier einen roten Fleck.

Die Anzahlen freizulassender Tiere wurden geschätzt auf Grund einer Stichprobe, die ca. ¼ aller Zuchtflaschen umfasste. Als Köder für das Wiedereinfangen dienten ausschliesslich zerdrückte Bananen, die mit Hefe und Zucker versetzt und 2—3 Tage der Gärung überlassen wurden. Jeder Köder enthielt etwa ½ kg dieser Masse, ausgebreitet auf einem weissen Kartonteller. Die Köder wurden während der ganzen Zeit des Versuchs, also 2—4 Tage lang, im Freien belassen und bei Bedarf ergänzt. Das Fangfeld wurde mit Messband und Kompass ausgemessen. An den Fängen beteiligten sich 2—6 Personen. In jeder Fangperiode (Morgen oder Abend) wurden alle Köder 3—4 mal mit Streifnetz abgesammelt, wobei die Fänger ihre Plätze vertauschten.

Streifenversuch

Am 26.7.58 morgens um 6 Uhr wurden je ca. 10 000 *D. subobscura* und *D. obscura* an einem Waldrand bei Nänikon freigelassen. Am Abend vorher waren vier parallele Köderstreifen senkrecht zum Waldrand ausgelegt worden, als Kontrollstreifen zudem eine Köderlinie längs des Waldrandes. Die ersten 10 Köder von Zentrum (= Freilassungspunkt) aus hatten 10 m Abstand voneinander, die nächsten 5 je 20 m. Die Anordnung ist in Abb. 1 dargestellt. Gesammelt wurde am gleichen Morgen eine Stunde nach dem Aussetzen, sowie am Abend und ferner am folgenden Tag nochmals je am Morgen und am Abend.

Für jeden der vier Streifen A—D und gesondert für die beiden *Drosophila*-Arten sind die Anzahlen wiedereingefangener, markierter Fliegen in Abb. 2 wiedergegeben. Insgesamt wurden (einschliesslich Waldrand) 842 Individuen von *D. subobscura* (8%) und 725 Individuen von *D. obscura* (7%) wieder eingefangen. Gleichzeitig wurden

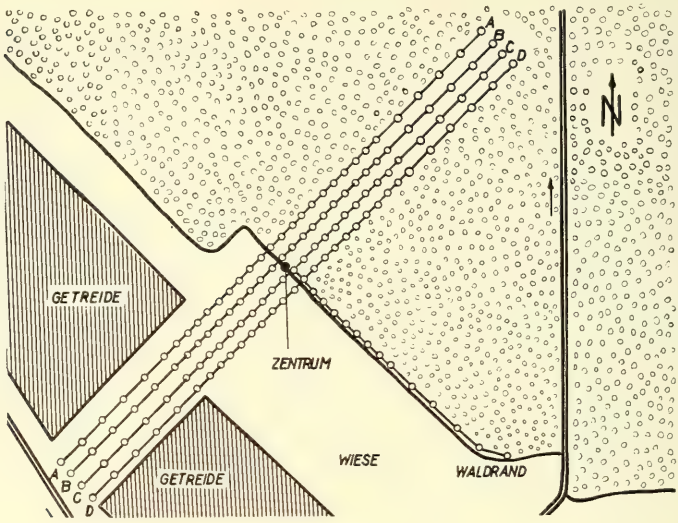


Abb. 1.

Anordnung der Köder (Kreise) in vier parallele, senkrecht zum Waldrand verlaufende Linien A bis D im „Streifenversuch". Im „Zentrum" wurden die markierten Fliegen ausgesetzt.

881 unmarkierte *D. subobscura* und 344 unmarkierte *D. obscura* gefangen, was hinlänglich beweist, dass das Fanggelände dem natürlichen Biotop dieser Arten entspricht. Die Abbildung zeigt deutlich, dass *D. subobscura* längs der drei Streifen B—D mit etwa gleicher Leichtigkeit in den Wald hinein wie aufs freie Feld hinaus migriert. Dagegen ist *D. obscura* durchwegs auf den Waldködern häufiger als im Feld. Um dieses unterschiedliche Migrationsverhalten objektiv zu beurteilen, wurde je Art, Reihe und Biotop (Wald oder Feld) die durchschnittliche Distanz vom Waldrand aus berechnet nach der Formel

$$\bar{r} = \frac{\Sigma rh}{n}$$

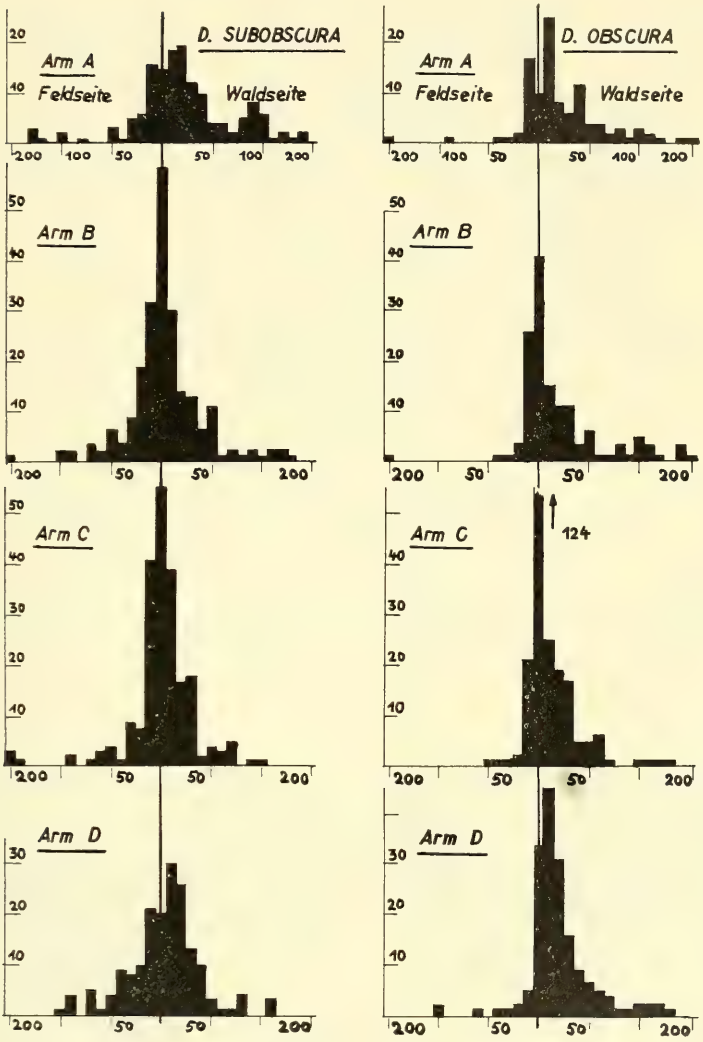


Abb. 2.

Die Häufigkeits-Histogramme zeigen die Anzahl wiedereingefangener markierter Fliegen, getrennt für die Arme A bis D und die zwei Arten *D. subobscura* (linke Kolonne) und *D. obscura* (rechte Kolonne). Abszissenwerte in Metern, vom Aussetzungspunkt (Waldrand) aus gemessen.

In dieser Formel bedeutet r die Distanz in Metern vom Waldrand aus, h die Anzahl gefangener markierter Fliegen je r, und n die

Gesamtzahl aller gefangener markierter Fliegen je Streifen. Der mittlere Fehler der durchschnittlichen Distanz ist dann

$$s_{\bar{r}} = \sqrt{\frac{\Sigma r^2 h}{n\,(n\text{-}1)}}$$

Diese Masszahlen sowie die *t*-Werte für den Vergleich Wald-Feld je Reihe und Art finden sich in Tab. 1.

Tabelle 1.

Durchschnittliche Distanzen in Metern, die von D. subobscura (sub) und D. obscura (ob) vom Waldrand aus in die Biotope Feld und Wald hinein zurückgelegt wurden, gesondert für die Streifen A—D.

	A		B		C		D	
	sub	ob	sub	ob	sub	ob	sub	ob
Feld . . .	28,68	17,27	17,19	8,24	17,89	2,52	25,06	9,13
Wald . .	41,65	36,63	20,83	31,32	15,66	12,33	23,15	24,31
t-Wert . .	1,43	2,09*	0,88	3,77***	0,53	5,01***	3,74***	3,22**
Freiheitsgrade	145	104	223	137	216	231	172	170

Bei *D. subobscura* ergibt sich ein gesichertes *t* nur für die Reihe D, und zwar sind bei D die Fliegen häufiger im Feld als im Wald. Bei *D. obscura* sind die mittleren zurückgelegten Distanzen bei allen vier Reihen im Wald gesichert grösser als im Feld. Damit ist erwiesen, dass sich in diesem Versuch die beiden Arten in ihrem Migrationsverhalten unterscheiden.

Schachbrettversuch

Am 30.7 abends um fünf Uhr wurden abermals je etwa 10 000 Individuen von *D. obscura* und *subobscura* an einem Waldrand bei Gutenswil (Chäsberg, Nänikerhard) freigelassen. Unmittelbar vorher wurden die Köder in schachbrettartiger Anordnung mit einem gegenseitigen Abstand von sieben Metern ausgelegt, wobei das Köderfeld durch den Waldrand ungefähr halbiert wurde. Die Anordnung ist in Abb. 3 dargestellt. Der erste Fang fand eine

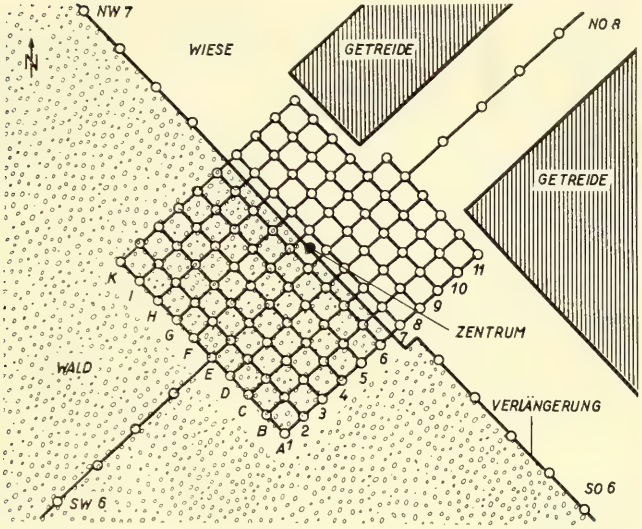


Abb. 3.

Anordnung der Köder (Kreise) im „Schachbrettversuch". Die Fliegen wurden ausgesetzt im „Zentrum".

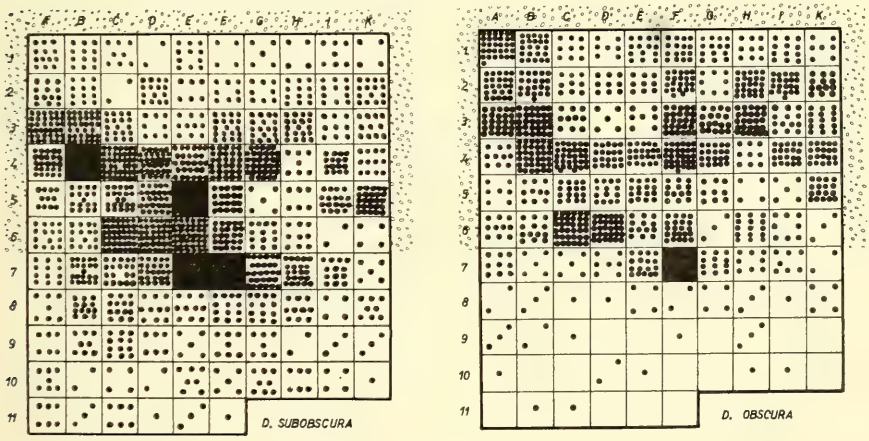


Abb. 4.

Anzahlen wiedereingefangener Individuen von *D. subobscura* (links) und *D. obscura* (rechts) im Schachbrettversuch. Jeder Punkt steht für eine Fliege.

Stunde nach dem Aussetzen statt, weitere Fänge wurden an den beiden folgenden Tagen je morgens und abends sowie mit einem Tag Unterbruch nochmals an einem weiteren Abend durchgeführt.

Die gesamten Fangergebnisse, gesondert für die beiden Arten, sind in Abb. 4 dargestellt, wobei jeder Punkt für eine Fliege steht. Insgesamt wurden bei *D. subobscura* 1622 (16%) und bei *D. obscura* 1159 (11%) der markierten Fliegen wieder eingefangen. Die Zahlen für gleichzeitig gefangene unmarkierte Fliegen betragen für *D. subobscura* 609 und für *D. obscura* 493. In Abb. 4 kommt wiederum zum Ausdruck, dass *D. subobscura* leichter und weiter ins freie Feld migriert als *D. obscura*. Für die statistische Beurteilung dieses Unterschieds wurden zunächst alle Köder mit dem gleichen Abstand zum Zentrum in Abstandsklassen zusammengefasst (Tab. 2).

Tabelle 2.

Anzahlen wiedereingefangener markierter Fliegen im Schachbrettversuch, getrennt für die beiden Arten und für die beiden Biotope „Wald" und „Feld". Köder mit gleichem Abstand vom Zentrum sind in „Abstandsklassen" vereinigt. Für jede Art und Abstandsklasse sind Wald- und Feldertrag verglichen und auf Grund einer 1 : 1 - Erwartung je ein χ^2 berechnet.

Abstandsklasse	Anzahl Köder je Klasse & Biotop	Distanz in m	*D. subobscura*			*D. obscura*		
			Wald	Feld	χ^2	Wald	Feld	χ^2
1	2	4,9	70	180	48,4	35	72	12,8
2	4	11,1	125	77	11,4	62	25	15,8
3	2	14,8	32	23	1,5	20	5	9
4	4	17,9	109	53	19,4	104	14	68,8
5	4	21,0	95	37	26	60	4	49
6	6	24,7	94	60	7,6	95	17	54
7	4	26,7	61	27	13,2	38	6	23,2
8	4	30,1	110	21	61	94	3	85
9	4	31,7	33	21	3	44	8	25
10	2	33,2	36	15	8,6	24	7	9,4
11	2	34,7	44	6	29	36	1	33
12	2	36,1	37	9	17	30	3	22
13	2	39,9	48	8	28,6	40	1	37,2

Für jede Abstandsklasse wurde erwartet, dass die Wald- und Feldköder gleiche Anzahlen von Fliegen aufwiesen. Die Abweichungen zwischen dieser Erwartung und den Befunden ergaben die in Tab. 2 verzeichneten Chi-Quadrate. Die erste Abstands-

klasse gibt atypische Resultate; die betreffenden Köder liegen offenbar zu nah am Aussetzungspunkt. Für alle übrigen Abstandsklassen sind für beide Arten die Waldköder ergiebiger als die Feldköder. Jedoch sind die Chi-Quadrate für *D. obscura* durchwegs höher als für *D. subobscura*. Damit zeigt auch dieser Versuch, dass *D. subobscura* leichter über freies Feld migriert als *D. obscura*.

Zusammenfassung

In zwei Versuchen wurden markierte Individuen von *Drosophila obscura* und *subobscura* an Waldrändern ausgesetzt und ein Teil von ihnen über geeignet ausgelegten Ködern wieder eingefangen. Hierbei bestätigte sich die Erwartung, dass *D. subobscura* mit grösserer Häufigkeit ins freie Feld hinaus migriert als *D. obscura*.

Das Wiedereinfangen der markierten Fliegen war eine Gemeinschaftsarbeit, bei der folgende Kolleginnen und Kollegen freundlich und aufopfernd mithalfen: P. Auf der Maur, Frl. Z. Blankart, A. Bollinger, D. Buck, Frl. M. Gandolla, W. Götz, Frl. A. Haemmerli, Frl. S. Luchsinger, R. Nöthiger und M. Schnitter. Den Herren Prof. A. Linder, Genf, und Dr. A. Kälin, Zürich, danken wir für Beistand in statistischen Fragen.

LITERATUR

Burla, H. 1951. *Systematik, Verbreitung und Oekologie der Drosophila-Arten der Schweiz.* Rev. Suisse de Zool., 58: 23—175.

Hadorn, E., H. Burla, H. Gloor und F. Ernst. 1952. *Beitrag zur Kenntnis der Drosophila-Fauna von Südwest-Europa.* Ztschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 84: 133—163.

MacLeod, John und Joseph Donnelly, 1957. *Individual and group marking methods for fly population studies.* Bull. of Entom. Res. 48: 585—592.

N° 12. **P. S. Chen,** Zürich. — Trennung der Blutproteine von *Drosophila*- und *Culex*-Larven mittels Stärke-Gel-Elektrophorese [1]. (Mit 4 Textabbildungen.)

Aus dem zoologisch-vergl.-anatomischen Institut der Universität Zürich.

Frühere Untersuchungen am Eiweisstoffwechsel von *Drosophila melanogaster* zeigten, dass die Blutkonzentration der freien Aminosäuren im Verlaufe der Larvalentwicklung absinkt (Hadorn und Stumm-Zollinger 1953, Chen und Hadorn 1954), während der Gehalt an Hämolympheproteinen sukzessiv zunimmt (Chen 1956). Bei der Mutante *letal-translucida* konnte festgestellt werden, dass der *ltr*-Faktor sich störend im Eiweisstoffwechsel auswirkt: das Blut der *ltr*-Homozygoten ist im Vergleich zu gleichalterigen Normalen viel reicher an Aminosäuren (Hadorn und Mitchell 1951, Hadorn und Stumm-Zollinger 1953, Stumm-Zolliger 1954) und eindeutig ärmer an Proteinen (Chen 1956).

Bei den Stechmücken-Larven (*Culex pipiens* und *C. fatigans*) ist ebenfalls ein Anstieg der Blutproteine mit zunehmendem Entwicklungsalter feststellbar (Chen 1959). Ihr Gehalt an freien Aminosäuren bleibt aber im Gegensatz zu *Drosophila*-Larven nahezu konstant. Die vorläufige biochemische Analyse der Mutante „*mel*" von *Culex pipiens* ergab, dass die Totalkonzentration der Ninhydrin-positiven Substanzen in den letalen Larven bis auf etwa 70% des normalen Gehaltes herabgesetzt ist (Larven und Chen 1956). Dies bedeutet, dass der *mel*-Faktor ebenfalls störend in den Eiweisstoffwechsel eingreift.

Bei den bisherigen Untersuchungen der Blutproteine wurde stets die Papierelektrophorese angewandt. Dabei wurden zwei Eiweissfraktionen bei *Drosophila*-Larven nachgewiesen: die B-Fraktion wandert bei pH 8,6 langsamer anodenwärts und kommt in viel konzentrierterer Form vor als die A-Fraktion (Wunderly

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung durch die Karl-Hescheler-Stiftung und den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. Herzlichen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. E. Hadorn für die Anregungen zu dieser Arbeit.

und Gloor 1953, Chen 1956). Bei den Culexlarven wurde nur eine Fraktion registriert (Chen 1959). Nach ihrer Wanderungsgeschwindigkeit und ihrem isoelektrischen Punkt (IEP) scheint diese Fraktion mit der B-Fraktion von *Drosophila* identisch zu sein. Im Hinblick auf die entwicklungsphysiologische Deutung des Proteinstoffwechsels und die biochemische Auswirkung der Mutationen, erscheint es wünschenswert, die Blutproteine beider Insektengruppen mit einem weiteren speziellen Verfahren zu isolieren und die aufgetrennten Fraktionen möglichst genau zu identifizieren.

Smithies (1955 *a*) hat zum ersten Mal die Stärkegel-Elektrophorese für die Trennung der Proteine im Blutserum eingeführt. Dabei wurden neben dem Albumin und den Globulinen noch andere bisher unbekannte Fraktionen entdeckt (Smithies 1955 *b*; Smithies und Walker 1955, 1956; Smithies und Poulik 1956). Hunter und Markert (1957) kombinierten diese Methode mit histochemischer Technik, um verschiedene Fermente im Gewebehomogenat aufzutrennen und nachzuweisen. Mit Hilfe der Stärkegel-Elektrophorese isolierte Denucé (1957, 1958) eine Anzahl von Eiweisskomponenten im Blut von *Galleria mellonella*, *Macrothylacia rubi*, *Bombyx mori* und *Dytiscus marginalis*. Neuerdings benutzten Fine und Burstein (1959) diese Technik, um Lipoproteine im Blutserum nachzuweisen. Die Stärkegel-Elektrophorese zeichnet sich durch ihre geringe Adsorption und ihr grosses Auflösungsvermögen aus. Im folgenden geben wir einige vorläufige Ergebnisse über die Trennung der Blutproteine von *Drosophila*- und *Culex*-Larven mittels dieser Methode an.

Material und Methode

Als Versuchsmaterial dienten 72- und 96- stündige +/+- und *ltr*/*ltr*- Larven von *Drosophila melanogaster*. Untersucht wurden ferner die verpuppungsreifen Larven von *Culex pipiens* (autogene Form). Die Zuchttechnik dieser Larventypen wurde bereits in früheren Arbeiten beschrieben (siehe Chen 1956, 1959).

Die als Trägermedium verwendete Kartoffelstärke wurde zuerst im Azeton mit Zugabe von konzentrierter Salzsäure bei 37°C während einer Stunde und 15 Minuten hydrolysiert (siehe Smithies 1955 *b* und C. L. Markert *). Nach dem Neutralisieren mit 1 M Natriumazetat wurde die Stärke filtriert, mit destilliertem Wasser und Azeton gründlich

* Nach einer persönlichen Information, die ich bestens verdanke.

gewaschen und bei 45°C getrocknet. Für die Herstellung des Stärkegels wurden 15 gr hydrolysierte Stärke mit 100 ml einer 0,03 M Boratpufferlösung (pH 8,5) gemischt, und die Stärkelösung zum Sieden gebracht. Nach dem Absaugen der Luftblasen mit der Wasserstrahlpumpe wurde die Lösung in eine aus einer Glasplatte und Plexiglasstreifen zusammengesetzte Form (185 × 30 × 6 mm) gegossen und sofort mit einem Polyaethylenstreifen zugedeckt. Das Stärkegel wurde während einiger Stunden bei ca 4°C abgekühlt, bis es die geeignete Konsistenz erreicht hatte.

Für das Auftragen der zu untersuchenden Hämolymphe wurde zunächst eine schmale Spalte von 20 mm Länge quer zur Laufrichtung ins Stärkegel geschnitten. Ein kleines Stück Filterpapier (16 × 4 mm, Whatman Nr. 1), das die Blutprobe enthielt, wurde vorsichtig in die geschnittene Spalte eingeschoben. Nach unserer Erfahrung genügen 15—20μl Hämolymphe für eine elektrophoretische Analyse. Da das Insektenblut in der Luft Pigment bildet, welches auf die Trennung der Eiweisskomponenten störend wirkt, wurde die Hämolymphe vor dem Auftragen auf das Filterpapier mit KCN behandelt (siehe CHEN 1956). Der so vorbereitete Stärkestreifen wurde in einen Elphorapparat eingelegt. Für die Auftrennung der Proteine benutzten wir eine Spannung von 140 V und eine Stromstärke von 7 mA. Nach 12 Stunden wurde die Elektrophorese unterbrochen.

Der Stärkestreifen wurde horizontal durchgeschnitten und mit gesättigter Amidoschwarzlösung gefärbt. Der angefärbte Streifen wurde so lange in einem Gemisch von Methanol-Wasser-Eisessig (5: 5: 1) gewaschen, bis die aufgetrennten Proteinfraktionen deutlich zu sehen waren.

Ergebnisse und Diskussion

Unsere vorläufigen Untersuchungsergebnisse zeigten, dass die Hämolympheproteine der verpuppungsreifen *Drosophila*-Larven des Wildstamms Sevelen durch Stärkegel-Elektrophorese mindestens in sieben Fraktionen zerlegt werden können (Abb. 1 *b*). Bei pH 8,5 wandern alle Fraktionen anodenwärts. Dieses Verhalten ist mit den früheren Feststellungen von WUNDERLY und GLOOR (1953) und CHEN (1956) durchaus vereinbar, wonach der IEP der Bluteiweisse von *Drosophila*-Larven bei pH 6,1—7,1 liegt. Wie aus dem angefärbten Stärkegel ersichtlich ist, sind zwei Hauptfraktionen (B_3, B_4) besonders konzentriert. Sie zeichnen sich durch zwei scharf abgegrenzte Streifen aus.

Es stellt sich nun die Frage, welche von diesen Eiweisskomponenten der früher auf dem papierelektrophoretischen Wege gefundenen A-Fraktion und welche der B-Fraktion entsprechen

(siehe S. 280). Um dies abzuklären, wurden die Blutproteine zuerst mittels Papierelektrophorese in ihre zwei Hauptanteile aufgetrennt (vgl. Chen 1956). Anschliessend wurde das Papierelektropherogramm in der Längsrichtung halbiert. Der eine Teil wurde mit Bromphenolblau gefärbt, um die Proteinfraktionen zu lokalisieren, und aus dem anderen Teil wurde ein Papierstreifen aus jeder der zerlegten Proteinfraktion herausgeschnitten und einzeln im Stärkegel

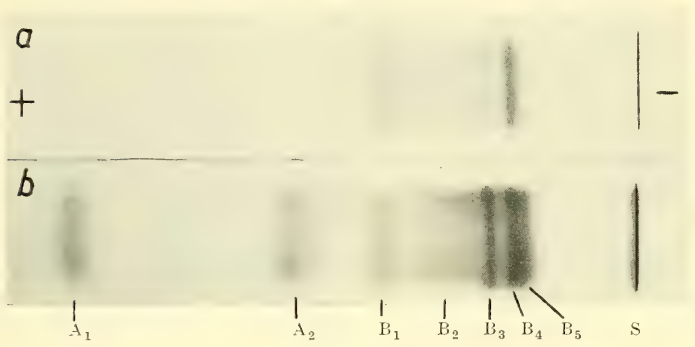


Abb. 1.

Auftrennung der Blutproteine von normalen *Drosophila*-Larven im Stärke-Gel. Es wurde je 20 µl Hämolymphe an der Startlinie (s) aufgebracht. *a*: aus 72-stündigen Larven; *b*: aus 96-stündigen Larven.

auf die enthaltenen Eiweisse hin untersucht. Aus einer solchen Versuchsanordnung ergab sich, dass die beiden der Anode näher stehenden Komponenten (A_1, A_2) aus der A-Fraktion stammen, während die übrigen ($B_{1—5}$) der B-Fraktion angehören. Somit wird nachgewiesen, dass jede der auf dem papierelektrophoretischen Wege zerlegten Fraktionen einen Komplex darstellt, der aus zwei bzw. fünf Eiweisskomponenten besteht.

Der Vergleich der Blutkonzentration zwischen 72- und 96-stündigen Larven ergab, dass der Proteingehalt mit zunehmendem Entwicklungsalter erhöht wird (vgl. Abb. 1 *a* und *b*). Beim Verwenden gleicher Hämolymphemenge (20 µl) wurden bei 72-stündigen Larven nur vier Komponenten festgestellt. Sie sind auch bedeutend schwächer in der Farbintensität im Vergleich zur gleichen Blutmenge 96-stündiger Individuen. Diese Tatsache steht in Übereinstimmung mit dem früheren Befund, wonach bei 72-

stündigen Larven nur die B-Fraktion festgestellt wurde (vgl. Abb. 2, in CHEN 1956).

Aus der Farbintensität des angefärbten Stärkegels erkennt man, dass das Konzentrationsverhältnis der einzelnen Fraktionen sich im Verlaufe der Larvalentwicklung ändert. Bei 72 Std erweist sich die B_4-Fraktion als recht konzentriert, während die B_3-Fraktion bloss einen schwachen Streifen bildet. Bei 96 Std zeigen sowohl B_3

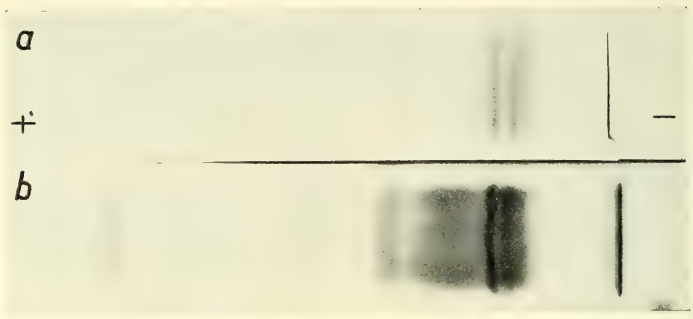


ABB. 2.
Vergleich des Proteingehaltes im Blut (20 µl) von 120-stündigen ltr/ltr-Larven (*a*) und 96-stündigen normalen Larven (*b*).

wie auch B_4 eine starke Färbung. Im papierelektrophoretischen Diagramm fand CHEN (1956), dass zwischen 72 und 96 Std der Gehalt an B-Fraktion um das Neunfache erhöht wird. Nach der vorliegenden Feststellung wäre diese Erhöhung grösstenteils auf die Zunahme der B_3-Fraktion zurückzuführen.

Die Untersuchung der Mutante *letal-translucida* mittels Stärkegel-Elektrophorese bestätigte ebenfalls das frühere Ergebnis (CHEN 1956). Die letalen *ltr/ltr*—Larven weisen im Vergleich zu normalen Individuen des entsprechenden entwicklungsphysiologischen Stadiums einen auffallend niedrigen Proteingehalt auf (Abb. 2 *a* und *b*). Die B_3- und B_4-Fraktionen bilden zwar noch zwei deutlich abgegrenzte Streifen auf dem Stärkegel, jedoch sind sie wesentlich schwächer in ihrer Farbintensität im Vergleich zu den entsprechenden Fraktionen der Normalen. Nach der Papierelektrophorese kommt bei *ltr/ltr*-Larven die A-Fraktion auch in nachweisbarer Menge vor (CHEN 1956). Weitere Untersuchungen mit grösseren Hämolymphemengen sollen zeigen, ob alle in den Nor-

malen vorkommenden Komponenten auch in den Letalen gebildet werden. Über die möglichen Störungsursachen des Proteinstoffwechsels bei der vorliegenden Mutante wurde bereits in verschiedenen Arbeiten eingehend diskutiert (Gloor 1949; Hadorn 1949, 1954, 1955, 1956; Chen 1956).

Die Stärkegel-Elektrophorese an Stechmücken-Larven (*Culex pipiens* und *C. fatigans*) ergab, dass ihre Blutproteine zumindest in vier Fraktionen zerlegbar sind (Abb. 3). Auf dem angefärbten

Abb. 3.
Auftrennung der Proteine in 20 µl Hämolymphe verpuppungsreifer Larven von *Culex pipiens*.

Stärkestreifen sind drei deutlich aufgetrennte Komponenten erkennbar. Unter günstigen Bedingungen konnten sogar vier Fraktionen festgestellt werden (Abb. 4 *b*). Ausserdem kommt oft noch eine Komponente vor, die einen schwachen diffusen Streifen bildet und wesentlich schneller zur Anode wandert als die übrigen. Dies bedeutet, dass die auf dem papierelektrophoretischen Wege isolierte Proteinfraktion keineswegs einheitlich ist.

Auf Grund des IEP-Wertes und der Beweglichkeit in der Papierelektrophorese scheint der Hauptanteil der Blutproteine von Culexlarven mit der B-Fraktion von *Drosophila* identisch zu sein (Chen 1959). Die Auftrennung der Blutproteine im Stärkegel beweist jedoch, dass die Culiciden ein ganz anderes Muster besitzen als die *Drosophila*-Larven (Abb. 4 *a* und *b*). Die konzentrierteste Proteinfraktion der Culexhämolymphe hat eine annähernd gleiche Wanderungsgeschwindigkeit wie die B_5-Fraktion des Drosophilablutes. Bei den Stechmücken befinden sich die übrigen Fraktionen stets zwischen der Startlinie und der Hauptfraktion, während die Proteinkomponenten von *Drosophila* ein völlig verschiedenes Verteilungsmuster aufweisen.

Immunologische Untersuchungen dürften darüber Aufschluss geben, ob die beiden Larventypen überhaupt gemeinsame Proteinfraktionen besitzen.

Wie bereits erwähnt, ist die Stärkegel-Elektrophorese durch ihr besonders grosses Auflösungsvermögen gekennzeichnet. Der Auftrennungsmechanismus beruht teils auf der Beweglichkeit der Eiweissteilchen im elektrischen Feld, teils auf der Porengrösse des

Abb. 4.
Vergleich des Proteinmusters in 20 µl Hämolymphe verpuppungsreifer Larven von *Drosophila melanogaster* (*a*) und *Culex pipiens* (*b*).

Stärkegels. Das Trägermedium wirkt wie ein Ultrafilter, durch welches die Proteinmoleküle nach ihrer Grösse aufgeteilt werden. Dies besagt aber nicht, dass die im Stärkegel aufgetrennten Komponenten einheitlich sind. Neuerdings berichteten Fine und Loeb (1959), dass die mittels Stärkegel-Elektrophorese isolierten Eiweissfraktionen des Blutserums nach ihrem immunologischen Verhalten als heterogen anzusehen sind. Weitere Untersuchungsmethoden, wie die Immunoelektrophorese (Wunderly 1957), sollten uns wertvolle Auskünfte über die Homogenität der hier beschriebenen Fraktionen geben.

Summary

1. Zone electrophoresis in starch gels has been used to study the proteins in the larval hemolymph of *Drosophila melanogaster* and *Culex pipiens* (autogenous form). By this method it was found that the blood proteins of the normal genotype of *Drosophila*

larvae can be separated into at least seven fractions. Two of them (A_{1-2}) correspond to the so-called A-fraction and the other five components (B_{1-5}) to the B-fraction reported in previous studies where paper electrophoresis was used (WUNDERLY and GLOOR 1953, CHEN 1956). In agreement with the earlier investigation (CHEN 1956) it has been shown that there is an increase of protein content in the body fluid of normal larvae with the advance of age.

2. The electropherograms indicate that the lethal *ltr*/*ltr*-larvae have a much lower protein concentration upon comparing with normal (+/+) individuals of corresponding developmental stage. The same result has been reached in a previous study (CHEN 1956). Further investigation is needed to see if all „normal„ protein components are present in the lethal *ltr*-homozygotes.

3. The blood proteins of *Culex* larvae can be separated into at least four components in starch gels. This shows clearly that the protein fraction isolated previously by paper electrophoresis is not homogenous (see CHEN 1959). The starch gel electropherograms also revealed that the patterns of blood proteins in *Drosophila* and *Culex* larvae are entirely different. More detailed quantitative analysis of these protein components is still in progress.

LITERATURVERZEICHNIS

CHEN, P. S. 1956. *Elektrophoretische Bestimmung des Proteingehaltes im Blut normaler und letaler (ltr) Larven von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 63: 216.

— 1959. *Studies on the protein metabolism of Culex pipiens L. — III. A comparative analysis of the protein contents in the larval haemolymph of autogenous and anautogenous forms.* J. Insect Physiol. (im Druck).

— und E. HADORN. 1954. *Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Hämolymphe von Drosophila, Ephestia und Corethra.* Rev. suisse Zool. 61: 437.

DENUCÉ, J. M. 1957. *Über die Trennung von Hämolymphe-Proteinen mittels einer modifizierten Stärke-Elektrophorese-Methode.* Z. Naturforschg. 12 *b*: 434.

— 1958. *Zonenelektrophoretische Untersuchungen der Hämolymphe-Proteine von Insekten in verschiedenen Stadien der Larvenentwicklung.* Z. Naturforschg. 13 *b*: 215.

FINE, J. M. und M. BURSTEIN. 1958. *Electrophorèse sur gel d'amidon des lipoprotéines sériques humaines.* Experientia 14: 411.

— und J. LOEB. 1959. *Analyses immunoélectrophorétiques des fractions protéiques du sérum humain séparées par électrophorèse en gel d'amidon.* Experientia 15: 59.

GLOOR, H. 1949. *Biochemische Untersuchungen am Letalfaktor „letal-translucida" (ltr) von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 56: 281.

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

— 1954. *Approaches to the study of biochemical and developmental effects of mutations.* Caryologia, Suppl. 6: 326.

— 1955. *Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für die Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung.* Stuttgart.

— 1956. *Patterns of biochemical and developmental pleiotropy.* Cold Spr. Harb. Sym. Quant. Biol. 21: 363.

— und H. K. MITCHELL. 1951. *Properties of mutants of Drosophila melanogaster and changes during development as revealed by paper chromatography.* Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 37: 650.

— und E. STUMM-ZOLLINGER. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „letal-translucida" (ltr) von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 60: 506.

HUNTER, R. L. und C. L. MARKERT. 1957. *Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels.* Science 125: 1294.

LAVEN, H. und P. S. CHEN. 1956. *Genetische und papierchromatographische Untersuchungen an einer letalen Mutante von Culex pipiens.* Z. Naturforschg. 11 b: 273.

SMITHIES, O. 1955 *a. Grouped variations in the occurence of new protein components in normal human serum.* Nature 175: 307.

— 1955 *b. Zone electrophoresis in starch gels: group variations in the serum proteins of normal human adults.* Biochem. J. 61: 629.

— und M. D. POULIK. 1956. *Two-dimensional electrophoresis of serum proteins.* Nature 177: 1033.

— und N. F. WALKER. 1955. *Genetic control of some serum proteins in normal humans.* Nature 176: 1265.

— und — 1956. *Notation for serum-protein groups and the genes controlling their inheritance.* Nature 178: 694.

STUMM-ZOLLINGER, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in der Hämolymphe des Wildtyps und der Mutante „letal-translucida" (ltr) von Drosophila-melanogaster.* Z. Vererbungslehre 86: 126.

WUNDERLY, Ch. 1957. *Die Immunoelektrophorese in Agar-Gel: Methode und Ergebnisse.* Experientia 13: 421.

— und H. GLOOR. 1953. *Versuche zur Charakterisierung der larvalen Blutproteine normaler und letaler Genotypen von Drosophila mittels Papier-Elektrophorese.* Protoplasma 42: 273.

N° 13. **E. Ernst,** Basel. — *Beobachtungen beim Spritzakt der Nasutitermes-Soldaten.* (Mit 1 Textabbildung.)

Schweizerisches Tropeninstitut Basel.

Die Kolonien der Termiten setzen sich aus verschiedenen Kasten zusammen, die entsprechend ihren morphologischen Eigenschaften bestimmte Funktionen innerhalb des Staates ausüben. Die Kaste der Soldaten, welche nur bei der Gattung *Anoplotermes* fehlt, zeichnet sich durch die stärker pigmentierte, dickere und infolgedessen härtere Kopfkapsel, sowie durch die weitgehend umgestalteten Mandibeln aus. Die Form- und Grössenunterschiede der Soldatenköpfe werden als arttypische Merkmale in der Systematik zur Bestimmung herangezogen. Es existieren zwei Haupttypen von Soldaten: Die „Kiefersoldaten", wie sie bei den meisten Termitengruppen vorkommen, tragen zwei kräftig ausgebildete, zangenförmige Mandibeln. Die „Nasensoldaten" besitzen rudimentäre Mandibeln und eine wohlentwickelte Frontaldrüse, welche den ganzen Hinterteil des Kopfes ausfüllt; dieser ist kolbenförmig und mündet in eine sich zuspitzende Kanüle, das sog. Rostrum, aus (siehe Abb.). Diese evoluierten *Nasuti*-Soldaten sind charakteristisch für einige *Nasutitermitinae*-Gattungen *(Nasutitermes, Trinervitermes, Hospitalitermes* usw.).

Im Rahmen der Arbeitsteilung dienen die Soldaten ausschliesslich zum Schutz und zur Verteidigung des Termitenstaates vor Feinden. Die Hypertrophie oder Atrophie ihrer Mandibeln verunmöglicht den Soldaten jegliche selbständige Nahrungsaufnahme; sie sind somit auf die Fütterung durch die Arbeiter absolut angewiesen. Ihr instinktives Verhalten richtet sich ganz auf die sinnvolle

Verwendung ihrer respektiven Waffen: Mit den Zangen der Kiefersoldaten werden Angreifer totgebissen oder weggeschleudert, während die *Nasuti*-Soldaten ihren Feinden Kopfdrüsenexkret anspritzen.

Dieses eigentümliche Abwehrverhalten der *Nasuti*-Soldaten ist in der Literatur mehrfach beschrieben (Escherich 1911, Bathellier 1927), und auch über den Bau der Frontaldrüsen liegen Angaben vor (Holmgren 1909). Da jedoch über die Chemie des Exkretes bisher nur Vermutungen geäussert wurden, erschien es angezeigt, dieser Frage im Zusammenhang mit Beobachtungen des Verlaufs des individuellen Spritzaktes und der Wirksamkeit des Exkretes auf andere Insekten nachzugehen. Die Untersuchung wurde vor allem durch den Umstand ermöglicht, dass wir in den Zuchten des Schweizerischen Tropeninstitutes u.a. auch tropische *Nasutitermes* in ihren Holzkartonnestern lebend halten [1]. Für die Gewinnung des Kopfexkretes und für die Versuche verwendeten wir Soldaten aus einer sehr aktiven Kolonie, welche im Januar 1957 von der Elfenbeinküste importiert wurde.

Das Verhalten der Soldaten

Von dem erhöht und in natürlicher Lage aufgestellten Kartonnest aus erreichen die *Nasutitermes* die Nahrungs- und Wasserquellen zunächst auf schmalen, durch Kottropfen markierten Strassen, die jedoch meist in kurzer Zeit zum Schutz gegen Feinde und ungünstige Klimaeinflüsse mit einem Tunnel überdeckt werden. Auch ihre Frasstellen werden jeweilen rasch mit einem niedrigen Dach aus zerkautem Holzmaterial überzogen.

Was im Gegensatz zu andern Termiten hier sofort auffällt, ist die aussergewöhnlich grosse Menge der *Nasuti*-Soldaten. Während bei den Arten mit normalen Soldaten ihr Anteil etwa 5—20% beträgt (bei *Cephalotermes* angeblich sogar nur 1—2‰), dürfte derjenige der *Nasutitermes*-Soldaten etwa 50% ausmachen. Zählungen an den Aussenstellen, wo die Soldaten ja vor allem ihre

---

[1] Diese Arbeit bildet den biologischen Teil einer Gemeinschaftsarbeit mit Dr. H. Schildknecht, Dozent für organische Chemie an der Universität Erlangen, welcher die chemische Analyse des Exkretes übernommen hat. An dieser Stelle möchte ich auch Herrn Prof. R. Geigy für seine wertvollen Anregungen und zuvorkommende Förderung dieser Arbeit herzlichst danken.

Verteidigungsfunktionen ausüben, ergaben einen Anteil von 70-90%.

Vor dem Bau der Lauf- und Frassgalerien übernehmen die Soldaten den Schutz der Arbeiterkolonnen, indem sie sich beiderseits der offenen Wege in einer mehr oder weniger dichten Postenkette aufstellen — ihre Köpfe ständig nach aussen gerichtet, sodass sie jederzeit bereit sind, einen ankommenden Feind abzuwehren. An den Frasstellen nagen die Arbeiter hinter einem oft mehrfachen Kordon von Soldaten, wobei die in der äusserten Reihe stehenden Soldaten ihre Köpfe ebenfalls nach aussen richten und die Antennen dauernd hin und her pendeln lassen.

Mitunter stehen diese Soldaten sehr dicht, sodass sie sich gegenseitig betasten können; bei einer lockeren Postenkette ohne direkte Fühlungnahme orientieren sich die einzelnen Soldaten auch über die Lage in den Zwischenräumen, indem dort von Zeit zu Zeit rekognosziert wird. Die Verhaltensweisen der *Nasuti*-soldaten erwecken dadurch den Eindruck einer scheinbar wohlorganisierten Wache, doch erfolgen die Ablösungen der in der äussersten Verteidigungsreihe stehenden Soldaten ganz unregelmässig. Meistens zieht sich irgendwo ein Wächter unvermittelt zurück und verschwindet im gedeckten Gang; sein Platz bleibt dann vorläufig leer oder wird später gelegentlich von einem andern eingenommen. Manche Soldaten verweilen nur ganz kurzfristig in der vordersten Postenkette. Einzelne Soldaten wurden aber bis zu 2 Stunden an derselben Stelle beobachtet, ehe sie sich wieder zurückzogen.

Der Verlauf des Spritzaktes

Die *Nasuti*-Soldaten erwiesen sich als sehr leicht erregbar, und zwar auch durch künstliche taktile und geruchliche Stimuli. In diesem Zusammenhang ist es notwendig, zunächst die Begegnungen mit den eigenen Nestgenossen zu verfolgen. Die augenlosen Arbeiter und Soldaten rennen ja einfach einer Wegspur nach und stossen ständig mit anderen zusammen. Nach kurzem Antennenkontakt zieht jeder seine Wege und es unterbleibt eine wahrnehmbare Erregung, weil alle mit dem nesteigenen Geruch behaftet sind.

Ganz anders ist es, wenn mechanische Erschütterungen, ein feiner Luftzug oder fremde geruchliche Reize (Feinde, Alkohol,

Aether) auf die Sodaten treffen. Befindet sich die Reizquelle in einer Entfernung von mehr als 1½—2 cm, so äussert sich die Erregung in einer ungerichteten Reaktion, d.h. in vermehrtem Rekognoszieren oder rascherem Laufen. Beim Antreffen des nächsten Nestgenossen wird die Erregung auch auf diesen und auf

Die *Nasutitermes*-Soldaten haben die eingedrungene stummelflüglige *Drosophila* umstellt und richten ihre Köpfe auf die Fliege, die bereits angespritzt wurde. Ein Exkretfaden ist längs über dem Thorax sichtbar und die Tarsen der Hinterbeine sind verklebt.

weitere übertragen. Bei den Arbeitern löst dieser „Alarm" eine allgemeine Flucht aus, dagegen fliehen die Soldaten erst infolge stärkerer Reize. Wird die Erregung durch solche aufs äusserste gesteigert, so kann es zu einer eigentlichen (Übersprungreaktion kommen, wobei ziellos (also auch auf eigene Nestgenossen) Exkret ausgespritzt wird.

Befindet sich die geruchliche Reizquelle oder ein Feind näher als 1½ cm, so treten bei den meisten Soldaten deutlich gerichtete Reaktionen auf, indem sie mit abwehrbereiten Köpfen Front

machen gegen den Feind, welcher regelrecht umzingelt wird (Abb.).

Durch ihre Grösse und Aktivität erwies sich die stummelflüglige Mutation von *Drosophila melanogaster* als besonders geeignet für diese Verhaltensstudien. Die Soldaten führen keine ungestümen Angriffe auf eine einmal umstellte Fliege aus. Sie verhalten sich eher passiv und warten mit pendelnden Antennen die nächsten Bewegungen der Fliege ab. Wenn sie aber auf den Feind zugehen, so marschieren sie meistens ziemlich langsam, als ob es sich um einen Erkundungsgang handle.

Während eine saubere Pinzette ziemlich nahe an die Soldaten hingehalten werden muss, bis sie bemerkt wird, werden diese durch eine eben bespritzte Pinzette viel leichter erregt, ja sogar zur Exkretabgabe veranlasst. Daraus kann geschlossen werden, dass das von einem Soldaten bereits auf einen Feind gespritzte Exkret durch seinen Geruch andere Soldaten alarmiert.

Vermutlich sind die geruchlichen Faktoren allein für die Exkretabgabe verantwortlich, denn sobald eine gewisse Distanz zum Feind unterschritten wird, presst der Soldat sein Kopfexkret aus. Es steht fest, dass der direkte Kontakt, wenn er auch öfters zustande kommt, nicht erforderlich ist. Die kritische Distanz (von Antennenspitze bis Feind) scheint zwischen 1—2 mm zu liegen, bei welcher Nähe die meisten *Drosophila* angespritzt wurden.

Da der eigentliche Spritzakt der *Nasutitermes*-Soldaten in wenigen Sekundenbruchteilen sich abspielt, kontrollierten wir unsere Beobachtungen mit Hilfe eines Zeitdehnerfilmes (300 Bilder/Sekunde) [1]. Dieser bestätigte, dass der Spritzakt normalerweise wie folgt abläuft: Nach dem Erreichen der eben erwähnten kritischen Distanz stösst der Soldat mit dem Kopf zunächst rasch nach vorn (die Beine können dabei auf der Unterlage stehen bleiben). Gleichzeitig wird das Exkret durch dorsoventrale Kopfmuskeln aus der Drüse in den engen Ausführkanal gepresst und tritt als feiner Strahl zur rostralen Oeffnung heraus auf den Fliegenpanzer. Sofort zieht der Soldat seinen Kopf wieder zurück und

---

[1] Diese Filmaufnahmen wurden ermöglicht durch Vermittlung der Schweiz. Gemeinschaft für den Hochschul- und Forschungsfilm dank einer Zuwendung der „Fritz Hoffmann-La Roche-Stiftung zur Förderung wissenschaftlicher Arbeitsgemeinschaften in der Schweiz", welche hiemit bestens verdankt wird.

streift dann das Ende des viskösen Fadens an der Unterlage ab, wobei er noch weiter zurückweicht. Nach der Befreiung vom Faden setzt sich der Soldat meistens ganz vom Feinde ab. Bisher konnte nie beobachtet werden, dass ein Soldat ein zweites Mal spritzt, wozu er unmittelbar auch kaum in der Lage wäre, da die Exkretreserve aufgebraucht ist.

Der Zeitdehnerfilm brachte noch einen weiteren Spritzmodus zu Tage: So schleuderte ein Soldat sein Exkret mit mehreren seitlichen Kopfwendungen gegen eine etwas weiter entfernte Fliege, die auf diese Weise fast vollständig vom Faden überdeckt wurde.

Die Wirkung des Exkretes

Natürlich können die Termitensoldaten gegen wesentlich grössere Tiere nicht viel ausrichten. Bekanntlich sind aber die Ameisen ihre ärgsten Feinde, und gegen diese besitzen sie wirksame Waffen, vor allem dann, wenn der Kampf in den engen Galerien des Nestes ausgefochten wird.

Uns interessierte hier vor allem die Frage der Wirkungsweise des *Nasuti*-Exkretes. Einzeln in eine grössere Soldatenpopulation verbrachte Feinde (Ameisen, *Drosophila*, andere Termitenarten) wurden jeweilen sofort angespritzt und gingen in kurzer Zeit ein. Nahm man die Versuchstiere rechtzeitig wieder heraus, sodass sie nur wenig bespritzt wurden, oder sorgte man durch künstliches Bespritzen dafür, dass nur die Extremitäten mit dem Exkret in Berührung kamen, so waren die Tiere nur vorübergehend behindert, sie konnten sich wieder reinigen und die Sterblichkeit blieb klein. Sobald jedoch das Exkret grössere Körperflächen bedeckte oder die Stigmen verstopfte, erhöhte sich die Sterblichkeit. Frassversuche mit exkretgetränktem Filtrierpapier zeigten bei *Kalotermes*, dass das in den Darmtrakt aufgenommene Exkret nicht toxisch wirkte.

Die bisherigen Versuche deuten somit auf eine mechanische Klebwirkung hin, wofür schon die viskös-harzige Natur des Exkretes spricht. Das getroffene Insekt versucht, sich zu putzen und beschmiert sich dabei mehr und mehr: auch seine Gliedmassen verkleben schliesslich völlig (siehe Abb.). Eine insektizide Wirkung

ist damit jedoch noch nicht ausgeschlossen. Die Resultate der chemischen Analysen müssen uns da weitere Anhaltspunkte geben.

LITERATUR

Bathellier, J. 1927. *Contribution à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indochine.* Faune des Colonies françaises. Paris.

Escherich, K. 1911. *Termitenleben auf Ceylon.* Fischer, Jena.

Holmgren, N. 1909. *Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen.* Kungl. Svend. Vet. Akad. Handl. 44, Nr. 3.

N° 14. **Ilse Faulhaber** und **Pierre Tardent,** Zürich und Neapel. — Das Verhalten der freien Aminosäuren im Verlauf der normalen und gehemmten Regeneration bei *Tubularia* [1]. (Mit 3 Textabbildungen.)

Zool. Inst. Univ. Zürich; Stazione Zoologica Napoli.

Einleitung

Der Stielteil (Hydrocaulus) von *Tubularia larynx* regeneriert das Apicalorgan (Hydranth) in der Regel innerhalb von 24—36 Stunden, nachdem dieses entweder spontan abgeworfen oder operativ entfernt wurde (Tardent und Tardent 1956). Wie schon in früheren Arbeiten dargestellt (Tardent 1955, 1956; Tardent und Eymann, 1959), enthält der Hydranth einen noch unbekannten Stoff, der den experimentell ausgelösten Neubildungsvorgang total oder partiell hemmt (Rose und Rose 1941, Steinberg 1954, Tweedell 1958).

---

[1] Diese Arbeit wurde durch eine grosszügige Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht. Den Herren Prof. F. E. Lehmann und Dr. P. Chen sind wir für die Durchsicht des Manuskripts zu Dank verpflichtet.

Über einige Eigenschaften dieses in Extrakten von Hydranthen nachgewiesenen Stoffes wurde schon an anderer Stelle berichtet (Tardent 1955, Tardent und Eymann 1958, 1959, Tweedell 1958). Parallel zu den analytischen Fraktionierungsversuchen, die zur Zeit an den wirksamen Organextrakten durchgeführt werden, haben wir orientierende Untersuchungen über die Wirkungsweise des Hemmstoffes angestellt. Es liegen noch keine zuverlässigen Anhaltspunkte vor, welche bei dieser Arbeit als richtungsweisend verwendet werden könnten. Die wenigen Beobachtungen zu dieser Frage lassen sich wie folgt zusammenfassen: Bei total gehemmten Regeneraten kommt es niemals zur makroskopischen Differenzierung irgendeines Organbezirks, obwohl eine Anhäufung von Zellmaterial im praesumptiven Regeneratsbereich stattfindet. Andererseits gelingt es nur mit extrem hohen Extraktkonzentrationen, den im Regenerat einmal eingeleiteten Differenzierungs- und Organisationsprozess stillzulegen oder gar rückgängig zu machen (Tardent und Eymann 1959). Die phasenspezifische Wirkung des Hemmstoffes konzentriert sich also auf die ersten Stadien des Regenerationsgeschehens, in denen sich Wanderungs- und Determinationsvorgänge abspielen. Es konnte noch nicht mit Sicherheit festgestellt werden, welcher dieser Prozesse durch den Hemmstoff direkt betroffen wird. Wir müssen deshalb bei unseren Untersuchungen von verschiedenen Arbeitshypothesen ausgehen, wobei es gilt, stets den Zustand des normalen Regenerats mit demjenigen des experimentell gehemmten zu vergleichen. In der vorliegenden Arbeit ist in einer solchen vergleichenden Gegenüberstellung das Verhalten der freien Aminosäuren in qualitativer und quantitativer Hinsicht geprüft worden.

Material und Methode

a) *Das Untersuchungsmaterial.*

Zwanzig bis dreissig regenerierende, ganze Hydrocauli von *Tubularia larynx* (Tardent und Tardent 1956) werden nach Amputation ihres Hydranthen in Petrischalen in filtriertem Meerwasser gehalten. Die an ihrem distalen Ende entstehenden Regenerate werden in verschiedenen Zeitabständen ebenfalls amputiert und auf ihren Gehalt an freien Aminosäuren untersucht (Bezeichung der Regenerationsstadien siehe Tardent und Eymann 1959). Bei der Bereitstellung des Materials für die Gewinnung von gehemmten Regeneraten wird grundsätzlich in

gleicher Weise vorgegangen. Die regenerierenden Hydrocauli sind jedoch einem wässerigen Extrakt von Hydranthen ausgesetzt, dessen Proteinanteil durch kurzes Aufkochen und Abzentrifugieren entfernt worden ist (TARDENT und EYMANN 1959). Die erstrebte totale Hemmung der Regeneration kann bei einer Extraktkonzentration von 2—4, d. h. Extrakt von 2—4 Hydranthen per ml Meerwasser erzielt werden (TARDENT 1955).

b) *Papierchromatographie.*

Da die Grösse der einzelnen Regenerate im allgemeinen variiert, und die Regeneratsgrenzen besonders bei jungen normalen Stadien sowie bei total gehemmten Regeneraten schwer erkennbar sind, isolieren wir ungeachtet der jeweiligen Länge des Regenerats stets die obersten 2—3 mm des regenerierenden Hydrocaulus (Durchmesser 0,3—0,65 mm) und bestimmen das genaue Volumen (mm^3) dieser kleinen Hohlzylinder. 40—60 solcher im gleichen Entwicklungsstadium befindlicher Regenerate (normale und gehemmte) sind zur Herstellung eines zweidimensionalen Chromatogramms notwendig, während im Fall ausgewachsener Hydranthen 2—3 Exemplare genügen. Die isolierten Regenerate oder Hydranthen werden durch kurzes Waschen in dest. Wasser vom anhaftenden Meerwasser befreit. Auf die Homogenisierung in einem Mikrohomogenisator aus Glas folgt eine zweimalige Extraktion mit je 0,1 ccm 80% Methanol (je ½ Stunde bis 1 Stunde bei 2°C). Nach Abzentrifugieren der ausgefällten Eiweisse wird der flüssige Anteil auf Filterpapier Whatman N° 1 (38 × 46 cm) aufgetragen. Die zweidimensionale Trennung der Ninhydrin-positiven Extrakt-Komponenten erfolgt bei Zimmertemperatur (aufsteigend: Iso-Propanol 70%; absteigend: wassergesättigtes Phenol). Zur Entfernung der Phenolrückstände werden die Chromatogramme 1½—2 Stunden bei 50°C getrocknet.

Für die quantitative Bestimmung der Aminosäuren und Peptide haben wir die von BENZ (1955, 1957) beschriebene Methode übernommen: Nach zweimaliger beidseitiger Besprühung des Papiers mit Ninhydrin-Lösung (0,5% in abs. Aethanol) und darauffolgender Trocknung (60°C) werden die Flecken ausgeschnitten und einzeln während 2 Stunden in einer methanolischen Kupfernitratlösung eluiert (500 ccm abs. Methanol, 2 ccm wässeriges, gesättigtes $Cu(NO_3)_2$; 0,2 ccm HNO_3 10%). Die Messung der Farbextinktion erfolgt mit einem Beckmann-Spektrophotometer (Modell DU) bei einer Wellenlänge von 510 μ. Bei der quantitativen Auswertung der Messergebnisse zeigte es sich, dass die Extinktionswerte praktisch mit dem gleichen Genauigkeitsgrad sowohl auf die Summe der Volumina der extrahierten Regenerate als auch auf die Stückzahl bezogen werden können. Die statistische Prüfung der Resultate wurde nach der in LINDER (1951) beschriebenen t-Test-Methode durchgeführt.

Resultate

Alkoholische Extrakte von *Tubularia* enthalten, wie aus der Analyse der Chromatogramme hervorgeht, insgesamt 16 voneinander trennbare Ninhydrin-positive Substanzen (Tab. 1). Ihre qualitative Bestimmung erfolgte auf Grund eines Vergleichs mit den Wanderungsgeschwindigkeiten reiner Aminosäuren.

Tabelle 1.

Liste der bei Tubularia larynx *nachgewiesenen Ninhydrin-positiven Substanzen.*

+ vorhanden; (+) in Spuren auftretend; — fehlend. Die angegebenen Aminosäuren beziehen sich auf folgende Material-Mengen: 40—60 Hydrocauli à 2—3 mm Länge und 0,3—0,6 mm Durchmesser; 40—60 frisch regenerierte Hydranthen; 3—4 ausgewachsene Hydranthen.

Ninhydrin-positive Komponenten	Hydrocaulus	Hydranth frisch regeneriert	ausgewachsener Hydranth
Taurin	+	+	+
Serin	+	+	+
Glutaminsäure	+	+	+
Asparaginsäure	+	+	+
Glycin	+	+	+
Peptid 1,2 (?)	+	+	+
Asparagin, Peptid 3 (?)	+	+	+
α-Alanin	(+)	(+)	+
Glutamin	(+)	(+)	+
Leucin	—	—	+
Valin	—	—	+
Tyrosin	—	—	+
Lysin	—	—	(+)
β-Alanin	—	—	(+)
Prolin	—	—	(+)
Threonin	—	—	(+)

Peptide treten in verhältnismässig geringer Menge auf. Ein Fleck, der in beiden Dimensionen langsamer läuft als die Asparaginsäure, könnte mit den Peptiden 1 und 2 von *Drosophila*-Larven (Stumm-Zollinger, 1954) identisch sein. Eine andere Komponente,

die in Iso-Propanol etwa den gleichen Rf-Wert liefert wie die Asparaginsäure, und deren Wanderungsgeschwindigkeit im Phenol ungefähr derjenigen von Glycin entspricht, färbt sich mit Ninhydrin gelb-braun. Sie scheint dem Peptid 3 von *Drosophila*-Larven (Benz 1955) zu entsprechen. Der Fleck verschwindet nach Hydrolyse des Extrakts mit 60% $HCl\ O_4$. Reines Asparagin hat allerdings den gleichen Rf-Wert und färbt sich mit Ninhydrin ebenfalls gelbbraun (Stumm-Zollinger, 1954), sodass wir nicht mit Sicherheit entscheiden konnten, ob es sich wirklich um das Peptid 3 handelt.

Hydranth und Hydrocaulus (Tab. 1).

Ausgewachsene, von frisch gesammelten Kolonien isolierte Hydranthen unterscheiden sich hinsichtlich des Gehaltes an freien Aminosäuren vom Stielteil (Hydrocaulus) und den Regeneraten sowohl quantitativ als auch qualitativ [1]. 3—4 mittelgrosse Hydranthen liefern ungefähr gleich viel Ninhydrin-positive Substanzen wie 40—60 Hydrocaulusstücke, Regenerate (2—3 mm Länge, Durchmesser 0,3—0,6 mm) oder frisch regenerierte Hydranthen. Im einzelnen sind Threonin, Prolin, Valin, Leucin, Lysin und β-Alanin im Hydrocaulus sowie in den Regeneraten — wenn überhaupt vorhanden — nur in Spuren anwesend; während Valin, Leucin und Tyrosin bei ausgewachsenen Hydranthen regelmässig in messbaren Mengen auftreten und β-Alanin, Prolin, Lysin und Threonin wenigsten stets in Spuren nachweisbar sind.

Normale Regenerate (Abb. 1).

Folgende Regenerationsstadien wurden auf ihren Gehalt an freien Aminosäuren geprüft (vergl. Stadieneinteilung in Tardent und Eymann, 1959):

Stadium A: Distales Ende des Hydrocaulus unmittelbar nach Amputation des Hydranthen (Regenerationsdauer 0 h).
Stadium D: Erscheinen der pigmentierten Zone (Regenerationsdauer 12—15 h).
Stadium F: Die Anlagen beider Tentakelkränze sind makroskopisch differenziert (Regenerationsdauer 18—24 h).

[1] Der Ausdruck „qualitativ" sowie die sich daraus ergebenden Schlussfolgerungen sind mit Vorbehalt aufzufassen, weil bei den verwendeten Materialmengen (Tab. 1) mit unserer Methode unter Umständen Substanzen, die in sehr geringer Konzentration vorliegen, nicht mehr nachweisbar sind.

Stadium G: Auftreten einer Einschnürung unterhalb des proximalen Tentakelrings (Regenerationsdauer 20-26 h).

Stadium J: Der regenerierte Hydranth ist aus dem Perisarcrohr herausgestossen (Regenerationsdauer 24—30 h).

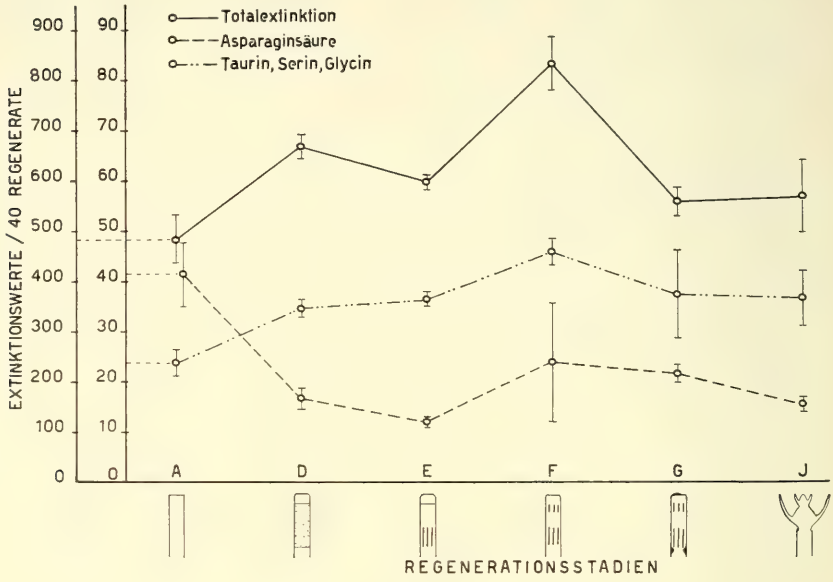


Abb. 1.

Quantitatives Verhalten des totalen Ninhydrin-positiven Materials und einzelner Aminosäuren im Laufe des normalen Regenerationsprozesses von *Tubularia* (jeder Wert entspricht 3—6 Einzelmessungen).

In qualitativer Hinsicht konnten während des normalen Regenerationsverlaufs keine Veränderungen beobachtet werden. Wie Abb. 1 zeigt, treten jedoch vorübergehend quantitative Verschiebungen auf. Der Totalgehalt an Ninhydrin-positiven Substanzen steigt bis zur Vollendung des Stadiums F leicht an und fällt dann wieder auf den Ausgangswert zurück. Der Unterschied zwischen Stadium A und F ist statistisch gut gesichert ($p > 1‰$), während der entsprechende Vergleich zwischen dem Anfangsstadium A und dem Endstadium J der Regeneration keinen signifikanten Unterschied ergibt.

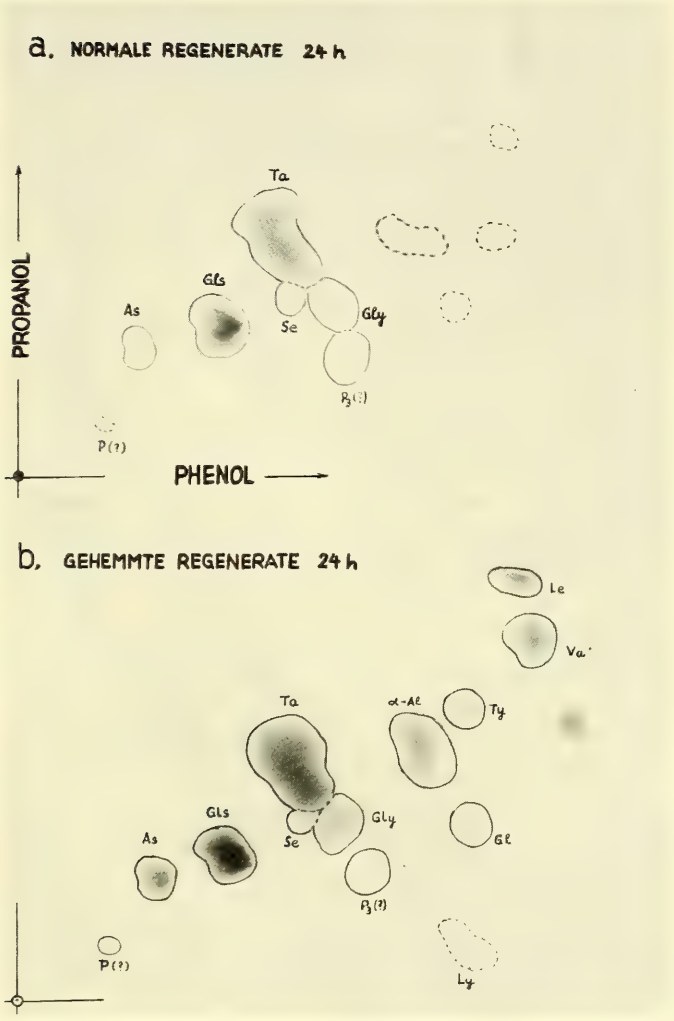


Abb. 2.

Zweidimensionale Papierchromatogramme der freien Aminosäuren und Peptide von

a. 60 normalen 24 h alten Normal-Regeneraten (Stad. E-G)
b. 60 total gehemmten 24 h alten Regeneraten.

Das Verhalten der einzelnen Aminosäuren während der Regenerationsprozesse zeigt ebenfalls keine sehr starken Veränderungen. Die von Taurin, Serin und Glycin gebildete, schwer trennbare Gruppe, liefert eine Kurve (Abb. 1), die ebenfalls im Stadium F ihren höchsten Wert erreicht. Die Extinktionskurve der Asparaginsäure nimmt einen entgegengesetzten Verlauf, indem sie besonders stark zu Beginn der Regeneration (Stadien A—E) abfällt und auf dem niederen Niveau bis zur Vollendung des Neubildungsprozesses verharrt (Abb. 1).

Das individuelle Verhalten der übrigen frei vorkommenden Aminosäuren (z. B. Glutaminsäure, Glutamin, α-Alanin) sowie dasjenige der als Peptide bezeichneten Flecken zeigt während des ganzen Regenerationsverlaufs keine signifikanten Veränderungen.

Total gehemmte Regenerate Abb. 2, 3).

Parallel zu den oben beschriebenen Untersuchungen haben wir das Verhalten der Ninhydrin-positiven Substanzen von gehemmten Regeneraten vergleichend geprüft. Jede einzelne Versuchsgruppe setzt sich aus den folgenden 3 zweidimensionalen Chromatogrammen zusammen:

a) Extrakt von 60 Regeneraten des Stadiums A, d. h. der distalen Spitze des Hydrocaulus unmittelbar nach Amputation des Hydranthen (Regenerationsdauer 0 h).
b) Extrakt von 60 normalen 24 Stunden alten Regeneraten. Die meisten Regenerate hatten in dieser Zeit das Stadium E erreicht.
c) Extrakt von 60 total gehemmten Regeneraten ebenfalls 24 Stunden nach erfolgter Amputation des Hydranthen.

Bei der quantitativen Auswertung der Chromatogramme wurden die Extinktionswerte auf das Volumen der extrahierten Regenerate bezogen (Extinktionswert/1 mm^3 Regenerats-Volumen).

Die Ninhydrin-positiven Substanzen der beiden normalen Vergleichs-Stadien (A und E) verhalten sich so wie schon im vorhergehenden Abschnitt dargestellt. Die mit Hydranthen-Extrakt gehemmten Regenerate enthalten dagegen wesentlich mehr freie Aminosäuren und Peptide als gleichalte Normalregenerate. α-Alanin, Glutamin, Tyrosin, Valin und Leucin erscheinen bei Normalregeneraten nur spurenweise, während die gleichen Eiweissbausteine in gehemmten Regeneraten in gut messbaren Mengen

auftreten (Abb. 2, 3). Alle anderen Aminosäuren liefern mit Ausnahme der Asparaginsäure ebenfalls signifikant höhere Extinktionswerte als im Normalfall.

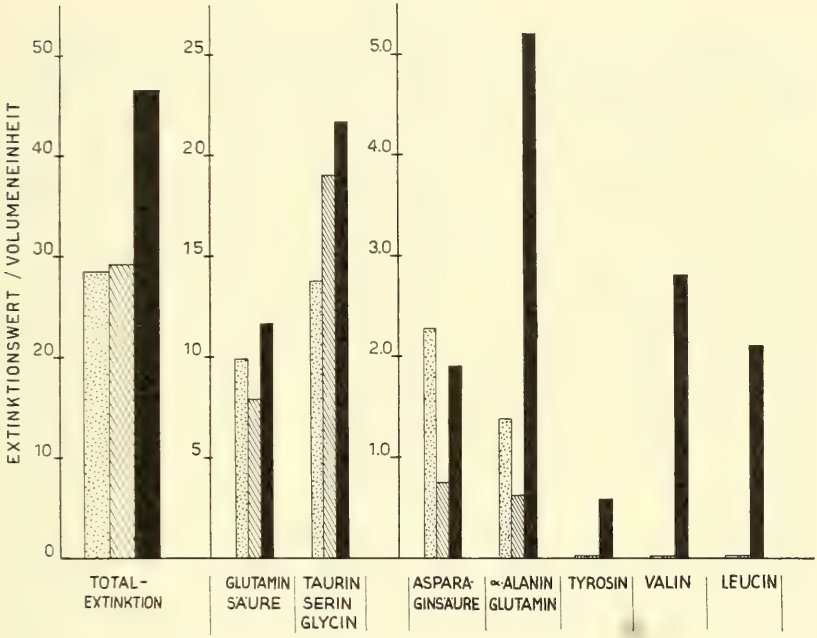


Abb. 3.

Extinktionswerte des Totalgehaltes an Ninhydrin-positiven Substanzen und der einzelnen am häufigsten vorkommenden Aminosäuren.
Punktierte Säulen = distale Hydrocaulusstücke unmittelbar nach Amputation des Hydranthen (Stad. A).
schraffierte Säulen = 24 h alte Normalregenerate (Stad. F-G).
schwarze Säulen = 24 h alte total gehemmte Regenerate.
Die Extinktionswerte sind auf die Volumeneinheit (1 mm^3) der untersuchten Regenerate bezogen (S. 302).

Die Asparaginsäure zeigt keine entsprechende Zunahme, wenn wir 24 h alte gehemmte Regenerate mit dem Ausgangsstadium A vergleichen. Ein wesentlicher Unterschied besteht jedoch zwischen den Asparaginsäure-Mengen von 24 Stunden alten gehemmten und normalen Regeneraten. Wie im vorausgehenden Abschnitt beschrieben wurde, fällt die Absorptionskurve der Asparaginsäure

nach Beginn des normalen Regenerationsprozesses ab (Abb. 1). Diese Verringerung des Asparaginsäure-Gehaltes konnte bei gehemmten Regeneraten nicht beobachtet werden.

Diskussion

Seit Hammett und Chapman (1938) versucht hatten, die freien Aminosäuren bei *Obelia* zu lokalisieren, sind — soweit uns bekannt — die freien Eiweissbausteine bei Hydroiden nicht weiter bearbeitet worden. Es war nicht unsere Absicht, die Lokalisation der freien Aminosäuren im Polypen zu untersuchen, sondern wir wollten feststellen, welche freien Aminosäuren vorkommen und wie sie sich während des normalen und blockierten Regenerationsprozesses bei *Tubularia* verhalten. Die Tabelle 1, die einen Beitrag zur ersten Frage darstellt, erhebt keinen Anspruch auf absolute Vollständigkeit. Wir haben diejenigen freien Aminosäuren und Peptide aufgeführt, die mit der papierchromatischen Methode bei Verwendung der auf S. 297 angegebenen Materialmenge mit Sicherheit regelmässig nachzuweisen sind. Es ist nicht ausgeschlossen, dass im *Tubularia*-Polypen noch andere Eiweissbausteine vorkommen, die jedoch in so geringen Mengen auftreten, dass sie nicht mit Sicherheit erkannt und bestimmt werden können. Wie Tab. 1 zeigt, treten bezüglich des Gehaltes an freien Aminosäuren zwischen dem Hydrocaulus und dem Hydranthen einige qualitative [1] Unterschiede auf. Der Hydranth von frisch gefangenen *Tubularia*-Kolonien enthält Leucin, Valin und Tyrosin in gut messbaren Mengen, während diese 3 Aminosäuren im Hydrocaulus nicht nachgewiesen werden konnten. Lysin, β-Alanin, Prolin und Threonin kommen im Hydranthen spurenweise vor und fehlen im Hydrocaulus ganz. Diese Unterschiede gelten allerdings nur, wenn als Vergleichspartner alte, ausgewachsene Hydranthen herbeigezogen werden, da in frisch regenerierten, voll funktionsfähigen Hydranthen die erwähnten 6 zusätzlichen Aminosäuren wie im Hydrocaulus fehlen. Wir vermuten, dass diese im ausgewachsenen Hydranthen zusätzlich auftretenden Aminosäuren nicht körpereigene sondern Abbauprodukte der Verdauungstätigkeit sind, oder dass sie von noch nicht verdauten Futtertieren (Crustaceen) herrühren. Ent-

[1] Vergl. Fussnote S. 299.

sprechende Versuche an Hungertieren könnten diese Frage entscheiden. Taurin, Serin und Glutaminsäure sind die freien Eiweissbausteine, die sowohl im Stielteil als auch im Hydranth von *Tubularia* quantitativ dominieren. Über ihre Funktionen können vorläufig nur Vermutungen angestellt werden.

Im Verlauf der normalen Regeneration erfährt das qualitative und quantitative Bild der Aminosäuren im Regeneratsbereich nur unwesentliche Veränderungen. Neben einer signifikanten, aber schwachen Zunahme des Totalgehaltes bis zum Stadium F, an der sich vor allem die Taurin-Serin-Glycin-Gruppe beteiligt, konnte im Einzelnen eine sehr deutliche Abnahme der Asparaginsäure festgestellt werden. Diese verhält sich hier sehr ähnlich wie in der Frühentwicklung von Urodelen (Chen 1956). Der Asparagin- und auch Glutaminsäuregehalt des Tritonkeimes z. B. erreicht sein Minimum am Ende des Blastulastadiums und ist korreliert mit einem gleichzeitigen, fast spiegelbildlichen Anstieg der Glutaminkurve. Chen (1956) führt dieses korrelative Verhalten der drei Eiweissbausteine auf Transaminierungs- und Desaminierungsvorgänge zwischen Asparaginsäure und Glutaminsäure einerseits und Glutamin andererseits zurück. Im vorliegenden Fall ist diese Wechselbeziehung unwahrscheinlich, da die Abnahme der Asparaginsäuremenge sich nicht in entsprechender Weise auf das Glutamin auswirkt und der Glutaminsäuregehalt während des ganzen Vorgangs konstant bleibt. Wir müssen trotzdem annehmen, dass sich während der regenerativen Neubildung des Hydranthen proteosynthetische Vorgänge abspielen, von denen man erwarten könnte, dass sie sich wenigstens in der quantitativen Zusammensetzung der freien Eiweissbausteine widerspiegeln. Für die geringe Intensität solcher Schwankungen gibt es, wie uns scheint, zwei Erklärungsmöglichkeiten:

a) Die Synthese von Aminosäuren im Regeneratsbereich oder die Zufuhr von Aminosäuren aus dem regenerierenden Hydrocaulus können auf die Intensität der Proteosynthese so gut abgestimmt sein, dass Angebot und Nachfrage quantitativ im Gleichgewicht stehen. Die Asparaginsäure bildet die schon genannte Ausnahme.

b) In einer früheren Arbeit (Tardent 1954) haben wir festgestellt, dass sich der Regenerationsprozess bei *Tubularia* — histodynamisch betrachtet — nicht in klar voneinander abgegrenzte

Phasen unterteilen lässt. Die Hauptprozesse wie Zellverschiebungen, Zellvermehrung, Determination und Differenzierung laufen z. T. an verschiedenen Stellen des Regenerats gleichzeitig ab (Rose 1955, 1957). Erwartungsgemäss lassen sich auch die den einzelnen Phasen zugrunde liegenden physiologisch-chemischen Aeusserungen nicht klar phasenspezifisch erfassen, sodass es praktisch unmöglich wird, wie hier im Fall des Proteinstoffwechsels, die einzelnen Schritte analytisch voneinander zu trennen.

Wie gezeigt, enthalten die mit Hydranthen-Extrakt total gehemmten Primordien wesentlich mehr freie Aminosäuren als gleich alte Normalregenerate (Abb. 2, 3). Diese Beobachtung betrifft nicht nur die totale Aminosäure-Menge, sondern bestätigt sich im Fall jeder einzelnen Aminosäure (α-Alanin, Glutamin, Tyrosin, Valin und Leucin; Ausnahme: Asparaginsäure). Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, dass die aktive Komponente der Hydranthen-Extrakte (Tardent 1955, 1956; Tardent und Eymann 1958, 1959; Tweedell 1958) den Eiweisstoffwechsel auf irgendeiner Stufe blockiert. Ausser diesem Einzelbefund besitzen wir leider noch keine weiteren Anhaltspunkte, welche unsere Hypothese stützen könnten.

Die durch Extraktwirkung erzielte Hemmung ist mehr oder weniger phasenspezifisch (Tardent und Eymann 1959) und betrifft nur die jüngsten Regenerationsstadien, während ältere Regenerate, deren Organisation und Differenzierung schon eingeleitet ist, sich dem Hemmstoff gegenüber refraktär verhalten. Es gilt deshalb auf anderem Wege festzustellen, in welcher Phase der Normalregeneration sich die proteosynthetischen Vorgänge abspielen und wie weit solche im Falle der gehemmten Regenerate überhaupt stattfinden. Wir planen deshalb, auch die proteisch gebundenen Aminosäuren qualitativ und quantitativ sowohl bei normalen als auch bei gehemmten Regeneraten zu untersuchen. Gleichzeitig sollte auch geklärt werden können, ob die erwähnte Anhäufung freier Aminosäuren in gehemmten Regeneraten nicht die Folge eventueller proteolytischer Eigenschaften des Hemmstoffes ist.

Zusammenfassung

1. Die totale Menge der freien Aminosäuren und Peptide im Regenerat von *Tubularia larynx* verändert sich im Laufe des Neu-

bildungsprozesses nur unwesentlich. Eine schwache, aber signifikante Zunahme konnte bis und mit Stadium F beobachtet werden. Eine starke Reduktion erfährt die Asparaginsäure.

2. 24 h alte mit Extrakt von Hydranthen gehemmte Regenerate enthalten wesentlich mehr freie Aminosäuren als gleichalte Normalregenerate.

Die Hemmung hat besonders eine Anhäufung von α-Alanin, Glutamin, Tyrosin, Valin und Leucin zur Folge.

Die Bedeutung dieser Ergebnisse für die Untersuchungen zur Frage des Wirkungsmechanismus des Hemmstoffes werden diskutiert.

Summary

1. The total amount of free amino acids in regenerates of *Tubularia larynx* undergoes no drastic changes during the normal process of regeneration. There is a slight increase up to stage F. The content of aspartic acid decreases strongly during the first stages.

2. 24 h old regenerates which had been inhibited by hydranth-extract contain significantly more free amino acids than normal regenerates of the same age. Inhibition causes a strong increase of α-alanin, glutamine, tyrosine, valine and leucine.

The meaning of these findings for the understanding of the inhibitor mechanism is discussed.

LITERATURVERZEICHNIS

Benz, G. 1955. *Quantitative Veränderungen der Aminosäuren und Polypeptide während der Entwicklung von Drosophila melanogaster.* Arch. Klaus-Stiftung, Vol. 30, p. 498.

— 1957. *Untersuchungen über die Wirkung der Letalfaktoren letal-bluter (lbl) und letal-polymorph (lpm) von Drosophila melanogaster.* Z. Vererbungslehre, Vol. 88, p. 78.

Chen, P. S. 1956. *Metabolic changes in free amino acids and peptides during Urodele development.* Exp. Cell. Res., Vol. 10, p. 675.

Hammett, F. S. und S. Chapman. 1938. *Free Amino acid localization in Obelia geniculata.* Growth, Vol. 2, p. 223.

Kavanau, J. L. 1954. *Amino acid metabolism in the early development of the sea urchin Paracentrotus lividus.* Exp. Cell Res., Vol. 7, p. 530.

LINDER, A. 1951. *Statistische Methoden für Naturwissenschafter, Mediziner und Ingenieure.* 2. Aufl. Basel.

ROSE, S. M. 1955. *Specific inhibition during differentiation.* Ann. N. Y. Acad. Sci., Vol. 60, p. 1136.

— 1957. *Polarized inhibitory effects during regeneration in Tubularia.* J. Morph., Vol. 100 (?), p. 187.

ROSE, S. M. and F. G. ROSE. 1941. *The Role of a Cut Surface in Tubularia Regeneration.* Physiol. Zool., Vol. 14, p. 328.

STEINBERG, M. S. 1954. *Studies on the mechanism of physiological dominance in Tubularia.* Biol. Bull., Vol. 87, p. 227.

STUMM-ZOLLINGER, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in der Haemolymphe des Wildtyps und der Mutante letal-translucida (ltr) von Drosophila melanogaster.* Z. Vererbungslehre, Vol. 86, p. 126.

TARDENT, P. 1954. *Axiale Verteilungsgradienten der interstitiellen Zellen bei Hydra und Tubularia und ihre Bedeutung für die Regeneration.* Roux'Archiv, Vol. 146, p. 593.

— 1955. *Zum Nachweis eines regenerationshemmenden Stoffes im Hydranth von Tubularia.* Rev. suisse Zool., Vol. 62, p. 289.

— 1956. *Propf-Experimente zur Untersuchung des regenerationshemmenden Stoffes im Hydranth von Tubularia.* Rev. suisse Zool., Vol. 63, p. 229.

TARDENT, P. und R. TARDENT. 1956. *Wiederholte Regeneration bei Tubularia.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli, Vol. 28, p. 367.

TARDENT, P. and H. EYMANN. 1958. *About some chemical and physical properties of the regeneration-inhibitor of Tubularia.* Acta Embryol. et Morph. Exp., Vol. 1, p. 280.

— — 1959. *Experimentelle Untersuchungen über den regenerationshemmenden Faktor von Tubularia.* Roux'Archiv (im Druck).

TWEEDELL, K. S. 1958. *Inhibitors of regeneration in Tubularia.* Biol. Bull., Vol. 114, p. 255.

N° 15. **Hans-Rudolf Haefelfinger,** Bâle. — Remarques sur le développement du dessin de quelques Glossodoridiens (Mollusques Opisthobranches). (Avec 8 figures dans le texte.)

Station zoologique de Villefranche-sur-Mer et Zoologische Anstalt der Universität Basel [1].

L'identification d'un Opisthobranche est pleine de difficultés. La détermination du matériel conservé est rendue pénible par l'altération des couleurs qui sont des caractères spécifiques très importants. Celle des formes vivantes est également compliquée par les changements qui surviennent pendant la croissance.

Mes recherches sur l'écologie de la faune des Opisthobranches de la rade de Villefranche me procurent un matériel suffisamment riche pour me permettre une contribution à l'étude de l'ornementation spécifique et de ses transformations dans l'ontogénèse. Je présente ici quelques résultats obtenus pour le genre *Glossodoris* et particulièrement sur *Glossodoris luteorosea* (fig. 1), *Glossodoris krohni* (fig. 2), *Glossodoris gracilis* (fig. 3) et *Glossodoris tricolor* (fig. 4).

Glossodoris luteorosea (Rapp 1827)

Une vingtaine d'exemplaires ont été capturés à Villefranche. Longueur de 3 à 25 mm. La coloration est en général d'un beau violet plus ou moins clair (Code universel des couleurs, n° 1). Le manteau est bordé d'une assez large bande jaune d'or (C., n° 211); le dos orné de six à quinze taches de la même couleur. Ces taches sont cerclées d'un mince liseré blanc. Cette disposition caractéristique se trouve déjà sur les plus petits exemplaires, mais leur nombre est moins élevé et elles sont un peu plus petites que chez les exemplaires adultes. Sur les flancs il n'y a aucun dessin, mais quelquefois on trouve sur la partie du pied dépassant le manteau une tache semblable à celles du dos (fig. 5). L'espèce *Glossodoris luteorosea* est incontestée.

[1] Ce travail a été rendu possible par une subvention du Fonds National suisse de la recherche scientifique.

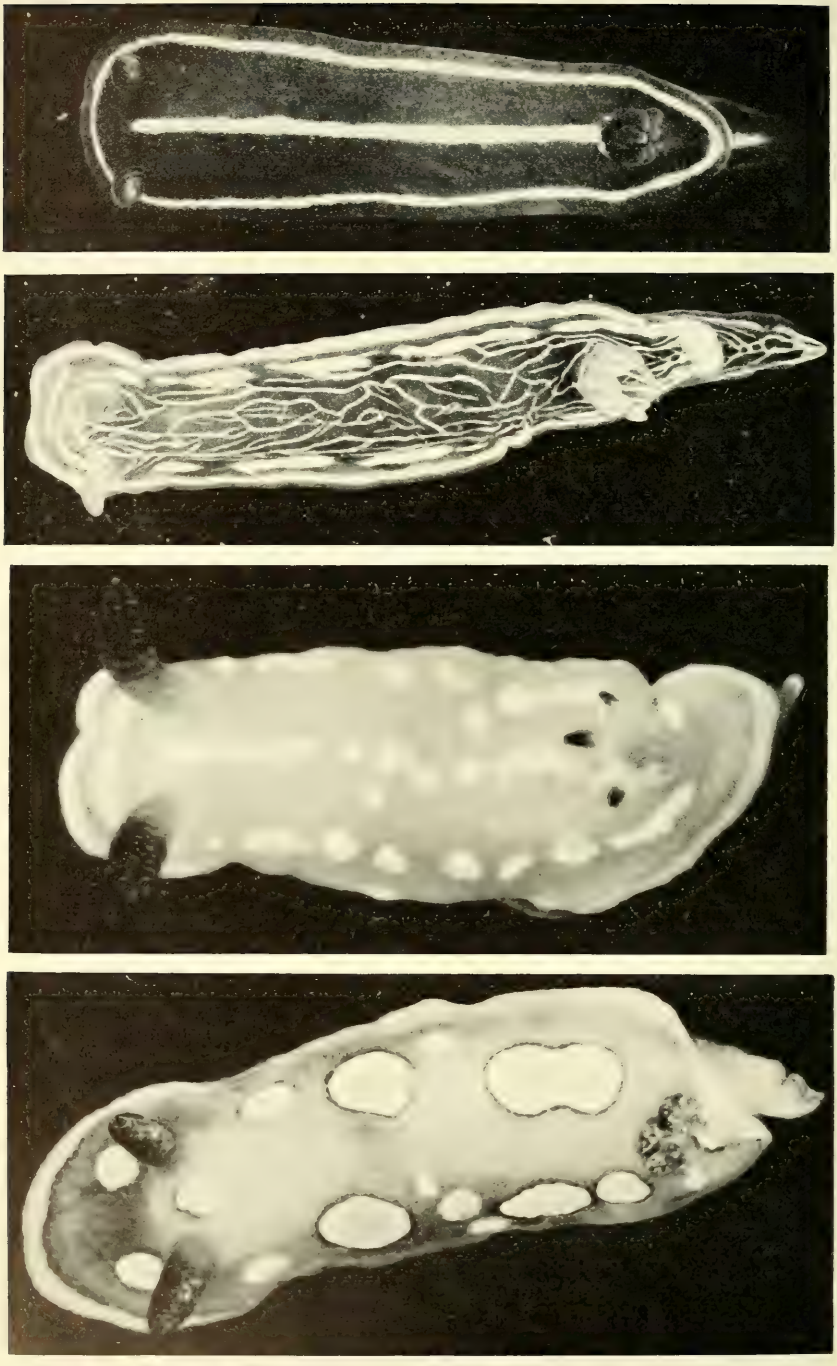


FIG. 1.
G. luteorosea (18 mm).

FIG. 2.
G. krohni (15 mm).

FIG. 3.
G. gracilis (40 mm).

FIG. 4.
G. tricolor (15 mm).

Glossodoris krohni (Vérany 1846).

Une vingtaine d'exemplaires ont été trouvés à Villefranche. Longueur de 3 à 15 mm. La couleur du corps varie du blanc bleuâtre au rose clair (C., nº 610). Le manteau est bordé d'une assez large bande jaune d'or (C., nº 211). Les exemplaires jeunes montrent sur le dos trois lignes blanches parallèles. Au cours du développement, l'ornementation se modifie. Du pigment jaune citron (C., nº 286) se dépose d'abord à l'intérieur des lignes blanches tandis que le système des lignes longitudinales est scindé en fragments. Il en résulte un dessin irrégulier formé de lignes et de points jaune citron lisérés de blanc. La forme juvénile correspond tout à fait à la description de *Glossodoris krohni* par A. Pruvot-Fol (1954). Vayssière (1913) décrit une forme nommée *Chromodoris elegans*, qui correspond à peu près comme dessin et coloration aux plus grands exemplaires que j'ai trouvé à Villefranche. Selon Vayssière, *Glossodoris krohni* n'est qu'une variété de *Chromodoris elegans*. Pour moi, les deux formes représentent le jeune et d'adulte (fig. 6).

Glossodoris gracilis (Rapp 1827)

Une centaine d'exemplaires ont été capturés à Villefranche. Longueur de 3 à 40 mm. La couleur du corps est bleu plus ou moins foncé (C., nº 556), quelquefois olivacé. Le manteau est bordé d'une large bande jaune d'or (C., nº 211), le long de laquelle s'étend une bande, en général interrompue, d'un bleu pâle irisé (C., nº 454). Le dos est orné d'un dessin caractéristique formé de plusieurs minces lignes jaune d'or (C., nº 211) anastomosées.

Les exemplaires les plus jeunes de *Glossodoris gracilis* n'ont, outre la bordure jaune, qu'une large ligne blanche sur le dos. Les parties antérieures et postérieures de la bordure du manteau sont blanches à ce moment, seule la section comprise entre les rhinophores et la branchie est jaune d'or. A un stade suivant la ligne médiane se résoud en plusieurs lignes parallèles et du pigment jaune s'y est déposé. Entre la ligne médiane et la bordure du manteau, deux minces lignes blanches apparaissent tandis que le dessin des flancs se développe. La phase suivante est caractérisée par le fait que la ligne médiane s'est transformée en plusieurs lignes jaune d'or anastomosées et que les deux lignes secondaires montrent la même transformation. La bordure du manteau est alors partout de cou-

leur jaune (fig. 7). *Glossodoris gracilis* est aussi une espèce incontestée. Les nombreuses espèces différentes décrites, basées sur la variation extraordinaire de la coloration et du dessin, ne sont que de simples variétés.

Glossodoris tricolor (Cantraine 1841)

Une centaine d'exemplaires ont été trouvés à Villefranche. Longueur de 2 à 18 mm. La couleur du corps est bleu rose (C., nº 571). Un mince liseré blanc court le long du manteau, le dos est orné d'une ligne médiane également blanche. La section du liséré blanc entre les rhinophores et la branchie est quelquefois teintée de jaune pâle (C., nº 290). Les flancs ne portent qu'une seule ligne blanche, même chez les adultes. L'ornementation de l'adulte existe déjà chez les très petits exemplaires. Tout au plus la ligne médiane n'est-elle pas encore complète parfois. Au contraire de *Glossodoris gracilis*, cette ligne est toujours très mince, elle ne se subdivise jamais. Quelques auteurs, comme A. Pruvot-Fol (1954) et Vayssière (1913) ne semblent pas avoir connaissance de cette espèce, bien qu'elle soit abondante dans la région de Villefranche et qu'on l'ait également trouvée à Banyuls. De toute façon il ne s'agit pas du jeune de *Glossodoris gracilis* comme c'est l'opinion des auteurs cités ci-dessus, mais d'une espèce bien distincte, reconnue déjà par Cantraine (1841) et von Ihering (1880). Mes recherches confirment cette existence, qui établissent avec clarté les caractéristiques du dessin et de la couleur du corps (fig. 8).

Discussion

Il est possible, en suivant l'évolution ontogénique de l'ornementation, de résoudre certains problèmes de systématique et cela même si l'ornementation n'est pas absolument uniforme chez l'adulte (p. e. *Glossodoris gracilis*). La variabilité de la coloration n'est pas telle qu'il soit impossible de reconnaître les caractères d'une forme. Mais il est nécessaire d'observer les Mollusques sous un éclairage de qualité constante et sur un fond toujours le même. Dans ces conditions on peut établir la couleur de base d'une espèce en examinant plusieurs individus, couleur qui peut être exprimée par un numéro du Code universel des Couleurs. En modifiant cette couleur

Fig. 5 Glossodoris luteorosea

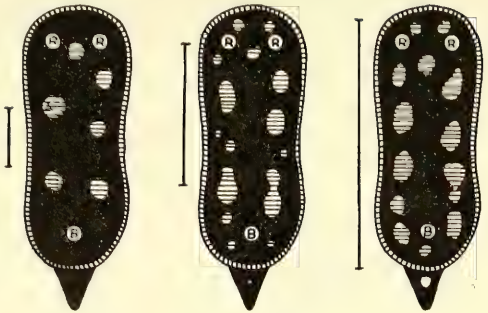


Fig. 6 Glossodoris krohni

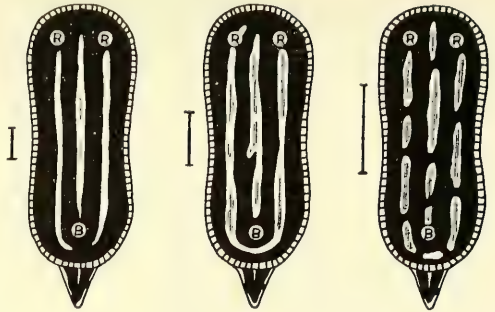
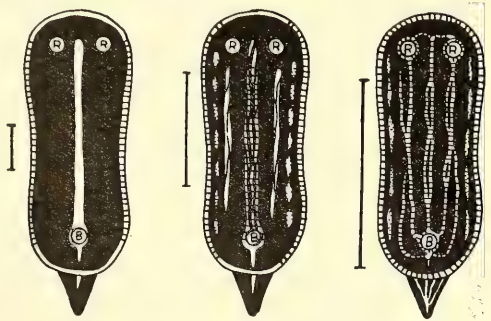


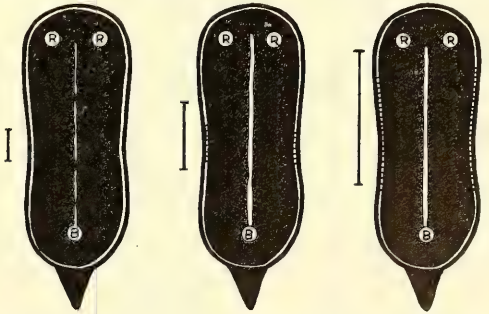
Fig.7 Glossodoris gracilis



Légende

Couleur du corps
Blanc
Jaune d'or

Fig. 8 Glossodoris tricolor



Jaune citron
Bleu pâle

R = Rhinophores
B = Branchie

par adjonction de blanc ou de noir on obtient en général les diverses teintes individuelles présentées par des exemplaires différents. Il est assez rare qu'une autre couleur que celle qui a été déterminée intervienne pour modifier la teinte d'une espèce donnée. Mes observations montrent deux modes de développement de l'ornementation. L'ornementation ne se modifie guère de l'état juvénile à l'aspect adulte, par exemple chez *Glossodoris luteorosea* et *Glossodoris tricolor*. Dans d'autres cas cette ornementation change plus ou moins de caractère comme chez *Glossodoris krohni* et *Glossodoris gracilis*. Par conséquent, il est impossible de juger des caractéristiques de l'ornementation quand on dispose d'un nombre insuffisant d'individus. Si on réussit à capturer un grand nombre d'exemplaires d'âges différents ou, mieux encore, si l'on peut contrôler le développement du dessin en élevage, on peut, en complétant les données anatomiques et celles fournies par les caractères de la radula arriver à une définition correcte d'une espèce. Une description détaillée de la couleur et de l'ornementation est indispensable pour la diagnose d'une espèce d'Opisthobranche.

Zusammenfassung

Es wurde das Zeichnungsmuster und die Körperfarbe von *Glossodoris luteorosea*, *Glossodoris krohni*, *Glossodoris gracilis* und *Glossodoris tricolor* an einer grösseren Anzahl Exemplare verschiedenen Alters analysiert. Dabei zeigte sich, dass diese beiden Kennzeichen artspezifischer sind, als im Allgemeinen angenommen wird, und sie eine wichtige Grundlage zur Bestimmung der lebenden Opisthobranchier bilden.

Summary

The pattern and the coloration of a great number of *Glossodoris luteorosea*, *Glossodoris krohni*, *Glossodoris gracilis* and *Glossodoris tricolor* of different ages was examinated. We see, that this two caracters are more specific as many authors suppose generally. They are very important details for the determination of Opisthobranches.

AUTEURS CITÉS

CANTRAINE, F. 1841. *Malacologie méditerranéenne et littorale I.* Nouv. Mém. Acad. R. Sci. Bruxelles, 13.

VON IHERING, H. 1880. *Beiträge zur Kenntnis der Nudibranchier des Mittelmeeres I.* Malakozool. Blätter (n. F.), 2.

RAPP, W. 1827. *Über das Molluskengeschlecht Doris und Beschreibung einiger neuer Arten desselben.* Nova Acta Acad. Leop. Carol. Natur. Cur., 13.

PRUVOT-FOL, A. 1951. *Etudes des Nudibranches de la Méditerranée.* Arch. Zool. Exp. Gén. 88, 20.

— 1924. *Mollusques Opisthobranches.* Faune de France, 58.

SEGUY, E. 1936. *Code universel des Couleurs.* Lechevalier, Paris.

VAYSSIÈRE, A. 1913. *Mollusques de la France.* Encyclopédie scientifique.

VERANY, J.-B. 1846. *Catalogo degli animali invertebrati marini del golfo di Genova e Nizza.* Genova.

N° 16. **H.-J. Huggel,** Genève. — La pression sanguine du système veineux autonome de l'aile de la Roussette *Eidolon helvum* Kerr *(Macrochiroptera)*[1].

(Avec deux figures dans le texte.)

La mesure *in vivo* de la pression sanguine du système veineux a été effectuée dans une veine digitale ou dans une veine de l'avant-bras.

Pour réaliser cette mesure il a fallu au préalable mettre au point la technique. Le dispositif opératoire consiste en un micromanipulateur manœuvrant une microcanule reliée à un appareil amplificateur placé aussi près que possible pour diminuer la résistance du système enregistreur.

Narcose: Le narcotique doit avoir deux qualités essentielles: produire un effet rapide, pour réduire à un minimum le choc émotif provoqué par le contact humain, avoir un effet assez pro-

[1] Ce travail a été effectué au Centre Suisse de Recherches scientifiques, à Adiopodoumé, Côte d'Ivoire, avec l'aide du Fonds National suisse pour la recherche scientifique.

fond pour supprimer la vibration des ailes, gênante pour l'opérateur, et qui subsiste très souvent même après extinction du réflexe pupillaire.

Des essais ont été faits avec l'éther, l'uréthane et un barbiturate. Toutes les expériences ont porté sur des animaux adultes de 150 à 250 gr, à la température environnante de 26 à 30° C, par une humidité relative de 80 à 98%.

Ether: Bien que l'éther permette une narcose très profonde, la dose nécessaire pour arrêter les vibrations des ailes est très proche de la dose mortelle. Il a en outre l'inconvénient de provoquer fréquemment des vomissements et des troubles respiratoires. L'obligation de retirer le masque de temps à autre cause des irrégularités de la narcose qui provoquent des variations de la fréquence respiratoire allant du simple au double. Ces fluctuations compliquent l'interprétation des résultats obtenus sur la circulation.

Uréthane: Ce narcotique, souvent employé pour opérer différentes espèces d'animaux poikilothermes, est insuffisant. On ne peut pas obtenir une narcose profonde sans de graves troubles respiratoires parfois mortels. L'uréthane est employé en injections intrapéritonéales ou intraveineuses en solution 10% de RF 19 [2]. Des doses de 1 à 1,5 g par kg ne suffisent pas pour arrêter les vibrations alaires et le réflexe pupillaire. 2 à 3 g par kg représentent déjà la dose létale.

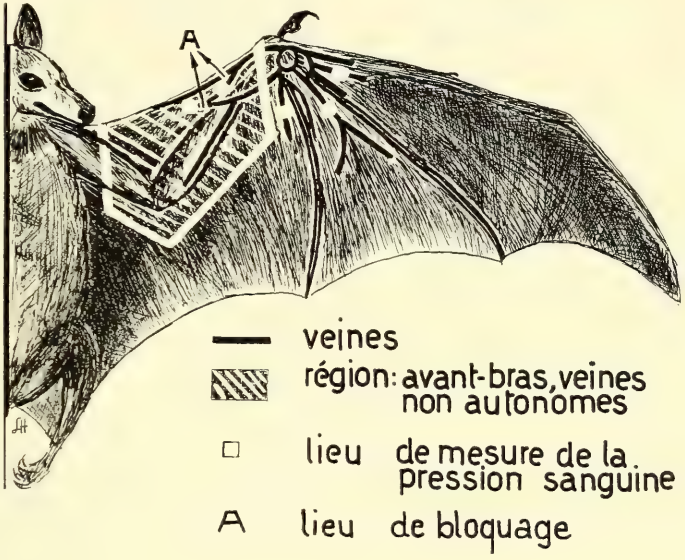
Barbiturate: Le Na-éthyl-méthyl-butyl-barbiturate permet une narcose à la fois profonde et prolongée, sans la moindre variation respiratoire. On pratique dans une veine de l'uropatagium une injection intraveineuse de 65 mg par cc d'eau physiologique au moyen d'une seringue à tuberculine (aig. Nr. 22).

L'animal est enveloppé dans un linge qui ne laisse libre qu'une aile et la tête, il est ainsi à l'abri d'un trop brusque changement de température. On injecte lentement, en 15 à 30 secondes, une première dose de 0,12 cc (7,8 mg par bête ou 39 mg/par kg) de barbiturate. L'effet calmant est immédiat, les réflexes disparaissent en 2 à 4 minutes, sinon on peut réinjecter à l'animal 0,04 cc

---

[2] RF 19: NaCl . . . . . 0,8% $MgCl_2$ 0,0047%
$CaCl_2$ . . . . . 0,0455% Glucose . . . 0,043%
KCl . . . . . 0,0704% Modocoll M . 0,2%
NaH_2PO_4 . . . 0,0135%
Tous les pourcentages calculés sans eau de cristallisation.

(= 2,6 mg) en suivant la réaction pendant quelques minutes et répéter l'injection s'il le faut jusqu'à narcose totale. Ces précautions évitent de surdoser le narcotique.



La narcose totale et profonde est caractérisée par la suppression du réflexe pupillaire et de la vibration des ailes et par la régularité de la respiration (rythme normal 70 respirations à la minute avec des variations individuelles entre 60 à 80). Elle dure environ 1½ à 2 h, on peut la prolonger jusqu'à 12 heures par des doses supplémentaires de 0,02 à 0,04 cc. Le critère déterminant est la température du corps qui ne doit pas descendre en dessous de 28° C.

Une diminution de l'effet narcotique se manifeste par l'apparition des vibrations musculaires de l'avant-bras, des mouvements des pattes et des contractions locales de la peau. Le réveil de l'animal est progressif: on observe d'abord les vibrations alaires, puis le mouvement régulier des ailes, puis le réflexe d'accrochage du pied, puis le réflexe pupillaire, enfin des mouvements de jambes, des battements d'ailes et le réveil complet.

Traitement postopératoire: Lors du réveil de l'animal, on l'astreint à boire 10 à 20 cc de glucose à 20%, soit en lui plongeant le museau dans le liquide, soit, en cas de refus, au moyen d'une pipette.

Technique opératoire: L'animal enveloppé est maintenu sur la table du micromanipulateur au moyen de 2 à 3 bras mobiles, l'aile déployée est fixée avec des bandes collantes et retenue en appuyant avec les bras du micromanipulateur. On libère la veine par une incision de 1 cm dans la musculature et le tissu conjonctif; on ligature avant d'inciser la veine elle-même. On peut alors introduire la microcanule et la fixer par une seconde ligature. La première ligature doit alors être supprimée. La canule, remplie d'une solution héparinisée de RF 19 et de sérum en parties égales, est reliée par un tube mobile, rempli de solution RF 19, à l'appareil amplificateur. La mesure de la pression est alors enregistrée par le dispositif d'amplification d'après Huggel et Wilbrandt 1954. Les hautes pressions de ces veines ont nécessité une légère modification de la technique. La pression sanguine est enregistrée avec le premier étage amplificateur en employant l'anneau n° 5 et une buse n° 3, avec une pression d'air de 2,5 mm Hg.

Tabelle 1.

Variations expérimentales de la pression dans le système veineux autonome de la Roussette Eidolon helvum Kerr.

Exemple	Pression normale en cm H_2O	Variations observées	en cm H_2O
		Veines digitales (autonomes, contractiles)	
1	24,7	action des ions du RF 19 . . .	36,7
2	21,7	» » » » » » . . .	43,9
3	36,9	hypertension	42,8
4	27	travail contre la pression 0 . . .	18,5
		blocage de la circulation	90,6
		régularisation après blocage . . .	61,5
		» » » . .	44,2
		épuisement (> 12 h)	9,4
		Veines de l'avant-bras (non autonomes)	
5	22,5	blocage de la circulation	39,7
		» » » » . . .	55,6
6	25,2	» » » » . . .	40,1
7	23,5	» » » » . . .	48,1
8	29	» » » » . . .	54,4

Résultats : La pression sanguine et l'amplitude des variations du pouls veineux ont été enregistrées de façon constante entre 4 et 14 heures sur 7 animaux au total. Le système veineux de l'aile d'*Eidolon Helvum* possède deux types de veines; les veines autonomes qui sont contractiles et particulières aux doigts, et les veines collectrices de l'avant-bras qui ne sont pas contractiles. La figure 1 indique sur quelles veines la pression a été mesurée.

La tabelle n° 1 donne les valeurs de la pression sanguine trouvées sous différentes conditions physiologiques. La pression normale mesurée durant ces heures varie individuellement entre 23 et 30 cm H_2O avec une seule exception (36,9 cm H_2O, cette pression présentait en outre une amplitude de variation trop basse). La pression est la même dans tout le système, que les veines soient contractiles ou non. La surdilatation (par dilatation artificielle), l'hypertension au début de l'expérience (ligature) ou le blocage de la circulation, produit des pressions qui atteignent vite le double, dans un cas même, le triple de la normale, avec 90,6 cm H_2O.

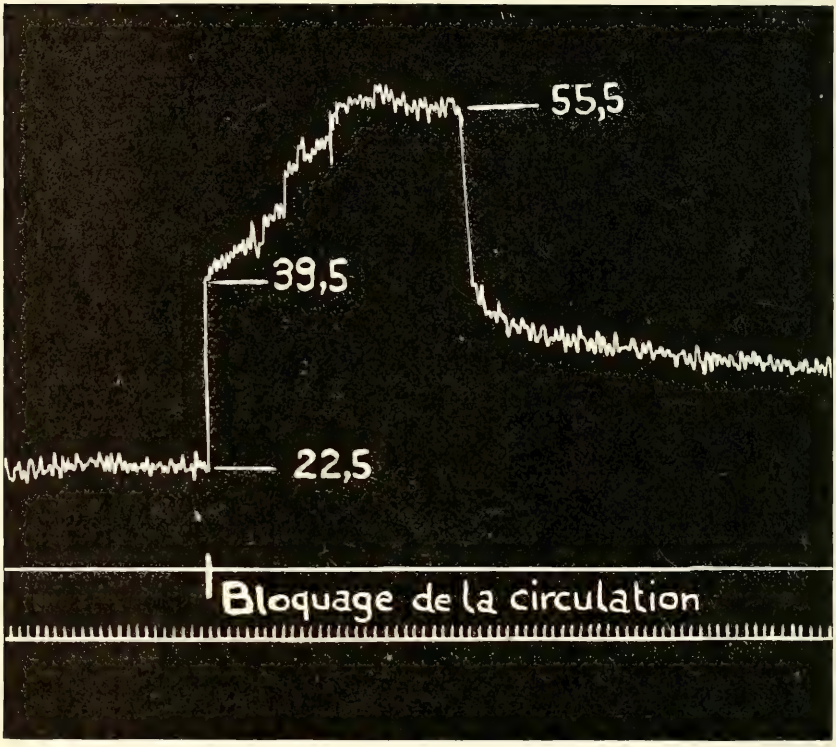
Eidolon helvum possède dans l'avant-bras deux veines non autonomes qui sont reliées par une anastomose (fig. 1). Si l'on arrête la circulation temporairement en A, la pression monte dans la canule à environ 50 cm H_2O, ce qui est le double de la pression normale (fig. 2).

Les différentes mesures démontrent nettement que l'augmentation de la pression se fait en deux temps, une montée immédiate (en 0,2 à 2,8 secondes) jusqu'à 35 cm H_2O suivie d'une montée lente (environ une minute) jusqu'à 50 ou 55 cm H_2O. La première augmentation peut être attribuée à l'énergie d'accélération développée par le système lui-même, tandis que la deuxième augmentation dépendrait du tonus de la veine. Cette deuxième montée peut pratiquement disparaître en cas d'hypertonie. Une telle hypertonie a été enregistrée en injectant de la solution RF 19 dans la veine à l'endroit même où se trouve la canule.

En vidant la veine par suppression de la pression dans la canule, la pression dans la veine se réduit à 18,5 cm H_2O (pression de remplissage). En cas d'épuisement de l'animal et par conséquent de troubles graves, cette pression peut s'abaisser même jusqu'à 9,5 cm H_2O.

Discussion : La pression veineuse de la Roussette *Eidolon helvum* montre des valeurs qui correspondent à une pression arté-

rielle. Celle de l'aorte chez la Grenouille est de l'ordre de 35 cm H_2O, celle du Rat de 105 cm H_2O (d'après Hoeber). Ces valeurs soulignent l'importance et la structure particulière du système de ces veines contractiles et autonomes. Leur structure histologique est très proche de celle des artères (H. Mislin und H. Helfer 1958).



La veine autonome isolée (H. Huggel, non publié) développe des pressions entre 5 et 15 cm H_2O. Dans un fragment isolé très long et contenant plusieurs valves, elle atteint jusqu'à 25 cm H_2O. La veine travaille alors, comme un cœur, dont la structure des cellules, les valves, la fréquence et le tonus produisent le travail final. Les veines collectrices non autonomes de l'avant-bras fonctionnent comme un « régulateur de pression ». Je n'ai pas établi si cette fonction entre en jeu *in vivo*.

AUTEURS CITÉS

HOEBER, R. 1939. *Lehrbuch der Physiologie des Menschen.* Verl. Stämpfli, Bern.

HUGGEL, H. J. und W. WILBRANDT. 1954. *Methodik und Resultate direkter mechanischer Registrierung am isolierten embryonalen Forellenherzen (S. trutta L.).* Helv. Physiol. Acta *12*, C 21—C 24 (1954).

MISLIN, H. und H. HELFER. 1958. *Vergleichend quantitativ-anatomische Untersuchungen an glatten Muskelzellen der Flughautgefässe (Chiroptera).* Rev. suisse Zool. *65*, 384, 1958.

N° 17. **H. Mislin,** Mainz. — Über die zentralnervöse Brustflossenrhythmik der Jungforellen *(Salmo fario)* während der Dottersackperiode. (Erste Lokalisierungsversuche.) (Mit 7 Textabbildungen.)

Zoologisches Institut der Universität, Mainz.

Andauernd rhythmische Brustflossenbewegungen sind bei verschiedenen Teleostiern, besonders bei Jugendstadien näher beschrieben worden. Die charakteristischen, sehr schnellen spontanen Brustflossenrhythmen frisch geschlüpfter Salmoniden wurden zuerst von BABAK 1912 [1], dann von ANDERSEN 1940 [2], von LEGHISSA 1942 [3] und zuletzt von SPRENGER 1945 [4] als autonomer Dauerrhythmus erkannt. Eine objektive Registrierung dieser Brustflossenschwingungen ist bisher nicht vorgenommen worden. Auch unterblieb die Lokalisierung der zentralen Rhythmik. Die Registrierung ist jetzt photoelektrisch über einen Niederfrequenzverstärker bei Direktschreibung (System Schwarzer) mit Hilfe der Mikroprojektion gelungen. Die Methode wurde 1957 [5] für ein anderes Objekt entwickelt und erwies sich für die Analyse der Brustflossenrhythmik als besonders geeignet. Die Lokalisierung erfolgte mit Totaldurchschneidungen und Läsionen auf verschiedenen Niveaus der *Medulla oblongata* und des Rückenmarkes.

Abbildung I zeigt eine Normalkurve bei gleichzeitiger Registrierung der Atemfrequenz, linker und rechter Brustflossenrhythmik. Die aus praktischen Gründen hier nachgeschriebene Herzfrequenz ist auf diesem Stadium stets atemsynchron. Beide Brustflossen schlagen synchron und auffallend regelmässig, vom Typus des ununterbrochenen Rhythmus.

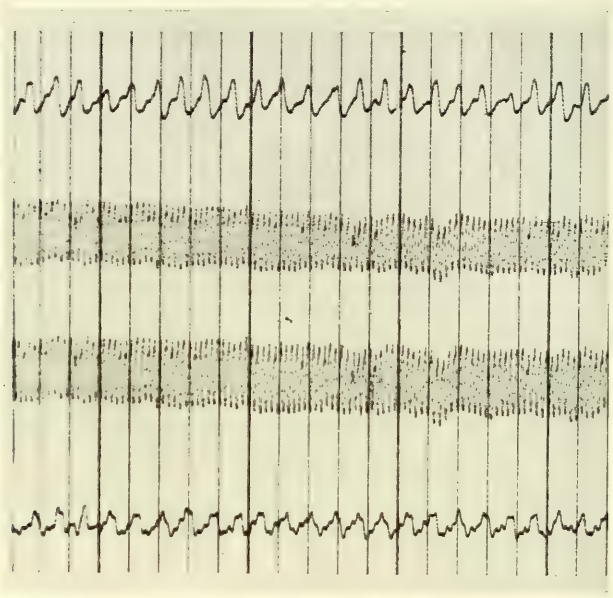


Abb. 1.
Salmo fario, 14,5 mm L.
Brustflossenschlag-Normalkurve bei 12-14° C, F/min 390.
Oben: Atmung; Unten: Herz F/min 90.
Mitte: Brustflossen.

Abbildung II gibt schematisch die Orte vorgenommener Dekapitierungen und Läsionen zur Lokalisierung der zentralen Ganglienrhythmik der Brustflossentätigkeit. Bei A: Abtrennung des Kopfes und Durchschneidung des vordersten *Medulla oblongata*-Abschnittes. Bei B: Abtragung bis dicht vor den vorderen Brustflossenansatz (Schnitt geht durch das letzte Drittel der *Medulla oblongata*). Bei C: Durchtrennung direkt hinter der Brustflosse (Schnitt geht durch die hintere Spitze der Rautengrube bzw. durch

die Übergangszone *Medulla*-Rückenmark). Bei D: Durchschneidung im Gebiet des Rückenmarkes (Schnitt liegt 1 mm hinter der Brustflosse). Bei E: Läsion 5 mm hinter der Brustflosse (Schnitt verläuft durch das Rückenmark unmittelbar bei der hinteren Anwachsstelle des Dottersackes.)

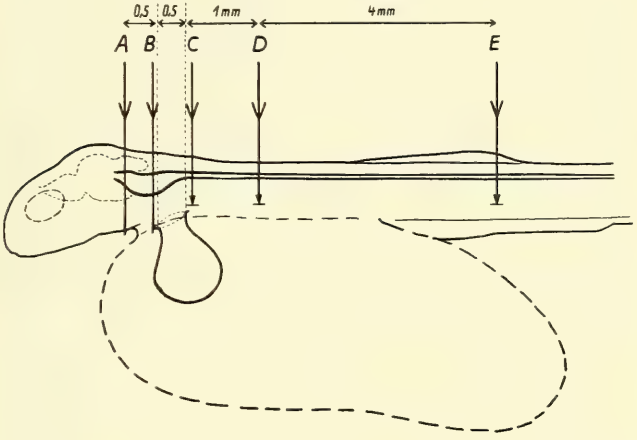


Abb. 2.
Schema *Salmo fario*, frühes Stadium.
Diverse Durchtrennungen am ZNS.

Abb. III. Die Dekapitierung bei A bleibt ohne Einfluss auf die Brustflossenschwingungen. Frequenz und Amplitude sind unverändert geblieben. Die kleinen Verlagerungen der Null-Linie bei der oberen Kurve, beruhen auf geringfügigen Körperbewegungen, die auf der rechten Seite mitregistriert werden. Die Dekapitierung bei B ergibt Frequenzabnahme der Brustflossenschläge. Die Schwingungen sind zudem flatternd und unregelmässig geworden, und die Flossenamplituden haben stark abgenommen. Ebenfalls sind die Brustflossenfrequenzen links und rechts verschieden geworden. Der Schnitt B markiert die Grenze der automatischen Brustflossentätigkeit bei cranio-caudaler Abtragung. (Schnitte über B hinaus führen zum sofortigen Flossenstillstand.) Wird eine Läsion bei C angelegt, so stehen die Brustflossen ebenfalls definitiv still.

Abbildung IV zeigt einen Versuch mit Rückenmarksläsion bei D. Nach der Durchschneidung ist die Brustflossenfrequenz, wie der Vergleich mit den oberen Kurven vom unversehrten Fisch zeigt,

nur wenig vermindert. Rhythmus und Amplitude sind unverändert. Läsionen, die in cranialer Richtung vor D gesetzt werden, führen regelmässig zum sofortigen Stillstand der Brustflossen. (Vergl. auch Abb. V, 1 und 2.)

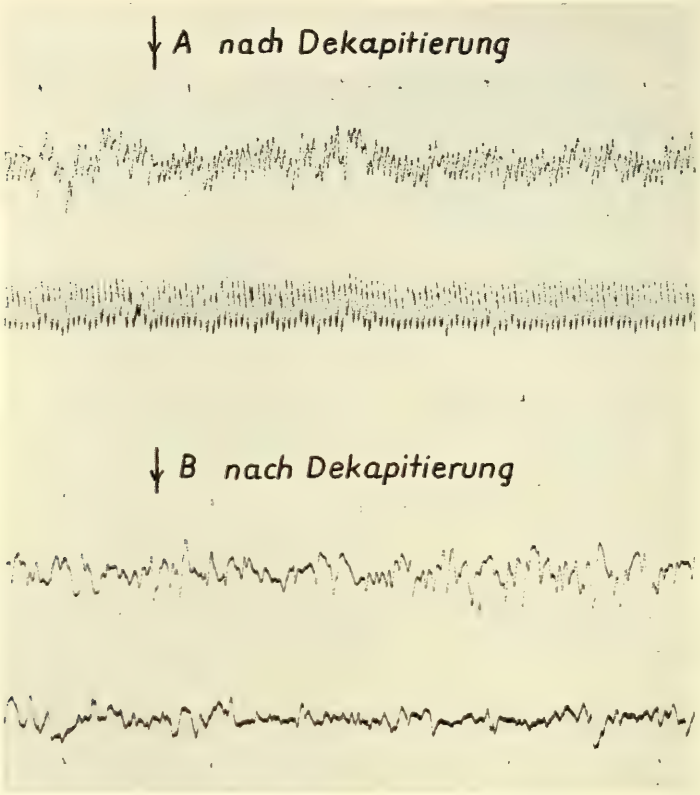


Abb. 3.

Salmo fario, 13,8 mm L, 12-14° C.
Oben: rechte und linke Brustflosse, f/min 375 beidseitig.
Unten: rechte und linke Brustflosse, rechts f/min 165, links f/min 147.

Die bisherigen Versuche zeigen, dass zur vollständigen Aufrechterhaltung der Brustflossenrhythmik sowohl ein medullärer, wie auch ein spinaler Anteil des Zentralnervensystems notwendig ist. Ein engumschriebenes medulläres oder spinales Brustflossenschlagzentrum ist nicht vorhanden. Als Hauptergebnis der Durchtren-

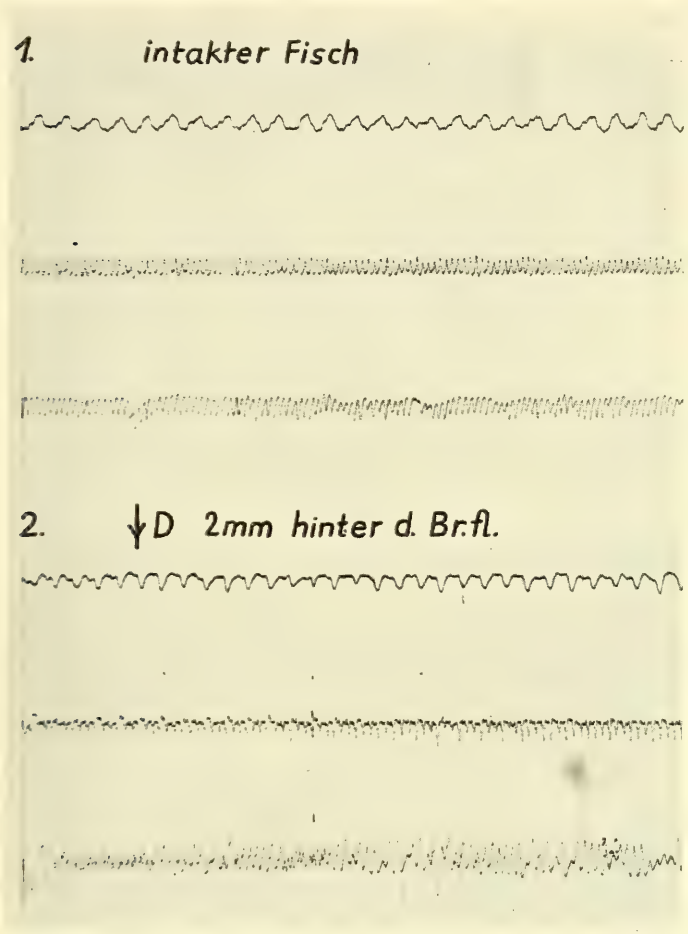


Abb. 4.
Salmo fario.
Bei 1 obere Kurve = Atmung f/min 90.
Darunter = rechte und linke Brustflosse, f/min 378.
Bei 2 obere Kurve = Atmung f/min 90.
Darunter = rechte und linke Brustflosse, f/min 339.

nungsexperimente ergibt sich, dass die Brustflossenautomatie über ein grösseres Gebiet, bestehend aus dem hinteren Teil der *Medulla* und dem vorderen Abschnitt des Rückenmarkes, verteilt ist. Es gelingt, ein Rumpfstück von ca. 2 mm Länge (14 mm Körperlänge) mit Dottersack bei voll aufrechterhaltenem Brustflossenschlag zu

isolieren (Abb. V, 3). Der so erhaltene Fischtorso enthält das Medullaende und ein ca. gleich grosses Rückenmarksstück von 1 mm Länge. Damit wird eine medullär-spinale autorhythmische Zone für die Brustflossenrhythmik nachgewiesen.

Eine Reihe weiterer Beobachtungen und Experimente wurden zur Aufklärung der zentralen Ganglienrhythmik unternommen. Abbildung VI. Es gelang uns, Brustflossenschwingungen bereits in der Eihülle photoelektrisch zu registrieren. In der oberen Kurve sieht man die Schreibung der linken Brustfllossentätigkeit und der Herzbewegungen. Das Auftreten von Perioden (15—20 pro Minute) ist typisch. Erst kurz vor dem Schlüpfen werden auch im Ei, wie die untere Kurve zeigt, die Flossenschwingungen kontinuierlich und gehen in den Dauerrhythmus über.

Abbildung VII bringt Beispiele für künstlich induzierte Perioden. Das Kurvenbild 1 zeigt das Auftreten von Perioden unmittelbar nach Abbinden bzw. Stillegen einer Brustflosse. Brustflossenperioden am Medullarfisch bei Kurvenbild 2 und nach Läsion des Rückenmarkes in grösserer Entfernung von der Automatiezone bei Kurvenbild 3. Der Vergleich der Frühperioden im Ei und der induzierten Perioden bei den geschlüpften Jungforellen dürfte befriedigend erst mit der Aktionsstrom-Analyse durchzuführen sein.

Zur Theorie der zentralen Brustflossenrhythmik können hier vorerst nur wenige Einzelbefunde und Anhaltspunkte beigebracht werden: Die spontane Brustflossenrhythmik im Ei und in der ersten Phase nach dem Schlüpfen steht, wie wir nachgewiesen haben, unter zentraler Kontrolle. Die autorhythmischen Zellen, welche für die Flossenrhythmik verantwortlich sind, verteilen sich über das von uns eingeengte medullo-spinale Gebiet. Die Leistung dieser Zellen beruht auf rhythmischen Entladungen, die motorische Neurone der Brustflossen erregen dürften. Die beidseitigen Flossenschwingungen zeigen, dass antagonistisch arbeitende, motorische Elemente aktiv sind. Der Automatismus im medullo-spinalen Brustflossengebiet funktioniert offenbar nur solange normal, wie der zentrale Erregungszustand dieser Zone optimal ist. Werden durch Abtragung autorhythmische Zellgruppen ausgeschaltet, so sinkt das Erregungsniveau ab und es treten oft Periodenbildungen auf, oder der automatische Mechanismus erlischt ganz. Es sieht so aus, als ob der Dauerrhythmus zu seinem Zustandekommen und zu seiner Unterhaltung die ganze medullo-spinale

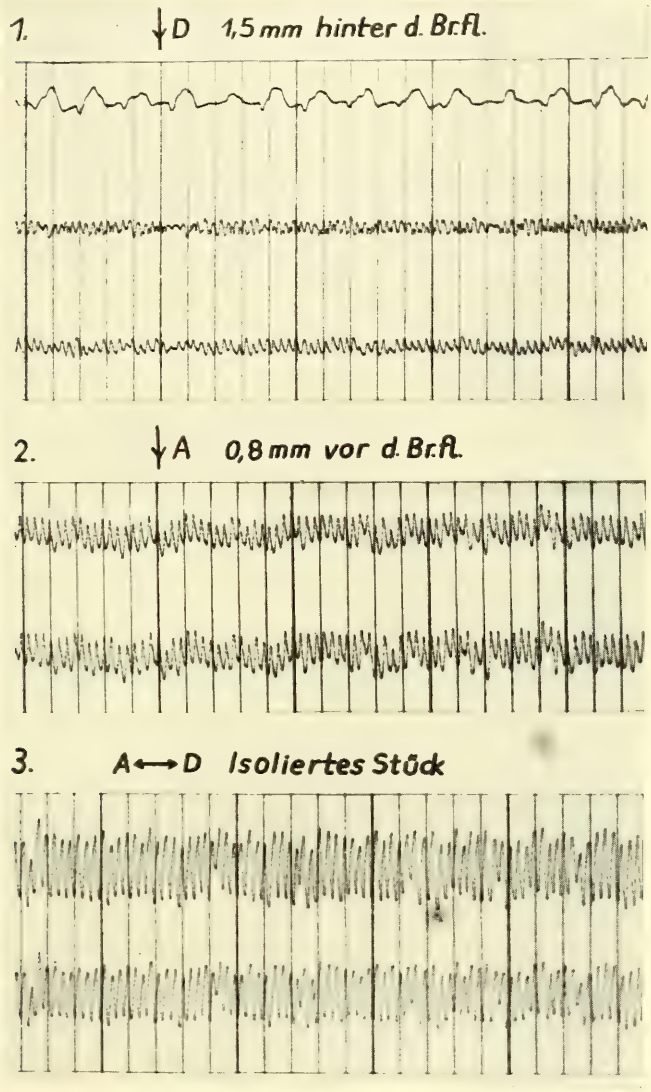


Abb. 5.

Salmo fario, 14 mm L, 12-14° C.
Bei 1 oben: Atmung f/min 95; rechte und linke Brustflosse, f/min 270.
Bei 2 rechte und linke Brustflosse, f/min 270.
Bei 3 rechte und linke Brustflosse, f/min 262.

Automatiezone benötigt. Aufgabe dieser Zone ist es, neben intermittierenden rhythmischen Impulsen, welche den motorischen Brustflossenelementen zugeleitet werden, auch eine genügend grosse Erregungsenergie für die Brustflossenmotorik bereitzustellen.

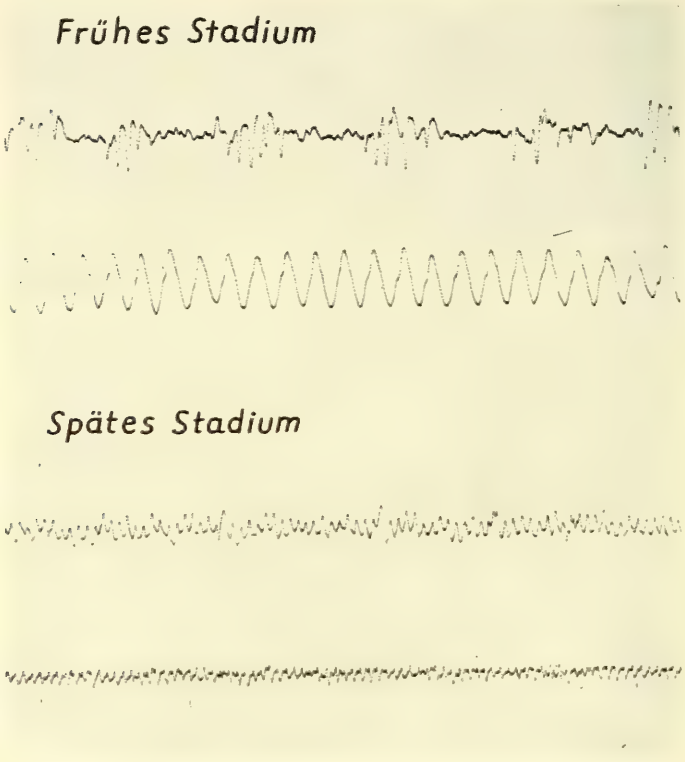


Abb. 6.
Salmo fario, in der Eihülle.
1. Kurve: linke Brustflosse, f/min 90, Perioden 15.
2. Kurve: Herz. f/min 90.
3. Kurve: rechte Brustflosse. f/min 270.
4. Kurve: linke Brustflosse, f/min 252.

Die vorliegenden Experimente an den Jungsalmoniden bringen neue Befunde für die Vorstellung der Autorhythmizität des Zentralnervensystems (vergl. auch v. Holst, 1934)[6] und eine Widerlegung der Behauptung Grays 1949 [7], dass die Existenz zentralkontrollierter Lokomotionsweisen unbewiesen sei. (Brown 1957)[8].

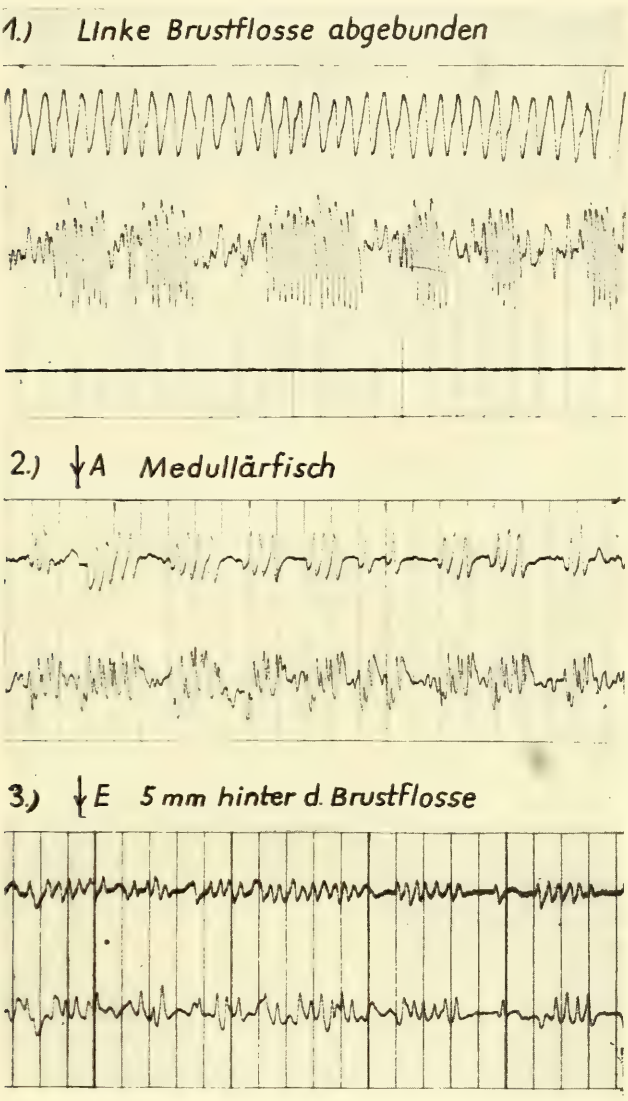


Abb. 7.

Salmo fario.
Diverse Periodenbildungen.
Bei 1 oben Atmung f/min 95, darunter rechte Brustflosse f/min 247,5, Perioden: 22,5; linke Brustflosse abgebunden als Strich geschrieben.
Bei 2 oben rechte, unten linke Brustflosse jeweils f/min 97,5, Perioden: 30
Bei 3 oben rechte, unten linke Brustflosse jeweils f/min 135, Perioden: 22,5

Meiner Assistentin Frau Dora Rathenow-Mercier danke ich für hervorragende Mitarbeit, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die zur Verfügung gestellten Registriergeräte.

LITERATUR

1. Babak, E. 1912. *Die Synchronie des Atem- und Herzrhythmus bei den Fischembryonen, und der Einfluss der Temperatur.* Folia neurobiol. 6.
2. Andersen, K. Th. 1930. *Die Abhängigkeit der Herzschlagzahl und der Atembewegungen bei Knochenfischen von der Keimlinggrösse und der Temperatur.* Z. vergl. Physiol. 11.
3. Leghissa, S. 1942. *Le basi anatomiche nella evoluzione del «comportamento» durante le sviluppo embryonale e post-embryonale di Trota (Salmo fario, irideus e lacustris).* Z. Anat. 111.
4. Sprenger, H. 1945. *Biologische Studien an den Brustflossen junger Bachforellen (Salmo fario).* Rev. suisse Zool., 52: 421-504.
5. Mislin, H. und H. Helfer, 1957. *Erregungsleitung in der Wand der Flughautvenen (Chiroptera-Dreivenenpräparat).* Rev. suisse Zool., 64; 311-316.
6. v. Holst, E. 1934. *Reflex und Rhythmus im Goldfischrückenmark.*
7. Gray, J. 1949. Vide Brown, M.
Zool. Anzeiger 36, Suppl. 7.
8. Brown, Margaret E. 1957. *The Physiology of Fishes.* Vol. 2, *Behaviour.* Academic Press Inc. Publ. New York.

N° 18. **Marcus von Orelli,** Basel. — Über das Schlüpfen von *Octopus vulgaris, Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris.* (Mit 8 Textabbildungen) [1].

Zoologische Anstalt der Universität Basel. — Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

Vor den Arbeiten von Wintrebert (1928) und Yung Ko Ching (1930) war sozusagen noch nichts bekannt über das Schlüpfen der Cephalopoden. Diese Autoren erkannten im Hoyle'schen Organ, das dorsal auf dem Hinterende des Mantels liegt, das Schlüpforgan. Dieses im Jahre 1889 von Hoyle an *Sepia* beschriebene Organ war

[1] Ausgeführt mit der Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

zwar den meisten spätern Autoren bekannt, doch haben sie, wie HOYLE selbst, dessen Funktion nicht erkannt. Es blieb bei der Feststellung, dass das Hoyle'sche Organ bei allen bekannten Tintenfischen nur embryonal auftritt. NAEF (1928) bildet es auf seinen Tafeln bei vielen Cephalopoden-Embryonen ab, teilt ihm aber eine andere Funktion zu. Nach WINTREBERTS und YUNG KO CHINGS Untersuchungen stand es fest, dass in dieser Drüse ein Ferment gebildet und gespeichert wird, welches die Eischale vor dem Schlüpfen auflöst. Die Versuche von JECKLIN (1934) haben gezeigt, dass das Schlüpfferment nicht längere Zeit vor dem Schlüpfen in die perivitelline Flüssigkeit ausgeschieden wird, was zu einem langsamen Verdauen der Eihülle führen würde, sondern dass dessen Sekretion erst unmittelbar vor dem Schlüpfen stattfindet.

Während meines Aufenthaltes im Laboratoire Arago in Banyuls im Sommer 1958 studierte ich eingehend den Schlüpfakt von *Octopus vulgaris*. *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris*, über deren Schlüpfakt auch erst wenig bekannt ist, wurden zum Vergleich auch in diese Arbeit aufgenommen.

Herrn Prof. A. Portmann möchte ich an dieser Stelle dafür danken, dass er mir diese Untersuchungen an *Octopus* ermöglichte und bin ihm für alle seine Anregungen zu grossem Dank verpflichtet. Herrn Prof. Petit, Directeur du Laboratoire Arago, sowie seinen Mitarbeitern möchte ich für die freundliche Aufnahme in seinem Institut meinen besten Dank aussprechen. Den Wärtern des Aquariums und besonders Monsieur M. Galangou sei für alle ihre Hilfeleistungen bestens gedankt. Besonderen Dank schulde ich ferner Frau Dr. Mangold-Wirz, die mit ihren wertvollen Erfahrungen in der Octopuszucht viel zum Gelingen meiner Untersuchungen beigetragen hat.

Unsere Beschreibung des Hoyle'schen Organs kann auf die letzte Phase der embryonalen Entwicklung beschränkt werden, da die Entwicklung durch YUNG KO CHING bereits weitgehend beschrieben worden ist. In seiner äusseren Erscheinung unterscheidet sich die Schlüpfdrüse der beiden decapoden Arten *Loligo* und *Sepia* von derjenigen von *Octopus*. Bei jenen ist es mehr oder weniger ankerförmig ausgebildet (Fig. 1). Es besteht aus einem medianen, dorsalen Ast, der sich an seinem Hinterende in zwei seitwärts verlaufende Aeste gabelt, die bei *Sepia* eher gebogen sind und bei

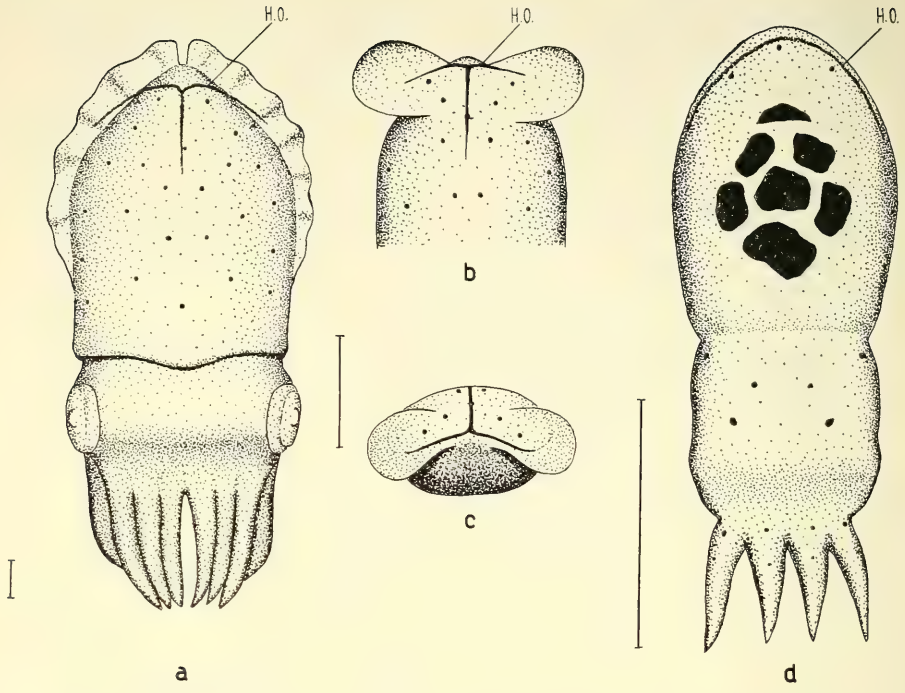


Fig. 1.

Die Lage des Hoyle'schen Organs von schlüpfreifen Embryonen. Dorsalansicht. a *Sepia officinalis*, b + c *Loligo vulgaris*, (c Ansicht von hinten), d *Octopus vulgaris*. H.O. = Hoyle'sches Organ. Vergleichsgrösse 1 mm.

Loligo mehr gestreckt verlaufen. Sie liegen bei letzterem zum grössten Teil auf den Flossen, bei *Sepia* je zur Hälfte auf dem Mantel und den Flossen. Bei beiden Formen ist das Hoyle'sche Organ ein zusammenhängendes Organ, dessen Zellen sich dicht aneinanderreihen. In den letzten Stadien vor dem Schlüpfen ragen seine Zellen über die Epidermis hinaus, so dass es sich in der Silhouette deutlich vom Mantel abhebt. Es wird von einem Band von Zilienzellen umgeben. Verglichen mit *Sepia* und *Loligo* ist das Hoyle'sche Organ von *Octopus* relativ schwach ausgebildet (Fig. 1 *d*). Dies könnte damit zusammenhängen, dass das Ei von *Octopus* lediglich vom Chorion umgeben ist und keine weiteren Hüllen aufweist wie die Eier der beiden decapoden Arten. Bei *Octopus* fehlt der mediane, dorsale Ast. Das Organ besteht aus einer schmalen Zone mehr oder weniger dicht beieinanderliegender Zellen, die sich

dorsal, bogenförmig über den Mantel erstreckt. Seine Enden liegen ungefähr über den Kiemenspitzen. Die Zellen liegen direkt unter der Manteloberfläche. Sie sind vollkommen in die Epidermis versenkt und deshalb in der Silhouette nicht sichtbar. In den letzten embryonalen Stadien erscheinen diese Zellen als dunklere, scharf abgegrenzte Fleckchen von vieleckigem Umriss auf dem Mantel (Fig. 2).

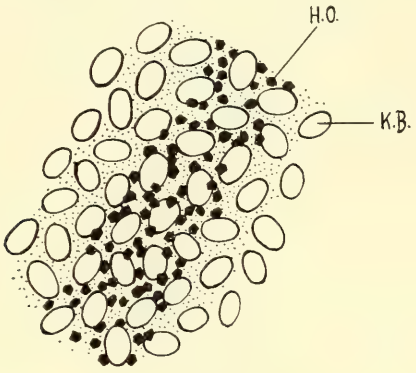


Fig. 2.

Das Hoyle'sche Organ von *Octopus vulgaris*.
H.O. = Fermentzellen des Hoyle'schen Organs.
K.B. = Köllikersche Bündel.

Im Querschnitt hat das Hoyle'sche Organ von *Sepia* eine tropfenförmige Gestalt (Fig. 3 *a*). Die einzelnen Zellen sind etwas unter der Mitte am breitesten und apical zugespitzt; an der Basis liegt der grosse, ovale Kern. Er ist von einer Plasmazone umgeben. Distal von dieser Plasmazone ist die Zelle ganz mit Körnern angefüllt. Nach Yung Ko Ching erscheinen die ersten Körner im Stadium XII—XIII [1], während sich das Organ selbst im Stadium IX aus dem Ektoderm zu differenzieren beginnt. Die Körner entstehen in Vakuolen. Der Inhalt dieser Vakuolen lässt sich vital mit Neutralrot anfärben. Die Körner bleiben mit dem gleichen Farbstoff farblos. Vor dem Schlüpfen sind keine Vakuolen mehr vorhanden. Bei ganz reifen Zellen kann es zu einem Verkleben der einzelnen Körner kommen, so dass grössere Schollen zustande kommen.

[1] Die Bezeichnungen der Stadien beziehen sich auf die Einteilung nach Naef.

Die Zellen des Schlüpforgans von Loligo sind im Prinzip gleich aufgebaut, doch ist ihre Form gedrungener. Auf den Querschnitt des Schlüpforgans fallen weniger Zellen als bei *Sepia*. Es ist mehr oval als tropfenförmig. Das über die Epidermis ragende, apicale Ende der Zellen ist auch leicht zugespitzt, so dass die Entleerung des Organs nur auf einer schmalen Zone stattfindet und die Wirkung des Fermentes sozusagen auf eine Linie konzentriert wird (Fig. 3 *b*).

Die einzelnen Fermentzellen des Hoyle'schen Organs von *Octopus* sind nicht in dem Masse zu einem Organ vereinigt wie es die vorher beschriebenen Arten besitzen. Drüsen- und andere Hautzellen isolieren die Zellen des Schlüpforgans (Fig. 3 *c*). Die Fermentzellen sind im basalen Drittel am breitesten und verjüngen sich apical etwas. Die Zellspitzen sind nicht wie bei *Sepia* oder *Loligo* medianwärts abgebogen. Der Raum, der infolgedessen an der Peripherie zwischen den Zellspitzen offen gelassen wird, wird durch kleinere Epidermiszellen ausgefüllt. Die Zellkerne sind relativ gross und meist nur von einer schmalen Protoplasmazone umgeben. Der übrige Teil der Zellen ist ganz mit Fermentkörnern angefüllt.

Da sich die Fermentkörner vital nicht anfärben lassen, kann ihr Verhalten während des Schlüpfens nicht verfolgt werden. Nur bei *Octopus* kann ein Verblassen der dunkleren Organzellen festgestellt werden und dadurch der Zeitpunkt der Ausscheidung sichergestellt werden. Auf Grund von histologischen Präparaten darf angenommen werden, dass die apicale Zellwand reisst und die Körner austreten. Ob sich diese ausserhalb der Zellwand verflüssigen, bleibt noch eine offene Frage. Wenige Präparate zeigen allerdings, dass die anfänglich eher kantigen Formen der Körner verschwinden und die Körner miteinander verkleben.

Bei frisch geschlüpften Tieren findet man häufig in den Zellen des Hoyle'schen Organs noch zurückgebliebene, nicht gebrauchte Fermentkörner. Bei *Sepia* kann dies sogar als die Regel gelten, während es bei *Loligo* viel seltener vorkommt und bei *Octopus* nie beobachtet werden konnte. Diese Beobachtung deckt sich mit derjenigen von Faussek (1900), welcher die Funktion des Hoyle'schen Organs noch nicht kannte. Er schreibt: „Ich habe es (das Hoyle'sche Organ) bei jungen Sepien noch einige Zeit nach dem Schlüpfen gesehen." Für *Loligo* stellt er aber fest, dass es sich um ein rein embryonales Organ handelt. Am geschlüpften Tier ist das Hoyle'sche Organ nur dann sichtbar, wenn es noch einige

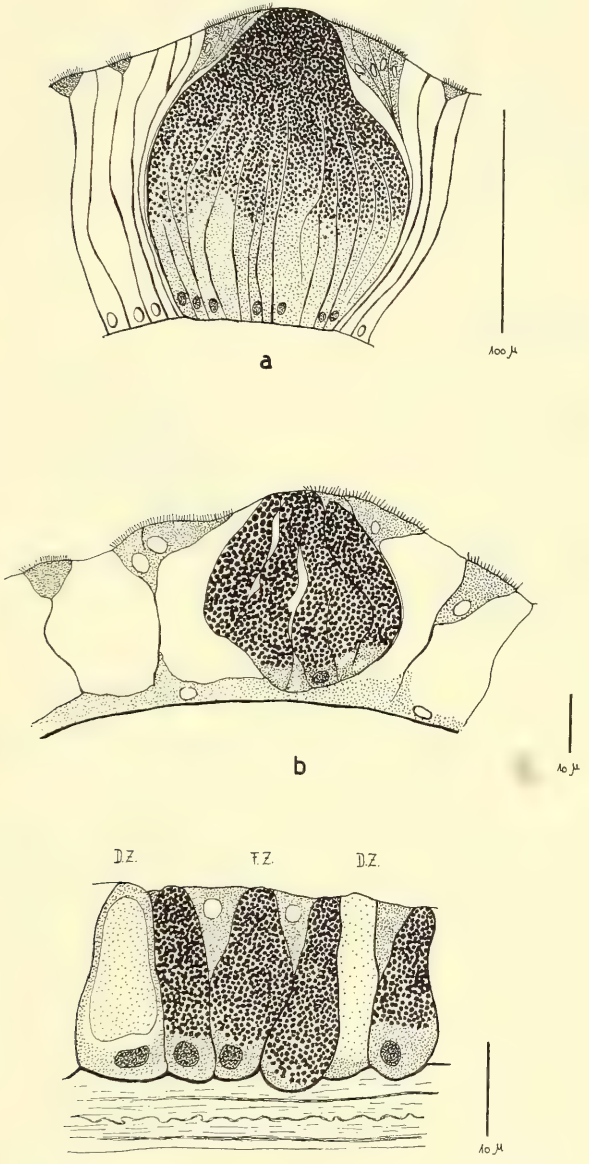


Fig. 3.
Querschnitt durch das reife Hoyle'sche Organ von a *Sepia*, b *Loligo*, c *Octopus*.

Körner enthält. Offenbar ist das Schlüpfen, besonders bei *Sepia*, durch eine Überproduktion an Schlüpffermenten sichergestellt. Der nach der Ausscheidung der Körner im Innern der Zelle frei werdende Raum wird durch ein lockeres Plasma ausgefüllt, das sich gleich anfärben lässt, wie das basale, den Kern umgebende. Bald zerfällt aber das Hoyle'schen Organ und es bildet sich an dessen Stelle eine Lücke in der Epidermis, die rasch enger wird bis sich schliesslich dort die Epidermis zusammenschliesst (Fig. 4).

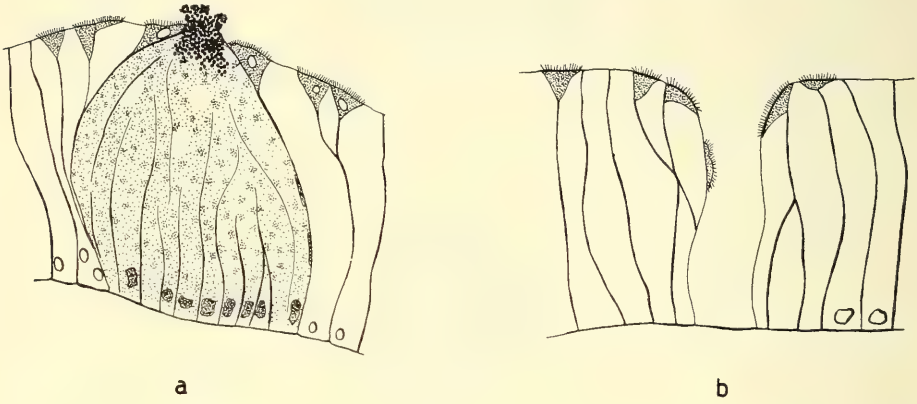


Fig. 4.
Das Hoyle'sche Organ von *Sepia*, a unmittelbar nach dem Schlüpfen, b 6 Stunden nach dem Schlüpfen.

Ausser der verschiedenen Ausbildung des Hoyle'schen Organs bei den beiden *Decapoden* einerseits und bei *Octopus* andererseits besteht ein weiterer Unterschied. Dem decapoden Embryo steht während den letzten Stadien der Entwicklung im Ei ein relativ grosser Raum zur Verfügung. Er kann sich frei bewegen und ändert daher oft seine Stellung, die abgesehen davon, dass die Trichterseite meist gegen oben gekehrt ist, eine ganz beliebige ist (Fig. 5 *a*). Ein kleiner Unterschied zwischen *Loligo* und *Sepia* besteht lediglich darin, dass der reife Embryo von *Loligo* immer mit der Trichterseite nach oben gekehrt, etwas schräg im Ei liegt. Auch wenn das Ei um 180° gedreht wird, fällt der Embryo wieder in die gleiche Lage zurück, ohne dass er sich dabei aktiv zu bewegen braucht. Diese Lage wird offenbar durch den Schwerpunkt bestimmt. Erst ausserhalb der Eischale, unmittelbar nach dem Schlüpfen dreht

er sich um seine Längsachse und nimmt jene Schwimmstellung ein, die wir von den adulten *Loligo* her kennen. Der Embryo von *Sepia* nimmt in früheren Entwicklungsstadien dieselbe Lage ein, doch trifft man in den letzten Stadien schon viele, die bereits im Ei die typische Stellung der geschlüpften Sepien einnehmen. Möglicherweise beruht diese „aufrechte" Haltung bereits auf der Wirkung des schon gut ausgebildeten Schulps.

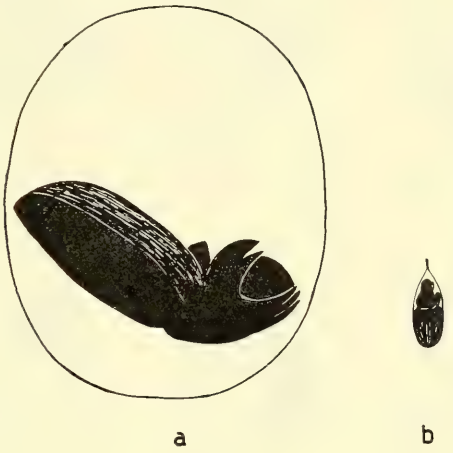


Fig. 5.
Embryo von *Sepia* (a) und *Octopus* (b) im Stadium XIX.
(natürliches Grössenverhältnis)

Ganz anders sind die Verhältnisse bei *Octopus* (Fig. 5 *b*). Die Eihülle umgibt den Embryo ganz eng. Seine Bewegungen sind äusserst eingeschränkt. Daher bleibt seine Lage im Ei nach der Blastokinese immer dieselbe, das heisst der Mantel liegt stielwärts und der äussere Dottersack am freien Ende des Eis. Seine Bewegungen beschränken sich auf ein Zusammenziehen in der Längsachse und allenfalls noch auf Schwimmbewegungen mit dem Mantel; doch führen diese zu keiner Lageveränderung. Im Stadium XVIII kommt es zu einer einmaligen Umkehrung des Keims. Bis zum Ausschlüpfen verharrt dann der Embryo in der neuen Stellung. Diese Umkehrung wurde schon von Portmann (1933) beobachtet und als „zweite Umdrehung" beschrieben. Meine Beobachtungen decken sich mit den seinen, doch sollen diese für den Anfang der Umdrehung hier noch ergänzt werden.

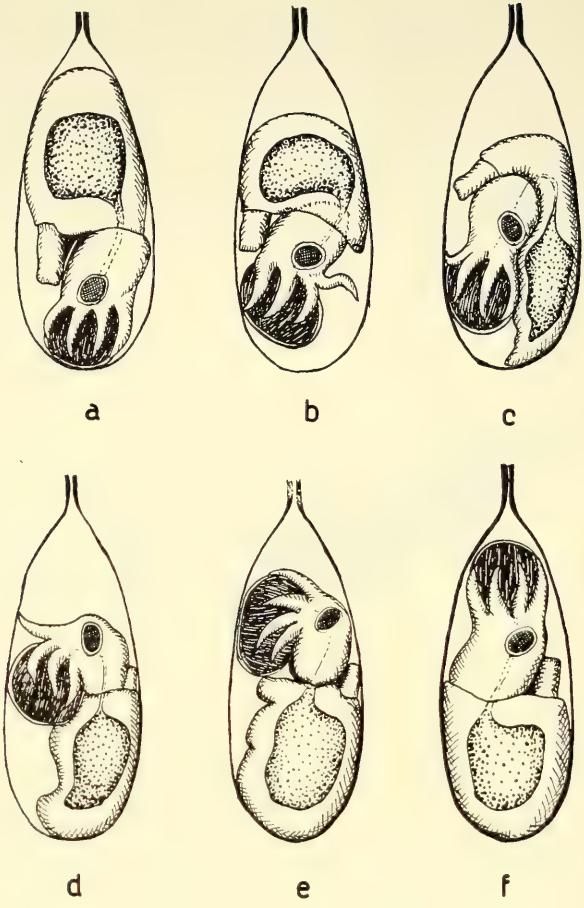


Fig. 6.
Embryo von *Octopus vulgaris* während der zweiten Umdrehung.

Der äussere Dottersack ist in diesem Moment gleich gross, meistens aber schon kleiner als das innere Dotterorgan. Der Embryo wird vor der Umdrehung sehr lebhaft. Bestimmte Bewegungen wiederholen sich in unregelmässigen Abständen. Es fällt ein sehr rasches Zusammenzucken des Mantels auf. Oft wird auch der Mantel ganz ausgestreckt, so dass er den Stielansatz der Eischale berührt. Unmittelbar nachher wird er ganz auf den Kopf herunter gezogen. Zu Beginn der Umdrehung wird der äussere Dottersack

auf der Trichterseite ganz an den Kopf gezogen und der Mantel presst sich auf der dorsalen Seite neben dem Kopf durch. Die Mantelspitze erreicht schliesslich die Mikropyle. Der äussere Dottersack kommt zwischen inneren Dotter und Kopf zu liegen. Durch Drehbewegungen mit dem Kopf, vor allem aber durch Kontraktionen des Mantels und durch Schwimmbewegungen wird der Kopf langsam am äusseren Dottersack vorbeigezogen. Schliesslich wird der Dottersack um die Ansatzstelle gedreht und der Embryo streckt sich in der umgekehrten Lage wieder aus. Die Dauer der zweiten Umdrehung beträgt bei 20° C Wassertemperatur 15 Sekunden bis höchstens drei Minuten (Fig. 6). Durch diese Umdrehung wird die Lageveränderung, die durch die Blastokinese hervorgerufen worden ist, wieder rückgängig gemacht (Portmann und Wirz 1956).

Bedingt durch die eben beschriebenen Unterschiede zwischen den beiden decapoden Arten einerseits und *Octopus* andrerseits verhalten sich diese beiden Gruppen beim Schlüpfen nicht gleich. Bei allen Formen beginnt das Schlüpfen erst, nachdem der äussere Dottersack vom Embryo vollkommen aufgenommen worden ist. Durch verschiedene Reize kann jedoch das Schlüpfen schon viel früher provoziert werden. Bei *Octopus* genügt das Loslösen einer Laichschnur aus dem Gelege oder eine intensive Beleuchtung (z. B. unter dem Mikroskop) und die damit verbundene Temperaturerhöhung, um den noch nicht ganz reifen Embryo zum Schlüpfen zu bringen [1]. Jedoch hat der Embryo viel mehr Mühe sich aus dem Chorion zu befreien und benötigt zum Schlüpfen mehr Zeit. In solchen Fällen wird der äussere Dottersack schon vor oder unmittelbar nach dem Schlüpfen abgestossen.

Beim Schlüpfen wird das Hoyle'sche Organ gegen das Chorion gepresst, wobei vermutlich der körnige Inhalt der Zellen ausgepresst wird. Die Wirkung auf die Eihülle ist bei *Loligo* und *Sepia* unmittelbar. Das Chorion wird an der Berührungsstelle sofort aufgelöst. Viele Embryonen dieser beiden Arten verändern trotz des bereits im Chorion entstandenen Loches ihre Lage und beginnen an einer andern Stelle von neuem. Dadurch wird das Chorion manchmal geradezu durchlöchert, wobei die äusseren Ei-

[1] Das Hoyle'sche Organ ist offenbar schon einige Zeit vor dem Schlüpfen funktionsfähig.

hüllen noch unversehrt bleiben. Ein solches Verhalten ist nur deshalb möglich, weil in den Zellen des Schlüpforganes eine ausreichende Menge von Ferment gespeichert worden ist. Die Richtung, nach welcher der Embryo schlüpft, scheint bei beiden Formen eine beliebige zu sein.

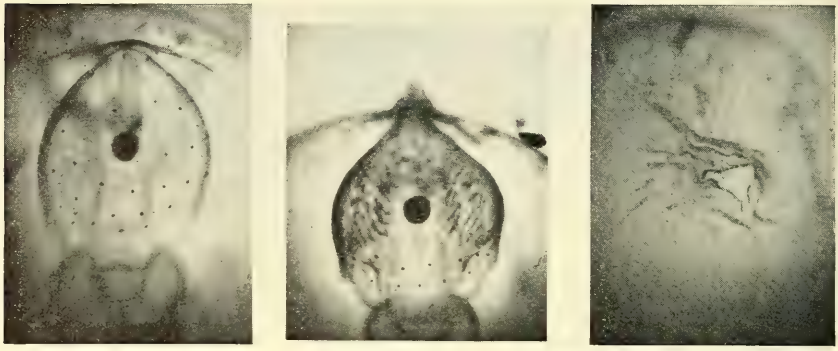


Fig. 7.

Loligo vulgaris: a normale Stellung der Flossen und des Mantels, b Durchstossen des Chorions (übrige Eihüllen wurden entfernt) mit zugespitztem Mantel, c stiletstichförmiges Loch im Chorion nach dem Schlüpfen.

Beim Schlüpfen setzt *Loligo* seinen Mantel zugespitzt am Chorion an (Fig. 7), wobei zunächst nur jene Stelle des Hoyle'schen Organes die Eihülle berührt, wo die drei Aeste zusammenlaufen. Die Flossen liegen dabei meist dem Mantel leicht an. Es entsteht deshalb zuerst nur ein enges Loch, das dann beim Durchtritt des Mantels durch die drei Aeste des Hoyle'schen Organs zu einem stiletstichförmigen Loch erweitert wird, das dem schlüpfenden Tier einen denkbar geringen Widerstand leistet. Hat ungefähr ein Drittel des Mantels die Eihüllen durchstossen, erweitert sich dieser, um das Loch zu vergrössern; dann wird der Mantel rasch sehr stark zusammengezogen, und es gelingt dem Tier oft schon nach einer solchen Kontraktion ins Freie zu gelangen. *Sepia* presst anfangs eine viel grössere Fläche des Mantels gegen die Eischale, was durch das Vorhandensein eines breiten Schulpes erklärt werden könnte. Vom Hoyle'schen Organ, das sich am lebenden Tier deutlich vom Mantel abhebt, tritt zuerst ungefähr ein Drittel in Funktion. Die Flossen führen beim Ansetzen Schwimmbewegungen aus. Der

hinterste Teil der Flossen, auf welchem der äusserste Teil der lateralen Aeste des Schlüpforgans liegt, kann nach rückwärts geschlagen werden, so dass sozusagen das ganze Hoyle'sche Organ mit dem Chorion in Berührung kommt. Durch die durch das Schlüpfferment in die Schale gefressene Oeffnung tritt sofort ein

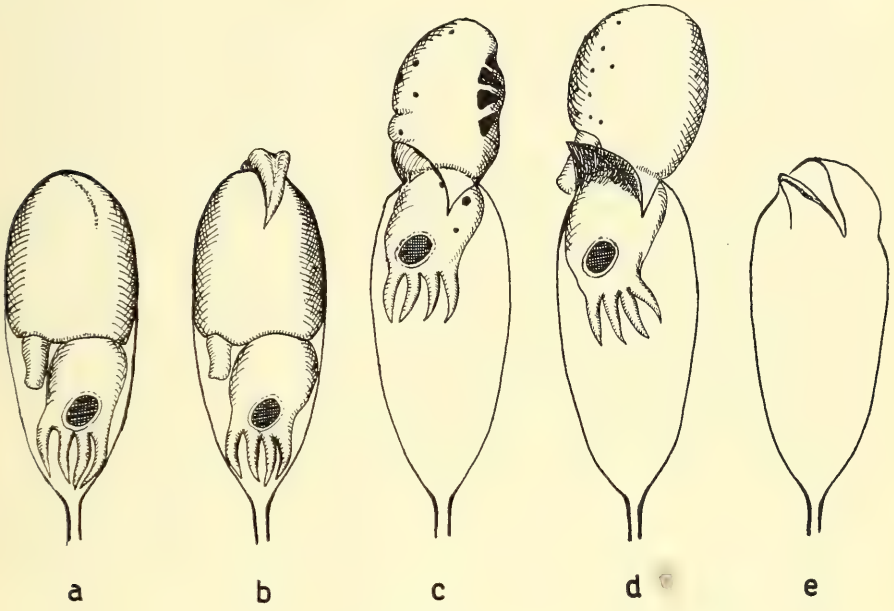


Fig. 8.
Octopus vulgaris während des Schlüpfens.

Teil des Mantels aus, und mit zwei bis drei kräftigen Mantelkontraktionen entweicht das Tier dem Ei. Das Schlüpfen von *Sepia* und *Loligo* geht sehr rasch vor sich. Nach dem Schlüpfen findet man in der Eischale ein dreieckiges bis rundliches Loch (Fig. 7). Es besteht zwischen dem Schlüpfakt von *Sepia* und *Loligo*, vom verschiedenen Ansetzen des Schlüpforgans abgesehen, kein nennenswerter Unterschied.

Bei *Octopus* dauert der Schlüpfakt etwas länger. Allein schon die Dauer zwischen dem Auspressen des Hoyle'schen Organs und der Bildung der entsprechenden Oeffnung in der Eischale ist viel länger als bei den beschriebenen decapoden Cephalopoden. Sie

beträgt eine bis zwei Minuten. Während dieser Zeit reibt der Embryo wiederholt mit dem Mantel am Chorion. Es ist nun auffallend, dass das Chorion meistens während des Reibens aufspringt. Man könnte deshalb auf ein mechanisches Oeffnen der Eischale schliessen, was aber nicht zutrifft. Die Oeffnung entsteht immer dort, wo beim Anpressen des Mantels das Hoyle'sche Organ die Eischale berührte. Durch die heftigen Reibbewegungen des Embryos dürfte die nur angeäzte Eischale aufreissen, bevor auf rein chemischen Weg eine Oeffnung entstanden ist. Verhält sich der Embryo ruhig, so entsteht eine schmale, bogenförmige Spalte genau über dem Schlüpforgan. Sobald diese Oeffnung entstanden ist, zwängt sich der Mantel hindurch, wobei vorerst nur die Zone hinter dem inneren Dotterorgan ausserhalb die Hülle zu liegen kommt (Fig. 8 *b*). Dann wird durch Zusammenziehen und Ausdehnen des Mantels das innere Dotterorgan durch die Spalte gepresst und schliesslich der ganze Mantel befreit (Fig. 8 *c* + *d*). Das elastische Chorion schliesst sich nach dem Durchtritt des Mantels wieder weitgehend und umgibt den Embryo hinter dem Kopf ganz eng. Schwächere Tiere oder zufrüh geschlüpfte Embryonen bleiben in dieser Stellung oft hängen und gehen zu Grunde. Nachher wird mit Hilfe heftiger Schwimmbewegungen auch der Kopf durch die Oeffnung hinausgezogen, was nur möglich ist, wenn das Ei noch an der Laichschnur hängt und den Schwimmbewegungen des Mantels einen entsprechenden Widerstand geleistet wird. Dadurch, dass beim Embryo von *Octopus vulgaris* das Hoyle'sche Organ nur als Bogen ausgebildet ist und deshalb im Chorion kein Loch, sondern nur eine Spalte entsteht; und dadurch, dass die Fermentzellen nicht zu einem einheitlichen Organ zusammengefasst sind und das Schlüpfferment bei seiner Entleerung nicht auf eine schmale Zone konzentriert wird, bedeutet das Schlüpfen für den Octopus-Embryo eine viel grössere Anstrengung, die viel mehr Zeit beansprucht, als dies bei *Loligo* oder *Sepia* der Fall ist.

LITERATURVERZEICHNIS

Faussek, V. 1900. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Mitth. Zool. Stat. Neapel *14*, 83-237.

Hoyle, W. E. 1889. *On a Tract of modified Epithelium in the Embryo of Sepia.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh *10*, 58-60.

Jecklin, L. 1934. *Beitrag zur Kenntnis der Laichgallerten und der Biologie der Embryonen decapoder Cephalopoden.* Rev. Suisse de Zoologie *41*, 593-673.

Kölliker, A. 1844. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden.* Zürich.

Morales, E. 1958. *Cefalopodos de Cataluna, I.* Investigacion Pesquera *11*, 1-32.

Naef, A. 1923-1928. *Die Cephalopoden, Embryologie, Fauna e Flora del Golfo di Napoli.* 1. Teil, 2. Band.

Portmann, A. 1933. *Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre (Octopus vulgaris Lam.).* Arch. de Zool. expér. *76*, 24-36.

Portmann, A. und K. Wirz, 1956. *La blastocinèse de l'embryon de la Pieuvre.* C. R. Acad. des Sci. *242*, 2590-2592.

Vayssière, A. 1910. *Etude sur quelques jeunes seiches observées à leur sortie de l'œuf.* Journ. conch. *58*, 121-127.

Wintrebert, P. 1928. *L'éclosion par digestion de la coque chez les Poissons, les Amphibiens et les Céphalopodes Dibranchiaux Décapodes.* C. R. Assoc. Anat., Prague, 501-503.

Wirz, K. 1958. *Céphalopodes.* Faune marine des Pyrénées-Orientales, Fasc. 1, 1-59.

Yung Ko Ching, M. 1930. *Contribution à l'étude cytologique de l'ovogenèse, du développement et de quelques organes chez les Céphalopodes.* Ann. de l'Institut océanographique, Monaco, *7*, Fasc. 8, 300-364.

N° 19. **H. Sägesser** und **M. Lüscher,** Bern. — Über die Orientierung der Larve von *Rhadinoceraea micans* Kl. (Irisblattwespe) [1]. (Mit 3 Textabbildungen.)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.

Einleitung

Die raupenartigen Larven der Irisblattwespe treten jedes Frühjahr massenhaft im Garten des Zoologischen Instituts Bern auf, wo sie sich von den aus dem Wasser der Teiche hervorragenden Blättern der gelben Schwertlilie (*Iris pseudacora* L.) ernähren. Ist ein Blatt abgefressen, so begeben sich die Larven ins Wasser und

[1] Vorläufige Mitteilung.

erreichen s c h w i m m e n d frische Blätter. Dies wurde durch Markierungsversuche nachgewiesen. Wir stellten uns die Aufgabe, die Eigenschaften der Irisblätter, die für die Orientierung der schwimmenden Larven von Bedeutung sind, festzustellen.

Material und Methode

Das Material stammte aus der Population im Institutsteich. Die Methode bestand in der Darbietung von verschieden geformten Attrappen. Als Apparatur diente ein rundes, wassergefülltes Blech, in dessen Mitte sich als Startpunkt eine kleine, runde Insel befand. Über der Wasseroberfläche wurde ein Blechzylinder aufgehängt, an dem die Papierattrappen befestigt werden konnten.

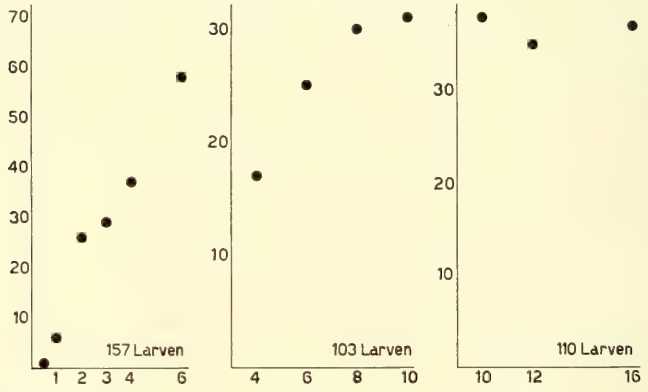


Abb. 1.
Verteilung der Larven auf Attrappen verschiedener Breite. Abszisse: Breite in cm, Ordinate: Anzahl Larven.

Experimente zur Orientierung

Versuche in der Arena ergaben, dass Irisblätter ungefähr gleich attraktiv wirken wie rote Papierattrappen, und dass dem Irisgeruch keine Bedeutung zukommt. Wir beschränkten uns deshalb auf die Prüfung verschiedener Formen.

a) *Die Wirkung der Breite.*

Es wurden in drei Serien rote Streifen gleicher Höhe (10 cm) und verschiedener Breite, nämlich ½—6 cm, 4—10 cm und 10—

16 cm, dargeboten (Abb. 1). Der Abstand zwischen Startplatzrand und Streifen war immer 10 cm. Alle 370 Larven landeten auf Attrappen. Es war notwendig, den Versuch in drei Serien aufzuteilen, da sonst die weissen Zwischenräume zu schmal geworden wären.

Gesamthaft gesehen nimmt die Landungsfrequenz bis zu 10 cm proportional zur Breite (abgesehen von den wahrscheinlich zu schmalen Breiten von ½ und 1 cm) zu. Bei Breiten von über 10 cm bleibt die Frequenz unverändert. Die Breite dürfte in diesem Bereich den Sehwinkel übertreffen.

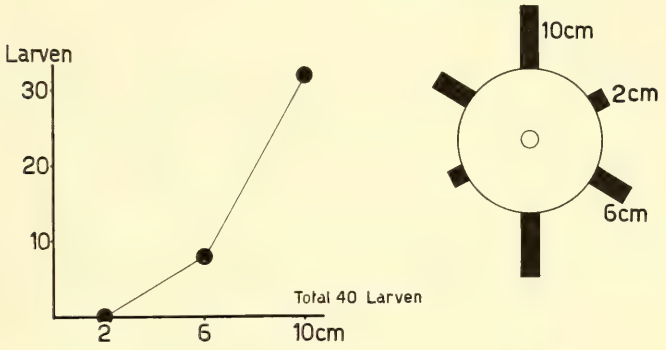


Abb. 2.

Verteilung der Larven auf Attrappen verschiedener Höhe. Rechts ist die Versuchsanordnung schematisch dargestellt, wobei die Streifen um 90° nach aussen geklappt sind.

b) *Die Wirkung der Höhe.*

Sechs rote Streifen von 3 cm Breite und 2, 6 und 10 cm Höhe wurden in Konkurrenz dargeboten (Abb. 2). Das Ergebnis zeigt, dass die Frequenz mehr als proportional zur Höhe ansteigt. Dies zeigt ein Vergleich der Werte für 6 und 10 cm Höhe mit den entsprechenden Zahlen für die Breite (Abb. 1) deutlich:

Breite oder Höhe:	Frequenz für Breite:	für Höhe:
6 cm	25 Larven	8 Larven
10 cm	31 Larven	32 Larven

c) *Die Wirkung flächengleicher Figuren verschiedener Höhe.*

Werden Rechtecke von 5 × 10 cm quergestellt und hochgestellt in Konkurrenz dargeboten, so wird das hochgestellte Rechteck bevorzugt:

Hochgestellt 21 Larven, quergestellt 6 Larven

Ein Rechteck, ein Fünfeck und ein Dreieck von gleicher Fläche und gleicher Grundlinie (Abb. 3) ergaben eine Verteilung, welche für die Annahme einer der Höhe proportionalen Verteilung einen P-Wert von 28% ergibt. Proportionalität der Landungsfrequenz zur Höhe ist also hier möglich.

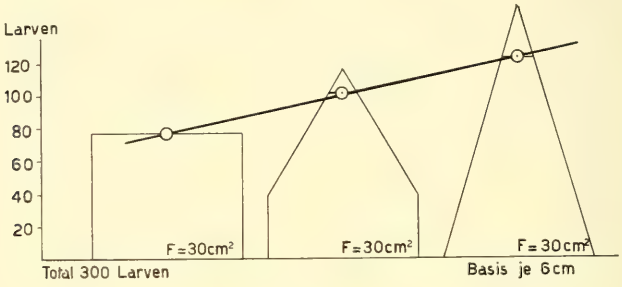


Abb. 3.
Verteilung der Larven auf flächengleiche Attrappen verschiedener Form und Höhe.

Schlussbetrachtung

Die Versuche zeigen, dass die Wirkung der Höhe grösser ist als die Wirkung der Breite, dass aber die Fläche eine Rolle spielt. Da keine Distanzwahrnehmung nachgewiesen werden konnte, ist es biologisch sinnvoll, dass die breitere Attrappe bevorzugt wird: da die Irisblätter alle etwa gleich breit sind, dürfte die Breite ein Mass für die Distanz ergeben. Ebenso ist von Bedeutung, dass bei gleicher Breite, und sogar bei unterschiedlicher Breite und gleicher Fläche, das höhere Blatt stärker anziehend wirkt, weil die Larven dadurch auf die grössten Blätter gelangen. Ein höheres, weiter entferntes Blatt wirkt attraktiver als ein niedriges, nahe gelegenes.

Die Versuche zeigen, dass die Larve der Irisblattwespe in ihrem Orientierungsverhalten ausgezeichnet an die besonderen Verhältnisse ihrer Umwelt adaptiert ist, und dass dadurch eine gute Gewähr für das Auffinden neuer Irisblätter gegeben ist.

N° 20. **Pierre Tardent,** Naples. — Capture d'un *Abudefduf saxatilis vaigiensis* Q. und G. *(Pisces, Pomacentridae)* dans le Golfe de Naples. (Avec 2 figures dans le texte.)

Stazione Zoologica di Napoli

Lorsque, en septembre 1957, je plongeais à quelque cent mètres de la côte napolitaine (40° 47′ 54″ N / 14° 12′ 30″ E) mon attention fut attirée par un petit poisson aux couleurs éclatantes appartenant à une espèce dont j'ignorais l'existence en Méditerranée. Sa capture, au moyen d'un filet à Rougets-Barbets, ne fut possible qu'après cinq jours de tentatives infructueuses. Pendant ce temps l'animal n'avait jamais quitté le voisinage immédiat d'un rocher nommé « Pietra salata », où il se trouvait en compagnie d'autres téléostéens *(Heliases, Thalassoma)*. La couleur dominante du poisson vivant est un jaune clair interrompu par cinq bandes transversales noires, tandis que la tête est grise (fig. 1, 2 *b*). Comme je pus m'en assurer après la capture, il s'agit d'un jeune exemplaire (8,5 cm) d'*Abudefduf saxatilis* L., membre de la famille des *Pomacentridae* qui en Méditerranée n'est représentée que par une seule espèce endémique (*Heliases chromis* L). Les autres membres de la famille fréquentent le littoral des mers équatoriales. L'aire de distribution de l'espèce en question s'étend de l'océan Indien, mer Rouge incluse, jusqu'aux Antilles (Weber et De Beaufort 1940, Smith 1949). Elle ne figure dans aucune des listes ichthyologiques modernes de la Méditerranée (Soljan 1948, Dieuzeide, Novella et Roland 1953, Tortonese 1957, 1958).

Weber et De Beaufort (1940) distinguent deux sous-espèces d'*Abudefduf saxatilis* L. dont les deux aires de répartition communiquent au sud du Cap de Bonne-Espérance. La sous-espèce *A. s. saxatilis* L. (fig. 2 *c*) occupe l'Atlantique central et méridional, tandis que *A. s. vaigiensis* Quoy et Gaimard (fig. 2 *a*) est répandue dans l'océan Indien et la mer Rouge. Une comparaison directe avec plusieurs exemplaires originaires de ces deux aires de répar-

tition [1] a permis de confirmer que l'individu capturé près de Naples appartient à la sous-espèce *vaigiensis* (Q. et G.) (fig. 2).

Celui-ci provient donc très probablement de la mer Rouge et en conséquence il a dû traverser le canal de Suez. S'agissant d'une observation isolée et étant donné la grande distance qui sépare le canal de Suez du golfe de Naples il faut considérer la possibilité

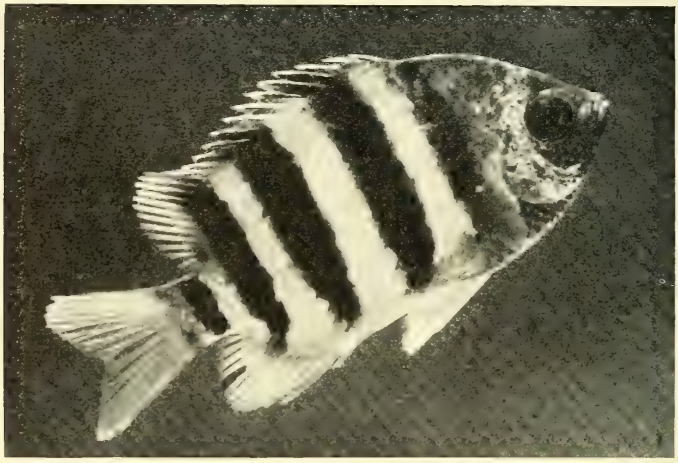


Fig. 1.
L'*Abudefduf saxatilis vaigiensis* Q. et G. vivant, photographié après sa capture.

d'un transport passif de l'œuf ou de la larve à bord d'un navire. En effet, les réservoirs des pétroliers sont partiellement remplis d'eau de mer lorsque le cargo n'a pas de frêt et pourraient en conséquence entrer en ligne de compte comme moyen de transport.

Une nouvelle espèce s'ajoute donc à l'impressionnante liste des animaux marins érythréens qui depuis l'ouverture du canal de Suez, en 1869, ont pénétré dans la Méditerranée en empruntant cette nouvelle voie de communication. En résumant les publications de Tillier (1902), Steinitz (1927, 1929), Gruvel (1929), Haas et Steinitz (1947), Kosswig (1943, 1950) et Ben Tuvia (1953,

[1] Je tiens à remercier M. le professeur Steinitz (Hebrew University), le Dr Sutcliff jun. (Bermudes) et M. le professeur Gohar (El Gardaqa) qui ont bien voulu m'envoyer des exemplaires d'*A. s.* de leurs collections.

1953 *a*) concernant ce sujet et en y ajoutant le cas dont il est question ici on compte actuellement 40 espèces (24 familles) qui ont parcouru ce chemin. Un certain nombre de ces cas est dû à des observations fortuites et isolées, tandis que plusieurs espèces (p. e. *Sphyraena obtusata*) ont déjà acquis une importance économique pour la pêche le long des côtes israélo-syriennes (Ben Tuvia, 1953).

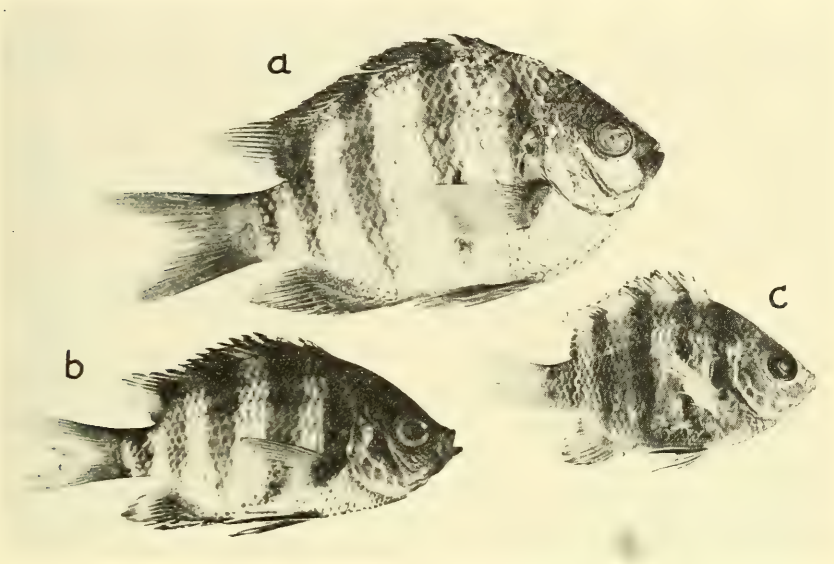


Fig. 2.

Confrontation de l'*A. saxatilis* L. capturé dans le Golfe de Naples (*b*) avec un exemplaire (*a*) de la Mer Rouge (*A. s. vaigiensis* Q et G et un individu (*c*) de la sous-espèce atlantique (*A. s. saxatilis* L.). Conformément aux indications de Weber et De Beaufort (1940) chez *A. s. saxatilis* (*c*) la dernière bande transversale continue sur la nageoire dorsale tandis que chez *A. s. vaigiensis* (*a*, *b*) elle est limitée au pédoncule caudal.

On constate que jusqu'à présent toutes ces observations se sont limitées au bassin sud-oriental de la Méditerranée qui présente des conditions écologiques presque tropicales, plus voisines de celles de la mer Rouge que de celles, dites subtropicales, du reste de la Méditerranée (Ekman, 1952). Comme, parmi les poissons immigrés, il y a surtout des espèces capables d'effectuer de grands déplacements (p. e. *Caranx*), il semble que ce sont des facteurs écologiques qui jusqu'à présent ont interdit à ces espèces tropicales la conquête

de la Méditerranée entière, spécialement de son secteur occidental. Reste à savoir si une adaptation aux nouvelles conditions écologiques ou un changement de celles-ci permettra à ces formes de franchir les barrières encore existantes.

Bien que n'étant qu'une observation isolée, la découverte d'un *Abudefduf s. vaigiensis* dans le golfe de Naples revêt donc une certaine importance du fait qu'il s'agit non seulement de la première observation de cette espèce en Méditerranée, mais encore que c'est la première fois qu'un téléostéen originaire de la mer Rouge pénètre dans le bassin méditerranéen occidental, précurseur peut-être d'une avance générale de la faune marine érythréenne vers l'ouest.

Durant toute l'ère post-glaciaire la Méditerranée a subi faunistiquement l'influence dominante de l'Atlantique à travers le détroit de Gibraltar. En effet, l'analyse de Tortonese (1937/1938) démontre que, des 500 espèces de téléostéens présentes en Méditerranée, environ 70% font également partie de la faune atlantique, tandis que 10% sont endémiques et 20% cosmopolites. L'immigration d'espèces érythréennes à travers le canal de Suez a déjà modifié en relativement peu de temps cette composition et ne tardera certainement pas à changer profondément l'aspect de la faune méditerranéenne. En même temps se crée une nouvelle zone de contact intéressante entre la faune atlantique et celle de l'océan Indien, comparable à celle qui existe déjà à la pointe sud du continent africain (Steinitz 1929).

Cette évolution relativement rapide déclenchée par l'ouverture du canal de Suez représente quelque peu une répétition artificielle et actuelle de ce qui a eu lieu lorsqu'au Tertiaire la zone méditerranéenne fut reliée à l'océan indo-pacifique par la Thetys, bien que les conditions climatiques régnant alors aient été bien différentes de celles d'aujourd'hui (Ekman 1952). Nous assistons donc à un processus rapide qui pourrait aider l'interprétation causale de bien des énigmes zoogéographiques et paléo-écologiques.

Le problème brièvement tracé ici renferme donc beaucoup d'aspects intéressants et il mérite, selon mon avis, d'être suivi de près.

BIBLIOGRAPHIE

Ben Tuvia, A. 1953. *Mediterranean fishes of Israel.* State of Israel; Ministry of Agriculture, Dept. Fisheries, Bull. nº 8.

— 1953 *a*. *Fishes Cought off Caesarea on the Mediterranean Coast of Israel.* Nature, Vol. 172, p. 464.

Dieuzeide, R., M. Novella, et J. Roland, 1953. *Catalogue des poissons des côtes algériennes.* Bull. Trav. Stat. d'Acquic. et Pêche de Castiglione, Nouvelle série, nºs 4, 5, 6.

Ekman, S. 1952. *Zoogeography of the Sea.* London.

Gruvel, A. 1909. *De l'influence du percement du canal de Suez sur la faune marine des côtes de Syrie.* C. R. Acad. Sci. Paris, Vol. 188, p. 1697.

Haas, H. and H. Steinitz, 1947. *Erythrean fishes on the Mediterranean Coast of Palestine.* Nature, Vol. 160, p. 28.

Kosswig, K. 1943. *Über Tethysrelikte in der türkischen Fauna.* C. R. et Arch. Soc. turque des Sci. Physiques et Naturelles, Vol. 10, p. 31.

— 1950. *Erythräische Fische im Mittelmeer und an der Grenze der Aegäis.* Sylleg. biol. Festschrift Kleinschmidt, p. 203.

Smith, J. L. B. 1949. *The Sea Fishes of Southern Africa.* Central News Agency, South Africa.

Soljan, T. 1948. *Ribe Jadrana.* Split.

Steinitz, W. 1927. *Beiträge zur Kenntnis der Küstenfauna Israels.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli, Vol. 8, p. 311.

— 1929. *Die Wanderung indopazifischer Arten ins Mittelmeer seit Beginn des Quartär.* Int. Rev. ges. Hydrob. Vol. 22, p. 1.

Tillier, J.-B. 1902. *Le canal de Suez et sa faune ichthyologique.* Mém. Soc. zool. France, Vol. 15, p. 279.

Tortonese, E. 1937/38. *L'ittiofauna mediterranea in rapporto alla Zoogeografia.* Boll. Mus. Zool. Anat. Comp., Torino, Vol. 46, p. 3.

— 1957. *Catalogo dei teleostei viventi nel Mediterraneo.* In: Fauna e Flora del Golfo di Napoli, Vol. 38.

— 1958. *Elenco dei leptocardi, ciclostomi, pesci cartilaginei ed ossei del Mare Mediterraneo.* Atti Soc. It. Sci. Nat., Vol. XCVII, p. 309.

Weber, M. and L. F. De Beaufort, 1940. *The fishes of the Indo-Australian Archipelago.* VIII. Brill, Leiden.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01260 1308

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. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. Stingelin	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de Lessert	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. Carl	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de Lessert	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. André	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. Piguet et K. Bretscher	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. Thiébaud	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de Lessert	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de Lessert	» 3.—
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. Weber et G. Montet	» 36.
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. Carl	» 11.50
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. André	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. Montet	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. Carl	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. André	» 17.—
Fasc. 17.	CESTODES par O. Fuhrmann	» 30.50
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. Mermod	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de Schaeck

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ
DE LA COLLECTION LAMARCK

appartenant au

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches. Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE