

1
B454
Tome 70

Fascicule 4 (N° 28-35)

Décembre 1963

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur des invertébrés

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1963

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 71. En cours de publication.

	Pages
N° 1. Jacques DE BEAUMONT. Les Ammophiles paléarctiques du groupe de <i>nasuta</i> . (<i>Hym. Sphecid.</i>). Avec 65 figures dans le texte	1
N° 2. Bernd HÖRNING. Zur Kenntnis der Endoparasitenfauna des Eichhörnchens (<i>Sciurus vulgaris</i>) in der Schweiz. Mit 1 Textabbildung	25
N° 3. J. L. PERRET. Les <i>Gekkonidae</i> du Cameroun, avec la description de deux sous-espèces nouvelles. Avec 5 figures dans le texte	47
N° 4. Hans-Rudolph HAEFELFINGER. Remarques biologiques et systématiques au sujet de quelques <i>Tritoniidae</i> de la Méditerranée (<i>Moll. Opisthobranchia</i>). Avec 11 figures dans le texte	61
N° 5. Hermann GISIN. Collemboles d'Europe. V. Avec 20 figures dans le texte.	77
N° 6. Georges DUBOIS. Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Révision du genre <i>Allassogonoporus</i> Olivier 1938 et note additionnelle sur le sous-genre <i>Prosthodendrium</i> Dollfus 1931. Avec 4 figures dans le texte	103
N° 7. G. MERMOD et E. BINDER. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants. V. Avec 34 figures dans le texte	127
N° 8. Robert MATTHEY. Polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère <i>Leggada minutoides</i> Smith (<i>Rodentia-Muridae</i>). Avec 15 figures dans le texte	173
N° 9. H. SAINT GIRONS et E. KRAMER. Le cycle sexuel chez <i>Vipera berus</i> (L.) en montagne	191
N° 10. L. N. RUBEN, Lucké carcinoma implants in regenerating and regressing urodele limbs. With 4 figures	224
N° 11. M. BALLS, Xenoplastic implantation of amphibian lymphoid tumors. With 5 figures	237
N° 12. J. BOVET, Etude, par l'analyse du contenu de pelotes de Chouette Effraie (<i>Tyto alba</i>), de fluctuations dans les populations de Micromammifères. Avec une tablelle et une figure dans le texte	244
N° 13. A. M. DU BOIS et F. GRIESSEN, L'activité athrocytaire chez le fœtus de rat et de cobaye. Avec une planche	249
N° 14. H. R. HAEFELFINGER, Bedarf die marine Fauna der mediterranen Küstenzone eines Schutzes?	252
N° 15. P. E. HOWSE, Zur Evolution der Erzeugung von Erschütterungen als Benachrichtigungsmittel bei Termiten. Mit 3 Textabbildungen	258
N° 16. W. HUBER und H. SÄGESSER, Verkeilung und Wölbung der Frontalia beim Reh (<i>Capreolus capreolus</i>). Mit 7 Textabbildungen	267

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 75 —

Union postale Fr. 80.—

(en francs suisses)

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

**Zur vergleichenden Morphologie
und Rangordnung des Gehirns von
Delphinapterus (Beluga) leucas PALLAS
(Cetacea, Delphinapteridae)^{1,2}**

von

G. PILLERI

Hirnanatomisches Institut Waldau/Bern (Schweiz)

Mit 5 Textabbildungen und 7 Tafeln.

INHALT

1. Ethologische Angaben	570
2. Material	571
3. Morphologische Untersuchungen	572
a) Cerebellum	573
b) Hypothalamus	576
c) Neurosekretion	578
d) Hirnmessungen	580
e) Zentralnervöse Rangordnung	581
Zusammenfassung	582
Literatur	584

¹ Beiträge zur Morphologie der *Cetacea (Mammalia)*: 6. Beitrag.

² Durchgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Gesuch Nr. 2630/63).

1. ETHOLOGISCHE ANGABEN

Der Weisswal (*Delphinapterus leucas*, Pallas 1776) ist eine boreale Cetaceenart, die wie der Narwal ein cirkumpolares Verbreitungsgebiet hat. Die häufigsten Fundorte sind das weisse Meer, die Murmanküste, Nova Semlja, Spitzbergen, Norwegen (Varanger Fjord), Ostgrönland, Jan Mayen, Island, Neusibirische Inseln, Hudson Bay, St. Lorenz Strom, Davis Strait, Alaskaküsten (siehe VAN DEN BRINK, 1956, NORMAN und FRASER, 1948). Ein Weisswal wurde 1863 in Nulato am Jukon River (Alaska), etwa 700 Meilen weit vom offenen Meer gefangen (zit. nach NORMAN und FRASER, 1948). Selten wurde das Tier im Baltischen Meer und ganz sporadisch an den britischen und dänischen Küsten gefunden.

Der Weisswal ist Küstenbewohner. Seine Nahrung besteht aus Fischen beträchtlicher Grösse, Kalmaren und Crustaceen. Die Tiere leben in Schulen von 5—10, manchmal 30 Individuen. Die Angaben der verschiedenen Autoren über die Beluga-schulen sind nicht übereinstimmend. Es wird von Schulen berichtet, die nur aus Männchen oder nur Weibchen bestanden. Es ist wahrscheinlich, dass diese Herde nur eine bestimmte Zeit des Jahres getrennt sind (SLIJPER, 1958). Bei Wanderungen schwimmen sie häufig einzeln hintereinander, selten in Gruppen von 2—3 Individuen (NORMAN und FRASER, 1948). Nach Meinung des Kollegen Prof. A. V. YABLOKOV sind in den Schulen, Familien die bei der grossen Vermehrungsintensität des Weisswals aus mehreren Generationen bestehen, noch Ur-, Ur-, Ur-, Ur-, Ur-, Urahnen zu finden. Nur Männchen verlassen die Schule. YABLOKOV vergleicht diese Beluga-schulen mit der Herdenstruktur des primitiven Menschen. Der genaue Aufbau dieser hochorganisierten Form sozialen Verhaltens muss noch erforscht werden.

Wegen seinem akustischen Talent ist der Weisswal bei englischen Seefahrern seit Jahrhunderten „sea canary“ benannt. Ein russisches Sprichwort lautet „er schreit wie ein Weisswal“ (Angaben von Prof. E. J. SLIJPER, 1958). Die unter Wasser abgegebenen Laute, Zwitschern, Trillen und Muhen sind zum Teil auch über dem Wasserspiegel hörbar. Eine genaue Registrierung der Laute mittels Hydrophonaufnahmen wurde von SCHEWILL (1949) durchgeführt.

Mit diesen akustischen Signalen bleiben die Tiere dauernd in Verbindung.

Weisswale werden schwarz geboren. Allmählich geht die Farbe in blau-grün über, beim Heranwachsen sind sie leicht gefleckt und schliesslich, beim voll erwachsenen Tier, glänzend weiss (Abb. 1, Taf. 1). Nur die Aussenkanten der Schwanzfluke ist gräulich-braun (SANDERSON, 1956). Die Beluga werden bis 4,5 Meter lang (SLIJPER, 1962).

Ihr einziger Feind ist der Mörderwal (*Orca gladiator* L.).

Seit diesem Jahre sind im New Yorker Aquarium Versuche im Gange Weisswale in Gefangenschaft zu halten (RAY, 1963).

2. MATERIAL

Dank dem grosszügigen Entgegenkommen des Kollegen Professor Dr. Alexey V. Yablokov, Severtzov Institut für Morphologie der Tiere der Akademie der Wissenschaften in Moskau, konnte ich einige gut präparierten Gehirne von Weisswal erhalten, die aus dem arktischen Polarmeer stammen. Ein weiteres Beluga-gehirn wurde mir freundlicherweise vom Herrn Kollegen Dr. David E. Sergeant, Arctic Unit in Montreal, überlassen.

Für die einzelnen Präparate sind folgende Daten notiert worden:

Tier-Nr.	Geschlecht	Fangort	Körperlänge	Körpergewicht	Hirngewicht
200	♂	Ochotskisches Meer (Dr. Yablokov legit)	? (adult)	?	2300 gr (formolfixiert)
201	♂	Nowaja Semlja (Dr. Yablokov legit, Juli 1957)	? (adult)	?	2340 gr (Frischgewicht)
202	♂	Nowaja Semlja (Dr. Yablokov legit, 20.8.1957)	355 cm	500 Kg	2150 gr (Frischgewicht)
274	♂	Whale Cove, Hudson Bay (Dr. Sergeant legit, September 1962)	? (juvenil)	?	1250 gr (formolfixiert)

3. MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

Die erste brauchbare Beschreibung des Weisswalgehirnes (Abb. 2, 3, 4, 5, Taf. 1, 2, 3) stammt von KÜKENTHAL und ZIEHEN (1893),

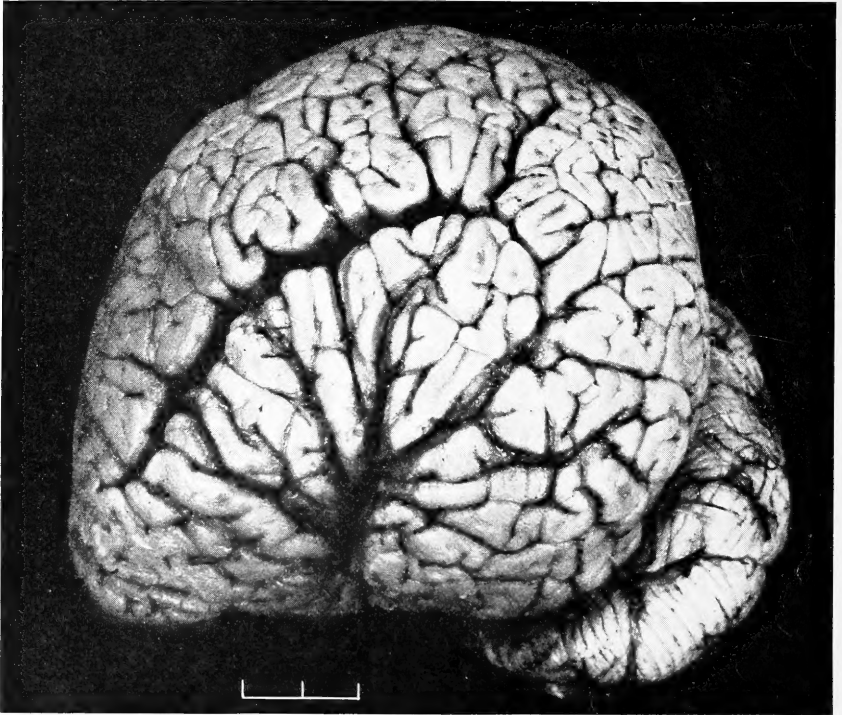


ABB. 5.

Links-laterale Aufnahme eines juvenilen Gehirns von *Delphinapterus leucas* aus der Hudson Bay. (T 274, Hirngewicht 1250 gr (Dr. Sergeant legit, 1962). Der Temporallappen ist noch wenig prominierend, das Kleinhirn ist vom Occipitalhirn noch nicht überdeckt. Masstab = 2 cm.

die die wichtigsten Strukturbereiche erfassten, die Leitungsbahnen kurz besprachen und sie mit homologen Strukturen bei *Hyperoodon rostratus* verglichen. Die Angaben sind heute noch wertvoll; nur die Beschreibung des Kleinhirns bedarf einer, den heutigen vergleichend-anatomischen Erkenntnissen entsprechenden Revision. Ausserdem

sind die strukturellen Verhältnisse des Hypothalamus in der Arbeit von KÜENTHAL und ZIEHEN ausser Achtung geblieben. Diese Lücken auszufüllen ist eine Aufgabe der vorliegenden Arbeit.

a) CEREBELLUM

Für die Einteilung der Kleinhirnstrukturen folge ich der Nomenklatur von JANSEN (1953) und JANSEN und BRODAL (1958).

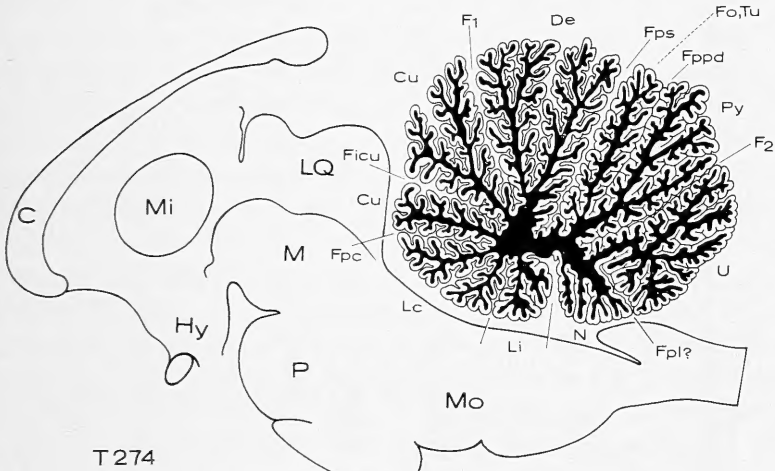


ABB. 7.

Mediansagittalschnitt (halbschematisch) durch das Kleinhirn von *Delphinapterus leucas*.

Das Kleinhirngewicht ist bei *T 274* (juveniles Tier) etwa 200 gr, bei *T 200* (adult) 340 gr. Das Durchschnittsprozent des Totalhirngewichtes ist 15%.

Die Form des Kleinhirns ist aus den Abbildungen 4, 6, 7 (Taf. 3, 4) ohne weiteres ersichtlich. Medial-rostral ist das Kleinhirn seitlich vom Wurm, entsprechend der Vorwölbung der Colliculi inferiores, stark eingedellt. Zwischen beiden Dellen springt der Vermis cerebelli kammartig hervor. Der sehr schmale Wurm ist durch einen tiefen Sulcus paramedianus allseitig von den Hemisphären abgegrenzt. Seitlich von der rostralen Delle ist die vordere Hemisphärenkante bis zur Fissura parafloccularis leicht vorgewölbt. Lateral davon prominiert das untere Ende des Paraflocculus ventralis höckerartig

in rostraler Richtung vor. Die dorsale Hemisphärenfläche ist stark abgeplattet, die kaudale Fläche ist mehr oder weniger abgerundet. Von hinten betrachtet ist die Kleinhirnhemisphäre nach lateral-unten gerichtet. Die Querachse der Hemisphäre bildet mit der Mediansagittalebene des Wurmes einen Winkel von etwa 45° ; die gleiche Achse bildet mit der Medianebene, bei dorsaler Betrachtung, ebenfalls einen Winkel von 45° .

Auf der dorsalen Hemisphärenfläche unterscheidet man vorne eine kurze tiefe Fissura prima, die von medial nach lateral-rostral (45° von der Mediane) zieht. Sie stellt die hintere und laterale Grenze des schmalen Lobulus anterior dar. Der Lobulus simplex ist breiter und durch eine nach vorne und lateral gerichtete konkave Fissura superior posterior vom Lobulus ansiformis abgegrenzt. Dieser bildet einen länglich gestalteten, vorne breiten Keil zwischen Lobulus simplex und paramedianus. Im Bereich des Lobulus ansiformis unterscheidet man, wie beim Finnwal, ein Crus primum und secundum. Sie bestehen zusammen im breiten vorderen Abschnitt aus 13—14, im dorsalen paramedianen Abschnitt aus 3—4 Lamellen. Zwischen Lobulus ansiformis und paramedianus verläuft die Fissura anso-paramediana, die ventral an der rostralen Spitze des Paraflocculus ventralis endet.

Es folgt kaudal die tiefe Fissura parafloccularis dorsalis und ventralis. Die Grenze zwischen beiden Furchen ist durch die auf der hinteren kaudo-basalen Fläche verlaufende Fissura interparafloccularis gegeben.

Die genaue Abgrenzung des Nodus durch die Fissura posterolateralis ist nicht ohne weiteres anzugeben. Wenn man den als Nodus auf Abb. 7 bezeichnete Teil des Vermis freipräpariert, sieht man, dass eine breite rostrale Lamelle mit einem Stiel (x) zum Paraflocculus dorsalis (sensu JANSEN) zieht, und dort zwei Lamellen bildet, die mit diesem verwachsen sind (Abb. 8). Einige weitere kaudal davon liegende Lamellen verschmälern sich stielartig nach lateral (y) und verlieren sich an der antero-medialen Fläche des Paraflocculus ventralis (sensu JANSEN). Wenn man also der Gliederung von JANSEN und JANSEN und BRODAL folgt, erscheint der Flocculus bei *Delphinapterus leucas* fast total zurückgebildet, und ein Homologon der Fissura posterolateralis ist schwer zu definieren.

Die zwei Lamellen von x und die als y bezeichnete Lamelle (Abb. 8) wären als Flocculusreste zu betrachten. Andererseits ist zu

bemerken, dass diese Rudimente bei genauer Betrachtung an ihren Enden mit dem Paraflocculus dorsalis und ventralis verwachsen sind. Nach dieser Beziehung könnten die entsprechenden Folia im Vermis als Teile der Uvula betrachtet werden. Als Nodus wären in diesem Fall nur 1 bis 2 Folia zu betrachten, die ersten, die das Fastigium kaudal abgrenzen. Diese Frage muss noch an mehreren Arten vergleichend-anatomisch nachgeprüft werden.

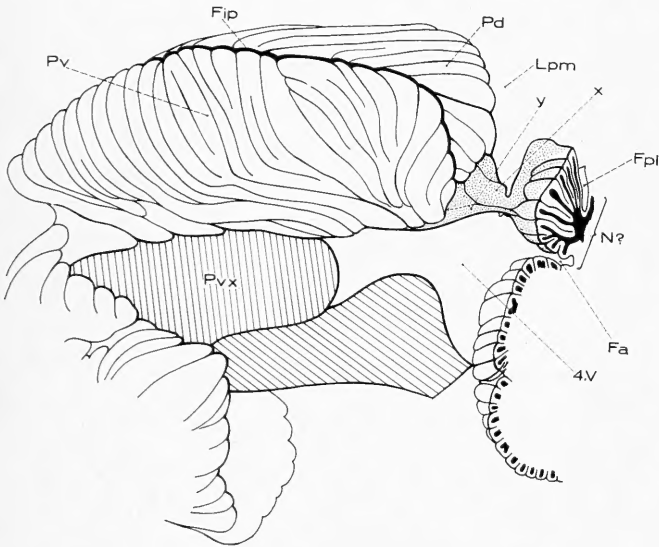


ABB. 8.

Halbschematische Darstellung der Verhältnisse des Lobulus nodulo-floccularis von *Delphinapterus leucas*, T 274. Der Paraflocculus ventralis accessorius ist entfernt. Ventrale Ansicht.

Mit dem Cerebellum von *Balaenoptera physalus* (Abb. 9) verglichen, ergeben sich folgende nennenswerte Unterschiede: von vorne oder hinten betrachtet ist das Kleinhirn von Weisswal hufeisenförmig. Die Lamellierung ist beim Weisswal in sämtlichen Abschnitten viel stärker ausgeprägt. Wie der Mediansagittalschnitt zeigt (Abb. 7, 9), erfolgt die Teilung der einzelnen Läppchen viel zentraler im Mark als beim Finnwal. Das Folium und Tuber vermis sind stark verschmälert. Der Sulcus paramedianus, der den Vermis flankiert, ist beim Weisswal im Gegensatz zum Finnwal durchgehend sehr tief. Sonst ist der Bauplan in beiden Arten weitgehend äh-

lich, wenn man von den Verschiedenheiten im Lobulus flocculonodularis absieht, die aber rein quantitativer Natur (siehe z. B. Rhinencephalon bei Odontoceten und Mysticeten) sein könnten.

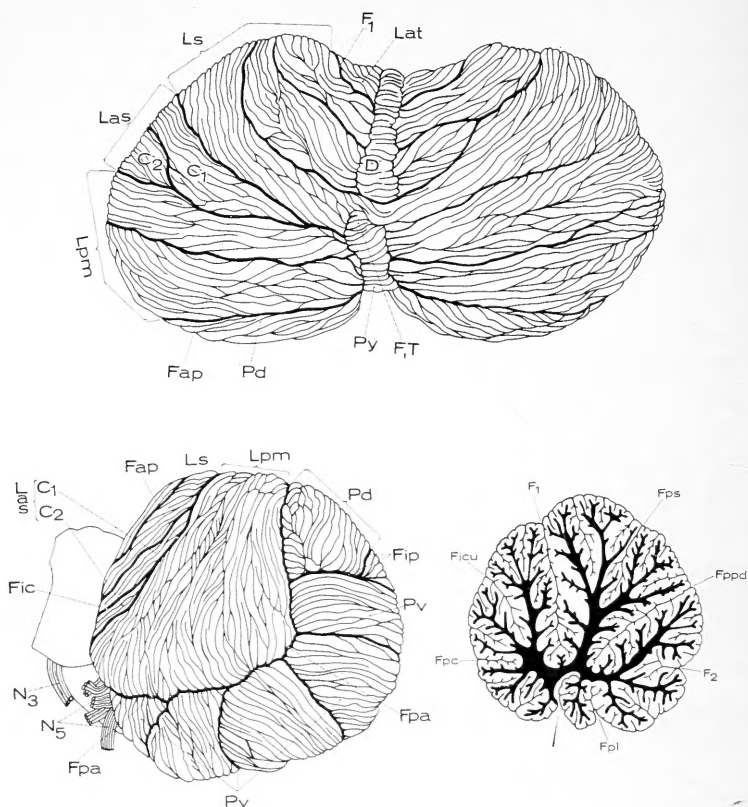


ABB. 9.

Kleinhirn von Finnwal, *Balaenoptera physalus* LINNAEUS (*Mysticeti*).
Umgezeichnet nach JANSEN, 1952.

b) HYPOTHALAMUS

Wie aus den Abbildungen 4 (Taf. 3) und 10 hervorgeht, ist der Hypothalamus von *Beluga* auf dem Mediansagittalschnitt stark verschmälert. Die Fossa interpeduncularis wird von den Zwischenhirnformationen fast ausgefüllt. Der Hypothalamus ist höher als lang, seine Achse ist beim Gehirn in situ leicht von oben-rostral nach

unten-kaudal gerichtet. Sie bildet mit der Mittelhirnachse (etwa Mitte der Massa intermedia → Mitte Pedunculus cerebri) einen spitzen Winkel von 60°. Bei *Homo sapiens* misst der gleiche Winkel etwa 90°. Die Längsachse des Chiasma nervorum opticorum ist

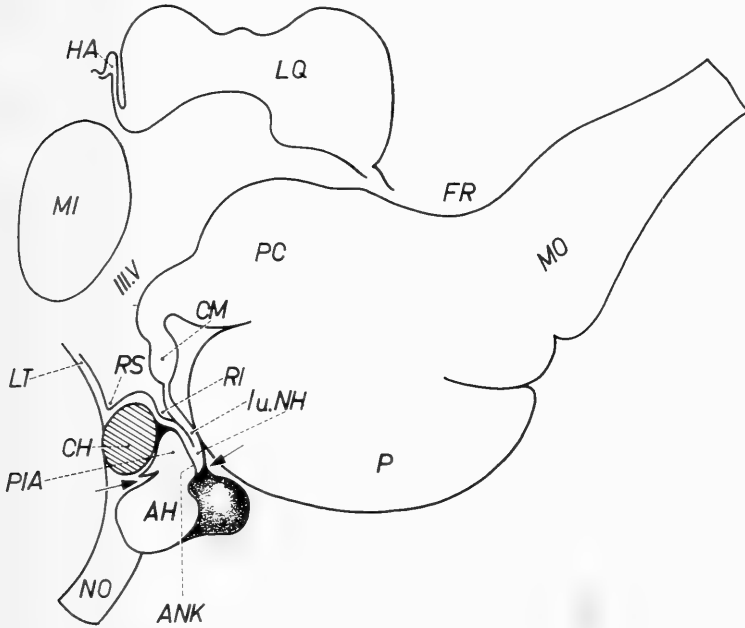


Abb. 10.

Mediansagittalschnitt durch den Hypothalamus von *Delphinapterus leucas*: HA = Habenula, LQ = Lamina quadrigemina, MI = Massa intermedia, III.V. = 3. Ventrikel, FR = Rautengrube, PC = Pedunculus cerebri, MO = Medulla oblongata, P = Pons, LT = Lamina terminalis, CH = Chiasma, PIA = Pars infundibularis adenohipophyseos, NO = Nervus opticus, RS = Recessus supraopticus, AH = Adenohipophyse, ANK = Adeno-neurohypophysäre Kontaktfläche, I, NH = Infundibulum und Neurohypophyse, RI = Recessus infundibuli, CM = Corpus mammillare (Halbschematisch aus T 201).

schräg nach unten und vorne gerichtet. Die Chiasmaachse stellt beim Menschen (Hirn in situ) mehr eine Horizontale dar. In Ermangelung von Schädel-Dura-präparaten konnten die kranio-cerebrale Topographie des Hypothalamus und die Verhältnisse des Tentorium sellae nicht untersucht werden.

Von der Basis betrachtet, ist die Hypophyse in der Mitte verschmälert, seitlich breit. Die kaudale Fläche der Hypophyse ist stark ausgehöhlt. Die vordere Fläche liegt zum Teil auf dem Tractus opticus, zum Teil in der Ecke zwischen Tractus und Nervus opticus. Die Farbe der Drüse ist an der Aussenseite und auf der Schnittfläche dunkelgrau. Auf dem Mediansagittalschnitt ist die Pars infundibularis adeno-hypophyseos ziemlich umfangreich und ist vorne durch eine quere tiefe Furche (siehe Abb. 10, linker Pfeil) vom Drüsenkörper abgegrenzt. Oberhalb der Furche formt sich die Pars infundibularis zu einer Taenie, aus der sich eine Arachnoideallamelle zum Sehnerven spannt (Abb. 6). Die Vorderfläche der Pars infundibularis liegt dem Chiasma an, die hintere bildet eine schmale adeno-neurohypophysäre Kontaktfläche. Oberhalb des Chiasma findet sich ein seichter Recessus supraopticus, kaudal davon vertieft sich der 3. Ventrikel in einen schmalen Recessus infundibuli. Das Corpus mammillare ist relativ schmal, mehr vertikal gestellt. Makroskopisch ist die Trennung der beiden Corpora mammillaria undeutlich.

c) NEUROSEKRETION

Um das Vorkommen von Neurosekretion im Hypothalamus nachzuprüfen, wurden Teile des Zwischenhirns und der Hypophyse in Bouinscher Flüssigkeit eine Zeit nachfixiert (aus primärer Formolfixation), in Celloidin-Paraffin nach Petérfi eingebettet und nach Gomori (Chromalaun-Phloxin-Methode, nach den Angaben von BARGMANN, 1949) behandelt. Von den hypothalamischen grosszelligen Kernen wurde der Nucleus supraopticus untersucht. Eine Kontrolle der Befunde bot der gleichzeitig auf dem Sagittalschnitt angetroffene Nucleus basalis von Meynert (= Ganglion basale, Nucleus substantiae innominatae), dessen Zellstruktur sich ausgezeichnet darstellen liess. Dieser Kern ist bekannterweise bei den Odontoceten (und Primaten) besonders gross (siehe GORRY and PILLERI, und GORRY).

Der Nucleus supraopticus bildet auf dem Sagittalschnitt einen dorso-oral gerichteten Zug von relativ grossen Nervenzellen, die sich schon bei Lupenbetrachtung durch dunklere Farbe von den Zellen anderer Kernformationen unterscheiden. Die Zellen sind auf dem Sagittalschnitt meistens oval bis spindelförmig, die multipolare

Struktur ist bei den meisten Elementen erkennbar. Sie schwanken stark in der Grösse; eine Klassifizierung in einzelne Kategorien ist nicht möglich, da alle Übergänge zwischen extremen Formen aufzufinden sind. Form und Beschaffenheit der Plasmastrukturen sind bei den einzelnen Nervenzellen durch das jeweilige Funktionsstadium sehr verschieden. Ruhende Zellen sind allgemein blasser als tätige Elemente; das spärliche Tigroid ist wabig-körnig im Plasma verteilt, der Kern ist rundlich bis oval mit deutlicher Membran, zartem Chromatin und einem winzigen, in der Gomori-färbung leuchtend roten Nukleolus versehen. Die tätigen Nervenzellen sind durch das Auftreten von gomori-positiven Substanzen im Plasma gekennzeichnet. Die Tigroidstruktur wird allmählich durch zuerst feine, später gröbere Schollen gomori-positiver Substanzen ersetzt, welche den Zellkern allmählich verschatten. Das Auftreten von feiner gomori-positiver Substanz bleibt nicht auf dem Zellkörper beschränkt, sondern tritt auch entlang der Dendriten auf, die erst dadurch zum Vorschein kommen. Die feinen Granula werden zunehmend dunkler bis blauschwarz und füllen den plasmatischen Hof der Zelle völlig aus. Die Nervenzelle sieht dann wie ein dunkler mehr oder weniger regelmässig ovaler Klumpen aus. In noch späteren Stadien wird die Gomorisubstanz in Form runder Schollen und Kugeln ausgeschieden. Bei solchen halbleeren Zellen tritt die Kernstruktur wieder hervor und das Plasma enthält blauschwarze grobe Granula. Diese Granula besetzen oft auch das Neuropil und formen sich entlang der Axone rosenkranzartig (Abb. 12, Taf. 6). Sie sind auf relativ langen Strecken zu verfolgen. Die Perlenschnüre treten oft in unmittelbarer Nachbarschaft der Kapillaren auf. Sekretorische Nervenzellen sind oft auch direkt an der Kapillarwand angewachsen (Abb. 12). Neben den Perlenschnüren reagieren zahlreiche Faser gomori-negativ und färben sich zart rötlich an. Das Infundibulum und die Neurohypophyse sind gefässreich und stark gomori-positiv (Abb. 12). Das Neurosekret bildet dichte dunkelblaue Manschetten um die Gefässe und durchsetzt mit feinen und groben Schollen, oder staubartig verteilt, auch das Drüsengewebe. Im Infundibulum bilden sich durch den Längsverlauf der Faser und Gefässe richtige Sekretstrassen. Runde oder ovale gomori-positive Herringsche Körperchen sind zahlreich vorhanden. Die Adenohypophyse (Abb. 13, Taf. 7) ist in sämtlichen Abschnitten in bezug auf Gomorisubstanz völlig negativ.

d) GEHIRNMESSUNGEN (in mm)

	T 274	T 202	T 201	T 200
Grosshirnlänge	125	150	145	140
Grosshirnbreite	170	180	190	185
Grosshirnhöhe	150	110	130	140
Occipitalpol → Temporalpol		105	120	115
Breite des Tuberculum olfactorium	22	34	32	33
Kleinste Distanz zwischen den Temporallappen . .	—	50	54	58
Balkenknie → Frontalpol .	25	30	—	30
Balkenmitte → Mantelkante	43	50	—	40
Balkensplenium → medial. Kaudalpol	50	—	—	60
Balkenlänge	50	50	—	58
Balkendicke (Mitte) . . .	3	4	5	5
Länge der Massa intermedia	11	16	15	—
Länge des Hypothalamus .	9	—	11	—
Länge der Brücke	30	—	37	40
Breite der Brücke	26	—	40	40
Länge der Medulla oblon- gata	24	—	27	30
Pons → Kleinhirnscheitel .	65	—	75	85
Länge der Vermis cerebelli	45	55	49	58
Höhe des Vermis cerebelli .	35	40	40	45
Kleinhirnbreite	120	180	150	120
Länge der Kleinhirnhemi- sphäre	—	65	69	72
Höhe der Kleinhirnhemi- sphäre	—	42	40	45

	T 274	T 202	T 201	T 200
Länge der Lamina quadrigemina	—	—	23	26
Colliculus anterior $\ominus \oplus$.	—	—	13 8	— 10
Colliculus posterior $\ominus \oplus$.	—	—	23 15	— 16
Nervus opticus	4	—	5	5
Nervus acusticus	8	—	8	8
Nervus facialis	2,8	—	2,9	2,9
Nervus trigeminus	7	—	8	8
Quotient Hypothalamuslänge: Grosshirnlänge .	0,07	—	0,07	—

e) ZENTRALNERVÖSE RANGORDNUNG

In einer früheren Arbeit (PILLERI, 1962) wurde das Problem der zentralnervösen Ranghöhe der Wale im Rahmen der *Eutheria* aufgeworfen. Als Ausdruck der Zentralisation wurde damals der Hypothalamus-Grosshirnlänge-quotient verwendet. In einer Vergleichsskala betrachtet hat sich ergeben, dass die *Cetacea* im allgemeinen Quotientenwerte aufweisen, die das Primatenniveau erreichen und es mit manchen Odontocetenarten überschreiten. Es sind bisher folgende Quotienten ausgerechnet worden:

Art	Hirngewicht	Hypothalamuslänge: Grosshirnlänge
<i>Balaenoptera physalus</i> (Finnwal)	5900 gr	0,10
<i>Physeter macrocephalus</i> (Pottwal)	8500 gr	0,03—0,04
<i>Delphinus delphis</i> (Delphin)	950 gr	0,08—0,09
<i>Tursiops truncatus</i> (Tümmler)	2500 gr	0,09—0,06
<i>Phocaena phocaena</i> (Braunfisch; subadult !)	300 gr	0,13

Von den Primaten stellt *Homo sapiens* die höchste Stufe der Zentralisation dar. Eine solche Stufe wird unter den Cetaceen von *Tursiops truncatus*, dem Tümmler, erreicht und von manchen

Individuen überschritten. Es ist aus den bisherigen Erfahrungen anzunehmen, dass auch rassenbedingte Unterschiede in der Hirnentwicklung der Tümmler von verschiedenen Meeren bestehen. In der oben erwähnten Arbeit habe ich für den Weisswal einen Hypothalamusquotienten von 0,14 angegeben. Die Masse wurden damals an einem Gehirn genommen, bei welchem der Hypothalamus parasagittal geschnitten und etwas verletzt war. Kontrollmessungen an den Gehirnen, die mir von den Kollegen Yablokow and Sergeant geschickt wurden, ergaben sowohl für die Tiere von Nova Semlja als auch für jene der Hudson Bay den gleichen Wert 0,07. Wir treffen wieder einem Quotienten, der zugleich den Quotienten beim Menschen leicht überschreitet.

Diese ausgeprägte Differenzierung und das besondere soziale Verhalten des Weisswals, lassen höhere psychische Tätigkeiten vermuten, deren Erforschung eine sehr dankbare Aufgabe der künftigen vergleichenden Psychologie sein wird.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das relative Hirngewicht von *Delphinapterus leucas* (Pallas 1776) beträgt bei einem 500 kg schweren Weisswal von Nova Semlja 1: 232.

2. Der Hypothalamusquotient (Hypothalamuslänge: Grosshirnlänge) ist 0,07. Dieser niedrige Index spricht für eine hohe zentralnervöse Rangordnung dieser Odontocetenart. *Homo sapiens* hat einen Quotienten um 0,08.

3. Das Kleinhirn hat ein Gewicht von 340 gr, was durchschnittlich 15% des Totalhirngewichtes ausmacht. Das Cerebellum weist die spezifischen Cetaceenmerkmale auf. Mit dem Kleinhirn des Finnwals (*Balaenoptera physalus* L.) verglichen, ergeben sich weitgehende Übereinstimmungen im Bauplan. Der Sulcus paramedianus ist beim Weisswal durchgehend und viel tiefer und die Lamellierung der Lappchen stärker ausgeprägt. Nach Anwendung der Einteilung von JANSEN und BRODAL wäre der Flocculus beim Weisswal fast komplett zurückgebildet.

4. Der Hypothalamus ist charakterisiert durch eine ausgesprochene vertikale Ausdehnung. Die Hypothalamus-hypophysen-

achse bildet mit der Mittelhirnachse einen Winkel von 60° . Der gleiche Winkel beträgt bei *Homo sapiens* etwa 90° . Die Adenohypophyse ist quer ausgedehnt, die Neurohypophyse ist klein und berührt die Brücke.

5. Im untersuchten Nucleus supraopticus des Hypothalamus findet sich eine sehr aktive Neurosekretion mit Auftreten gomori-positiver Nervenzellen und perlenschnurartiger Anordnung des Neurosekretes entlang der Zellfortsätze. Das Infundibulum und der Hypophysenhinterlappen sind hochgradig gomori-positiv. Die Adenohypophyse ist gomori-negativ.

RÉSUMÉ

1. Le poids relatif du cerveau de *Delphinapterus leucas* (Pallas 1776) est de 1:232 chez un individu de 500 kg provenant de Nova Semlja.

2. Le quotient hypothalamique (longueur de l'hypothalamus sur longueur du cerveau antérieur) est de 0,07. Cette valeur indique un rang élevé dans la série animale à ce point de vue: le quotient de l'homme est de 0,08.

3. Le cervelet pèse 340 gr, ce qui correspond à 15% du poids total du cerveau, et présente les caractères spécifiques des Cétacés. Comparé à celui de *Balaenoptera physalus* L., son sillon paramédian est beaucoup plus profond et la lamellisation des lobules est plus accentuée. Si on emploie la subdivision de JANSEN et BRODAL, le Floculus de *Delphinapterus* est presque complètement régressé.

4. L'hypothalamus est caractérisé par une forte extension verticale. L'axe hypothalamus-hypophyse forme avec l'axe du cerveau moyen un angle de 60° . Ce même angle est d'environ 90° chez l'homme. L'adenohypophyse est étirée en largeur, la neurohypophyse est petite et en contact avec le pont.

5. Le nucleus supraopticus de l'hypothalamus est le siège d'une très active neurosécrétion qui se manifeste par la présence de neurones Gomori-positifs et des rangées de goutelettes de sécrétion le long des prolongements cellulaires. L'infundibulum et le lobe postérieur de l'hypophyse sont fortement Gomori-positifs, l'hypophyse antérieure est Gomori-négative.

SUMMARY

1. The relative weight of the brain of *Delphinapterus leucas* (Pallas 1776) is 1: 232 in a specimen weighing 500 kg from Nova Semlja.

2. The hypothalamic quotient (length of the hypothalamus over the length of the anterior brain) is 0,07. This indicates high rank in the animal series: the quotient in Man is 0,08.

3. The cerebellum weighs 340 gr, i.e. 15% of the total weight of the brain and shows the specific characteristics of Cetaceans. In comparison with that of *Balaenoptera physalus* L., the paramedian sulcus is much deeper and its lobes are more distinctly lamellated. According to the subdivision proposed by JANSEN and BRODAL, the Flocculus of *Delphinapterus* is almost completely reduced.

4. The hypothalamus is characterized by its marked vertical expansion. The hypothalamic-hypophysis axis forms with the midbrain axis an angle of 60°. In Man this angle is about 90°. The adeno-hypophysis is spread out laterally and the neurohypophysis is small, in contact with the Pons.

5. A very active neurosecretion occurs in the nucleus supra-opticus of the hypothalamus which contains Gomori-positive neurones and droplets of secretion can be seen along the ramifications of the cells. Both the infundibulum and the posterior lobe of the hypophysis are markedly Gomori-positive, whereas the anterior lobe is Gomori-negative.

LITERATUR

- BARGMANN, W. 1954. *Das Zwischenhirn-Hypophysensystem*. Springer-Verlag, Berlin 1954.
- 1949. *Über die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Neurohypophyse*. Z. Zellforsch. 34: 610-634.
- BRINK, F. H. van den. *Die Säugetiere Europas*. P. Parey, Hamburg-Berlin, 1956.
- FRASER, F. C. 1934. *Report on Cetacea stranded on the British coasts from 1927 to 1932*. Brit. Mus. Nat. History, No. 11, London.

- GORRY, J. D. 1963. *Studies on the Comparative Anatomy of the Nucleus basalis of Meynert*. Acta anat. (in Press).
- and PILLERI, G. 1963. *The structure and comparative anatomy of the Nucleus basalis Meynert of Delphinus delphis Linnaeus, (Cetacea, Odontoceti)*. Acta anatomica 53: 268-275.
- JABLOKOV, A. V. *Persönliche Mitteilungen*.
- JANSEN, J. 1950. *The morphogenesis of the cetacean cerebellum*. J. comp. Neurol. 93: 341-400.
- 1953. *Studies on the cetacean brain-The gross anatomy of the rhombencephalon of the fin whale (Balaenoptera physalus, L.)*. Hvalrädets Skr., Nr. 37, Oslo.
- und BRODAL, A. 1958. *Das Kleinhirn*. In: Hdb. mikrosk. Anat. des Menschen; 4. Bd. Springer, Berlin 1958.
- KELLOGG, W. N. 1961. *Porpoises and sonar*. The University of Chicago Press.
- KÜKENHAL, W. and ZIEHEN, T. 1893. *Das Centralnervensystem der Cetaceen*. Denkschr. med. naturw. ges. Jena, 3: 224-338.
- NORMAN, J. R., FRASER, F.C. and TENISON, W. P. C. *Giant fishes, whales and dolphins*. Putnam, London 1948.
- PILLERI, G. 1962. *Die zentralnervöse Rangordnung der Cetacea (Mammalia)*. Acta anatom. 51: 241-258.
- 1962. *Intelligenz und Gehirnentwicklung bei den Walen*. Panorama, Sandoz Basel, September 1962.
- RAY, C. 1963. *Weisse Wale aus Alaska*. Das Tier, 1963.
- SANDERSON, I. T. 1956. *Säugetiere*. Drömersche Verlagsanstalt, München, Zürich.
- SCHEVILL, W. E. and LAWRENCE, Barbara. 1949. *Underwater listening to the white Porpoise (Delphinapterus leucas)*. Science 109: 143-144.
- SLIJPER, E. J. 1958. *Das Verhalten der Wale*. In: Hdb. der Zoologie von W. Kükenhal. 8. Bd. S. 1—32, W. De Gruyter, Berlin.
- 1962. *Whales*. Hutchinson, London.

Abkürzungen zu den Abbildungen

AH	= Adenohypophyse
C	= Corpus callosum
C ₁	= Crus primum (Lobuli ansiformis)
C ₂	= Crus secundum (Lobuli ansiformis)
CH	= Chiasma nervi optici
CM	= Corpus mammillare
Cu	= Culmen
D	= Declive
Fa	= Fastigium
Fap	= Fissura anso-paramediana
Fic	= Fissura intercruralis

Ficu	=	Fissura intraculminata
Fip	=	Fissura interparafloccularis
Fpa	=	Fissura parafloccularis
Fpc	=	Fissura praeculminata
Fpl	=	Fissura postero-lateralis
Fppd	=	Fissura praepyramidalis
Fps	=	Fissura superior posterior
F ₁	=	Fissura prima
F ₂	=	Fissura secunda
F, Fo	=	Folium vermis
FR	=	Fossa rhomboidea
HA	=	Habenula
Hy	=	Hypothalamus
I	=	Infundibulum
Las	=	Lobulus ansiformis
Lat	=	Lobulus anterior
Lc	=	Lobulus centralis
Li	=	Lingula
Lpm	=	Lobulus paramedianus
Ls	=	Lobulus simplex
LQ	=	Lamina quadrigemina
LT	=	Lamina terminalis
M	=	Mesencephalon
MI, Mi	=	Massa intermedia
MO, Mo	=	Medulla oblongata
N	=	Nodulus
N ₃	=	Nervus III
N ₅	=	Nervus V
NO	=	Nervus opticus
NH	=	Neurohypophyse
Pd	=	Paraflocculus dorsalis
Pv	=	Paraflocculus ventralis
Pvx	=	Paraflocculus accessorius
Py	=	Pyramis
P	=	Pons
PIA	=	Pars infundibularis adenohypophyseos
PC	=	Pedunculus cerebri
RS	=	Recessus supraopticus
RI	=	Recessus infundibuli
T, Tu	=	Tuber vermis
U	=	Uvula
x	=	Pedunculus flocculi und vordere Flocculuslamellen
y	=	Pedunculus flocculi und hintere Flocculuslamelle
4. V	=	4. Ventrikel
III. V	=	3. Ventrikel

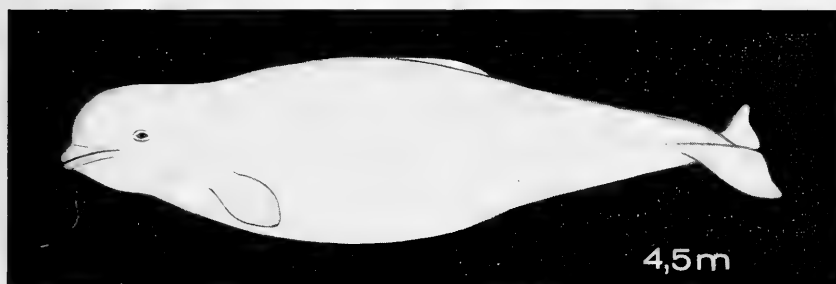


ABB. 1.

Habitusbild des erwachsenen Weisswals (*Delphinapterus leucas*, PALLAS 1776).

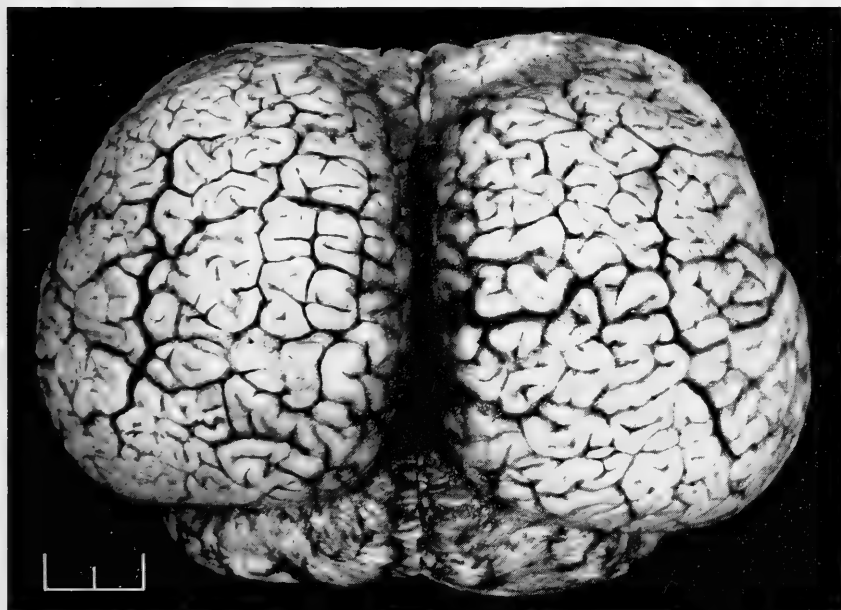


ABB. 2.

Dorsale Ansicht des Gehirnes von *Delphinapterus leucas* (T 274, Whale Cove, Hudson Bay; Dr. Sergeant legit, 1962). Masstab = 2 cm.

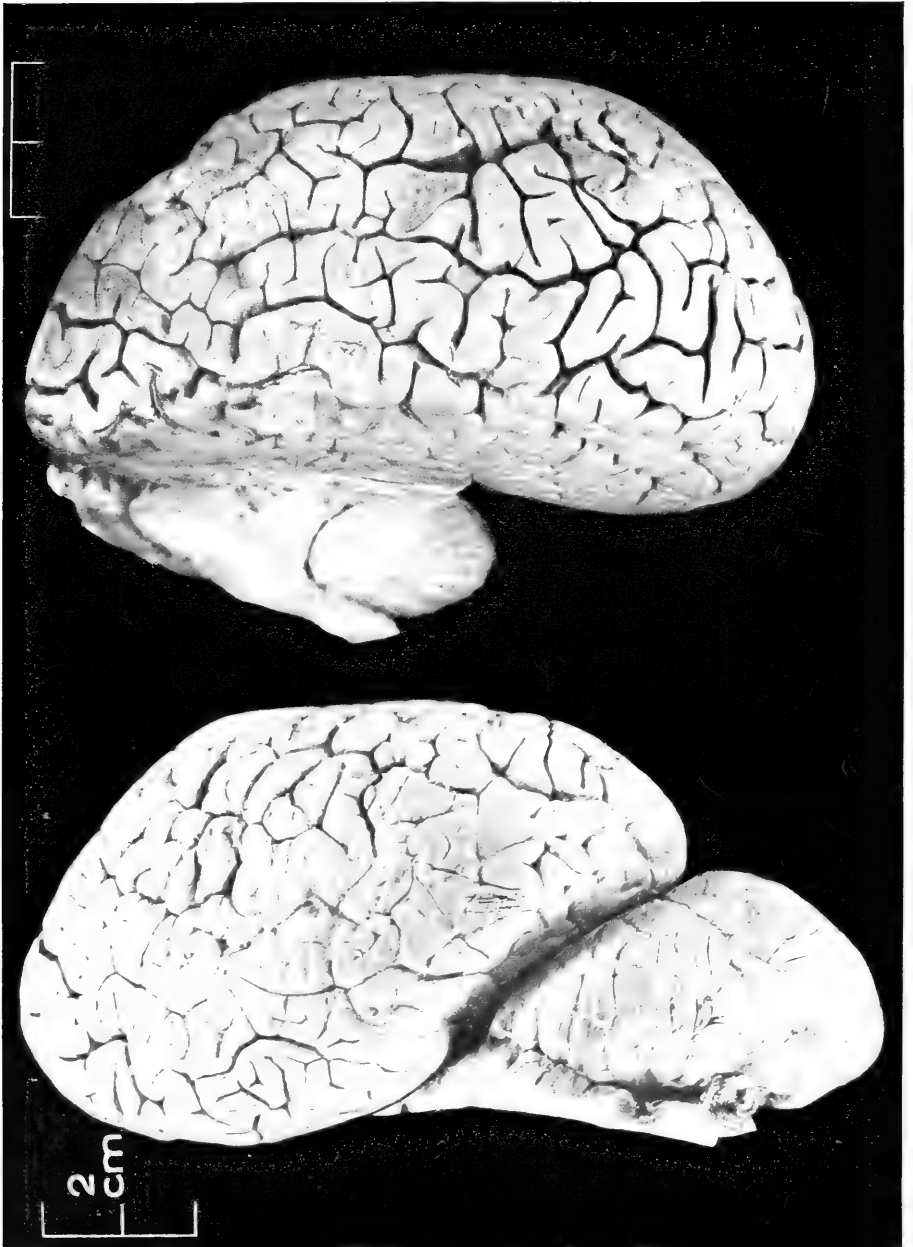


ABB. 3.

Kaudale (links) und dorsale Aufnahme der rechten Hemisphäre des adulten Gehirnes von *Delphinapterus leucas* (T 200, Ochotskisches Meer, Dr. Yablokov legit).

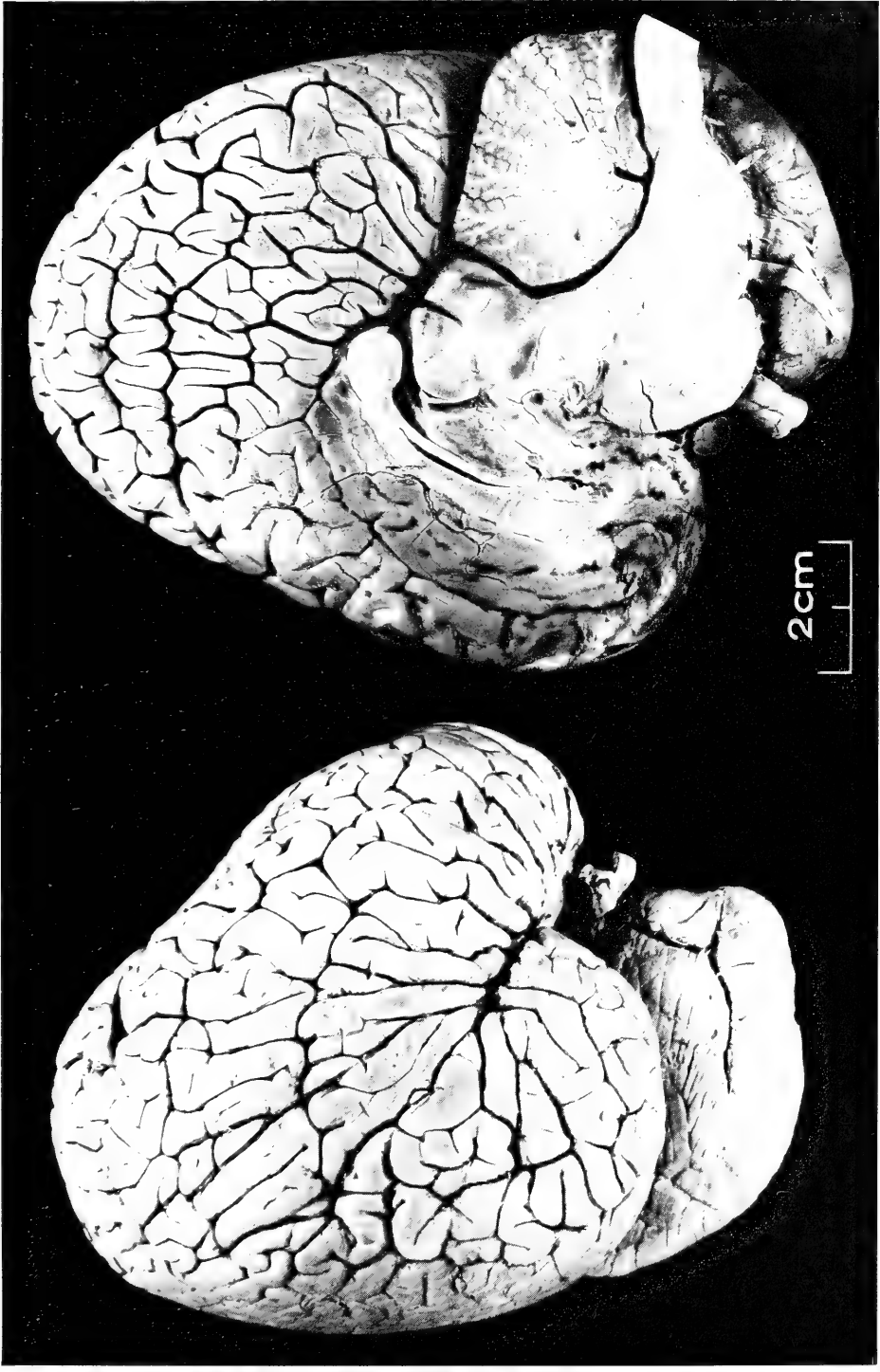


Abb. 4. — Rechts-laterale und mediale Aufnahme des adulten Gehirnes von *Delphinapterus leucas* (T 200). Beachte das vom Occipitallappen fast überdeckte Kleinhirn und den extrem schmalen Hypothalamus.

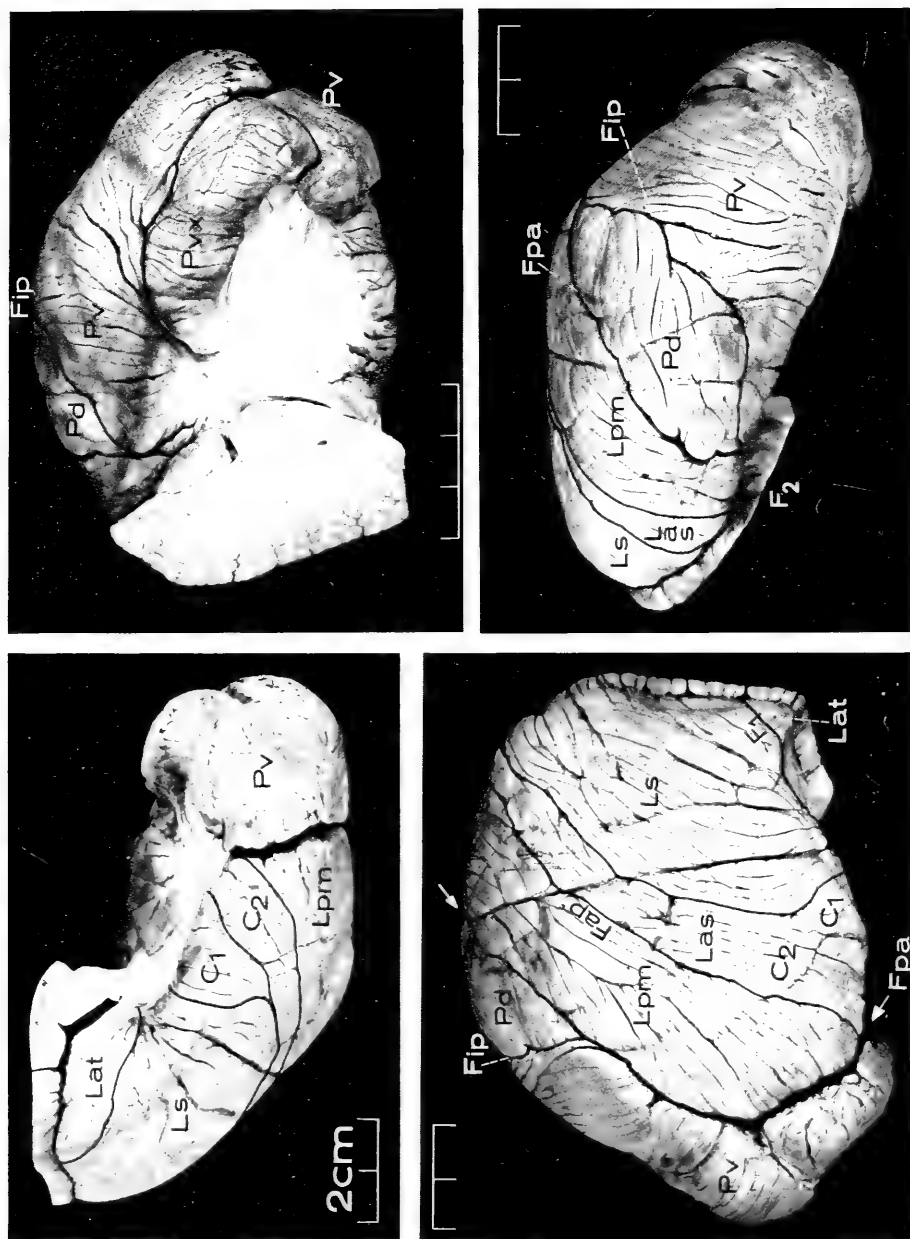


Abb. 6. --- Rechte Kleinhirnhälfte von *Delphinapterus leucas*. *Oben-links* rostrale, *oben-rechts* basale, *unten-links* dorsale und *unten-rechts* kaudale Ansicht. Das Gebiet des Lobulus nodulofloccularis ist präparatorisch fädert. (T 200, A. V. Yablukov legt).

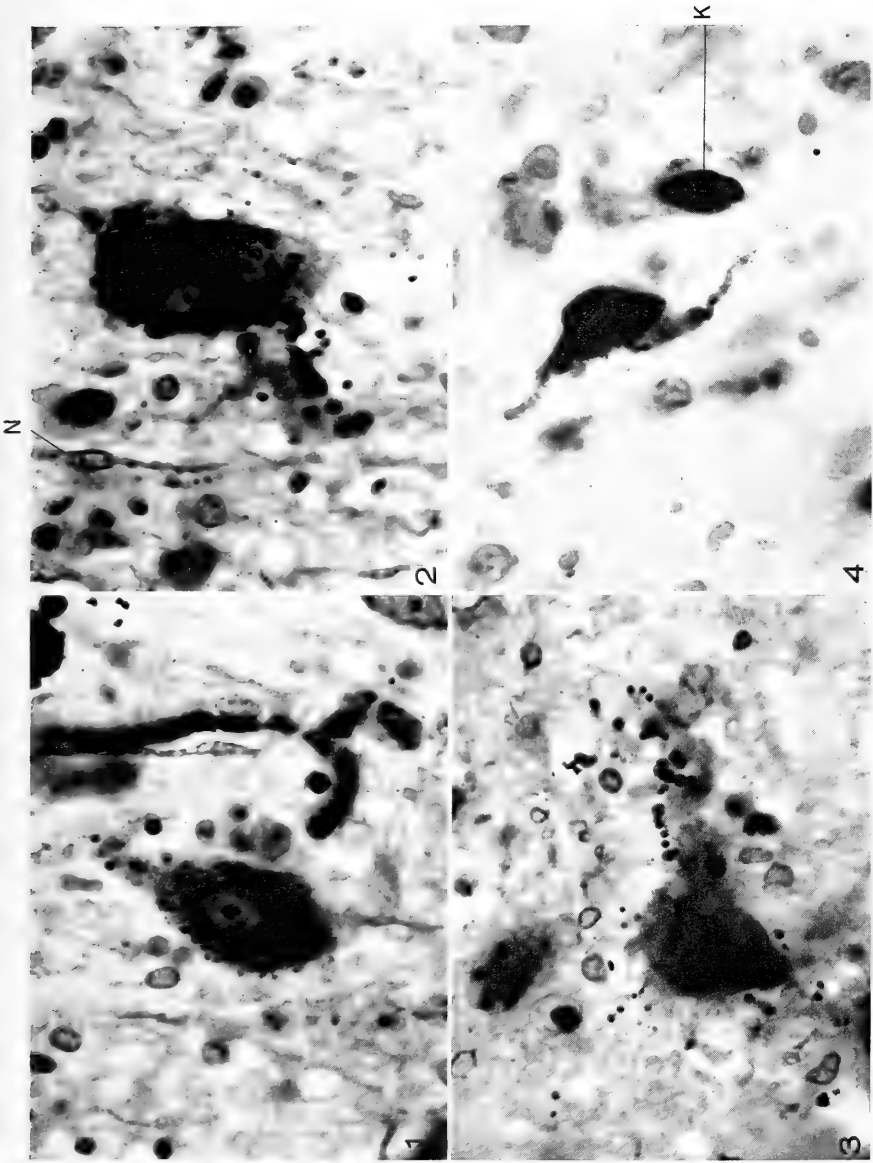


Abb. 11. — Nervenzellen des Nucleus supraopticus von *Delphinapterus leucas*:

- 1. Beginnende Neurosekretion; das Zellvolumen ist etwas vermehrt, die Zelle ist abgerundet; im Plasma Auftreten von staubförmigen gomori-positiven granula, die am Rande des Zellkörpers und am Zellfortsatz grobere Schollen bilden.
- 2. Nervenzellen mit groben gomori-positiven Neurosekretschollen beladen, die die Kernstruktur vollständig überdecken
- 3. Sekretklumpen in der Umgehung, N = gomori-negative Faser.
- 4. Sekretschollen im Plasma und entlang der Zellfortsätze.
- 5. Gomori-positive kleinere Nervenzelle mit positiv reagierenden Zellfortsätzen, rechts daneben Kapillare (K). (Chromalaun-Phloxin-Färbung nach Gomori, Paraffin-Celloidin, 10 μ , Oelimmersion).

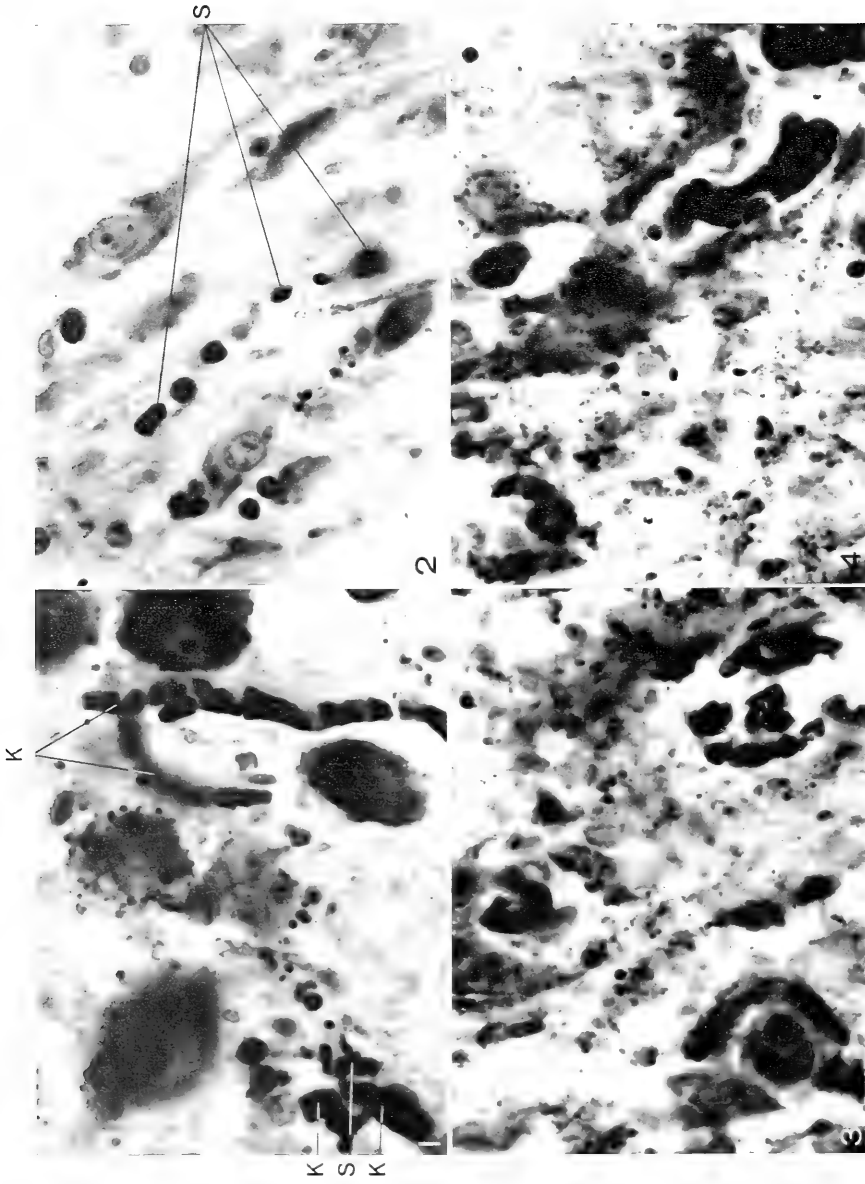


Abb. 12. Oben: Nervenzellen des Nucleus supraopticus von *Delphinapterus leucas*:

- 1. Aktives Sekretionsgebiet in der Nähe einer Kapillarschlinge, verschiedene Sekretionsstadien der Nervenzellen; K = Kapillaren, S = Kapillarnähe Sekretischohlen.
- 2. Zwischen zwei spindelförmigen gonior-negativen Nervenzellen perlenschnurartig angeordnete, axonale Sekretischohlen (S).

Unten (1, 2): Neurosekretbild des Infundibulum-Neurohypophysengebietes. Staubige Verteilung des Sekrete im Hypophysengewebe und dichte Ansammlung von Neurosekret um die Gefässe (Färbung wie Abb. 11).

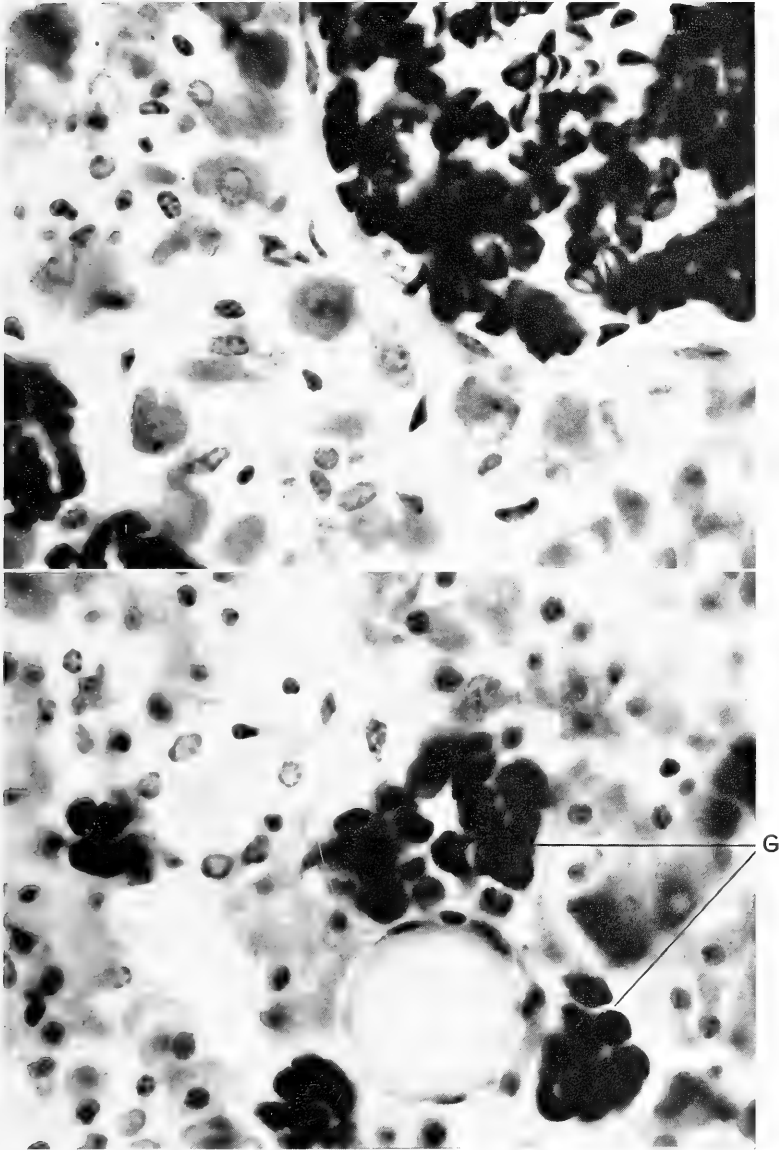


ABB. 13.

Gomori-negative Adenohypophyse von *Delphinapterus leucas*: G = Gefässe.
(Färbung wie Abb. 11).

Culture *in vitro* des blastodermes de Poulet — Rapports entre les feuillet embryonnaires et le milieu nutritif contenant de la gélose¹

par

J. GALLERA

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

Avec 2 figures dans le texte.

SPRATT (1947) préconise d'ajouter de l'agar, dissous dans la solution physiologique, au milieu de culture, pour lui conférer une certaine consistance. Les substances nutritives sont fournies par un mélange de vitellus et d'albumen. Le blastoderme détaché de la membrane vitelline est étalé sur ce substratum, sa face ventrale tournée vers le bas. Cette méthode de culture *in vitro* présente pourtant de sérieux désavantages; en particulier l'extension périphérique du blastoderme est toujours minime. En effet, comme NEW (1955) l'a démontré, elle est due à l'adhérence de la zone périphérique du feuillet externe (bord d'enveloppement) à la membrane vitelline. Ce bord s'élargit progressivement et, en glissant sur la membrane vitelline, étire littéralement le blastoderme tout entier. NICOLET et moi-même (1961), nous avons constaté que dans les conditions de culture de Spratt le rempart vitellin dépasse toujours un peu le bord du feuillet externe (ectophylle). Ce feuillet, détaché de la membrane vitelline, se contracte grâce à la forte adhésion entre ses éléments cellulaires, et il prend alors l'aspect d'un épithélium cubique sur toute sa surface, bien que normalement ses

¹ Travail subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

cellules périphériques soient fortement étirées et aplaties. Le feuillet interne (entophylle) est aussi anormal: de nombreuses cellules deviennent étoilées et pénètrent plus ou moins profondément dans l'agar imbibé de substances nutritives où elles forment un véritable réseau. Le rempart vitellin émet de grosses papilles dans le substratum, en particulier dans sa zone marginale. L'entophylle adhère si étroitement à la gélose que, si l'on cultive le blastoderme avec sa membrane vitelline sur le milieu de Spratt, l'entophylle fixé au substratum et étiré par le feuillet externe en extension, se déchire en de nombreux endroits.

Presque en même temps et indépendamment de nous, SPRATT et HAAS (1960a) ont aussi constaté que l'adhérence de l'entophylle au substratum freine les mouvements morphogénétiques propres à ce feuillet et par conséquent dans leurs expériences récentes ils étalent les blastodermes en position inversée, la face dorsale contre le milieu. Ces expériences variées et nombreuses ont pour but l'analyse des mouvements morphogénétiques, en particulier dans le feuillet interne (SPRATT et HAAS 1960) et l'explication causale de la polyembryonie (SPRATT et HAAS 1960 et 1962) résultant de la section des blastodermes très jeunes, prélevés sur des œufs non incubés. Les mouvements morphogénétiques ont été étudiés soit à l'aide de marques de charbon animal ou de carmin, soit, plus rarement, au moyen de marques colorées au bleu de Nil. Ces auteurs ont décelé de très vifs mouvements cellulaires dans l'entophylle en voie de formation; en revanche les déplacements du matériel formatif ont été de très petite envergure dans le feuillet externe durant la période de la constitution de la ligne primitive. Partant de ces observations, ils ont conclu que la ligne primitive ne correspond pas, ni du point de vue cinématique ni du point de vue fonctionnel, au blastopore, mais qu'elle représente un centre allongé de prolifération cellulaire. Autrement dit, SPRATT et HAAS (1962) reviennent aux conceptions déjà anciennes de WETZEL (1929) qu'on croyait définitivement rejetées après la parution des études méthodiques et comparatives de PASTEELS (1937).

La discussion de la théorie du développement embryonnaire proposée par Spratt et Haas dépasserait largement le cadre de cette note; je dois pourtant remarquer que ces auteurs se sont limités à examiner leur matériel presque exclusivement *in toto*. Quoique mis en éveil par le blocage qui survient dans l'entophylle lorsqu'il

est en contact avec l'agar, ils n'ont pas essayé de savoir si un phénomène de ce genre pourrait influencer les mouvements morphogénétiques du feuillet superficiel. Ma note est précisément une réponse à ce problème, réponse qui aurait dû précéder l'interprétation des résultats, d'ailleurs fort instructifs qu'ils ont obtenus.

Huit blastodermes, prélevés sur des œufs (White Leghorn) non incubés et fraîchement pondus, sont cultivés in vitro exactement selon la méthode de Spratt et Haas. A titre de contrôle, 13 autres blastodermes sont sectionnés le long de leur axe céphalo-caudal présumé et les deux moitiés, repoussées à 3 mm environ l'une de l'autre, sont cultivées soit sur le milieu de Spratt et Haas soit selon le procédé de New employé couramment dans notre laboratoire. Rappelons que ce procédé consiste à cultiver le blastoderme, sa face dorsale en bas, sur la membrane vitelline légèrement tendue sur une couche d'albumen. Quoique le blanc d'œuf ne satisfasse pas les besoins nutritifs de l'embryon (lequel est pourtant capable de poursuivre son développement aux dépens de ses propres réserves), cette technique de culture in vitro est beaucoup plus proche des conditions normales de développement que celle de Spratt et Haas. En tout cas, l'extension périphérique du blastoderme est considérable et, comme nous le verrons, les moitiés de blastodermes cultivées dans ces conditions arrivent à former des embryons plus normaux que ceux obtenus sur le milieu contenant de l'agar. Tous les blastodermes, opérés ou non, sont dessinés après leur mise en culture et avant leur fixation. Les croquis sont exécutés à l'aide du tube de Wild dans des conditions standard et leur surface est mesurée au planimètre. Les blastodermes cultivés sur le milieu de Spratt et Haas sont fixés au Boin avec leur substratum et l'ensemble est étudié sur des coupes sériées colorées à l'hématoxyline d'Ehrlich-éosine.

En cultivant des moitiés de blastodermes sur la gélose, j'ai obtenu les mêmes résultats que Spratt et Haas. Les blastodermes opérés ont donné des couples d'embryon nains (3/10 à 4/10 de la longueur normale) dont les têtes convergent vers le plan de section. L'aire vasculaire n'est jamais complète puisqu'elle ne parvient pas à se former le long du bord cicatrisé.

L'expansion des hémiblastodermes cultivés sur la membrane vitelline est telle qu'ils fusionnent toujours. Dans l'ensemble ainsi reconstitué se développent deux embryons indépendants, chacun

étant pourvu de sa propre aire vasculaire. Les corps embryonnaires sont en général bien développés et souvent atteignent les 7/10 de la longueur normale. Comparons l'extension périphérique des blastodermes de ces deux séries à celles des embryons de même âge développés in ovo. Nous constatons qu'après 42 heures de culture

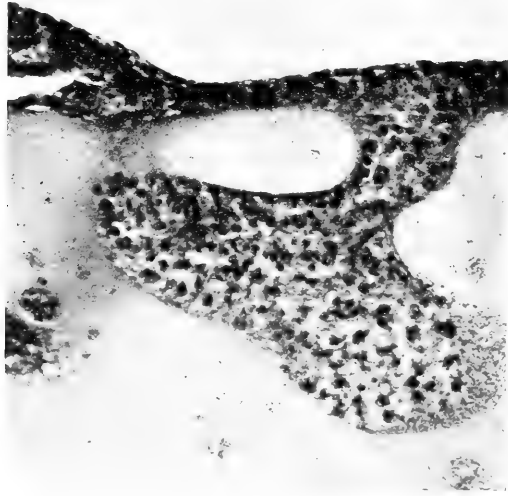


FIG. 1.

Coupe de la zone marginale d'un blastoderme fixé avec son substratum. Le rempart vitellin dépasse périphériquement le bord enroulé (à gauche sur la figure) de l'ectophylle. Sur la coupe on voit une grosse papille formée par les cellules du rempart.

sur la gélose, les blastodermes, aussi bien intacts que sectionnés, ont en moyenne à peine doublé de surface et n'atteignent qu'un douzième environ de la surface d'un blastoderme normal. En revanche, la surface des blastodermes cultivés selon la méthode de New a quintuplé pendant le même laps de temps, mais elle ne correspond qu'à la moitié de la surface d'un blastoderme de même âge incubé dans l'œuf.

L'analyse des coupes des blastodermes cultivés sur la membrane vitelline révèle que les feuillets embryonnaires, particulièrement le rempart vitellin, sont nettement amincis, mais, à part cette déficience imputable à la carence alimentaire, ils sont normalement constitués.

Lorsque la face dorsale du blastoderme est adossée à l'agar, nous constatons après examen histologique que le rempart vitellin a franchi de toutes parts les limites de l'ectophylle. Une large frange d'entophylle se forme ainsi et elle émet une multitude de papilles s'enfonçant dans le milieu (fig. 1). Notons que nous avons déjà assisté à la formation de papilles similaires, quand l'entophylle était contre l'agar.

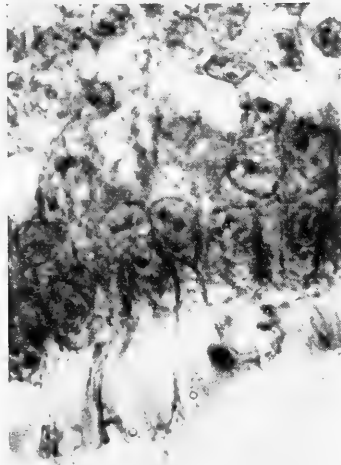


FIG. 2.

Coupe de l'ectophylle d'un blastoderme cultivé selon la méthode de SPRATT et HAAS. La face dorsale de l'ectophylle est hérissée de fines micro-villosités, qui se sont détachées du substratum au moment de la fixation à la suite de la contraction du blastoderme.

A considérer les surfaces, la légère extension enregistrée au cours du développement s'avère imputable au débordement périphérique du rempart vitellin. Donc l'ectophylle n'a, pour sa part, pratiquement pas changé de dimensions. Le bord de l'ectophylle s'enroule du côté du substratum (voir fig. 1 à gauche). L'épiblaste du corps embryonnaire est plus ou moins normalement différencié, tandis que partout ailleurs le feuillet externe est anormalement épais et prend la forme d'un épithélium cylindrique qui ne devient cubique que dans sa zone marginale. A l'exception de la zone embryonnaire, l'ectophylle se hérisse sur toute sa surface, tournée vers la gélose, de multiples et fines micro-villosités. Ces filaments, très réfringents et hyalins, adhèrent par leurs extrémités au substratum qui, à ce niveau, est plus coloré et granuleux. A la fixation, le blastoderme se contracte et le feuillet externe se détache du substratum en de

nombreux endroits au niveau desquels ces micro-vilosités, devenues des prolongements très étirés, sont particulièrement bien visibles (fig. 2). Dans d'autres régions, l'adhérence de l'ectophylle à l'agar est parfois telle que de larges lambeaux sont arrachés du blastoderme et restent fixés à l'agar.

Pour conclure, il m'apparaît que la forte adhérence de l'ectophylle à l'agar, l'absence d'extension de la part de ce feuillet et son épaisseur exagérée doivent inhiber considérablement les mouvements morphogénétiques dont l'ectophylle est le siège. Si le corps embryonnaire, minuscule toutefois, parvient à se constituer malgré ces obstacles, il le doit aux remarquables capacités régulatrices du matériel présomptif de la ligne primitive qui peut changer de destinée évolutive au cours de la formation de cette dernière.

A la suite de ces observations, reconnaissons qu'il nous faut accueillir avec une extrême réserve les conclusions surprenantes que Spratt et Haas tirent de leurs expériences effectuées dans des conditions si peu appropriées à l'étude des mouvements morphogénétiques.

RÉSUMÉ

Nous avons déjà observé que l'endoblaste du jeune blastoderme forme des papilles qui pénètrent dans le substratum, lorsque ce feuillet est appliqué contre la gélose. Dans la nouvelle technique de SPRATT et HAAS, qui consiste à cultiver le blastoderme avec son feuillet externe contre l'agar, l'ectoblaste également adhère fortement au substrat. Par conséquent, nous accueillons avec une extrême réserve les affirmations de Spratt et Haas, lesquelles tendent à minimiser l'importance des mouvements morphogénétiques qui ont lieu dans l'ectoblaste.

SUMMARY

We had already observed that, when the blastoderm is cultured with the endoblast against the agar medium, this layer forms papillae which penetrate in the substrate.

In their new technique, SPRATT and HAAS culture the blastoderm with its dorsal face against the substrate, where the endoblast

as well as the ectoblast is found to be adhering strongly to the agar.

Therefore, we cannot agree with Spratt and Haas, who minimise the importance of the morphogenetic movements in the ectoblast for the primitive streak formation.

ZUSAMMENFASSUNG

Wir haben früher beobachtet, dass der Endoblast des jungen Keims, auf dem Agar liegend, Papillen bildet, mit welchen er sich an das Substratum festklammert. Mit der neuen Technik von SPRATT und HAAS, bei welcher der Keim mit der Rückseite auf das Substratum gelegt wird, verwachst der Ektoblast auch mit dem Agar. So bezweifeln wir sehr die Bestätigungen der beiden Autoren, die die Wichtigkeit der morphogenetischen Bewegungen, welche sich im Ektoblast abspielen, zu sehr unterschätzen.

BIBLIOGRAPHIE

- GALLERA, J. et NICOLET, G. 1961. *Quelques commentaires sur les méthodes de culture « in vitro » de jeunes blastodermes de Poulet.* Experientia. 17: 134.
- NEW, D. A. T. 1955. *A new technique for cultivation of the chick embryo « in vitro ».* J. Emb. Exp. Morph. 3: 326-331.
- PASTEELS, J. 1937. *Etudes sur la gastrulation des vertébrés méroblastiques. III Oiseaux. IV Conclusions générales.* Arch. Biol. 48: 381-488.
- SPRATT, N. T. 1947. *Development « in vitro » of the early chick blastoderm explanted on yolk and albumen extract saline-Agar substrata.* J. Exp. Zool. 106: 345-365.
- SPRATT, N. T. and HAAS, H. 1960a. *Morphogenetic movements in the unincubated chick blastoderm.* Anat. Rec. 137: 394.
- 1960. *Morphogenetic movements in the lower surface of the unincubated and early chick blastoderm.* J. Exp. Zool. 144: 139-158.
- 1960. *Importance of morphogenetic movements in the lower surface of the young chick blastoderm.* J. Exp. Zool. 144: 257-275.
- 1960. *Integrative mechanisms in development of the early chick blastoderm. I. Regulative potentiality of separated parts.* J. Exp. Zool. 145: 97-137.

- SPRATT, N. T. and HAAS, H. 1962. *Integrative mechanisms in the development of the early chick blastoderm. IV. Synthetic systems composed of parts of different developmental age, synchronisation of developmental rates.* J. Exp. Zool. 149: 75-102.
- WETZEL, R. 1929. *Untersuchungen am Hühnchen. Die Entwicklung des Keimes während der ersten beiden Bruttage.* Arch. Entw-mech. Org. 110:118-321.
-

Methylcholanthrene — induced lymphosarcomas in the anuran amphibian *Xenopus laevis*^{1,2}

by

Michael BALLS

Station de Zoologie expérimentale (Université de Genève)

With 7 text-figures.

Interest in the chemical induction of tumours in amphibians has recently been heightened by several new approaches to the subject. NEUKOMM (1957) has proposed that the skin of the newt, *Triturus cristatus*, shows a specific reaction to carcinogens, and the applicability of this so-called newt test has also been studied by ARFFMANN & CHRISTENSEN (1961). SEILERN-ASPANG & KRATÖCHWIL (1962) applied several carcinogens to the skin of the same species and found a regression of the resulting apparently malignant tumours, accompanied by differentiation of the tumour cells into normal, non-malignant tissues. This apparent capacity to bring tumour cells under control by a differentiation process was attributed to the great regenerative ability of the newt. BREEDIS (1952) injected carcinogens into the forelimbs of newts (*T. viridescens*), 11-40% of

¹ This investigation has been carried out in the Embryology Laboratory, Department of Zoology, Oxford University and at the Institut de Zoologie, Université de Genève. This work was supported by grants from the Medical Research Council (U.K.) and the Fonds national suisse pour la recherche scientifique (No. 2219).

² The author is grateful to Prof. M. Fischberg for his interest and guidance, and to Profs. A. W. Blackler and L. N. Ruben for their comments on this article. Dr. N. F. C. Gowing has also given valuable advice concerning these experiments.

which developed accessory limbs. In two cases, after methylcholanthrene injection, transplantable spindle-cell sarcomas developed. LEONE (1957) placed methylcholanthrene crystals under the skin of 47 *T. cristatus*, 40% of which gave rise to transplantable lymphosarcomas.

Less success has been achieved with anuran than with urodele amphibians, although BRIGGS (1940) produced three connective tissue tumours in *Rana pipiens* tadpoles using methylcholanthrene. Lately, however, it has been found that the anuran *Xenopus laevis* is susceptible to the formation of spontaneous lymphoid tumours (BALLS, 1962a), that similar neoplasms may be induced using methylcholanthrene (BALLS, 1962b) and that both spontaneous and induced tumours are transplantable to other *Xenopus* (BALLS, *in press*) or to the urodele amphibian *Triturus cristatus* (BALLS, 1963).

MATERIALS AND METHODS

Forty-two adult *Xenopus laevis laevis* of both sexes were given single doses of pure methylcholanthrene crystals (Roche) in four experiments:

I. *In oil*. Fourteen animals received injections of 0,4 cc. sterilized arachis oil containing approximately 5 mg. methylcholanthrene crystals. The mixture was injected into the dorsal lymph sac of 2 animals, under the abdominal skin of 4, into the abdominal cavity of 6 and into the muscle of the hind leg of 2 animals. Arachis oil alone was injected into eight animals, two controls for each of the four sites.

II. *Small dose of crystals alone*. Twelve animals were anaesthetized in 5% urethan, small cuts made in the skin of the back and about 0,7 mg. methylcholanthrene crystals were injected into the dorsal lymph sac of each one. The small cuts soon healed, as when cuts are made in the skin of untreated animals.

III. *Large dose of crystals*. Six animals were given about 1,5 mg. crystals in the dorsal lymph sac as in II.

IV. About 1,5 mg. methylcholanthrene crystals were placed in the *abdominal cavity* of 10 animals through small cuts in the

body wall near the liver. Each wound was closed with a single stitch.

The treated animals were kept in four tanks each containing approximately 40 litres of water at about 23° C. and were fed with liver and cleaned twice weekly. Animals dying or killed were fixed in Zenker's fluid or 5% neutral formalin. Sections were cut at 7-10 μ and stained with Mayer's Acid Haemalum and Eosin.

RESULTS

EXPERIMENT I: *Injection of methylcholanthrene in arachis oil.*

The 14 experimental and 8 control animals were kept in the same tank. At the time of injection the 12 females weighed an average of 112,8 gm, the 10 males 56,9 gm. Immediately after injection the experimental animals showed no visible sign of abnormality, but later showed a considerable loss of weight, whereas the controls gained slightly. After 125 days, the 9 surviving experimental females showed an average loss of 19,8% body weight, the controls an average gain of 0,5%.

Four male animals (I — 7-10) died or became ill between 78 and 102 days after treatment. In all four, the viscera were completely enclosed in a capsule consisting of fibrous tissue and foamy cells, which was probably a lipogranulomatous reaction to the intraperitoneal arachis oil plus carcinogen. None of the control animals showed this reaction.

When two animals were killed at 263 and 384 days respectively the abdominal cavities were found to contain many yellow or white nodules. In case I-1 the kidneys (Fig. 1), spleen and both lobes of the liver had been invaded and largely replaced by masses of uniformly small, spheroidal cells with deeply staining nuclei and little cytoplasm. A yellow nodule about 0,5 cm in diameter and attached to the dorsal peritoneum near the kidney consisted of encapsulated, amorphous fatty material. The outer region contained large, but separate, masses of lymphocytes and erythrocytes. The kidney, liver and spleen (Fig. 2), bladder and oviduct of the second animal (II-2) had been extensively destroyed by lymphoid cells. Both tumours have been serially transferred with a high percentage of positive results (BALLS 1963 and in press).

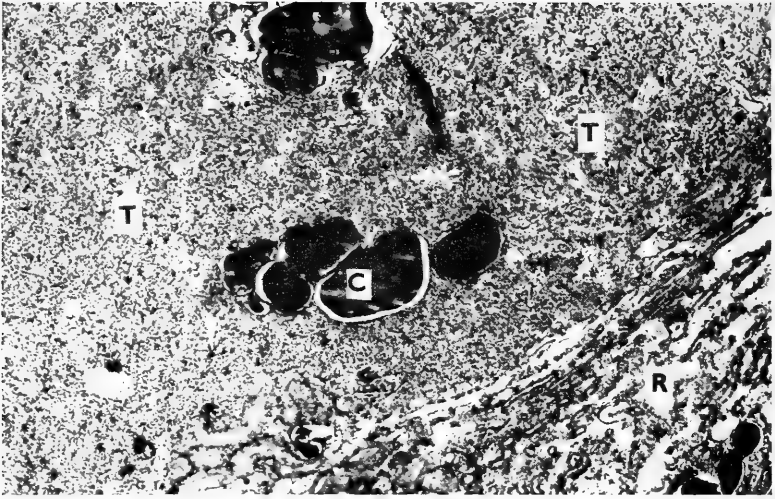


FIG. 1.

Case I—1. Kidney showing advanced destruction by lymphoid cells (T). Cysts (C) filled with non-cellular material may be seen among both lymphoid cells and kidney tissue (R). $\times 45$.

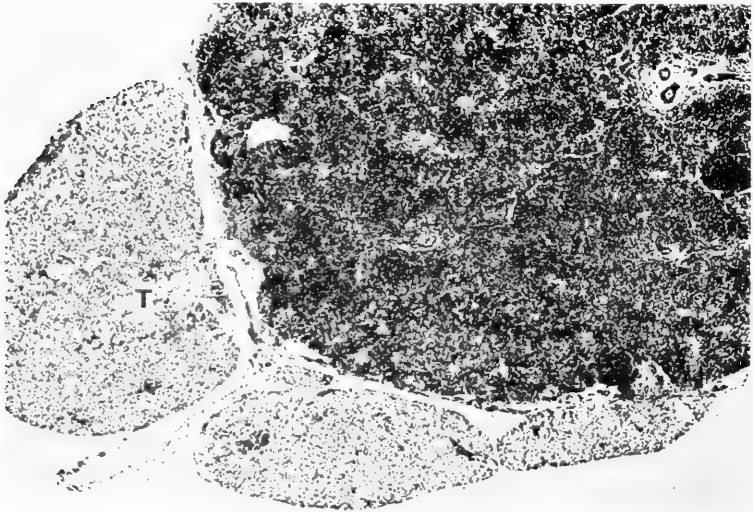


FIG. 2.

Case I—2. Spleen with nodules of lymphoid cells (T) attached to the splenic capsule. $\times 45$.

Two animals contained lymphosarcomas at an early stage of development. One, a male (I-3), became ill 83 days after injection and the visceral peritoneum showed the lipogranulomatous reaction already described. In addition the peripheral regions of the liver and one lung showed large numbers of lymphocytes invading the normal tissues. The other animal (I-4) bore white, lymphocytic nodules on both lungs and in the mesentery between lung and liver.

Since groups of lymphocytes are frequently found in normal animals, it is particularly difficult to diagnose early stages in the development of lymphoid tumours. A further difficulty occurs when the animal concerned has some other, unrelated abnormality such as a parasite or congenital defect. In one such case (I-5) both kidneys contained congenital cysts, and in addition, very large numbers of lymphocytes infiltrating between the remaining tubules. This was diagnosed as a case of lymphosarcoma since such large masses of lymphoid cells have not been observed in other *Xenopus* with kidney or liver cysts but no tumours. One control female (I-6) was found to contain small, white nodules on the liver and both lungs as well as fluid-filled liver and ovarian cysts. WALPOLE et al. (1954) have shown that arachis oil has an unmistakably carcinogenic action in rats (see also ARFFMANN, 1960). This may therefore have been an arachis oil induced or a spontaneous lymphosarcoma.

The remaining 5 experimental and 7 control animals showed no abnormalities connected with carcinogenesis or oil injection.

EXPERIMENT II: *Dorsal lymph sac implantation of small doses of methylcholanthrene crystals.*

One of the 12 animals (II-1) given methylcholanthrene crystals died 8 days after implantation, but thirty-five days after treatment one of the remaining animals had a swelling under the skin at the site of implantation, 7 showed small yellow marks and 3 showed no sign of the crystals.

The swelling in the dorsal lymph sac of male II-2 continued to grow, and, after 7 months, three separate swellings were visible. The animal was killed and dissected after 12 months, when the floor of the lymph sac was covered with small, white lumps measuring between 1 and 6 mm, and the original mass was 9 mm in dia-

meter and 4 mm deep. The abdominal cavity contained an enormously swollen, white rectum, though the other parts of the viscera appeared normal. The main mass was found to be an undifferentiated mass of lymphoid cells, which had replaced the dermal glands and muscles and were also invading the muscle of the dorsal body wall (Fig. 3). Similar cells were invading the liver, kidney and spleen. The lumen of the rectum was filled by three masses of lymphocytes: about $3/4$ of the rectal epithelium was relatively normal but the growing masses appeared to have expanded into the lumen at one point and enlarged to fill all the available space (Fig. 4) but were still covered with an intact epithelium, which itself had undergone considerable hyperplasia. One nodule was removed from the DLS and fragments transferred to other animals, which also developed tumours.

The remaining ten animals were killed and dissected 405 days after crystal implantation, when three showed no sign of treatment, 6 had small scars and one (II-3) bore a small, yellow nodule. This was sectioned and found to consist of a mass of lymphoid cells like those seen in other induced and spontaneous cases. The glands of the dermis had been destroyed and pigment cells were absent, but the epidermis and dermal muscle were intact (Fig. 5) though infiltration of the latter had begun.

EXPERIMENT III: *Dorsal lymph sac implantation of large doses of methylcholanthrene crystals.*

Two animals developed tumours in the dorsal lymph sac as well as in the viscera; swellings appeared at the implantation site soon after the introduction of the crystals, grew to invade the dorsal body wall muscle and spread throughout the dorsal lymph sac. When one animal was examined 188 days after implantation, sections of the skin showed much epidermal activity and lymphocytic invasion of the epidermis and dermis as in case II-2 (Fig. 3). Invasion of the spleen, liver and kidney was also quite advanced. At 296 days the second animal had about 12 separate growths in the dorsal lymph sac, with advanced lymphocytic invasion of the dermal glands and muscle, and epidermis together with epidermal down-growth. Examination of the viscera revealed advanced invasion of the liver, but not the kidneys or spleen.

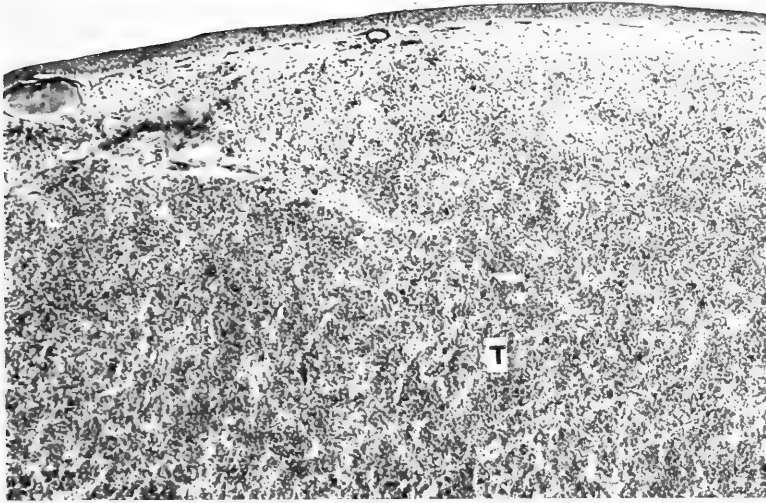


FIG. 3.

Case II — 2. Main lymphoid tumour nodule (T) of dorsal lymph sac. The large dermal glands and dermal muscle characteristic of normal *Xenopus* skin no longer exist, although muscle fragments remain and the epidermis is intact and of normal appearance. $\times 45$.



FIG. 4.

Case II — 2. Rectum. One of the three lymphoid nodules (T) in the rectal lumen, retaining a rectal epithelium covering (RC). The relatively normal rectal wall (R) also contains lymphoid cells (L). $\times 45$.

A further two animals showed swellings at the site soon after implantation, but after about 100 days huge scars (about 1 cm in diameter) in the dorsal skin suggested that most of the crystals had been lost. After 301 days, however, one contained a lymphosarcomatous lesion in the kidneys and the other had many groups of lymphocytes in the liver, though neither showed any tumour nodules in the dorsal lymph sac.

The last two animals showed a cutaneous reaction which was not associated with lymphosarcomatous nodules. One (III-5) was killed at 77 days, when the dorsal skin was ulcerated and the dorsal lymph sac full of blood. Sections showed epidermal thickening and downgrowth through the ruptured dermal muscle (Fig. 7) and epidermal prolongations under the skin (Fig. 6). The histological picture was somewhat reminiscent of that shown when carcinogens are applied to the newt (*Triturus*) skin (ARFFMANN & CHRISTENSEN, 1961, NEUKOMM, 1957, SEILERN-ASPANG & KRATOCHWIL, 1962).

EXPERIMENT IV: *Implantation of methylcholanthrene crystals into abdominal cavity.*

That this was the most successful of the four experiments is clearly shown by Table I, which indicates that 9 of 10 animals developed lymphosarcomas between 100 and 301 days after the implantation of methylcholanthrene crystals. In three cases (2, 3, 4) the tumour was particularly widespread, masses of lymphocytes joining the visceral organs together, while in four cases (4, 5, 8, 9) tumours developed in the body wall muscle around the wound scar, probably because some carcinogen crystals were inadvertently left in the wound.

CYTOLOGY, INVASION AND METASTASIS

Cytologically, the induced tumours were characterized by a lack of differentiation and were made up of small mononucleate cells with deeply staining nuclei and little basophilic cytoplasm. In addition to small lymphocytes, some tumours, particularly those in the viscera, contained many large lymphocytes and lymphoblasts. This prevalence of the less differentiated cells of the lymphoid series was possibly a sign of the rapid growth of the tumours.

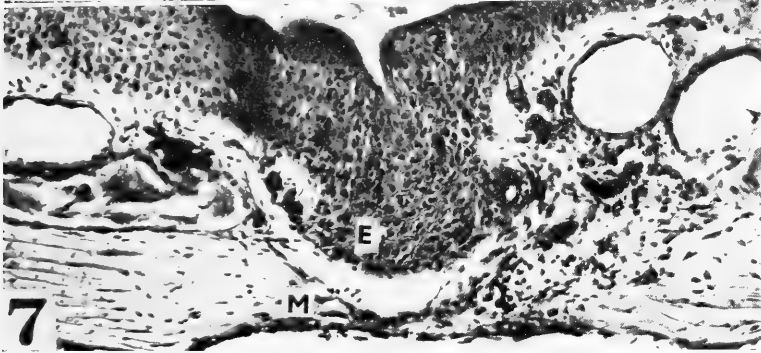
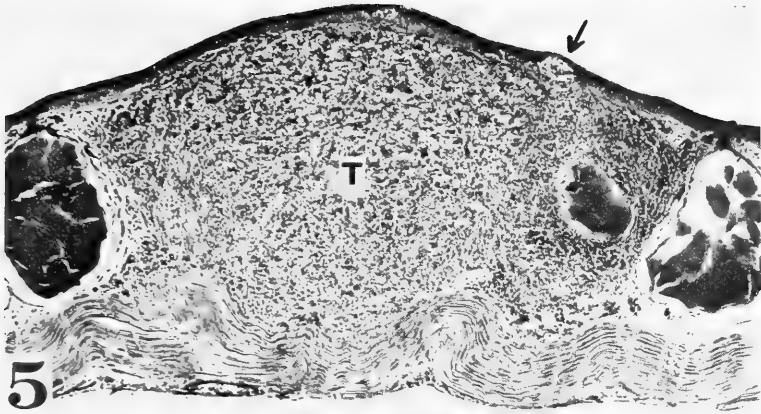


FIG. 5.

Case II — 3. Skin above dorsal lymph sac. A large number of lymphocytes have destroyed the dermal glands in the region of the tumour (T) and are invading the epidermis (arrowed) and, in adjacent sections, the dermal muscle. $\times 50$.

FIG. 6.

Case III — 5. Invagination of hyperplastic epidermis (E) with associated disruption of dermal glands (G) and dermal muscle breakdown (M), but no lymphocytic increase. $\times 45$.

FIG. 7.

Case III — 5. Epidermal hyperplasia and downgrowth (E) with associated breakdown of dermal muscle (M), but without lymphocytic increase as in figures 3 and 5. $\times 140$.

Mitoses were rarely seen, mainly because the animals were dissected when dead or dying. The macrophages seen in some tumours were possibly associated with the removal of debris from the invaded tissues, and the groups of erythrocytes were no doubt due to local haemorrhage.

TABLE I.
Results of Experiment IV.

Case number	Sex	Days after treatment	Diagnosis	Sites affected
1	M	100	Lymphosarcoma	liver fat-bodies
2	M	119	Lymphosarcoma	liver pancreas stomach fat-bodies
3	M	177	Lymphosarcoma	stomach pancreas liver mesentery fat-bodies
4	M	274	Lymphosarcoma	kidneys mesentery spleen liver stomach fat-bodies intestine pancreas body wall muscle
5	M	296	Lymphosarcoma	body wall muscle, liver
6	F	296	Lymphosarcoma	liver
7	F	296	Lymphosarcoma	liver
8	F	296	Lymphosarcoma	ovary, body wall muscle
9	M	301	Lymphosarcoma	body wall muscle liver kidneys
10	F	301	Negative	—

The question of metastasis in lymphoid tumours is a difficult one (BALLS, 1962a) and, moreover, in the present cases of induced lymphosarcoma, it cannot be shown that none of the methylethanolanthrene crystals were carried to the viscera or abdominal cavity. Experiments II, III and IV show that the main tumour developed at the site of crystal implantation, but this may have been a concentration effect. Thus, at the moment, it cannot be said whether spread of the carcinogen (i.e. multifocal origin) or of the tumour cells (i.e. metastasis) was responsible for the multiplicity of sites

invaded by the induced lymphoid tumours, though the many sites affected by spontaneous tumours (BALLS, 1962a) lend support to the latter possibility (see BALLS, *in press* for further discussion).

The apparent ease of induction and transfer of lymphosarcomas in *Xenopus*, together with the relatively large numbers of spontaneous cases, permit further investigations of the cytology and histochemistry of the tumours and the question of metastasis.

CONCLUSIONS AND DISCUSSION

Sites affected by induced lymphosarcomas.

Table II indicates that the 20 lymphosarcomas affected a variety of sites, particularly the liver, kidney and spleen. In experiments II, III and IV the primary neoplastic response occurred in the area around the implanted crystals, though this cannot be said for experiment I, where the most malignant tumours were found in the viscera after methylcholanthrene injection under the abdominal skin. Although the numbers of animals are small, that 13 of 16 animals developed tumours in experiments III and IV and only 7 of 26 in experiments I and II would seem to indicate that the injection of large doses of crystals alone was more successful than the injection of smaller doses alone or of crystals in arachis oil. As has been previously discussed (BALLS, 1962b), oil is not considered a good solvent for use in treating *Xenopus* with carcinogens, since the violence of the peritoneal reaction may be fatal before neoplasms are produced (cases I 7-10).

The high incidence of tumours in the liver, spleen and kidneys corresponds with the incidence of spontaneous and transferred lymphoid tumours in *Xenopus* (BALLS 1962a and *in press*) and *Triturus pyrrhogaster* (INOUE 1954ab) and methylcholanthrene-induced lymphosarcomas in *Triturus cristatus* (LEONE 1957). The large number of liver tumours in experiment IV is also a reflection of the site of abdominal implantation of the crystals.

Latent period.

An important feature of the present experiments is the length of time between the injection of the carcinogen and the appearance

TABLE II.

Sites affected by Methylcholanthrene-induced Lymphosarcomas.

Experiment	I	II	III	IV	Total
Number of Animals	14	12	6	10	42
Number positive	5	2	4	9	20
skin	—	2	2	—	4
dorsal lymph sac	—	1	2	—	3
body wall muscle	—	1	2	4	7
liver	3	1	3	8	15
lungs	2	—	—	—	2
spleen	2	1	1	1	5
kidneys	2	1	2	2	7
stomach	—	—	—	3	3
pancreas	—	—	—	3	3
intestine	—	—	—	1	1
rectum	—	1	—	—	1
bladder	1	—	—	—	1
fat-bodies	—	—	—	4	4
testes	—	—	—	—	—
ovaries	—	—	—	1	1
oviduct	1	—	—	—	1
mesenteric nodules	2	—	—	2	4

of evident neoplasia, especially in view of the previous failures at inducing tumours in anurans using methylcholanthrene. DURAN-REYNALS (1939) injected 36 frogs with this carcinogen but all died within four months. Similarly, one hundred toads were painted or injected with methylcholanthrene in oil by SKAPIER (1948-50), but all were dead within 25 days. In the present experiments many of

the negative results may have been due to early death, e.g. I, 7-10 II 1, III 5-6, but the 20 positive results were found on the average 261 days after treatment (range 83-405 days), when some tumours were still at an early stage of development. However, LEONE (1957) found that lesions developed at the site only 1-3 months after the subcutaneous implantation of methylcholanthrene crystals in *Triturus cristatus*, with metastasis after 3-5 months. In view of this result and those from the newt test (ARFFMANN & CHRISTENSEN, 1961; NEUKOMM, 1957), it may be that the latent period is shorter in urodele than in anuran amphibians.

Reaction of amphibian skin to carcinogens.

The ulceration and scarring of the skin observed in experiments II and III are of particular interest in view of the recently proposed newt test for the detection of carcinogens (ARFFMANN & CHRISTENSEN, 1961; NEUKOMM, 1957) and the differentiation of apparently malignant epithelial tumours into normal non-malignant mesenchymal tissues (SEILERN-ASPANG & KRATOCHWIL, 1962). Since SINGER & SALPETER (1961) and RUBEN & STEVENS (1963, in press) have shown that the urodele epidermis is instrumental in the removal of foreign material, it would seem reasonable to attribute the negative results in experiments II and III (cases 5-6) to the success of this defence mechanism. The great difference between the newt skin and that of *Xenopus* would seem significant since, whereas the former skin is joined to the dorsal muscles by extensive connective tissue, there is little subcutaneous connective tissue in the latter, but rather a fluid-filled lymph sac. Thus, while in some cases the *Xenopus* epidermis ejects the crystals, in others the effect of epidermal downgrowth might be to disperse the crystals throughout the dorsal lymph sac so that, some 200-300 days later, many lymphosarcomatous nodules are found invading the skin and back muscle. In *Triturus*, however, epidermal downgrowth would not push the crystals to another position, but would lead to contact between epidermal cells and carcinogen, with the subsequent formation of apparent epithelial tumours and/or carcinogen ejection and wound healing. It may therefore be that a more complete understanding of the activity of normal amphibian skin is necessary before its reaction to carcinogens can be fully appreciated.

Malignancy of the induced tumours.

That the lymphosarcomas induced in the experiments described in the present paper were true malignant neoplasms is clearly indicated by the fact that they grew unceasingly, infiltrated and destroyed normal tissues, frequently affected many sites, proceeded to a fatal termination and were transplantable.

A clearer insight into amphibian carcinogenesis is particularly desirable in view of the recent approaches to the problem of normal differentiation using these animals. FISCHBERG & BLACKLER (1963) have developed methods for the genetic analysis of somatic nuclei; BREEDIS (1952) has shown that the limb field can give rise to normal or cancerous structures in response to implanted carcinogens; RUBEN (1963) has reviewed the significance of the urodele limb regeneration field as a test system for normal and abnormal differentiation. As HIEGER (1961) has emphasized, carcinogenesis and normal differentiation are the parallel master problems of the day and an understanding of each is essential to the other.

SUMMARY

In 4 experiments 42 adult anuran amphibians (*Xenopus laevis laevis*) were given injections of methylcholanthrene as crystals or as crystals in oil at various sites. After an average of 260 days, 20 animals contained lymphosarcomas of varying degrees of development, including 9 at multiple sites. The injection into the abdominal cavity of a large dose of crystals alone was the most successful method. The liver, kidney and spleen were the most commonly invaded sites, but skin, musculature, lungs, stomach, pancreas, intestine, rectum, bladder, fat-bodies, ovaries, oviduct and mesentery were involved in some cases. The induced tumours were transplantable. The results of these experiments are considered in the light of past failures to induce tumours in anuran amphibians and recent developments involving the reaction of urodele amphibians to carcinogens.

RÉSUMÉ

Dans 4 expériences 42 amphibiens anoures adultes (*Xenopus laevis laevis*) furent injectés en différents endroits avec des cristaux de méthylcholanthrène, soit seuls, soit en suspension dans l'huile.

En moyenne après 260 jours, 20 animaux souffraient de lymphosarcomes à différents degrés de malignité, dont 9 à plusieurs endroits. L'injection dans la cavité abdominale d'une grande dose de cristaux seuls se révéla la meilleure méthode. Les lymphosarcomes envahirent surtout le foie, les reins et la rate. Dans plusieurs cas même la peau la musculature, les poumons, l'estomac, le pancreas, l'intestin, le rectum, la vessie, les corps jaunes, les ovaires, l'oviducte et le mésentère furent attaqués. Ces expériences sont à comparer avec celles faites dans le passé chez les amphibiens anoures, expériences donnant le plus souvent des résultats négatifs. (Tandis que chez les Urodèles, quelques résultats positifs furent obtenus).

ZUSAMMENFASSUNG

In 4 Versuchen wurden 42 erwachsenen Amphibien (*Xenopus laevis laevis*) an verschiedenen Stellen Methylcholanthrenkristalle, entweder rein oder in Ölsuspension, eingespritzt. 20 Tiere litten im Mittel nach 260 Tagen an Lymphosarcomen in verschiedenen Schwerestadien; 9 Tiere hatten solche an mehreren Stellen. Als beste Methode erwies sich das Einspritzen einer grossen Dosis von Kristallen in die Leibeshöhle. Lymphosarcome traten besonders an der Leber, an den Nieren und in der Milz auf. In mehreren Fällen wurden sogar die Haut, Muskulatur, Blase, Gelbkörper, Ovarien, Ovidukte und das Bauchfell befallen. Diese Versuche werden verglichen mit früheren Misserfolgen bei anuren Amphibien Tumoren zu erzeugen und neueren Ergebnisse über Reaktionen bei Urodelen auf Krebserzeugende Substanzen.

REFERENCES

- ARFFMANN, E. 1960. *Heated fats and allied compounds as carcinogens: a critical review of experimental results*. J. Nat. Cancer Inst. 25: 893-926.
- and CHRISTENSEN, B. C. 1961. *Studies on the newt test for carcinogenicity: I. Benzo(a)pyrene, Dibenz(a, h)anthracene and 3-Methylcholanthrene*. Acta Path. et Microbiol. Scand. 52: 330-342.
- BALLS, M. 1962a. *Spontaneous neoplasms in amphibia: a review and descriptions of six new cases*. Cancer Res. 22:1142-1154.
- 1962b. *Methylcholanthrene-induced lymphosarcomas in Xenopus laevis*. Nature, London 196: 1327-1328.

- BALLS, M. 1963. *Xenoplastic implantation of amphibian lymphoid tumours*. Rev. suisse Zool. 70: 237-244.
- *Transplantation of spontaneously occurring and chemically induced lymphoid tumours in Xenopus laevis*. Cancer Res. (in press).
- BREEDIS, C. 1952. *Induction of accessory limbs and of sarcoma in the newt (Triturus viridescens) with carcinogenic substances*. Cancer Res. 12: 861-866.
- BRIGGS, R. W. 1940. *Tumour induction in Rana pipiens tadpoles*. Nature, London 146: 29.
- DURAN-REYNALS, F. 1939. *A note on the action of some carcinogenic hydrocarbons on amphibia*. Yale J. Biol. and Med. 11: 613-617.
- FISCHBERG, M. and BLACKLER, A. W. *Nuclear changes during differentiation in animal cells*. In "Cellular Differentiation", Symposium Soc. Exp. Biol. (in press).
- HIEGER, I. 1961. *Carcinogenesis*. London (Academic Press).
- INOUE, S. 1954a. *On the transplantable spontaneous visceral tumour in the newt, Triturus pyrrhogaster*. Sci. Repts. Tohoku Imp. Univ. 20: 226-236.
- 1954b. *Experiments on the potency of the tumour supernatant and the peritoneal exudate of the newt (Triturus pyrrhogaster) bearing spontaneously originated visceral tumour*. Gunma J. Med. Sci. 3: 269-278.
- LEONE, V. 1957. *Tumori da metilcolantrene in Tritoni*. Ist. lombardo Sci. Lett. Rendiconti Sci. (B) 92: 220-240.
- NEUKOMM, S. 1957. *Un test sensible et ultra-rapide du pouvoir cancérogène de certaines substances chimiques*. Oncologia 10: 107-119.
- RUBEN, L.N. 1963. *Lucké carcinoma implants in regenerating and regressing urodele limbs*. Rev. suisse Zool. 70: 224-236.
- and STEVENS, J. 1963. *Post-embryonic induction in urodele limbs*. J. Morph. 112: 279-301.
- SEILERN-ASPANG, F. and KRATOCHWIL, K. 1962. *Induction and differentiation of an epithelial tumour in the newt (Triturus cristatus)*. J. Emb. exp. Morph. 10: 337-356.
- SINGER, M. and SALPETER, M. M. 1961. *Regeneration in vertebrates: the role of wound epithelium*. In "Growth in living systems" (M. X. Zarrow, ed.). New York (Basic Books Inc.).
- SKAPIER, J. 1948-50. *Cancer-free species*. Acta Unio Intern. Contra Cancrum 6: 65-67.
- WALPOLE, A., ROBERTS, D. C., ROSE, F. L., HENDRY, J. A., and HOMER, R. F. 1954. *Cytotoxic agents IV: the carcinogenic actions of some monofunctional ethyleneamine derivatives*. Brit. J. Pharmacol. 9: 306.

Parasitologische Untersuchungen am Steinwild der Schweiz, unter besonderer Berücksichtigung der Kolonien am Mont Pleureur und am Piz Albris

von

Georges BOUVIER und Bernd HÖRNING

Institut Galli-Valerio, Lausanne (Direktor: Dr. G. Bouvier)

INHALT

1. Einleitung und geschichtliche Bemerkungen	611
2. Material und Methodik	614
3. Regionale Ergebnisse — Mt. Pleureur, Piz Albris, Parc de Bretaye, (Nationalpark)	614
4. Die Parasiten (Protozoen — Helminthen — Arthropoden) .	621
5. Wechselbeziehungen zwischen Parasiten des Steinwildes und denen anderer, den Lebensraum teilender Wiederkäuer (Gemsen, Ziegen)	652
6. Zusammenfassung — Résumé — Summary	660
7. Literaturverzeichnis	662

1. EINLEITUNG UND GESCHICHTLICHE BEMERKUNGEN

Seit nunmehr fünfzig Jahren bevölkert der Steinbock — mit menschlicher Hilfe — wieder die Schweizer Alpen, nachdem er vor etwa 150 Jahren, wie es schien, für immer, aus diesem Gebiet verschwand. Die Wiedereinbürgerung war mühsam und nicht immer von Erfolg begleitet. Trotzdem gelang es, bis Ende 1960 einen Bestand von etwa 2410 Steinböcken, auf dreissig Kolonien

in der Schweiz verteilt, zu schaffen. Auf die Geschichte braucht hier nicht näher eingegangen zu werden; die Tatsachen sind aus der Literatur bekannt. Eine gute Zusammenfassung findet sich im Januarheft 1961 der Zeitschrift „Schweizer Naturschutz“ (27, No. 1).

Alle in der Schweiz zum Akklimatisieren verwendeten Steinböcke stammen, direkt oder indirekt, vom letzten autochthonen Bestand dieses Wildes am Gran Paradiso in den Grajischen Alpen ab. Es scheinen die Westalpen zu sein, die diesen Tieren die idealen Lebensbedingungen bieten. Die Ostalpen stellten und stellen auch heute noch einer Wiederansiedlung des Steinwildes wesentlich grössere, wahrscheinlich klimatisch und geologisch bedingte Schwierigkeiten entgegen.

Das Steinwild fand in seinem neuen Siedlungsgebiet natürlich keinen luftleeren Raum vor. Wohl war es die angestammte Heimat, aber die Umweltverhältnisse hatten sich seit dem Verschwinden dieser Tierart doch stark verändert. Intensivierung der Landwirtschaft, Verkehr und Industrialisierung haben den ursprünglichen Lebensraum sehr stark eingeengt. Nationalpark, Banngebiete und Wildasyle sind ja nur die letzten Möglichkeiten, dem Bergwild eine Lebens- und Zufluchtsmöglichkeit zu erhalten. Von der mehr oder weniger „technisierten“ Umwelt abgesehen, fand der Steinbock eine Reihe von Tieren vor, mit denen er den Lebensraum teilen musste: in erster Linie Gamsen, ferner Schafe, Ziegen, Rinder, Hirsche, Hunde und Füchse. Das grosse Raubwild alter Zeiten, Bär, Wolf und Luchs, fehlte.

Da ein grosser Teil der Parasiten der Wiederkäuer keine Wirtsspezifität besitzt, bestand für das Steinwild die Möglichkeit, die Parasiten seiner neuen Umgebung anzunehmen und eigene an diese abzugeben. Wir wissen allerdings nicht, welche Schmarotzer der Alpensteinbock seinerzeit aus seinem letzten Refugium am Gran Paradiso mitgebracht hat. Die systematische Erforschung seiner Parasitenfauna ist erst jüngeren Datums, in der älteren Literatur findet sich nur 1869 die Erwähnung einer Laus (RUDOW) und 1879 eines Wurmes (v. LINSTOW). Die ersten parasitologischen Untersuchungen an in Freiheit gehaltenem Steinwild beginnen um die Mitte der dreissiger Jahre in der Schweiz (GALLI-VALERIO, BORNAND, BAUMGARTNER; nach dem 2. Weltkrieg folgen die Arbeiten von BOUVIER, BURGISSER, GASCHEN, KREIS, SCHNEIDER und

SCHWEIZER). In Italien sind es COLOMBO, GOIDANICH, LEINATI und MANDELLI, die die Parasitenfauna des Steinwildbestandes am Gran Paradiso erforschen, bei AMON, KERSCHAGL und LACKENBUCHER finden sich einzelne Angaben über parasitäre Erkrankungen beim Steinwild in Österreich. BARTHE erwähnt in seinen Untersuchungen an *Capra pyrenaica* auch Würmer. GUOTH beschreibt die Parasiten einiger in einem Tierpark in der tschechoslowakischen Hohen Tatra gehaltenen *Capra ibex*. COUTURIER (1960, 1962) schliesslich widmet bei seiner Bearbeitung des Alpensteinbocks auch den Parasiten und parasitären Erkrankungen im gesamten Alpengebiet seine besondere Aufmerksamkeit.

Eine Fundgrube parasitologischer Beobachtungen und Angaben erschliesst sich beim Studium der russischen Fachliteratur, die den Kaukasus und das sowjetische Zentralasien betrifft. Die Parasitenfauna der Bezoarziege Armeniens wurde von GRIGORJAN (1949-1951) und von SOGOJAN (1956) bearbeitet, systematische helmintologische und auch entomologische Untersuchungen am kaukasischen Tur wurden von ASADOV (1954-1960), BONDAREVA (1946), GRUNIN (1948), RODONAJA (1956) sowie von VEREŠČAGIN (1938) vorgenommen.

Besonders reich ist die Ausbeute bei *Capra sibirica*: hier sind es die Arbeiten und Beobachtungen von ANDREEVA, BOEV, BONDAREVA, DMITRIEV, EGOROV, GAGARIN, GREBENJUK und SARTBAEV, GRUNIN, GVOZDEV, JAKUNIN, PAVLOVSKIJ, POSPELOVA-ŠTROM, SATUBALDIN, ŠNAREVIČ, SOKOLOVA, ŠUL'PIN, SVANBAEV, VSEVOLODOV und YAKIMOV.

Mitteilungen über einige Parasiten bei der Schraubenziege (*Capra falconeri*) finden sich bei BOGDAŠEV (1948) und bei SULTANOV (1953).

An dieser Stelle sei all denen gedankt, die uns bei der Beschaffung des Materials und der Literatur geholfen haben oder mit denen über einzelne Fragen diskutiert werden konnte. Es sind dies die Herren Dr. Georg N. Zimmerli und Alfred Kuster, Prof. Dr. Rudolf Fankhauser und Otto Hegg (Bern), Carl Desax (seinerzeit Chur, jetzt Bern), Cdt. Ernest Schmid (Sitten), Pierre Morend (Siders), Jacques Hort (Lausanne), Marcel Machoud (Lourtier VS), Andrea Rauch (Pontresina GR), Bernhard Nievergelt, Dr. Marco Schnitter und Dr. Fritz Hans Schwarzenbach (Zürich), Dr. Hans

Hutzli (Port BE), Dr. Marcel Couturier (Grenoble), Dr. Antonin Bubeník, Dr. Alois Kotrlý und Frau Dr. Božena Kotrlá-Erhardová (Prag), Dr. Gerhard Hartwich (Berlin), Prof. Dr. Athos Goidanich (Turin) und Prof. Dr. Luigi Leinati (Mailand).

Unser Dank gebührt ferner dem Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die diese Untersuchungen finanziell unterstützten, der Fondation Galli-Valerio, mit deren Hilfe je eine Reise zum Mt. Pleureur-Gebiet und zum Nationalpark unternommen werden konnte, sowie der Schweizerischen Stiftung für alpine Forschungen, die die Monographie von Marcel A. J. Couturier „Le Bouquetin des Alpes“ beschaffte.

2. MATERIAL UND METHODIK

In den Jahren 1961-1963 hatten wir Gelegenheit, 10 Steinböcke oder deren Organe von der Kolonie am Mt. Pleureur, 6 vom Piz Albris und einen vom Steinwildpark Bretaye VD zu untersuchen. Der Erhaltungszustand des Materials war sehr gut bis mässig, die Untersuchung auf das Vorliegen von Endoparasiten jedoch in jedem Falle ohne Schwierigkeiten möglich.

Nach der üblichen pathologisch-anatomischen Zerlegung, einschliesslich Zersägen des Schädels, und Entnahme eventueller Ektoparasiten wurden Leber, Lunge, Labmagen und der gesamte Darm einer helminthologischen Totalsektion unterzogen. Der Rektalinhalt diente, als Kontrolle, zum Oocysten-, Ei- und Larvennachweis. Die in den einzelnen Organen gefundenen Würmer wurden gezählt, um Anhaltspunkte für die Intensität des Befalls zu bekommen. Bei den Lungenwürmern war es nur möglich, die in der Trachea und in den Bronchien freiliegenden Würmer, auf denen dann die Artbestimmung basierte, zu berücksichtigen. Die Ergebnisse sind aus den Tabellen 1 und 2 ersichtlich.

3. REGIONALE ERGEBNISSE

Die an den 17 Steinböcken verschiedenen Alters durchgeführten qualitativen und quantitativ-parasitologischen Untersuchungen

konnten die weitverbreitete Ansicht nicht bestätigen, dass das Steinwild, wie auch andere Tiere des Hochgebirges, höchstens einige wenige Parasiten beherberge (s. die Tabellen 1 und 2). Wenn die gegenwärtige Parasitierung auch noch keinen Anlass zu Befürchtungen ergibt, so ist diesem Problem doch weiterhin besondere Aufmerksamkeit zu widmen. Reservoir, das heisst Parasitenträger und -ausscheider, sind jedenfalls sowohl am Albris wie auch am Mt. Pleureur reichlich vorhanden, und zwar nicht nur unter dem Steinwild, sondern auch unter den Gemsen dieses Gebietes. Sollte es einmal zu einer Schwächung der Tiere (z. B. infolge ungünstiger Witterungsbedingungen) kommen, so ist vor allen Dingen mit einem gehäuften Auftreten von Magenwurm- und Lungenwurmerkrankungen, eventuell auch von Kokzidiose zu rechnen. Glücklicherweise ist die Schweiz bisher von der Geissel der Ostalpen, der Gemsräude, verschont geblieben. Diese Krankheit ist, wie sich in Österreich zeigte, auch auf das dort lebende Steinwild übertragbar und hat schon grosse Opfer unter diesem gefordert.

Nachfolgend sollen nun kurz die Verhältnisse in einigen schweizerischen Gebieten, wo Steinwild vorkommt oder unter natürlichen Bedingungen gehalten wird, besprochen werden. Leider sind Untersuchungsergebnisse aus den übrigen Steinwildkolonien der Schweiz zur Zeit nicht erhältlich. So können nur Befunde vom Mt. Pleureur, Piz Albris, Parc de Bretaye und vergleichend vom Nationalpark (in diesem Falle nach Literaturangaben) mitgeteilt werden.

Réserve du Mont Pleureur (Valais).

In diesem im Jahre 1896 geschaffenen Banngebiet wurden die ersten Steinböcke 1928 ausgesetzt. Die Kolonie entwickelte sich seitdem sehr gut und zählte im Mai 1960 ca. 470 Tiere. Das Gebiet zeichnet sich durch grosse Feuchtigkeit und guten Grasbewuchs aus (BERGUNDTHAL 1956, COUTURIER 1962, FELLAY 1944/45, 1946, 1962, MARIÉTAN 1924—1935, MOREND 1962). Epizootologisch wichtig dürften das Beweiden mit Schafen und die sehr grosse Gemsenpopulation sein. A. KUSTER gibt für 1960 einen Bestand von 1150 Stück an.

Über parasitologische Beobachtungen am Steinwild des Mt. Pleureur fanden sich in der Literatur nur wenige Hinweise: GALLI-VALERIO erwähnt 1935 *Protostrongylus rufescens* und *Eimeria*

faurei, 1940 *Muellerius capillaris*. Im Jahre 1956 wurde einmal *Cysticercus tenuicollis* festgestellt (COUTURIER 1962).

In den Jahren 1961 bis 1963 hatten wir Gelegenheit, 10 Steinböcke vom Mt. Pleureur zu untersuchen. Die Ergebnisse der helminthologischen Totalsektion dieser Tiere sind aus Tabelle 1 ersichtlich. Die Wurmauszählung ergab insofern eine Überraschung, als bei zwei etwa dreijährigen Böcken, die im Mai 1961 eingeliefert wurden, Rekordzahlen von jeweils 4258 und 3825 Magenwürmern (*Trichostrongylus colubriformis*) im Labmagen gefunden wurden.

In den letzten Jahren macht sich ein Ansteigen des Befalls mit der Lausfliege *Melophagus rupicaprinus* am Mt. Pleureur bemerkbar (BOUVIER 1963).

TABELLE 1.

Endoparasitenfunde beim Steinwild vom Mt. Pleureur.

Laufende Nummer:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nr. des Instituts Galli-Valerio:	43099	44504	44775	52241	52532	53792	53793	56891	56892	64201
Datum:	15.3.61	22.5.61	31.5.61	14.2.62	26.2.62	14.4.62	14.4.62	6.9.62	6.9.62	10.5.63
Alter:	8 Mon.	2/3 J.	3 J.	8/9 Mon.	7/8 Mon.	5 J.	12 J.	13 J.	11 J.	3 J.
Geschlecht:	♀	♂	♂	♂	♀	♂	♂	♂	♂	♀
Parasiten-Art										
<i>Dicrocoelium lanceolatum</i> . . .			19							
<i>Cysticercus tenuicollis</i> . . .		1				2				1
<i>Moniezia expansa</i>	1			3	4					
<i>Protostrongylus rufescens</i> . . .	(21)	(7)		(25)	(16)	nur Larven	(11)	nur Larven		
<i>Muellerius capillaris</i>	(4)		nur Larven							(3)
<i>Haemonchus contortus</i>		23	2		10				10	
<i>Ostertagia circumcincta</i>		6								
<i>Trichostrongylus colubriformis</i>		4258	3852	1529	1054	237	1012	} 540	} 564	} 179
<i>Nematodirus filicollis</i>	} 1124		10				914		1	16
<i>Cooperia oncophora</i>		297								
<i>Chabertia ovina</i>	24	95	39		7	30	38			15
<i>Oesophagostomum venulosum</i>		46						2		
<i>Trichocephalus ovis</i>	12			6	11					
„ <i>Eimeria arloingi</i> “	++	+	+							
„ <i>Eimeria faurei</i> “					+					

Anmerkung. Die Zahlen bezeichnen die Intensität des Wurmbefalls (= Anzahl der bei der helminthologischen Totalsektion gefundenen Würmer); die Zahlenangaben in Klammern betreffen die beim Öffnen der Trachea und der Bronchien sowie beim Ausschwemmen der Lunge gewonnenen Lungenwürmer. Kreuze bedeuten Angabe der Intensität des Befalls mit Kokzidien: + = schwacher Befall; ++ = mittelgradiger Befall. Mon. = Monate; J. = Jahre.

Wildasyl Piz Albris (Graubünden).

Diese 1926 zum Schutzgebiet erklärte Region verdankt die Existenz einer „Selbstansiedlung“ von Steinwild, das im Jahre 1920 im Nationalpark ausgesetzt wurde und in den folgenden Jahren zum Albris überwechselte. Mit Hilfe einiger weiterer, von der kantonalen Jagdbehörde angesiedelter Tiere wurde 1960 ein Bestand von etwa 600 Steinböcken erreicht (COUTURIER 1962, RAUCH 1937, STUBBE 1955, VAUCHER 1945, WENZEL 1951).

Die sechs von uns untersuchten Tiere dieses Gebietes sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die Intensität des Wurmbefalls scheint etwas geringer zu sein, im Vergleich zu den am Mt. Pleureur gemachten Befunden, vielleicht infolge bestimmter klimatischer, geologischer und geobotanischer Faktoren.

TABELLE 2.

Endoparasitenfunde beim Steinwild vom Piz Albris.

Laufende Nummer:	1	2	3	4	5	6
Nr. des Instituts Galli-Valerio:	44511	44755	45391	45870	53679	56530
Datum:	17.5.61	30.5.61	4.7.61	27.7.61	10.4.62	20.8.62
Alter:	7 J.	7 J.	7 J.	8 J.	11/12 J.	5 J.
Geschlecht:	♀	♀	♀	♂	♀	♀
Parasiten-Art						
<i>Cysticercus tenuicollis</i>	1					
<i>Moniezia benedeni</i>				4		
<i>Protostrongylus rufescens</i> . . .				(1)	(1)	
<i>Muellerius capillaris</i>						
<i>Haemonchus contortus</i>				2		
<i>Ostertagia circumcincta</i>						
<i>Trichostrongylus colubriformis</i>	176	1231		412	1455	}1455
<i>Nematodirus filicollis</i>	27			97	154	
<i>Cooperia oncophora</i>		2				
<i>Chabertia ovina</i>				3	8	4
<i>Oesophagostomum venulosum</i>				2		
<i>Trichocephalus ovis</i>				23	2	
„ <i>Eimeria arloingi</i> “		+	+	+		+
„ <i>Eimeria faurei</i> “		+				

Parc de Bretaye (Vaud).

Der ca. 1480 m hoch gelegene Park wurde 1930 mit Mitteln geschaffen, die der Lausanner Botaniker Prof. E. Wilczek zur Verfügung stellte, und wird seitdem von der Eisenbahn Bex-Villars-Bretaye verwaltet. Mit den dort gehaltenen Tieren hoffte man, eine Steinbock-Kolonie an den Diablerets gründen zu können. So wurden am 25. Juni 1936 (nach einer Notiz in der „Diana“ 1936, p. 88) sechs Jungtiere am Plan de Châtillon, über dem Col de la Croix, ausgesetzt. Die Tiere waren folgender Herkunft (nach J. HORT 1936):

1 ♂ und 2 ♀♀, geboren in Bretaye; 1 ♂ und 1 ♀ aus dem Park Peter und Paul, St. Gallen (diese beiden Tiere waren Träger von „*Eimeria jaurei*“, nach BORNAND 1937) sowie ein ♀ vom Park Interlaken.

Erfolg war diesem Ansiedlungsversuch jedenfalls nicht beschieden: die Tiere verschwanden und wurden nie wieder gesehen, fielen zweifellos Wilderern zum Opfer.

Mehr Glück hatte man mit dem Steinwild im Schutzgebiet Pierreuse-Gummluh. Dort wurden 1955, 1957 und 1958 Steinböcke ausgesetzt, sodass die Kolonie Ende 1960 fünfzehn Köpfe zählte (COUTURIER 1962). Die Tiere stammten vom Mt. Pleureur, vom Augstmatthorn und aus dem Park Dählhölzli (Bern).

Im Mai 1959 wurde versucht, das Diablerets-Muveran-Massiv von der Walliser Seite aus (District franc du Haut de Cry) mit Steinwild zu besiedeln. Es wurden sieben Tiere vom Mt. Pleureur verwendet.

Parasitologische Untersuchungen wurden am Park von Bretaye verschiedentlich durchgeführt (GALLI-VALERIO 1935, 1939, 1940; BORNAND 1939, 1942; BOUVIER, BURGISSER und SCHNEIDER 1959); s. die Tabelle 3.

Wir konnten am 17. April 1963 die parasitologische Totalsektion eines aus diesem Park stammenden, ca. 10-11 jährigen Bockes durchführen, der getötet werden musste. Das Untersuchungsergebnis ist gleichfalls in die Tabelle 3 aufgenommen. In den Lungen fanden sich Larven des Lungenwurms *Protostrongylus rufescens*, auf dem Gekröse eine dünnhalsige Finne (*Cysticercus tenuicollis*). Der Labmagen enthielt 180 Exemplare der Magenwürmer *Trichostrongylus colubriformis* und *Ostertagia circumcincta*, der Dünndarm 367 Trichostrongyliden (*Ostertagia circumcincta* und *Cooperia oncophora*), 5 *Nematodirus filicollis* und 11 *Capillaria bovis*. *Oesophagostomum venulosum* wurde im Blinddarm (4) und im Colon (1) festgestellt, *Trichocephalus ovis* (3) im Blinddarm, *Chabertia ovina* (29) im Colon.

TABELLE 3.

Ergebnisse parasitologischer Untersuchungen am Steinwildpark von Bretaye.

Parasiten-Art	GALLI- VALERIO 1935	GALLI- VALERIO 1939	BORNAND 1939	GALLI- VALERIO 1940	BORNAND 1942	BOUVIER, BURGESSER UND SCHNEIDER 1959	BOUVIER UND HÖRNING 1963
<i>Protostrongylus rufescens</i> . . .			+				+
<i>Muellerius capillaris</i>	+	+		+	+		+
<i>Cysticercus tenuicollis</i>		+					+
<i>Bunostomum trigonocephalum</i> .		+					+
<i>Nematodirus filicillis</i>						„Strongylose gastro-inte- stinale“	+
<i>Ostertagia circumcincta</i>							+
<i>Cooperia oncophora</i>							+
<i>Trichostrongylus colubriformis</i>	+	+					+
<i>Chabertia ovina</i>	+						+
<i>Oesophagostomum venulosum</i> .							+
<i>Trichocephalus ovis</i>	+	+		+			+
<i>Capillaria bovis</i>							+
„ <i>Eimeria faurei</i> “				+			+

NATIONALPARK

Unsere Kenntnis der Parasitenfauna der Tiere des Nationalparks ist mehr als gering. Lediglich bei KREIS (1962) finden sich einige Angaben über Kotuntersuchungen. Von den dort erwähnten insgesamt 362 Losungsproben entfielen nur zwei auf Steinwild; einmal war *Protostrongylus rufescens* nachweisbar.

Im Nationalpark sind es Gemsen und Hirsche, die mit den Steinböcken den Lebensraum teilen. Bei ihnen wies KREIS (1962) die folgenden Wurmart nach (Tabelle 4):

TABELLE 4.

Wurmfunde bei Hirsch und Gemse im Nationalpark, nach KREIS 1962.

	Hirsch	Gemse
* <i>Strongyloides papillosus</i>		+
* <i>Trichocephalus ovis</i>	+	+
* <i>Capillaria bovis</i>	+	
* <i>Oesophagostomum venulosum</i>	+	+
* <i>Chabertia ovina</i>		+
* <i>Haemonchus contortus</i>		+
* <i>Ostertagia</i> sp.	+	+
* <i>Cooperia</i> sp.	+	
* <i>Trichostrongylus</i> sp.	+	+
* <i>Nematodirus filicollis</i>		+
<i>Dictyocaulus viviparus</i>	+	
* <i>Dictyocaulus filaria</i>		+
* <i>Protostrongylus rufescens</i>	+	+
<i>Protostrongylus sagittatus</i>	+	
* <i>Muellerius capillaris</i>		+
<i>Habronema</i> sp.?	+	

Die mit * versehenen Wurmarten sind auch auf Steinwild übertragbar.

In der zitierten Arbeit gibt H. KREIS eine gute Charakterisierung des Nationalparkes vom Standpunkt des Parasitologen aus. Er schreibt:

„... Für den Nationalpark ist das Fehlen der Laubwälder charakteristisch. Die weit ausgedehnten Coniferenwälder, welche anspruchslos und der geringen Bodenfeuchtigkeit angepasst sind, sind dem Parke eigen. Besonders in höheren Lagen schützen sie den Boden nicht mehr vor der austrocknenden Glut der Sommersonne; auch bietet der dichte Nadelbelag des Bodens den Eiern und auskriechenden Larven denkbar ungünstige Entwicklungsmöglichkeiten. Das Fehlen stehender Gewässer und die Wasserarmut haben zur Versteppung ganzer Gebiete geführt. Die Vorschriften für den Nationalpark verlangen in erster Linie, dass die Natur in ihrem ursprünglichen Zustand erhalten bleibt; irgendwelche Eingriffe, wie zum Beispiel Verbesserung der Futtermöglichkeiten im landwirtschaftlichen Sinne, sind nach diesen Bestimmungen untersagt. Das Klima ist kontinental. In den Tälern herrschen im Sommer schroffe Temperaturunterschiede. Die Regenmengen bleiben gewöhnlich in den höheren Lagen gegenüber denen anderer Alpengebiete stark zurück. Die wenigen, kargen Grashalden bieten ausgeschlüpften Larven nur geringe Erhaltungsmöglichkeiten. Moränen und Geröllhalden kommen als lebenderhaltende Gebiete weder für Eier noch Larven in Betracht. Während der Wintermonate ist eine Weiterentwicklung ausgeschiedener Eier, die nicht sehr kälteresistent sind, überhaupt ausgeschlossen. Daraus folgt

auch, dass eine Parasitierung trotz der häufigen Ansammlung der Tiere an Futterplätzen kaum in Frage kommt.

Alle diese Tatsachen mögen zur Armut des Auftretens von Magen-Darmstrongyloiden bei Tieren des Nationalparks bis zu einem gewissen Grade führen und auch teilweise erklären, warum in anderen Alpengebieten, welche nicht vollständig sich selbst überlassen werden, und in welchen eine intensive Weidewirtschaft anzutreffen ist, die genannten Würmer oft massenhaft und seuchenartig in Erscheinung treten können. Ausserdem ist zu bedenken, dass den Tieren praktisch ein unbegrenzter Lebensraum zur Verfügung steht. Es darf daher die Annahme als richtig gelten, dass unter den genannten Bedingungen mit zunehmender Grösse des Wohnraumes eine Abnahme der Parasitierungsmöglichkeiten gefördert wird.

Dies sind die Hauptgründe dafür, dass ausser den Lungenwürmern alle anderen Helminthenarten in geringeren Mengen erscheinen...“

Die Lungenwürmer der Gattungen *Protostrongylus* und *Muelleries* brauchen Schnecken als Zwischenwirte. Es bleibt zukünftigen Untersuchungen vorbehalten, die als Überträger fungierenden Schnecken unter den im Nationalpark vorkommenden Arten festzustellen (s. auch BÜTIKOFER 1920).

Trotz des oben geschilderten, vom Standpunkt der Hygiene so idealen Gebietes hat sich der Steinwildbestand des Nationalparks nur sehr langsam vermehrt. Immer wieder wandern Tiere in benachbarte, vom hygienisch-parasitologischen Standpunkt aus wesentlich ungünstigere Gebiete ab. Das schon ostalpine, beinahe baltisch anmutende Gebiet des Schweizerischen Nationalparks scheint unserer *Capra ibex* jedenfalls nicht sehr zuzusagen. In diesem Zusammenhang sei auf kleinere Arbeiten von R. AMON (1957-1959) und A. BUBENIK (1956) verwiesen; beide Autoren kommen zu dem Schluss, dass das heutige Alpensteinwild, das ja ohne Ausnahme westalpinen Ursprungs ist (Gran Paradiso), in den Ostalpen nicht die geeigneten Lebensbedingungen vorfindet.

4. DIE PARASITEN

PROTOZOEN

A. Kokzidien.

Über die genaue Artzugehörigkeit der beim Steinwild gefundenen Kokzidien herrscht noch immer keine Klarheit (s. COUTURIER 1962, p. 484-485), insbesondere betrifft das die Artselbständigkeit

von *Eimeria faurei* Moussu et Marotel 1901 und von *E. arloingi* Marotel 1905. Unterscheidungsmerkmal war eine Kappe („calotte“) auf der Micropyle, die bei *E. faurei* vorhanden sein und bei *E. arloingi* fehlen soll. WENYON (1926), GALLI-VALERIO (1935) und NEVEU-LEMAIRE (1943) betrachteten *E. arloingi* als Synonym von *E. faurei*. NÖLLER, SCHÜRJOHANN und VORBRODT (1922) machten Infektionsversuche bei Schaf und Ziege und erhielten Formen ohne Kappe (unreife Oocysten) und mit Kappe (reife Oocysten). Wir haben in den Tabellen 1 und 2 noch beide Formen getrennt.

In den Jahren 1961/62 trafen wir *Eimeria faurei* bei vier von 10 untersuchten Steinböcken des Mt. Pleureur und bei einem von sechs des Albris an. GALLI-VALERIO (1935) fand den Parasiten beim Steinwild von Fionnay, BORNAND (1937) erwähnt ihn bei zwei aus dem Park Peter und Paul (St. Gallen) stammenden, 1936 an den Diablerets ausgesetzten Steinböcken. In den Jahren 1955 und 1956 wurde bei zwei Jungtieren vom Albris eine schwere Darmkokzidiose festgestellt (BOUVIER, BURGISSER und SCHNEIDER 1957). COUTURIER (1962) registriert ferner einen Fund von *Eimeria nana* Yakimov 1933 aus dem Colon-Inhalt eines am 3. November 1956 am Bec Rouge (Mt. Pleureur) geschossenen achtjährigen Bockes.

Im Gran-Paradiso-Gebiet sind, ebenfalls nach COUTURIER, die folgenden Kokzidien beim Steinwild bekannt geworden: *E. faurei*, *E. parva* Kotlán, Mócsy und Vajda 1929, *E. pallida* Christensen 1938 und *E. ninae kohl-yakimov* Yakimoff und Rastegaieff 1930. COLOMBO beschrieb 1958 eine *Eimeria ibicis* als neue Art aus Material vom Gran Paradiso.

RYŠAVÝ (1954) fand bei seinen im Zoologischen Garten in Prag durchgeführten Untersuchungen beim sibirischen Steinbock *Eimeria ah-sa-ta* Honess 1942, *E. faurei*, *E. craudallis* Honess 1942, *E. ninae kohl-yakimov* und *E. parva*, bei der Bezoarziege *E. faurei*, *E. craudallis*, *E. ninae kohl-yakimov* und *E. parva*. SARKISOV (1949) traf *Eimeria arloingi* bei *Capra sibirica* im Tierpark von Erevan (Armenien) an. SVANBAEV (1957, 1958) erwähnt bei Steinböcken des Talasskij Alatau (Kasachstan) *E. faurei*, *E. ninae kohl-yakimov* und *E. parva*.

Die Wildziegen scheinen also — wie aus der älteren Literatur ersichtlich ist — in Gefangenschaft die Kokzidien mit ihnen zusammenlebender anderer kleiner Wiederkäuer anzunehmen oder die eigenen an diese abzugeben.

Von Interesse sind hier Versuchsergebnisse von CYGANKOV, PAJČUK und BALBAEVA (1963), die zu anderen Schlüssen kommen. Sie stellten durch Fütterungsversuche fest, dass von Schafen stammende Kokzidien, die morphologisch als *Eimeria ninae kohl-yakimov*, *E. galouzoï*, *E. aemula* und *E. intricata* bestimmt wurden, spezifisch für Schafe sind und nicht auf Ziegen und Saiga-Antilopen übertragen werden konnten, und dass von Ziegen stammende, als *E. jaurei*, *E. ninae kohl-yakimov*, *E. galouzoï* und *E. aemula* bestimmte Kokzidien nur auf Ziegen, aber nicht auf Schafe und Saiga-Antilopen übertragbar sind. Ähnlich erging es SUPPERER und KUTZER (1961) bei Infektionsversuchen. Sie stellten fest, dass das von YAKIMOFF und MATSCHOULSKY (1940) für *Eimeria arloingi* gehaltene Gemenkokzid eine neue Art (*E. yakimoff-matschoulsky*) und nicht auf Schaf und Ziege übertragbar ist.

B. Sonstige Protozoen.

Amoeben.

COUTURIER erwähnt eine *Amoeba sp.*, die bei einem 12-jährigen Steinbock im Mai 1956 am Gran Paradiso gefunden wurde. Es ist das die bisher einzige Registrierung einer Amöbe beim Steinwild. Vielleicht bestehen Beziehungen zu der von NIESCHULZ 1923 bei der Ziege gefundenen *Entamoeba sp.*

Sarkosporidien.

Sarcocystis sp. wurde in den letzten Jahren einige Male bei Steinwild des Gran Paradiso (im Herzmuskel und im Dünndarminhalt) gefunden (COUTURIER 1962). Sarkosporidien werden relativ häufig bei Schaf und Ziege, aber auch beim Reh angetroffen.

Toxoplasmose.

GALUZO, GOLOSOV und GORBUNOVA (1963) berichten vom positiven Ausfall der Komplementbindungsreaktion auf *Toxoplasma gondii* bei zwei sibirischen Steinböcken, die vom Zoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften in Alma-Ata (Kasachstan) als Versuchstiere gehalten wurden.

Helminthen.

Trematoda.

Skrjabinotrema ovis Orloff, Erschoff und Badanin 1934.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult im Dünndarm von Hausschaf, Argali, Ziege und sibir. Steinbock. UdSSR (Kasachstan, Uzbekistan, Tadžikistan, Kirgisien).

Zwischenwirte sind Landschnecken (nach KAS'JANOV 1954 *Macrochlamys kasachstani*, *Succinea martensiana*, *Subzebrinus ferganensis*, *S. labiellus*, *S. eleonora*, *Sewertzowia dissimilis*, *Helicella candaharica*).

Von GAGARIN (1960) bei *Capra sibirica* in Kirgisien gefunden.

Fasciola hepatica L. 1758, grosser Leberegel.

Einige Synonyme: *Distoma hepaticum* L. 1758; *Planaria latiuscula* Goeze 1782; *Distomum hepaticum* Retzius 1786.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Gallenblase und -gänge der Leber aller Wild- und Haussäugetiere sowie des Menschen. Kosmopolit.

Zwischenwirt: *Limnaea truncatula* (= *Galba truncatula*) in Europa, Klein- und Nordasien; andere, örtliche *Limnaea*-Arten in den übrigen Erdteilen.

Der grosse Leberegel wurde beim Steinwild der Schweiz einmal am Augstmatthorn (BE) festgestellt (BOUVIER, BURGISSEUR und SCHNEIDER 1952). M. COUTURIER sah ihn bei der gleichen Tierart im Juni 1954 im Gran-Paradiso-Nationalpark (COUTURIER 1962). Weitere Funde wurden aus dem Moskauer Tierpark beim dagh-estanischen Tur bekannt (BONDAREVA 1946); im Kaukasus traf ihn RUCHLJADEV (1958) beim westkaukasischen (Sewertzow-) Tur an.

Dicrocoelium lanceolatum (Rudolphi 1803) Dujardin 1845, kleiner Leberegel, Lanzettegel.

Einige Synonyme: *Fasciola lanceolata* Rudolphi 1803; *F. dendritica* Rudolphi 1819; *Distomum lanceolatum* Mehlis 1825; *Dicrocoelium lanceatum* Stiles und Hassall 1896.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Gallenblase und -gänge der Leber aller Wild- und Haussäugetiere sowie des Menschen. Kosmopolit.

1. Zwischenwirt: Landschnecken (*Zebrina detrita*, *Helicella candidula*, *H. derbentina*, *H. ericetorum*, *H. itala*, *Torquilla frumentum*, *Fruticicola rubiginosa*, *Zonitoides nitidus*, *Theba carthusiana*, *Chondrula tridens*, *Euomphalaria ravergeri*, *Eulota fruticum*, *Arion* sp., *Helix aspera*, *Ena obscura*, *Malacolimax agrestis*, *M. tenellus* u. a.).

2. Zwischenwirt: Ameisen (*Formica fusca*, *F. rufibarbis*, *Proformica hamata* u. a.).

In den Jahren 1947—1949 mehrmals am Augstmatthorn beim Steinwild festgestellt (SCHWEIZER 1949, SCHWEIZER und BURGISSER 1949, BOUVIER, BURGISSER und SCHWEIZER 1951). M. COUTURIER sah den Lanzettegel zweimal am Gran Paradiso (COUTURIER 1962), wir fanden ihn im Mai 1961 einmal am Mt. Pleureur.

Der Parasit wurde ferner aus *Capra cylindricornis* in Azerbajdžan (ASADOV 1959a) und aus *Capra sewertzowi* (Ruchljadev 1958) sowie aus dem sibirischen Steinbock in Kasachstan (SOKOLOVA 1953, BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957) und Kirgisien (GAGARIN 1960) bekannt.

Cestoda.

A. Larvenformen der Familie Taeniidae.

Taenia hydatigena Pallas 1766; Larve: *Cysticercus tenuicollis*.

Synonym: *Taenia marginata* Batsch 1786.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult im Dünndarm von Hund, Wolf, Schakal und Fuchs, Marder, Luchs. Kosmopolit.

Das Larvenstadium, die sogen. dünnhalsige Finne (*Cysticercus tenuicollis*) in Bauch- und Brusthöhle, in der Leber, auf dem Gekröse von Haus- und Wildwiederkäuern sowie Haus- und Wildschwein.

M. COUTURIER sowie L. LEINATI beobachteten diese Finne beim Steinwild des Gran Paradiso sowie am Bec Rouge des Mont Pleureur (COUTURIER 1962); H. KREIS (1962) erwähnt sie auch aus der Schweiz. Wir trafen diesen *Cysticercus* bei drei Steinböcken vom Mt. Pleureur sowie bei je einem vom Piz Albris und von Bretaye an. Weitere Steinwild-Befunde: daghestanischer Tur in Azerbajdžan (ASADOV 1959a), *Capra sibirica* in Kasachstan (BOEV und SOKOLOVA 1949; BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957; SATUBALDIN 1958).

Multiceps multiceps (Leske 1780) Hall 1910;

Larve: *Coenurus cerebralis*.

Wichtigste Synonyme: *Taenia multiceps* Leske 1780; *Taenia coenurus* Küchenmeister 1853; *Polycephalus multiceps* Zeder 1803.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult im Dünndarm von Hund, Rot- und Polarfuchs, Schakal. Kosmopolit.

Larve, *Coenurus cerebralis*, im Gehirn, seltener Rückenmark von Wiederkäuern; auch beim Menschen gefunden.

Dieser Parasit wurde einmal beim kaukasischen Tur in Georgien angetroffen (ĖKVIMIŠVILI 1952). BONDAREVA, BOEV und SOKOLOVA (1959, 1960) gelang es, zwei *Capra sibirica* experimentell mit Coenurose zu infizieren. Später (1963) teilen BOEV und SOKOLOVA die morphologischen Ergebnisse dieses Versuchs mit. Für *Capra sibirica* geben sie die folgenden Daten: Grösse des Coenurus: 7,0 × 5,0 cm; Zahl der Scolices im Coenurus: 475; Länge der Scolices: 1,402 — 2,124 mm; Breite der Scolices: 0,566 — 0,821 mm; Zahl der Haken: 20 — 32; Länge der kleineren Haken: 0,057 — 0,123 mm.

Multiceps gaigeri Hall 1916.

Sitz, Wirt und Verbreitung: adult im Dünndarm des Hundes in der UdSSR (Tadzikistan), in Indien und auf Ceylon.

Die Larve, *Coenurus gaigeri*, wurde im Gehirn, intermuskulärem Bindegewebe, unter der Haut, auf dem Peritoneum, in der Leber, Milz und in den Lungen bei der Ziege in Indien und auf Ceylon gefunden.

BOEV und SOKOLOVA (1949) fanden diese Larve in der Muskulatur von *Capra sibirica* in Kasachstan, EZZAT (1944) bei *Capra nubiana* im Sudan.

Multiceps skrjabini Popow 1937.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult im Dünndarm von Hund, ferner Zobel (*Martes zibellina*) und Vielfrass (*Gulo gulo*) in Sibirien (Krasnojarsker Region).

Die Larve, *Coenurus skrjabini*, wurde in der Muskulatur von Schafen in Kasachstan und Tadzikistan festgestellt.

BOEV (1958) fand diesen Coenurus in der Muskulatur von *Capra sibirica* im Tierpark von Alma-Ata (Kasachstan).

Echinococcus granulosus (Batsch 1786).

Wichtigste Synonyme: *Hydatigena granulosa* Batsch 1786; *Polycephalus hominis* Zeder 1803; *Echinococcus hominis* Rudolphi 1810; *E. polymorphus* Diesing 1850; *Taenia echinococcus* v. Siebold 1853.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult im Dünndarm von Hund, Wolf, Schakal, Dingo, Rot- und Polarfuchs, Hauskatze, Löwe, experimentell Marderhund (*Nyctereutes procyonoides*); über die ganze Erde, aber nicht gleichmässig verbreitet.

Das Larvenstadium findet sich in Leber, Lunge und anderen Organen fast aller Säugetiere.

L. LEINATI fand das Larvenstadium einmal bei einem Steinbock des Gran Paradiso in der Leber (COUTURIER 1962).

B. Anoplocephalidae.

Moniezia expansa (Rudolphi 1810) Blanchard 1891.

Synonyme: *Taenia expansa* Rudolphi 1810; *Moniezia oblongiceps* Stiles und Hassall 1893; *Moniezia minima* Marotel 1912.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult im Dünndarm von Wiederkäuern: Rind, Büffel, Zebu, Moschusochse, Reh, Elch, Hirsch, Rentier, Kamel, Haus- und Wildschafen *, Haus- und Wildziegen, Gemse, Goral und Antilopen. Kosmopolit.

Zwischenwirte sind Moosmilben (Oribatei).

BAER (1927) und SPASSKIJ (1951) erwähnen *Capra pyrenaica* als Wirt dieses Parasiten. M. COUTURIER fand ihn je einmal in Savoyen (Haute Maurienne) und im Gran-Paradiso-Gebiet. In letzterer Region traf ihn auch L. LEINATI an (nach COUTURIER 1962). Wir konnten diesen Bandwurm bei drei Steinkitzen des Mont Pleureur feststellen.

Moniezia denticulata (Rudolphi 1810) Blanchard 1891

Synonyme: *Taenia denticulata* Rudolphi 1810; *Taenia alba* Perroncito 1879; *Moniezia alba* (Perroncito 1879) Blanchard 1891.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult im Dünndarm von Rind, Schaf, Ziege und verschiedenen Wildwiederkäuern. Südeuropa und Nordafrika.

Wurde von COUTURIER einmal am Gran Paradiso bei *Capra ibex* gefunden.

Moniezia benedeni (Moniez 1879) Blanchard 1891.

Einige Synonyme: *Taenia benedeni* Moniez 1879; *Moniezia planissima* Stiles und Hassall 1893; *Moniezia triangularis* Marotel 1912.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult im Dünndarm von Schaf, Ziege, Rind, Zebu, Büffel, Yak, Kamel und von verschiedenen Wildwiederkäuern (Wildschafen, Wildziegen, Elch, Hirsch, Reh, Moschustier u. a.).

Zwischenwirte: Moosmilben (Oribatei).

* Mit „Wildschafen“ sind hier und in der Folge gemeint: europäischer Mufflon (*Ovis musimon*), asiatischer Mufflon (*Ovis orientalis*) mit den Unterarten *O. o. armeniana* und *O. o. orientalis*, „Argalis“ (*Ovis ammon*) mit den Unterarten Argali (i.e.S.) *O. a. ammon* (= Altai-Wildschaf) und Archar (i.e.S.) *O. a. polii* (= Pamir-Wildschaf).

Von M. COUTURIER (1962) bei einem Steinbock am Gran Paradiso beobachtet. Wir fanden einmal vier Exemplare dieses Wurmes bei einem Tier vom Piz Albris.

Weitere Funde sind bekannt vom sibirischen Steinbock in Kasachstan (BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957) und vom kaukasischen Tur (RUCHLJADEV 1958).

Moniezia neumanni Moniez 1891.

Nach BAER (1927) ein Synonym von *Moniezia benedeni*. M. COUTURIER (1962, p. 487-488) erwähnt diese Form bei einem Steinbock des Gran-Paradiso-Bestandes.

Thysaniezia giardi (Moniez 1879) Skrjabin 1926.

Synonyme: *Helictometra giardi* (Moniez 1879) Baer 1927; *Taenia ovilla* Rivolta 1879; *T. giardi* Moniez 1879; *T. aculeata* Perroncito 1882; *Thysanosoma giardi* (Moniez 1879) Stiles und Hassall 1893; *Taenia brandti* Cholodkovskij 1894.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult im Dünndarm von Rind, Büffel, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, Reh, Hirsch und verschiedenen Antilopen. Europa, Asien, Afrika, Amerika.

Zwischenwirte: Mossmilben.

GRIGORJAN (1949a, b) fand diesen Parasiten bei Bezoarziegen in Armenien.

Nematoda.

Neostrongylus zvethkovi Boev 1949.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in den kleinsten Bronchien von *Capra sibirica* und von Hausziegen. UdSSR (Kasachstan).

Zwischenwirte noch unbekannt.

Von BOEV 1949 aus *Capra sibirica* vom Sjugaty-Gebirge, Kreis Čilik, Bezirk Alma-Ata beschrieben. Vom gleichen Autor im Kreis Ujgur des Bezirks Alma-Ata (Kasachstan) auch bei Hausziegen gefunden.

Neostrongylus linearis (Marotel 1913) Gebauer 1932.

Synonyme: *Synthetocaulus linearis* Marotel 1913; *Protostrongylus linearis* (Marotel 1913) Baylis 1929; *Neometastrongylus buechii* Kreis 1944.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in den kleinsten Bronchien bei Schaf, Mufflon, Gemse, Ziege, Alpensteinbock und westkaukasischem

Tur. Frankreich, Schweiz, Österreich, Deutschland, Tschechoslowakei, UdSSR (Ukraine, Krim, Kaukasus).

Zwischenwirte noch nicht bekannt.

KREIS (1944) traf diesen Parasiten in der Ziegenlunge in der Schweiz an und hielt ihn für eine neue Art (*Neometastrongylus buechii*). In einer späteren Arbeit (1952) schreibt er (p. 522): „Der 1944 als neu beschriebene Lungenwurm aus dem Steinbock, *Neometastrongylus buechii*, ist synonym der von MAROTEL, 1913 resp. von GEBAUER, 1932 beschriebenen Art *Neostrongylus linearis* (Marotel 1913)“. Der Wurm wurde ausserdem von RUCHL-JADEV (1950, 1958) beim westkaukasischen (Sewertzow-) Tur gefunden.

Protostrongylus muraschkinzewi (Davtian 1940) Davtian 1949

Synonyme: *Synthetocaulus muraschkinzewi* Davtian 1940; *Protostrongylus kochi* subsp. *muraschkinzewi* (Davtian 1940) Boev 1950.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in den Bronchien von Hauschaf und Hausziege, armenischem Mufflon und Bezoarziege. UdSSR (Armenien).

Zwischenwirte sind Landschnecken.

GRIGORJAN (1949a, b, 1951) fand den Parasiten bei Bezoarziegen Armeniens.

Protostrongylus davtiani (Savina 1940) Davtian 1948.

Synonym: *Synthetocaulus davtiani* Savina 1940.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in den kleinsten Bronchien bei Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziege sowie sibirischem Steinbock. UdSSR (Armenien, Krim, Kasachstan).

Zwischenwirte sind Landschnecken.

Der Parasit wurde von GRIGORJAN (1949a, b, 1951) und von SOGOJAN (1956) in Armenien bei Bezoarziegen festgestellt, BOEV und SOKOLOVA (1949) fanden ihn in Kasachstan und GAGARIN (1960) in Kirgisien bei *Capra sibirica*.

Protostrongylus raillieti (Schulz, Orloff und Kutass 1933)

Cameron 1934.

Synonym: *Synthetocaulus raillieti* Schulz, Orloff und Kutass 1933.

DOUGHERTY und GOBLE (1946) halten diese Art für synonym mit *Protostrongylus stilesi* Dikmans 1931.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in den Bronchien von Haus- und Wildschafen, Ziege und sibirischem Steinbock. UdSSR (Krim, Azerbajdžan, Sibirien, Kirgisien, Tadschikistan, Kasachstan), Mongolei. Zwischenwirte sind noch unbekannt.

BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA (1957) fanden ein einziges Exemplar dieses Wurmes bei einer von 9 untersuchten *Capra sibirica* in der Reserve Aksu-Džabagly (Kasachstan). GAGARIN (1960) erwähnt diese Art beim sibirischen Steinbock in Kirgisien.

Protostrongylus rufescens (Leuckart 1865) Kamensky 1905

Wichtigste Synonyme: *Strongylus rufescens* Leuckart 1865; *Strongylus minutissimus* Mégnin 1878; *Synthetocaulus rufescens* (Leuckart 1865) Railliet und Henry 1907; *Protostrongylus* (*Kochostrongylus*) *kochi* (Schulz, Orloff und Kutass 1933) Chitwood und Chitwood 1938.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in den kleinen und mittleren Bronchien von Schaf, Ziege, europ. Mufflon, Bezoarziege, Alpen- und sibirischem Steinbock. Europa, Asien, Afrika (Marokko), Nordamerika, Australien.

Zwischenwirte sind xerophile und mesophile Landschnecken der Familien Vertiginidae, Helicidae, Enidae und Valloniidae.

Von GRIGORJAN (1949a, b) in Armenien bei Bezoarziegen sowie von BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA (1957) bei *Capra sibirica* in Kasachstan und von GAGARIN (1960) in Kirgisien gefunden. Dieser Lungenwurm wurde auch beim Alpensteinwild festgestellt: Gran Paradiso (COUTURIER 1962), Mt. Pleureur (GALLI-VALERIO 1935, COUTURIER 1962), Bretaye (BORNAND 1939). KREIS (1962) erwähnt ihn im Nationalpark, GUOTH (1960) bei *Capra ibex* im Park der Hohen Tatra.

Wir trafen den Parasiten einmal im Parc de Bretaye an, ferner bei sieben von 10 untersuchten Tieren des Mt. Pleureur und bei zwei von 6 des Piz Albris.

Protostrongylus hobmaieri (Schulz, Orloff und Kutass 1933)
Cameron 1934.

Synonym: *Synthetocaulus hobmaieri* Schulz, Orloff und Kutass 1933.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in den kleineren und mittleren Bronchien von Hausschaf, Archar, Ziege, sibir. Steinbock, sibir. Reh. UdSSR (Kaukasus, Transkaukasien, Kasachstan, Uzbekistan, Tadschikistan, Kirgisien, Sibirien), Mongolei.

Zwischenwirte sind Landschnecken: *Pupilla muscorum*, *P. signata* und *Subzebrinus fedtschenkoi* (nach MATEKIN, TURLYGINA und ŠALAEVA 1954).

VON GAGARIN (1960) bei *Capra sibirica* in Kirgisien gefunden, von RODONAJA (1956) bei *Capra cylindricornis* in Georgien (Reserve Lagodechi).

Protostrongylus dikmansi Boev 1961.

Dieser Lungenwurm wurde im Lungengewebe von *Capra sibirica* im Čulak-Gebirge des Džungarskij Alatau in Kasachstan gefunden.

Muellerius capillaris (A. Mueller 1889) Cameron 1927.

Synonyme: *Strongylus capillaris* A. Mueller 1889; *Synthetocaulus capillaris* (A. Mueller 1889) Railliet und Henry 1907.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in Alveolen und kleinen Bronchien von Hausschaf, europ. Mufflon, Hausziege, Bezoarziege, Pyrenäen- und Alpensteinbock, Tur, Gemse. West- und Mitteleuropa, UdSSR, Nordamerika.

Zwischenwirte sind Land-, amphibiotische und Wasserschnecken.

Wildziegen-Funde wurden bekannt bei

<i>Capra pyrenaica</i>	Gredos	BARTHE 1960
<i>C. ibex</i>	Gran Paradiso	MANDELLI 1959; COUTURIER 1962
	Mt. Pleureur	GALLI-VALERIO 1940
	Bretaye	GALLI-VALERIO 1935, 1939, 1940; BORNAND 1942
	Schweiz. Tiergärten	KREIS 1952
<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b
<i>Capra sewertzowi</i>	Kaukasus	RUCHLJADEV 1958

Wir fanden diesen Parasiten dreimal am Mt. Pleureur und einmal am Piz Albris.

Spiculocaulus austriacus (Gebauer 1932) Dougherty und Goble 1946.

Synonyme: *Protostrongylus austriacus* Gebauer 1932; *Spiculocaulus andreevoi* Boev und Murzina 1948.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in Luftröhre und grossen Bronchien von Hausziege (Kasachstan), Reh (Kasachstan), Gemse (Österreich), *Capra ibex* (Tschechoslowakei: Park in der Hohen Tatra, Nach GUOTH 1960), *Capra sibirica* (Kasachstan, BOEV und SOKOLOVA 1949, BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957; Kirgisien, GAGARIN 1960). Zwischenwirte noch unbekannt.

Spiculocaulus leuckarti Schulz, Orloff und Kutass 1933.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in den mittleren Bronchien von Hausschaf (Daghestan, Kirgisien, Kasachstan), *Ovis ammon* (Kasachstan) und sibirischem Steinbock (Kasachstan: BOEV und SOKOLOVA 1949; BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957).

Spiculocaulus orloffi Boev und Murzina 1948.

Die Art wurde 1948 aus den Bronchien von Schafen und Ziegen in Süd- und Ostkasachstan beschrieben. Sie wurde ferner im gleichen Gebiet beim sibirischen Steinbock gefunden (BOEV und SOKOLOVA 1949; BOEV 1954, 1957; SOKOLOVA 1953, 1955). GAGARIN (1960) traf diesen Lungenwurm bei *Capra sibirica* in Kirgisien an.

Cystocaulus nigrescens (Jerke 1911) Schulz, Orloff
und Kutass 1933.

Synonyme: *Strongylus nigrescens* Jerke 1911; *Protostrongylus nigrescens* (Jerke 1911) Gebauer 1932.

Sitz, Wirte und Verbreitung: adult in den kleinsten Bronchien und Alveolen, sowie eingekapselt unter der Pleura pulmonalis von Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziege. West-, Mittel-, und Südosteuropa, UdSSR, Nordamerika.

Zwischenwirte sind Land- und Wasserschnecken.

Der Parasit wurde von GRIGORJAN (1949a, b, 1951) bei der Bezoarziege in Armenien festgestellt.

Cystocaulus vsevolodovi Boev 1946

Dieser Lungenwurm wurde vom Autor 1946 nach Exemplaren beschrieben, die bei *Capra sibirica* im Sjugaty-Gebirge, Kreis Čilik, Bezirk Alma-Ata (Kasachstan) gefunden wurden. Er wurde lediglich von BOEV und SOKOLOVA 1949 noch einmal erwähnt, die ihn bei zwölf von 21 untersuchten sibirischen Steinböcken feststellten. Die russischen Autoren nehmen an, dass es sich um einen typischen Parasiten des Steinbocks handelt.

Dictyocaulus filaria (Rudolphi 1809) Railliet und Henry 1907

Synonym: *Strongylus filaria* Rudolphi 1809.

Sitz, Wirte und Verbreitung: in Luftröhre und Bronchien von Haus- und Wildschafen, Haus- und Wildziegen, Gemse, Kropfgazelle, Saiga-Antilope, *Citellus fulvus* und *Marmota baibacina* (bei den beiden Nagern von IKSANOV 1954 in Kirgisien festgestellt). Kosmopolit.

Die Entwicklung ist direkt, ohne Zuhilfenahme eines Zwischenwirtes.

Wurde bei den folgenden Wildziegen erwähnt:

<i>Capra pyrenaica</i>	Gredos	BARTHE 1960 („ <i>Dictyocaulus</i> <i>sp.</i> “)
<i>Capra ibex</i>	Gran Paradiso	COLOMBO 1958; LEINATI in COUTURIER 1960
<i>Capra aegagrus</i>	Azerbajdžan	ASADOV 1960
<i>Capra cylindricornis</i>	Azerbajdžan	ASADOV 1959a
<i>Capra sibirica</i>	Zool. Garten in	
<i>Capra falconeri</i>	Ašchabad (Turkmenien)	BOGDAŠEV 1948

Trichostrongylus colubriformis (Giles 1892) Ransom 1911.

Synonyme: *Strongylus colubriformis* Giles 1892; *Strongylus subtilis* Looss 1895; *Strongylus instabilis* Railliet 1893; *Trichostrongylus instabilis* (Railliet 1893) Looss 1905; *Trichostrongylus subtilis* (Looss 1895) Looss 1905; *Trichostrongylus delicatus* Hall 1916.

Sitz, Wirte und Verbreitung: im Labmagen und Dünndarm von Rind, Zebu und Büffel, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, Alpensteinbock, Tur, Gemse, Goral, Kropfgazelle, Saiga- und anderen Antilopen, Reh, Hirsch, Elch, Kamel. Ferner bei Pferd, Hauschwein, Hase, Kaninchen, Nutria, Ziesel, Affen. Mensch. Kosmopolit.

Funde bei Wildziegen:

<i>Capra ibex</i>	Gran Paradiso, Piz Albris	BOUVIER, in COU- TURIER 1962
	Parc de Bretaye	GALLI-VALERIO 1935, 1939
	Tierpark Interlaken	GALLI-VALERIO 1931; BAUM- GARTNER 1937

<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b, 1951
<i>Capra cylindricornis</i>	Azerbajdžan Moskauer Tierpark	ASADOV 1959a BONDAREVA 1946

Wir fanden den Parasiten bei allen zehn untersuchten Exemplaren vom Mont-Pleureur-Steinwild und bei fünf von 6 Tieren des Piz Albris.

Trichostrongylus skrjabini Kalantarjan 1928.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen und Dünndarm von Hauschaf, Mufflon, Hausziege, Tur, Gemse, Zebu, Reh, Kamel, Ziesel. Mensch. UdSSR (Krim, Kaukasus, Transkaukasien und Ostsibirien).

Der Parasit wurde von ASADOV (1959a) beim daghestanischen Tur gefunden.

Trichostrongylus axei (Cobbold 1879) Railliet
und Henry 1909.

Synonyme: *Strongylus axei* Cobbold 1879; *Strongylus extenuatus* Railliet 1898; *Trichostrongylus extenuatus* (Railliet 1898) Ransom 1907; *Strongylus gracilis* McFadyan 1897 nec Leuckart 1842.

Sitz, Wirte und Verbreitung: in Labmagen und Dünndarm von Rind, Zebu, Büffel, Yak, Haus- und Wildschafen, Hausziege, Tur, Kamel, Reh, Hirsch, Elch, Rentier, Kropfgazelle, Saiga- und anderen Antilopen, Gemse, Goral. Pferd, Hauschwein, Ziesel, Biber. Mensch. Kosmopolit.

Funde bei Steinwild:

<i>Capra ibex</i>	Schweiz	KREIS 1952, 1962
	Piz Albris	BOUVIER, in COUTURIER 1962
<i>Capra cylindricornis</i>	Azerbajdžan	ASADOV 1959a

Trichostrongylus capricola Ransom 1907.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen und Dünndarm von Kamel, Büffel, Zebu, Hauschaf, europ. Mufflon, Hausziege, Tur, Goral, Kropfgazelle, Reh, Hirsch, Elch, Antilopen. West- und Mitteleuropa, UdSSR (Urwald von Belovež, Krim, Kaukasus und Transkaukasien, Kasachstan, Sibirien), Nordamerika.

GUOTH (1960) traf den Parasiten bei *Capra ibex* und bei *C. aegagrus* im Tierpark der Hohen Tatra an; ASADOV (1959a) erwähnt ihn beim daghestanischen Tur in Azerbajdžan.

Trichostrongylus probolurus (Railliet 1896) Looss 1905.

Synonym: *Strongylus probolurus* Railliet 1896.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen und Dünndarm von Rind, Yak, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, Tur, Reh, Kamel, Kropfgazelle, Saiga-Antilope. Hase, Ziesel. Mensch. Europa, UdSSR, Mongolei, Nord- und Ostafrika, Nordamerika.

Von GRIGORJAN (1949a, b, 1951) bei der Bezoarziege in Armenien gefunden. ASADOV (1959a) erwähnt diesen Wurm beim daghestanischen Tur in Azerbajdžan.

Trichostrongylus vitrinus Looss 1905.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen und Dünndarm von Rind, Büffel, Zebu, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, Tur, Goral, Reh, Rentier, Kropfgazelle, Saiga-Antilope, Kamel. Kosmopolit.

Gefunden bei Bezoarziegen in Armenien (GRIGORJAN 1949a, b, 1951) und beim daghestanischen Tur in Azerbajdžan (ASADOV 1959a).

Nematodirus junctispicularis Asadov 1958.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Dünndarm von Gemse, Reh und daghestanischem Tur, UdSSR (Azerbajdžan).

Nematodirus oiratianus Rajewskaja 1929.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Dünndarm von Rind, Büffel, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, sibir. Steinbock, Gemse, Saiga-Antilope, Kropfgazelle, Reh, Hirsch, Kamel. UdSSR (Krim, Armenien, Azerbajdžan, Uzbekistan, Kasachstan, Sibirien), Mongolei.

Funde bei Wildziegen:

<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b, 1951
<i>Capra sibirica</i>	Kasachstan	BOEV und SOKOLOVA 1949; BOEV LAVROV, ZACHRJALOV und MAK- SIMOVA 1957
	Kirgisien	GAGARIN 1960

Nematodirus davtiani Grigorjan 1949.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen und Dünndarm von armen. Mufflon, Bezoarziege, daghestanischem Tur und Gemse. Transkaukasien: Armenien (GRIGORJAN 1949a, b), Kaukasus: Azerbajdžan (ASADOV 1959a).

Nematodirus abnormalis May 1920.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Dünndarm von Rind, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, Tur, sibir. Steinbock, Kamel, Gemse, Saiga-Antilope, Kropfgazelle. Nordamerika, UdSSR, Mongolei.

Gefunden in Armenien bei der Bezoarziege (GRIGORJAN 1949a, b, 1951), in Azerbajdžan beim daghestanischen Tur (ASADOV 1959a) und in Kasachstan beim sibirischen Steinbock (BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957 a, b).

Nematodirus filicollis (Rudolphi 1802) Ransom 1907.

Synonyme: *Ascaris filicollis* Rudolphi 1802; *Strongylus filicollis* Rudolphi 1803.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Dünndarm von Rind, Zebu, Haus- und Wildschaf, europ. Mufflon, Haus- und Bezoarziege, Alpen- und sibir. Steinbock, westkaukas. (Sewertzow-) Tur, Reh, Hirsch, Gemse, Antilopen. Europa, UdSSR, Australien, Neuseeland.

Funde bei Wildziegen:

<i>Capra ibex</i>	Gran Paradiso, Bec Rouge	COUTURIER 1962
	(Mt. Pleureur)	
	Schweiz	KREIS 1952, 1962
	Tierpark in der Hohen Tatra	GUOTH 1960
<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b, 1951
<i>Capra sewertzowi</i>	Kaukasus	RUCHLJADEV 1958
<i>Capra sibirica</i>	Kasachstan	BOEV und SOKO- LOVA 1949
	Kirgisien	GAGARIN 1960

Wir fanden diesen Wurm bei fünf von 10 untersuchten Steinböcken des Mt. Pleureur, bei vier von 6 Tieren des Piz Albris und bei einem Parkbewohner von Bretaye.

Nematodirus sugatini Sokolova 1948.

Die Art wurde nach einem einzigen Männchen beschrieben, das im Dünndarm einer aus dem Sjugaty-Gebirge, Bezirk Alma-Ata, Kasachstan stammenden *Capra sibirica* gefunden wurde (SOKOLOVA 1948, BOEV und SOKOLOVA 1949).

Nematodirus spathiger (Railliet 1896) Railliet und Henry 1909.

Synonym: *Strongylus spathiger* Railliet 1896.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Dünndarm von Rind, Zebu, Büffel, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, *Capra nubiana*, Alpen- und sibir. Steinbock, Gemse, Goral, Reh, Hirsch, Kamel, Kropfgazelle, Saiga- und anderen Antilopen, Kosmopolit.

Wildziegen-Funde:

<i>Capra ibex</i>	Gran Paradiso	LEINATI, in COUTURIER 1962
<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b., 1951
<i>Capra nubiana</i>	?	SKRJABIN, SHIKHOBALOVA, SCHULZ, POPOVA, BOEV und DELYAMURE 1961
<i>Capra sibirica</i>	Kasachstan	BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957
	Kirgisien	GAGARIN 1960

Nematodirus dogieli Sokolova 1948.

Der Parasit wurde in Kasachstan im Labmagen von Hausschaf, *Ovis ammon*, Hausziege, *Capra sibirica*, Kropfgazelle und Saiga-Antilope gefunden. (Erwähnung der Funde beim sibirischen Steinbock bei SOKOLOVA 1948, 1953, 1955; BOEV und SOKOLOVA 1949; BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957). GAGARIN (1960) traf diesen Wurm bei *Capra sibirica* in Kirgisien an.

Ostertagia trifurcata Ransom 1907.

Sitz, Wirte und Verbreitung: im Labmagen und Dünndarm von Rind, Büffel, Zebu, Ziege, Haus- und Wildschafen, daghestanischem und Sewertzow-Tur, Gemse, Goral, Reh, Hirsch, Kamel. Europa, UdSSR, Nordamerika, Australien, Neuseeland.

Von ASADOV (1959a) in Azerbajdžan und von RODONAJA (1956) in Georgien bei *Capra cylindricornis* gefunden, von RUCHLJADEV

(1958) beim westkaukasischen (Sewertzow-) Tur. BONDAREVA (1946) stellte den Parasiten bei *Capra cylindricornis* im Moskauer Tierpark fest, GAGARIN (1960) erwähnt ihn bei *Capra sibirica* in Kirgisien.

Ostertagia dahurica Orloff, Belowa und Gnedina 1931.

Sitz, Wirte und Verbreitung: im Labmagen und Dünndarm von Rind, Kamel, Schaf und Ziege, *Capra sewertzowi*. UdSSR (Kaukasus, Kasachstan, Ostsibirien), Mongolei.

RUCHLJADEV (1958) fand diesen Parasiten im Kaukasischen Naturschutzgebiet beim Sewertzow-Tur.

Ostertagia belockani Asadov 1954.

Die Art wurde nach Exemplaren aus dem Labmagen des daghestanischen Turs und der Gemse in Azerbajdžan von ASADOV (1954b) beschrieben.

Ostertagia ostertagi (Stiles 1892) Ransom 1907.

Synonyme: *Strongylus convolutus* Ostertag 1890 nec Kühn 1829; *Strongylus ostertagi* Stiles 1892.

Sitz, Wirte und Verbreitung: im Labmagen und Dünndarm von Rind, Büffel, Zebu, Wisent, Haus- und Wildschafen, Ziege, Alpen- und sibirischem Steinbock, Kamel, Reh, Hirsch, Elch, Gemse. Mensch. Kosmopolit.

Bei *Capra ibex* in der Schweiz von KREIS (1962) erwähnt. Funde beim sibirischen Steinbock in Kasachstan melden BOEV und SOKOLOVA 1949 sowie SOKOLOVA 1953, in Kirgisien GAGARIN 1960.

Ostertagia leptospicularis Asadov 1953.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen und Dünndarm von Reh, Hirsch, Zebu, Büffel, Gemse, Ziege, daghestanischem Tur. UdSSR (Urwald von Belovež, Azerbajdžan).

ASADOV (1959a) fand diesen Parasiten beim daghestanischen Tur in Azerbajdžan.

Ostertagia circumcincta (Stadelmann 1894) Ransom 1907.

Synonyme: *Strongylus vicarius* Stadelmann 1893; *Strongylus circumcinctus* Stadelmann 1894.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen und Dünndarm von Rind, Zebu, Büffel, Yak, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, Alpen- und sibirischem Steinbock, kaukasischem Tur, Gemse, Goral, Kropfgazelle, Saiga- und anderen Antilopen, Kamel, Reh, Hirsch. Mensch. Kosmopolit.

Funde bei Wildziegen:

<i>Capra ibex</i>	Gran Paradiso	COUTURIER 1962 („ <i>Ostertagia sp.</i> “)
	Schweiz	KREIS 1962
	Hohe Tatra	GUOTH 1960
	(Park)	
<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b, 1951
<i>Capra sewertzowi</i>	Kaukasus	RUCHLJADEV 1958
<i>Capra cylindricornis</i>	Daghestan	ASADOV 1959a
	Georgien	RODONAJA 1956
	(Lagodechi)	
<i>Capra sibirica</i>	Kasachstan	BOEV und SOKOLOVA 1949; BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957; SATUBALDIN 1958
	Kirgisien	GAGARIN 1960

Wir fanden den Parasiten viermal am Mt. Pleureur sowie je einmal am Piz Albris und im Parc de Bretaye.

Ostertagia occidentalis Ransom 1907.

Synonyme: *Ostertagia trifida* Cuillé, Marotel und Panisset 1911; *O. skrjabini* Kamensky 1929.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen und Dünndarm von Rind, Kamel, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, Tur, sibir. Steinbock, Gemse, Reh, Kropfgazelle, Saiga-Antilope. Europa, UdSSR, Mongolei, Nordamerika.

Funde bei Wildziegen:

<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b, 1951
<i>Capra sewertzowi</i>	Kaukasus	RUCHLJADEV 1958
<i>Capra sibirica</i>	Kasachstan	BOEV und SOKOLOVA 1949; BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAK- SIMOVA 1957
	Kirgisien	GAGARIN 1960

Ostertagia aegagri Grigorjan 1949.

Die Art wurde nach zwei Männchen beschrieben, die der Autor im Labmagen einer von 26 untersuchten Bezoarziegen in Armenien fand.

Cooperia oncophora (Railliet 1898) Ransom 1907.

Synonym: *Strongylus oncophorus* Railliet 1898.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen und Dünndarm von Rind, Büffel, Zebu, Wisent, Yak, Kamel, Hauschaf, europ. Mufflon, Ziege, Alpensteinbock. Kosmopolit.

Dieser Trichostrongylide wurde von uns zweimal bei Mt.-Pleureur-Steinwild und je einmal am Albris und im Park von Bretaye gefunden.

Haemonchus contortus (Rudolphi 1803) Cobbold 1898.

Synonym: *Strongylus contortus* Rudolphi 1803.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen fast aller Haus- und Wildwiederkäuer; Schwein, Ziesel. Kosmopolit.

Funde bei Wildziegen:

<i>Capra ibex</i>	Gran Paradiso	LEINATI, in COUTURIER 1962
	Schweiz	KREIS 1952, 1962
<i>Capra cylindricornis</i>	Moskauer Tierpark	BONDAREVA 1946
<i>Capra sibirica</i>	Kirgisien	GAGARIN 1960

Dieser Parasit wurde von uns bei vier Steinböcken des Mt. Pleureur sowie einmal am Piz Albris festgestellt.

Teladorsagia davtiani Andreeva und Satubaldin 1954.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen von Schaf, europ. Mufflon, Ziege, daghestanischem Tur, Gemse. UdSSR (Krim, Azerbajdžan, Kasachstan). ASADOV (1959a) fand diesen Parasiten beim daghestanischen Tur in Azerbajdžan.

Marshallagia marshalli (Ransom 1907) Orloff 1933.

Synonyme: *Ostertagia marshalli* Ransom 1907; *O. tricuspis* Marotel 1912; *O. brigantica* Blanchard 1909.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen von Rind, Zebu, Kamel, Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, daghestanischem Tur, sibir. Steinbock, Kropfgazelle, Saiga- und anderen Antilopen, Reh, Hirsch, Hausschwein. Frankreich, UdSSR, Mongolei, Nordamerika.

Funde bei Wildziegen:

<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b, 1951
<i>Capra cylindricornis</i>	Azerbajdžan	ASADOV 1959a
<i>Capra sibirica</i>	Kasachstan	BOEV und SOKOLOVA 1949; SOKOLOVA 1953; BOEV, LAVROV, ZACHRJA- LOV und MAKSIMOVA 1957
	Kirgisien	GAGARIN 1960

Marshallagia orientalis (Bhalerao 1932) Travassos 1937.

Synonym: *Ostertagia orientalis* Bhalerao 1932.

Der Parasit wurde von BHALERAO 1932 aus *Capra sibirica* in Indien beschrieben. GRIGORJAN (1949) fand ihn im Labmagen der Bezoarziege in Armenien.

Marshallagia mongolica Schumakovitsch 1938.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Labmagen von Rind, Zebu, Schaf, Ziege, *Ovis ammon*, sibir. Steinbock, Kamel. UdSSR (Azerbajdžan, Kasachstan), Mongolei.

Der Parasit wurde von BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAK-SIMOVA 1957 bei *Capra sibirica* in Kasachstan gefunden; GAGARIN (1960) erwähnt ihn bei dieser Tierart in Kirgisien.

Marshallagia skrjabini Asadov 1954.

Vom Autor im Labmagen des daghestanischen Turs und der Gemse in Azerbajdžan gefunden.

Trichocephalus globulosus v. Linstow 1901.

Synonyme: *Trichuris globulosa* (v. Linstow 1901) Ransom 1911. Nach GEBAUER 1932 auch *Trichocephalus alcocki* v. Linstow 1906.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Blinddarm von Haus- und Wildschafen, Hausziege, sibir. Steinbock, Gemse, Goral, Kamel, Hirsch, Elch, Kropfgazelle. Europa, UdSSR, Asien, Afrika.

ARTJUCH (1949) fand diesen Parasiten im Moskauer Tierpark bei *Capra sibirica*.

Trichocephalus ovis Abildgaard 1795.

Synonyme: *Trichuris ovis* (Abildgaard 1795) Smith 1908; *Trichocephalus affinis* Rudolphi 1802.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Blind- und Grimmdarm von fast allen Haus- und Wildwiederkäuern, Stachelschwein, Bisamratte. Kosmopolit.

Funde bei Wildziegen:

<i>Capra ibex</i>	Bretaye	GALLI-VALERIO 1935, 1939, 1940; BOUVIER in COUTURIER 1962
	Schweiz	KREIS 1952
<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b, 1951
<i>Capra cylindricornis</i>	Azerbajdžan	ASADOV 1959a
<i>Capra sewertzowi</i>	Kaukasus	RUCHLJADEV 1958
<i>Capra sibirica</i>	Moskauer Tierpark	ARTJUCH 1949

Wir fanden diesen Parasiten am Mt. Pleureur (dreimal), am Piz Albris (zweimal) und einmal im Park von Bretaye.

Trichocephalus skrjabini (Baskakow 1924).

Synonym: *Trichuris skrjabini* Baskakow 1924.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Blind- und Dickdarm von Rind, Zebu, Kamel, Haus- und Wildschafen, Ziege, Tur, sibir. Steinbock, Gemse, Reh, Hirsch, Elch, Kropfgazelle, Saiga-Antilope. UdSSR (europ. Teil, Sibirien, Zentralasien), Mongolei.

Der Parasit wurde von BONDAREVA (1946) beim daghestanischen Tur im Moskauer Tierpark und einige Male in Kasachstan beim sibir. Steinbock gefunden (BOEV und SOKOLOVA 1949; BOEV, LAVROV, ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957). GAGARIN (1960) erwähnt ihn bei *Capra sibirica* in Kirgisien.

Capillaria bovis (Schnyder 1906) Ransom 1911.

Synonyme: *Trichosoma bovis* Schnyder 1906; *Capillaria longipes* Ransom 1911.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Dünndarm, seltener Dickdarm von Rind, Büffel, Zebu, Kamel, Haus- und Wildschafen, Hausziege, Alpensteinbock, Reh, Hirsch, Gemse, Goral. Schweiz, UdSSR, Nordamerika.

Der Parasit wurde von SCHNYDER 1906 aus dem Rind im Kanton Zürich beschrieben. Wir sahen ihn einmal bei dieser Tierart in der Umgebung von Lausanne (Epalinges VD) und bei einem Steinbock des Parkes von Bretaye. KREIS (1952) traf ihn mehrmals bei *Capra ibex* in Tiergärten in der Schweiz an.

Oesophagostomum (Hysteracrum) venulosum (Rudolphi 1809)
Railliet und Henry 1913.

Wichtigste Synonyme: *Strongylus venulosus* Rudolphi 1809; *Oesophagostomum acutum* Molin 1861.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Blinddarm und Colon von Rind, Zebu, Kamel, Haus- und Wildschafen, Ziege, Tur, Alpensteinbock, Gemse, Goral, Reh, Hirsch. Kosmopolit.

RODONAJA (1956) und ASADOV (1959a) fanden diese Wurmart bei *Capra cylindricornis* im Kaukasus, GAGARIN (1960) bei *Capra sibirica* in Kirgisien. In der Schweiz bei *Capra ibex* von KREIS (1952) erwähnt. Wir stellten diese Art am Mt. Pleureur (zweimal), am Albris und im Park von Bretaye (je einmal) fest.

Chabertia ovina (Fabricius 1788) Railliet und Henry 1909.

Wichtigste Synonyme: *Strongylus ovinus* Fabricius 1788; *Sclerostomum ovinum* (Fabricius) Stossich 1899.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Colon von fast allen Hauswiederkäuern und Wildwiederkäuern. Kosmopolit.

Funde bei Wildziegen:

<i>Capra ibex</i>	Gran Paradiso	MANTOVANI and CERRETTO 1952, in COLOMBO 1958, LEINATI, in COUTURIER 1962
	Bretaye	GALLI-VALERIO 1935; BOUVIER, in COUTURIER 1962
	Schweiz	KREIS 1962
	Hohe Tatra (Park)	GUOTH 1960

<i>Capra aegagrus</i>	Armenien	GRIGORJAN 1949a, b, 1951
<i>Capra sewertzowi</i>	Kaukasus	RUCHLJADEV 1958
<i>Capra cylindricornis</i>	Azerbajdžan	ASADOV 1959a
	Moskauer Tierpark	BONDAREVA 1946
	Georgien	RODONAJA 1956
<i>Capra sibirica</i>	Kirgisien	GAGARIN 1960

Von uns siebenmal am Mont Pleureur, dreimal am Albris und einmal im Park von Bretaye bei *Capra ibex* gefunden.

Bunostomum trigenocephalum (Rudolphi 1808) Railliet 1902

Synonym: *Strongylus trigenocephalus* Rudolphi 1808.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Dünndarm von Rind, Büffel, Zebu, Haus- und Wildschafen, Ziege, Alpensteinbock, Tur, Reh, Hirsch. Kosmopolit.

Dieser Parasit, einer der sogen. „Hakenwürmer“ der Wiederkäuer, wurde mehrmals bei Steinböcken in Gefangenschaft angetroffen: bei *Capra ibex* in der Schweiz von GALLI-VALERIO 1939 (Parc de Bretaye) und von KREIS 1952; beim daghestanischen Tur im Moskauer Tierpark (BONDAREVA 1946). GAGARIN (1960) fand ihn beim sibir. Steinbock in Kirgisien. COUTURIER (1962) erwähnt „*Bunostomum sp.*“ - Befall der Steinwildkolonie von Plansee (Tirol).

Skrjabinema aegocerotos (Kreis 1944) Kreis 1952.

Synonym: *Oxyuris aegocerotos* Kreis 1944.

Dieser Parasit wurde von H. KREIS 1944 aus dem Dünndarm einer im Januar 1943 im Zoologischen Garten in Basel eingegangenen *Capra ibex* beschrieben.

Skrjabinema ovis (Skrjabin 1915) Werestschagin 1926.

Synonym: *Oxyuris ovis* Skrjabin 1915.

Sitz, Wirte und Verbreitung: im Colon und Rectum von Haus- und Wildschafen, Haus- und Bezoarziegen, sibir. Steinbock, sibir. Reh und Hirsch, Saiga-Antilope, Kropfgazelle. Kosmopolit.

Von GRIGORJAN (1949a, b) in Armenien bei der Bezoarziege sowie auch beim sibir. Steinbock in Kasachstan (BOEV, LAVROV,

ZACHRJALOV und MAKSIMOVA 1957) und in Kirgisien (GAGARIN 1960) gefunden.

Strongyloides papillosus (Wedl 1856) Grassi 1879.

Wichtigste Synonyme: *Trichosomum papillosum* Wedl 1856; *Rhabdonema longus* Grassi und Segré 1887; *Strongyloides vituli* Brumpt 1921.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Dünndarm von Hauswiederkäuern einschl. Zoo- und Parktieren, Hausschwein, Pferd, Hase, Kaninchen, Nagetieren, Musteliden. Europa, UdSSR, Mongolei, Nord- und Südamerika.

In der Schweiz bei *Capra ibex* in Tiergärten von KREIS (1952) festgestellt.

Eucyathostomum spinulosum (v. Linstow 1879) Railliet
und Henry 1909.

Synonyme: *Strongyloides spinulosus* v. Linstow 1879; *Sclerostomum spinulosum* (v. Linstow 1879) Stossich 1899.

Es ist dies der erste Wurm, der beim Alpensteinbock, ohne nähere Angabe über die Herkunft des Tieres, beschrieben wurde (v. LINSTOW 1879, 1889). Aus der Literatur wurden uns keine weiteren Funde dieser Art bekannt.

Setaria labiato-papillosa (Alessandrini 1838).

Synonyme: *Filaria labiato-papillosa* Alessandrini 1838; *Filaria cervina* Dujardin 1845.

Sitz, Wirte und Verbreitung: Bauchhöhle und Auge (?) vom Rind und von verschiedenen Wildwiederkäuern, Pferd. Kosmopolit.

Zwischenwirte sind blutsaugende Insekten.

GUOTH (1960) fand diese Filarie bei *Capra ibex* im Tierpark der Hohen Tatra.

Setaria buxi Bhalerao 1933.

Ein Weibchen dieses Parasiten wurde vom Autor aus *Capra sibirica* in Indien beschrieben.

Arthropoden.

Microtrombidium pusillum Hermann 1904.

Die sechsbeinigen Larven dieser „Herbstgrasmilbe“ und anderer Vertreter der Familie Trombidiidae wurden auf der Haut von einem Steinbock am Mont Pleureur (GALLI-VALERIO 1935), ferner am gleichen Ort auf Gemsen und Ziegen, sowie auch in anderen Alpenregionen, z.B. in Graubünden bei Ziegen (GIOVANOLI 1946) und in Österreich bei Gemsen (BÖHM und SUPPERER 1958) gefunden. Eine Nachuntersuchung der von Galli-Valerio auf der Gemse im Val de Bagnes am 20. Oktober 1934 gefundenen „*Microtrombidium pusillum*“ durch BÖHM und SUPPERER (1958) ergab, dass es sich wahrscheinlich um *Trombicula desaleri* Methlagl 1928 handelte.

Räude.

Die Steinböcke der Schweiz, wie auch die Gemsen dieses Landes, sind bisher von der in Bayern und Österreich wütenden *Sarcoptes*-Räude verschont geblieben * (zur Zeit sind die Steinwildkolonien Blühnbachtal im bayrisch-salzburgischen Grenzgebiet und Wildalpen im Hochschwabgebiet, Steiermark, befallen). Als Ansteckungsquelle werden in allen Fällen erkrankte Gemsenbestände vermutet.

In der Schweiz wurde lediglich einmal bei einer vom Banngebiet Campo Tencia (Tessin) stammenden Gemse *Chorioptes*-Räude gefunden (BOUVIER 1961).

JAKUNIN (1958) beschrieb einen Räudefall bei *Capra sibirica* im Ketmen-Gebirge (Bezirk Alma-Ata, Kasachstan). Er nennt den Erreger *Acarus siro*, var. *tauteke*.

Zecken.

Hyalomma rhipicephaloides Neumann 1901.

Diese Zecke wurde nach Männchen beschrieben, die sich seit 1838 in der Sammlung des Zoologischen Museums in Berlin be-

* W. KERSCHAGL schreibt 1955 im „Anblick“ in einer „Übertragbarkeit der Gamsräude auf andere Wildarten“ betitelten Arbeit (p. 295-296): „Auch beim Steinwild traten vor Jahren in der Schweiz Räudefälle auf. Es konnten als Ansteckungsquelle räudekranke Ziegen festgestellt werden...“ Wir konnten keine diesbezüglichen Angaben für die Schweiz finden (s. auch COUTURIER 1962, p. 497 oben).

fanden und von EHRENBURG (1830) auf *Capra sinaitica* in Aegypten gefunden wurden. Weitere Exemplare dieser Art wurden in Cysten unter der Haut des „Steinbockes“ von der Toten Meer-Expedition im Januar 1912 gesammelt und gelangten auch in das Berliner Museum (SCHULZE 1924).

Haemaphysalis otophila Schulze 1918.

Wurde auf der Bezoarziege im Kopet-Dagh (Turkmenien, UdSSR) von G. V. SERDJUKOVA (zit. bei SOKOLOV 1959) gefunden.

Haemaphysalis warburtoni Nuttall 1912.

Wirte und Verbreitung: Haus- und Wildwiederkäuer. China, UdSSR (Sibirien, Kasachstan).

Von POSPELOVA-ŠTROM (1949) bei *Capra sibirica* im Terskij Alatau (Kasachstan) festgestellt.

Dermacentor pavlovskiji Olenev 1927.

Wirte und Verbreitung: Haus- und Wildschafe, Ziege, sibirischer Steinbock. UdSSR (Kasachstan, Tadžikistan).

Von EGOROV (1955) im Terskij Alatau und im Pamir sowie von PAVLOVSKIJ (1935) in Tadžikistan angetroffen.

Ixodes ricinus (L. 1758) Latreille 1804.

Wirte und Verbreitung: auf fast allen Haus- und Wildsäugetieren sowie auch auf Vögeln. Europa, UdSSR, Vorder- und Ostasien, Nord- und Südafrika, Nordamerika.

In der Schweiz bisher bei verschiedenen Wildsäugern (Reh, Rothirsch, Gemse, Fuchs, Hase, Wildschwein), aber noch nie beim Steinwild festgestellt (BOUVIER 1956). Dagegen erwähnt COUTURIER (1962) das Vorkommen dieser Zecke bei einer *Capra ibex* des Gran Paradiso. VEREŠČAGIN (1938) fand *Ixodes ricinus* beim kaukasischen Tur in Azerbajdžan.

Ixodidae gen. sp. wurden bei der Schraubenziege in Uzbekistan von SULTANOV (1953) angetroffen.

Lausfliegen (Pupipara).

Hippobosca sp.

Beim sibirischen Steinbock im Terskij Alatau (Kasachstan) und im Pamir gefunden (EGOROV 1955).

Melophagus rupicaprinus Rondani 1879.

Wirte und Verbreitung: Gemse und Alpensteinbock. Alpen.

Funde bei *Capra ibex*:

Savoien (Haute Maurienne)	COUTURIER 1962
Gran Paradiso	GOIDANICH 1951; COUTURIER 1962
Piz Albris	BOUVIER, BURGESSER UND SCHNEIDER 1952
Mont Pleureur	BOUVIER 1963

In der Kolonie am Mont Pleureur macht sich in den letzten Jahren (1961-1962) ein Ansteigen des Befalls mit diesem Parasiten beim Steinwild bemerkbar.

Melophagus ovinus (L. 1761) Latreille 1802.

Wirte und Verbreitung: Schaf und auch gelegentlich Ziege. Kosmopolit.

Von GALLI-VALERIO im Jahre 1935 auf einer Gemse von Les Plans-sur-Bex VD gesammelte und als *Melophagus ovinus* bestimmte Exemplare, die auch BORNAND (1936a) erwähnt, waren in Wirklichkeit *M. rupicaprinus* (BOUVIER 1956).

GOIDANICH (1951) erwähnt eine Form *Melophagus ovinus ferus* SPEISER bei *Capra caucasica*. Nach COUTURIER (1962) kommt die Schaflausfliege auch beim sibirischen Steinbock vor.

Lipoptena cervi (L. 1761) Nitzsch 1818.

Wirte und Verbreitung: Rot- und Damhirsch, Reh, Alpensteinbock, Dachs, Fuchs, Wildschwein, Hase. Paläarktis.

M. COUTURIER (1962) fand die Hirschlausfliege einmal im Fell einer *Capra ibex* vom Gran Paradiso.

Lipoptena chalcomelaena Speiser 1904.

Diese Art wurde nach Exemplaren beschrieben, die EHRENBURG auf der Halbinsel Sinai, nach Aussage des Etiketts auf „*Capra caucasica*“, fand. Da der kaukasische Steinbock in dieser Region nicht vorkommt, nimmt SPEISER an, dass es sich um *Capra aegagrus* (syn. *Capra caucasica* Gray 1843 nec Gldenstaedt, nec Pallas) handelt. F. V. THEOBALD (1906) erwhnt einen weiteren Fund von *Lipoptena chalcomelaena* vom „Ibex“ bei Suakin.

Lipoptena ibicis F. V. THEOBALD 1906.

Synonym: *Lipoptera ibicis* Theobald 1906.

Wirt und Verbreitung: „Ibex“, Red Sea Province, Sudan.

Flhe (Aphaniptera).

Xenopsylla sp.

Von ŠNAREVIČ (1948) bei *Capra sibirica* im Tierpark Alma-Ata (Kasachstan) gefunden.

Vermipsylla alacurt Schimkewitsch 1885.

Wirte und Verbreitung: Pferd, Kamel, Rind, Schaf, Ziege, sibirischer Steinbock. UdSSR (Zentralasien).

Wurde im Tien-Schan bei *Capra sibirica* festgestellt (nach EGOROV 1955).

Vermipsylla dorcadia Rothschild 1912.

In Kirgisien bei *Capra sibirica* gefunden (EGOROV 1955).

Luse (Anoplura).

Linognathus forficulus (Rudow 1869) Fahrenholz 1915.

Synonym: *Haematopinus forficulus* Rudow 1869.

Wirt und Verbreitung: *Capra ibex*. Europa (ohne nhere Angaben).

Linognathus stenopsis (Burmeister 1838) Enderlein 1905.

Synonym: *Pediculus stenopsis* Burmeister 1838.

Wirte: Ziege, Schaf und Gemse; nach GASCHEN (1951) auch „Steinbock“.

Linognathoides sp.

Wirt und Verbreitung: sibirischer Steinbock. Zailijskij Alatau (Kasachstan), nach EGOROV 1955.

Haarlinge (Mallophaga).

Bovicola ibicis Gaschen 1951.

Wirt und Verbreitung: Alpensteinbock vom Mt. Pleureur und von Pontresina (Piz Albris). (s. auch BOUVIER, BURGISSER und SCHNEIDER 1952 und 1958; BOUVIER 1956). A. GOIDANICH (persönl. Mitteilung an BOUVIER) fand den Parasiten auch beim Steinwild am Gran Paradiso.

Nasenhöhlen-Myiasis beim Alpensteinbock.

Am 12. April 1950 wurden bei einem vom Albris stammenden alten Steinbock Dassellarven in grösserer Menge in den Nasenhöhlen und -gängen gefunden. Aussehen und Grösse sowie starke Chitinisierung liessen eine Ähnlichkeit mit *Pharyngomyia picta* vom Rothirsch erkennen (BOUVIER, BURGISSER und SCHWEIZER 1951, BOUVIER 1956, BOUVIER, BURGISSER und SCHNEIDER 1958, s. auch COUTURIER 1962). Unglücklicherweise gingen die Exemplare verloren, ehe eine Bestimmung erfolgt war. Es blieb bei diesem einzigen Fund, obwohl seit dem Jahre 1950 noch etwa 55 Steinböcke untersucht wurden.

Handelt es sich hierbei nun um einen für *Capra ibex* spezifischen Parasiten, oder ist es ein zufälliges Vorkommen einer normalerweise von anderen Tieren beherbergten Art (z.B. *Pharyngomyia picta* des Hirsches) ?

Nasentrachendasseln beim Steinwild sind bisher nur aus dem Kaukasus und aus Zentralasien beschrieben worden (s. weiter unten).

Die Annahme von PLESKE 1926 (s. auch SÉGUY 1928), dass die Larve von *Portschinskia neugebaueri* beim Steinbock schmarotzen könnte, ist bisher nicht bestätigt worden; sie ist auch sehr unwahrscheinlich, da Larvenstadien der Gattung *Portschinskia* bisher ausschliesslich unter der Haut von Nagetieren gefunden wurden.

Von *Portschinskia neugebaueri* (Portschinsky 1881) Semenow 1902 ist nur das adulte Männchen bekannt. Es wurde im Monat

September * gesammelt und gelangte über Warschau nach dem damaligen Petersburg in die Hände von I. A. PORTSCHINSKY, der es beschrieb. Dieses Exemplar befindet sich heute in der Sammlung des Zoologischen Instituts der Akademie der Wissenschaften der UdSSR in Leningrad (GRUNIN 1962).

SÉGUY (1928) erwähnt als Verbreitungsgebiet für *Portschinskia neugebaueri* die Schweiz (Monte Rosa) und Italien (Südtirol) (s. die Fussnote).

Sonstige Dasseln bei der Gattung *Capra*.

Crivellia silenus (Brauer 1858) Grunin 1956.

Synonyme: *Hypoderma silenus* Brauer 1858; *H. aegagri* Brauer 1863; *H. crossii* Patton 1922; *H. aeratum* Austen 1931; *H. capreum* Gauzer 1940.

Verbreitung: UdSSR (Armenien: Kreis Megri; Azerbajdžan: Baku und Nachičewan; Uzbekistan: Bezirk Samarkand; Turkmenien: Grosser Balchan und Bezirk Čardžou; Kirgisien: Bezirk Oš; Tadžikistan); Bulgarien, Jugoslawien (Dalmatien), Mittelmeerinseln (Sizilien, Cypern, Kreta), Halbinsel Sinai, Türkei, Iran, Pakistan (Beludschistan, Nordwestliche Grenzprovinz, Pandjab), Kaschmir, Burma.

Biologie: Larven wurden gefunden bei der Bezoarziege (auf Kreta und in der Türkei bei dieser Tierart von VANEY 1914 erwähnt) und bei der Hausziege, selten beim Hausschaf und beim Mufflon (*Ovis ammon ophion* BLYTH). Auf Cypern auch beim Rind beobachtet.

Die von SULTANOV 1953 bei *Capra falconeri* im Kugitangtau-Gebirge (uzbekisch-turkmenisch-afghanisches Grenzgebiet) gefundenen Hautdasseln gehören nach GRUNIN 1962 auch zur Gattung *Crivellia*.

Hypoderma diana Brauer 1858.

Synonyme: *Hypoderma damae* Bezzi und Stein 1907, nec Brauer und Bergenstamm 1894; *H. alcis* Ullrich 1936.

Verbreitung: England, Frankreich, Belgien, Deutschland, Polen, Österreich, Bulgarien, UdSSR. (zwischen dem 30. und 60. Breitengrad).

Biologie: Larven wurden gefunden bei *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus elaphus*, *C. e. bactrianus*, *C. e. xanthopygus*, *C. e. sibiricus*,

* PORTSCHINSKY (1881) gibt als Herkunftsland die Schweiz an. Wenig später korrigiert SCHNABL (1882) diese Angabe mit dem Hinweis, Professor Neugebauer habe das Exemplar am Monte Brione, in Italienisch-Tirol, gesammelt. PLESKE (1926) stellte fest, dass es einen Monte Brione sowohl im äussersten Norden des Garda-Sees, bei Riva, gibt, ferner eine Gegend gleichen Namens im Tessin, „nicht weit vom Monte Rosa“ (!). Hierauf fusste wohl SÉGUY 1928, indem er als Verbreitungsgebiet die Schweiz und Italien angab.

Cervus dama, *Rangifer tarandus*, *Cervus nippon*, *Alces alces*, *Rupicapra rupicapra*, *Ovis musimon* (ist also vielleicht auch einmal bei Wildziegen zu erwarten!).

Oestrus caucasicus Grunin 1948.

Wirte: *Capra cylindricornis* Blyth, *Capra sibirica* Meyer; wahrscheinlich auch *Capra aegagrus* Erxleben im Kaukasus (nach GRUNIN 1957).

Verbreitung: Umgebung von Lagodechi, Georgien, UdSSR (bei einer 1893 geschossenen *Capra cylindricornis* von VEREŠČAGIN 1948 aufgefunden und von GRUNIN 1948 beschrieben); ferner von VEREŠČAGIN 1936 (Juni) bei 7 Turen im Chalachi-Gebirge, Kreis Zakataly, Azerbajdžan angetroffen und fehlerhaft als *Hypoderma bovis* bestimmt (VEREŠČAGIN 1938); weiterer Fund 1947, am Oberlauf des Flusses Ardon, Terek-Bassin, Nordossetien.

Zentralasien: *Capra sibirica* — gefunden im Kara-Tau-Gebirge (Borisovka, Bezirk Südkasachstan) und im Zailijskij Alatau (Kok-Tek, Serektas), ausserdem im Pamir (30 km nördlich der Stadt Murgab) (EGOROV 1955) und im Terskij Ala-Tau (Kirgisien) (GREBENJUK und SARTBAEV 1955). Hierher gehören wahrscheinlich die beim sibirischen Steinbock im Altai (DMITRIEV 1938) und im Talasskij-Ala-Tau (ŠUL'PIN 1948) gefundenen „Nasendasseln“.

Oestrus ovis L. 1758.

Wirte: Hausschaf, bisweilen aber auch Ziege.

Gefunden ferner bei *Capra sibirica* im Terskij Ala-Tau (Kirgisien) (EGOROV 1955); im gleichen Gebiet auch beim Argali (*Ovis ammon*) angetroffen (GREBENJUK und SARTBAEV 1955). Im Zoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften der UdSSR in Leningrad befinden sich ferner zwei III Larven von *Oestrus ovis* aus dem Tur (*Capra sp.*) aus dem Kaukasus.

5. WECHSELBEZIEHUNGEN ZWISCHEN PARASITEN DES STEINWILDES UND DENEN ANDERER, DEN LEBENSRAUM TEILENDER WIEDERKÄUER (GEMSEN, ZIEGEN)

Wenn sich die vorliegende Arbeit auch mit den Parasiten des Steinwildes befasst, so sollen doch die der wichtigsten Lebensraumkonkurrenten — Gemen und kleine Hauswiederkäuer — in ihren Beziehungen zum Steinbock vergleichend besprochen werden.

TABELLE 5 (Fortsetzung).

	Pyre- näen- stein- bock	Alpensteinbock				Bezo- arzie- ge	Tur	Sibir. Stein- bock	Schrau- benzle- ge	Capra nubi- ana
	Spanien	Westalpen Gran Paradiso u. angrenz. Geb. Frankreichs	Schweiz	Österreich	ČSR Tatra Parktiere	USSR Kaukasus u. Kop. Dagh	USSR Kaukasus	USSR Zentralasien	USSR Zentralasien	Sudan und Sinai
<i>N. filicollis</i>			+		+	+	+	++		
<i>N. sugatini</i>						+		++		
<i>N. spathiger</i>		+						++		
<i>N. dogieli</i>								+		
<i>Nematodirus</i> sp.	+	+	+					++		
<i>Ostertagia trifurcata</i>								+		
<i>O. dahurica</i>								++		
<i>O. belochani</i>								++		
<i>O. ostertagi</i>				+				+		
<i>O. leptospicularis</i>								++		
<i>O. circumcincta</i>				+	+	+	+	+		
<i>O. occidentalis</i>						++	+	+		
<i>O. aegagi</i>						+		+		
<i>Ostertagia</i> sp.		+	+							
<i>Cooperia oncophora</i>			+	+						
<i>Cooperia</i> sp.			+	+						
<i>Haemonchus contortus</i>		+		+				+		
<i>Teladorsagia daviani</i>								++		
<i>Marshallagia marshalli</i>								+		
<i>M. orientalis</i>						+		+		
<i>M. mongolica</i>								+		
<i>M. shrjabinii</i>							+			
„Magenwurmbefall“					+					
<i>Trichocephalus globulosus</i>								+		
<i>T. ovis</i>				+		+	+	++		
<i>T. shrjabinii</i>							+	++		
<i>Capillaria bovis</i>				+				+		
<i>Gesophagostomum venulosum</i>				+				+		
<i>Chabertia ovina</i>		+		+	+	+	+	++		
<i>Bunostomum trigonocephalum</i>				+				+		
<i>Bunostomum</i> sp.				+	+			+		
<i>Shrjabinema aegocerotos</i>				+				+		
<i>S. ovis</i>						+		+		
<i>Strongyloides papillosus</i>				+				+		
<i>Eucyathostomum spinulosum</i>		?								
<i>Selaria labiato-papillosa</i>					+					
<i>Microtrombidium pusillum</i>				+						
<i>Sarcoptes scabiei (Acarus siro)</i>					+			+		
<i>Hyalomma rhipicephaloides</i>										+
<i>Haemaphysalis otophila</i>							+			
<i>H. warburtoni</i>								+		
<i>Dermacentor pavlovskiyi</i>								+		
<i>Ixodes ricinus</i>		+					+	+		
<i>Ixodidae</i> gen. sp.								+		
„ <i>Hippobosca</i> sp.“								+	+	
<i>Melophagus rupicaprinus</i>		+	+					+		
<i>M. ovinus</i>								+		
<i>Lipoptena certi</i>		+								
<i>L. chalomelaena</i>										+
<i>L. ibicis</i>										+
<i>Xenopsylla</i> sp.								++		
<i>Vermipsylla alacurti</i>								++		
<i>V. dorcadia</i>								++		
<i>Linognathus forficulus</i>										
<i>L. stenopsis</i>										

} „Alpensteinbock“
(nach COUTURIER 1962)

TABELLE 5 (Fortsetzung).

	Pyrenäensteinbock	Alpensteinbock					Bezoarziege	Tur	Sibir. Steinbock	Schraubenziege	Capra nubiana
	Spanien	Westalpen Gran Paradiso u. angrenz. Geb. Frankreichs	Schweiz	Österreich	ČSR Tatra Parktiere	USSR Kaukasus u. Kop. Dagh	USSR Kaukasus	USSR Zentralasien	USSR Zentralasien	Sudan und Sinai	
<i>Linognathoides</i> sp.								+			
<i>Bovicola ibicis</i>			+								
<i>Oestrus ovis</i>							++	+			
<i>O. caucasicus</i>							+	+			
Oestridae gen. sp.			+								
Hypodermatidae gen. sp. (nach GRUNIN 1962 <i>Crivellia</i> sp.)									+		

Unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht sind — soweit sie die Schweiz betreffen — relativ dürftig (siehe die folgenden Abschnitte sowie die Tabellen 6—9).

Im Kaukasus-Gebiet wurden derartige Untersuchungen von ŽURAVLEVA und RAUŠENBACH (1939) und von ASADOV (1954—1960) angestellt, in Kasachstan von BOEV (1954 a-c, 1957), GVOZDEV 1961, SATUBALDIN 1958, SOKOLOVA 1953—1955 und von SVANBAEV 1957—1958, in Kirgisien von GAGARIN 1960.

Es war leider nicht möglich, parasitologische Untersuchungen an Schafen vorzunehmen, die in Gebieten weiden, wo Steinwild vorkommt; in der uns zugänglichen Literatur fehlen auch jegliche faunistischen Hinweise auf Parasiten des Schafes in der Schweiz.

Gemse.

Eine ganze Reihe von Parasiten der Gemse ist auf Steinböcke übertragbar (in den Tabellen 6—8 durch * gekennzeichnet). In erster Linie sind es Lungenwürmer (*Protostrongylus rufescens*, *Muellerius capillaris*, *Neoststrongylus linearis*) und Magen-Darminematoden (*Haemonchus contortus*, *Trichostrongylus* und *Ostertagia*-Arten, *Nematodirus filicollis*, *Chabertia ovina*, *Oesophagostomum venulosum*, *Trichocephalus ovis*). Die *Sarcoptes*-Räude der Gemse hat sich in Österreich auch für das Steinwild als infektiös erwiesen; die Schweiz ist bisher davon verschont geblieben. Ein bei einer

Tessiner Gemse (Campo Tencia) beobachteter Fall von *Chorioptes*-Räude blieb vereinzelt (BOUVIER 1961).

Die Lausfliege *Melophagus rupicaprinus* kommt bei der Gemse und beim Steinbock vor. Nach neueren Beobachtungen am Mt. Pleureur scheint sich der Befall beim Steinwild weiter auszubreiten. Verantwortlich dafür dürfte der sehr grosse Gemsenbestand in diesem Gebiet sein.

GALLI-VALERIO (1940) teilt den Fund von *Eimeria faurei* bei einer Gemse von Les Plans-sur-Bex VD mit; YAKIMOFF und MATSCHOULSKY (1940) berichten über das Vorkommen von *E. arloingi* bei zwei kaukasischen Gemsen im Leningrader Zoologischen Garten. SUPPERER und KUTZER (1961) stellten fest, dass es sich im letzteren Falle um eine neue, für die Gemse spezifische Art handelt, die sie *Eimeria yakimoff-matschoulsky* benennen. Vermutlich gehört auch die von GALLI-VALERIO erwähnte *E. faurei* hierher. SUPPERER und KUTZER (1961) glauben, dass es sich bei dem von BÖHM und SUPPERER 1956 gemeldetem Fund von *E. böhmi* (die SUPPERER 1952 vom Rind beschrieb) bei Gemsen des Schönbrunner Tiergartens auch um *E. yakimoff-matschoulsky* handelte.

TABELLE 6.

Parasiten der Gemse verschiedener geographischer Regionen

	Schweiz	Deutschland und Österreich	ČSR	Kaukasus
„ <i>Eimeria faurei</i> “	+			
<i>E. rupicaprae</i>	+	+		
<i>E. riedmülleri</i>		+		
<i>E. yakimoff-matschoulsky</i>		+		
<i>E. alpina</i>		+		
* <i>Fasciola hepatica</i>	+			
* <i>Dicrocoelium lanceolatum</i>				+
* <i>Multiceps multiceps</i> (<i>Coenurus cerebr.</i>)	+			
* <i>Taenia hydatigena</i> (<i>Cystic. tenuicollis</i>)	+		+	+
<i>Moniezia rupicaprae</i>	+			
* <i>M. expansa</i>	+			
* <i>M. benedeni</i>			+	+
<i>Moniezia</i> sp.	+			
* <i>Dictyocaulus filaria</i>	+	+		+
* <i>Spiculocaulus austriacus</i>		+		

TABELLE 6 (Fortsetzung).

	Schweiz	Deutsch- land und Österreich	ČSR	Kaukasus
* <i>P. rufescens</i>	+			
<i>P. rupicaprae</i>	+	+		
* <i>Muellerius capillaris</i>	+	+	+	
<i>M. tenuispiculatus</i>		+	+	
* <i>Neostrogylus linearis</i>		+	+	+
<i>Gelanocaulus boieci</i>				+
* <i>Trichostrongylus axei</i>	+	+		+
* <i>T. colubriformis</i>			+	+
* <i>T. skrjabini</i>				+
* <i>T. vitrinus</i>		+		
* <i>Ostertagia circumcincta</i>		+	+	+
* <i>O. ostertagi</i>	+	+	+	
* <i>O. leptospicularis</i>				+
* <i>O. trifurcata</i>		+	+	+
* <i>O. occidentalis</i>		+		+
* <i>O. belockani</i>				+
<i>O. lyrata</i>			+	
* <i>Marshallagia skrjabini</i>				+
* <i>M. marshalli</i>	+	+		
<i>Rinadia caucasica</i>				+
<i>Spiculoptera böhmi</i>		+	+	
<i>S. kutkascheni</i>				+
* <i>Teladorsagia davtianii</i>				+
* <i>Haemonchus contortus</i>	+	+	+	+
* <i>Nematodirus abnormalis</i>				+
* <i>N. davtianii</i>				+
* <i>N. junctispicularis</i>				+
* <i>N. oiratianus</i>				+
* <i>N. spathiger</i>	+	+		+
* <i>N. filicollis</i>	+	+	+	
* <i>Chabertia ovina</i>	+	+	+	+
* <i>Oesophagostomum venulosum</i>	+	+	+	+
* <i>Trichocephalus ovis</i>	+	+	+	+
* <i>T. skrjabini</i>				+
<i>T. globulosus</i>		+	+	
* <i>Capillaria bovis</i>				+
<i>Skrjabinema rupicaprae</i>		+		
* <i>Trombicula desaleri</i> (= <i>Micro-</i> <i>trombidium pusillum</i> ?)	+	+		
* <i>Sacroptes scabiei</i> var. <i>rupicaprae</i>		+		
<i>Chorioptes bovis</i>	+			
* <i>Ixodes ricinus</i>	+	+		
<i>Rhipicephalus sanguineus</i>	+			
<i>Haemaphysalis concinna</i>		+		
<i>Linognathus rupicaprae</i>		?		
* <i>L. stenopsis</i>		?		
<i>Bovicola alpina</i> (<i>B. rupicaprae</i>)	+	+		
* <i>Melophagus rupicaprinus</i>	+	+		
<i>Hypoderma diana</i>		+		

TABELLE 7.

Helminthen von Gamsen des Mont Pleureur (eigene Untersuchungen).

Laufende Nummer:	1	2	3	4	5	6	7
Nr. des Instituts Galli-Valerio:	42286	52533	53169	53170	53680	56904	61152
Datum:	6.2.61	26.2.62	20.3.62	20.3.62	10.4.62	6.9.62	21.1.63
Alter:	5 J.	8/9 M.	9 J.	5/6 J.	10 M.	¾ M.	7 M.
Geschlecht:	♀	♀	♀	♂	♀	♀	♀
Wurmart							
<i>Protostrongylus rupicaprae</i>	+	+	+		+		+
* <i>Cysticercus tenuicollis</i>	+				+		+
* <i>Moniezia expansa</i>						+	
<i>Moniezia</i> sp.		+			+		
* <i>Haemonchus contortus</i>	+		+				
andere Trichostrongyliden des Labmagens	+	+	+	+	+	+	+
* <i>Nematodirus filicollis</i>		+			+		+
* <i>Chabertia ovina</i>					+		+
* <i>Trichocephalus ovis</i>		+			+		+

TABELLE 8.

Helminthen von Gamsen des Piz Albris (eigene Untersuchungen)

Laufende Nummer:	1	2	3
Nr. des Instituts Galli-Valerio:	42688	42689	65200
Datum:	23.2.61	23.2.61	1.7.63
Alter:	8 9 M.	8/9 M.	3 J.
Geschlecht:	♀	♂	♂
Wurmart			
<i>Protostrongylus rupicaprae</i>		+	+
* <i>Cysticercus tenuicollis</i>	+		+
<i>Moniezia</i> sp.	+	+	
Trichostrongyliden des Labmagens		+	
* <i>Nematodirus filicollis</i>		+	

TABELLE 9.

Parasiten bei Ziegen in der Schweiz.

Parasitenart	V. NIEDERHAUSERN 1881	BACH 1894	STÖFFER 1901	GIOVANNI 1916	GALLI-VALERIO 1916	GALLI-VALERIO 1923	GALLI-VALERIO 1927	MONN 1936	BAUMGARTNER 1937	GALLI-VALERIO 1940	BUXTORF 1944	KREIS 1944	HUTZLI 1947	KREIS 1952	KREIS 1962
<i>Eimeria faurei</i>										+					
* <i>Moniezia expansa</i>													+		
<i>Ascaris lumbricoides</i>													+		
* <i>Neostrombilyus linearis</i>												+			
<i>Protostrongylus capreoli</i>														+	
* <i>P. rufescens</i>														+	
<i>Metastrongylus apri</i>														+	
* <i>Muellerius capillaris</i>													+	+	
* <i>Dictyocaulus filaria</i>								+					+	+	
„Lungenstrongylose“									+	+				+	
* <i>Bunostomum trigonocephalum</i>													+		
* <i>Haemonchus contortus</i>								+	+				+	+	
* <i>Cooperia</i> sp.													+	+	
* <i>Ostertagia ostertagi</i>			+										+	+	
* <i>O. circumcincta</i>													+	+	
* <i>Ostertagia</i> sp.														+	
* <i>Trichostrongylus axei</i>													+	+	
* <i>T. vitrinus</i>													+	+	
* <i>T. colubriformis</i>									+				+	+	
* <i>Trichostrongylus</i> sp.			+										+	+	
* <i>Nematodirus filicollis</i>													+	+	
* <i>Oesophagostomum venulosum</i>													+	+	
* <i>Chabertia ovina</i>								+					+	+	
* <i>Capillaria bovis</i>													+	+	
* <i>Trichocephalus ovis</i>								+					+	+	+
* <i>Strongyloides papillosus</i>													+	+	
* <i>Microtrombidium pusillum</i> und andere „Herbstgras- milben“				+			+								
* <i>Sarcoptes scabiei</i>	+	+													
<i>Demodex folliculorum</i>						+					+				
* <i>Lingnathus stenopsis</i>					+										
<i>Trichodectes climax</i>					+										

Ziege.

Leider gibt es bisher in der Schweiz kaum systematische Untersuchungen über die regionale Verteilung der Ziegenparasiten. Wir fanden lediglich die Arbeiten von BAUMGARTNER (Interlaken BE), MONN 1936 (Bezirk Vorderrhein GR) und HUTZLI 1947 (Bern, Freiburg und Wallis, wobei jedoch die genaue Herkunft nicht angegeben ist). Die bis jetzt veröffentlichten Parasitenfunde bei Schweizer Ziegen sind in Tabelle 9 zusammengestellt.

H. HUTZLI (1947) hatte Gelegenheit, bei einigen Tieren die gefundenen Würmer auszuzählen. So fand er bei einer Ziege über 16 000 Exemplare von *Trichostrongylus colubriformis* (= *T. instabilis*)! Ein Vergleich dieser Tabelle 9 mit Tabelle 5, insbesondere auch mit unseren Untersuchungen (Tabellen 1 und 2) zeigt, dass die Mehrzahl der aufgeführten Parasiten Hausziege und Steinbock gemeinsam ist (in Tabelle 9 mit * bezeichnet).

7. ZUSAMMENFASSUNG

In den Jahren 1961—1963 wurden insgesamt 17 Steinböcke (10 vom Mont Pleureur VS, 6 vom Piz Albris GR und einer vom Parc de Bretaye VD) auf das Vorliegen von Parasiten untersucht. Die qualitativen und quantitativen Ergebnisse der dabei durchgeführten „helminthologischen Totalsektionen“ sind aus den Tabellen 1 und 2 ersichtlich. Die Auszählung der gefundenen Würmer ergab Unterschiede in der Befallstärke zwischen dem relativ feuchten Mont Pleureur (quantitativ stärkerer Wurmbefall) und dem am Rande der Ostalpen liegenden, trockneren Piz Albris (schwächerer Wurmbefall). Endgültige Schlüsse in dieser Hinsicht lässt jedoch das zahlenmässig nur geringe Untersuchungsmaterial nicht zu.

Wir versuchten, die Ergebnisse unserer Untersuchungen am Steinwild in den Rahmen einer vergleichenden Betrachtung der Parasitenfauna der paläarktischen Vertreter der Gattung *Capra* (Wildziegen) zu stellen. Ferner wurde der Versuch gemacht, Wechselbeziehungen zwischen den Parasiten der Lebensraumkonkurrenten — Gemse sowie Hausziege — aufzuzeigen.

RÉSUMÉ

Pendant les années 1961 à 1963, il a été examiné, au point de vue des parasites, 17 bouquetins (10 du Mont-Pleureur VS, 6 du Piz Albris GR et un du Parc de Bretaye VD). Les résultats qualitatifs et quantitatifs de la recherche helminthologique totale sont répartis dans les tableaux 1 et 2.

Le comptage des vers trouvés montre une différence dans le taux d'infestation entre le Mont-Pleureur, relativement humide (parasitisme quantitativement élevé) et le Piz Albris situé au bord des Alpes orientales, région sèche (parasitisme plus faible).

Vu le nombre restreint du matériel reçu, il n'est pourtant pas possible de tirer des conclusions définitives.

Nous avons cherché à comparer nos résultats sur le bouquetin avec la faune parasitologique des représentants paléarctiques du genre *Capra* (chèvres sauvages). Ensuite, nous avons cherché à établir les échanges helminthologiques possibles avec d'autres animaux vivant en concurrence avec le bouquetin: chamois et chèvre domestique.

SUMMARY

During the period 1961-1963, 17 ibexes (10 from Mt-Pleureur VS, 6 from Piz Albris GR, and 1 from the Bretaye Park VD) have been examined for parasites. Both the qualitative and quantitative helminthological results are tabulated in the lists I and II.

Worm counts show a difference in intensity of infestation between the relatively humid region of Mt-Pleureur (high counts) and the dry region of Piz Albris on the border of the Eastern Alps (low counts). However, in view of the restricted material received, it is not possible to draw definitive conclusions.

AA. have attempted to compare their results from the ibex with the parasitic fauna from palearctic species of the genus *Capra* (wild goats). They have also attempted to establish the possible exchange of helminths between the ibex and other animals living in competition with it, namely chamois and domestic goats.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- AFANAS'EV, A. V., BAŽANOV, V. S., KORELOV, M. N., SLUDSKIJ, A. A. und STRAUTMAN, E. I. 1953. *Tiere Kasachstans* (russ.). Alma-Ata. 529 pp.
- AMON, R. 1955. *Steinwild in Österreich*. Der Anblick, Graz 10: 302-304.
- 1957. *Möglichkeiten für ein Wiederaufkommen des Alpensteinbocks in den Ostalpen*. Jahrbuch des Österr. Arbeitskreises für Wildtierforschung, Graz 1957: 7-11.
- 1958. *Fragen zum Wiederaufkommen des Alpensteinbocks, Capra ibex ibex, Linné 1758, in den Ostalpen*. ibidem 1958: 86-90.
- 1959. *Klimatische Grenzen einer Wiederansiedlung des Alpensteinbockes, Capra i. ibex, LINNÉ 1758, in den Ostalpen*. Zschr. für Jagdwiss. 5: 132-137.
- 1960. *Die Krise der Jagd in Österreich im Blickfeld wissenschaftlicher Jagdforschung*. Conseil International de la Chasse. Commission de l'Elevage, de l'Acclimatation et des Maladies du Gibier. Réunion de Lausanne, 11-12 et 13 mai 1960. Paris [1961], p. 123-124.
- ANDREEVA, N. K. 1958. *Atlas der Helminthen (Strongylata) der Haus- und Wildwiederkäuer Kasachstans* (russ.). Taškent. 215 pp.
- ARTJUCH, E. S. 1949. *Zur Trichocephalen-Fauna der Wiederkäuer des Moskauer Tierparks* (russ.). Trudy Moskovskogo Zoolparks 4: 273-277.
- ASADOV, S. M. 1954a. *Ein neuer Nematode (Marshallagia skrjabini n. sp.) aus dem Labmagen des Turs und der Gemse in Azerbajdžan* (russ.). Doklady Akademii Nauk Azerbajdžanskoj SSR 10: 643-647.
- 1954b. *Eine neue Ostertagia-Art (Ostertagia belockani n. sp.) aus dem Labmagen der Gemse und des Turs in Azerbajdžan* (russ.). ibidem 10: 875-880.
- 1954c. *Die Trichostrongylidenfauna der Ziegen in Azerbajdžan* (azerbajdžanisch, mit russ. Zuf.). Trudy Instituta Zoologii Akademii Nauk Azerbajdžanskoj SSR 17: 5-38.
- 1957. *Die Helminthenfauna der Wild- und Hauswiederkäuer in Azerbajdžan und die Frage eines örtlichen Herdes bei Helminthosen* (russ.). Tezisy dokladov naučnoj konferencii Vsesojuznogo Obščestva Gel'mintologov, Moskva. čast' 1, 10-12.

- ASADOV, S. M. 1958. *Ein neuer Nematode (Nematodirus junctispicularis n. sp.) aus dem Dünndarm von Tur, Gemse und Reh in Azerbajdžan* (russ.). *Izvestija Akad. Nauk Azerbajdžanskoj SSR, ser. biol. i sel'skochozjajstv. nauk* 1958 (No. 1): 47-51.
- 1959a. *Die Helminthenfauna des daghestanischen Turs (Capra cylindricornis BLYTH) in Azerbajdžan* (azerbajdžanisch, mit. russ. Zusf.). *ibidem* 1959 (No. 3): 33-34.
- 1959b. *Die Verbreitung der Würmer der Wiederkäuer nach ökologischen Zonen in der Azerbajdžanischen SSR* (russ.). *Československá Parasitologie* 6 (No. 1): 59-67.
- 1959c. *Die Helminthenfauna der Gemse in Azerbajdžan*. (russ.). *Izvestija Akad. Nauk Azerbajdžanskoj SSR, ser. biol. i sel'skochozjajstv. nauk* 1959 (No. 5): 91-96.
- 1960. *Die Helminthenfauna der Wiederkäuer der UdSSR und ihre ökologisch-geographische Analyse* (russ.). Baku. 511 pp.
- AUSTEN, E. E. 1931. *A new species of warble-fly (Diptera-family Tachinidae, subfamily Hypoderminae, genus Hypoderma), which attacks goats in Cyprus*. *Bull. Entomol. Res.* 22: 423-429.
- BACH, E. 1894. *Acarusauschlag bei der Ziege*. *Schweiz. Arch. Tierheilkde* 36: 16-18.
- BAER, J. G. 1927. *Monographie des Cestodes de la famille des Anoplocephalidae*. *Bull. Biol. de la France et de Belgique Suppl.* 10: 241 pp.
- 1962. *Un demi-siècle d'activité scientifique dans le Parc national*. *Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Ges.* 142: (Ftan-Scuol-Vulpera, 7.-9. Sept. 1962) 50-62.
- BARTHE, Ch. 1960. *Capra pyrenaica victoriae (Capra hispanica). Etude expérimentale d'histologie et de pathologie*. San Sebastian: 62 pp.
- BASSINI, E. 1959: *Sulle malattie della selvaggina*. *Circolare No. 2, Laboratorio di Zoologia Applicata alla Caccia, Bologna*. 32 pp.
- BAUMGARTNER, A. 1937. *Erfahrungen über Magendarmstrongylose bei den Wiederkäuern*. *Schweiz. Arch. Tierheilkde.* 79: 301-317.
- BERGUNDTHAL, E. 1956. *Le Mont Pleureur*. *Schweizer Naturschutz* 22: 33-34.
- BHALERAO, G. D. 1932. *On some nematode parasites of goats and sheep at Muktesar*. *Indian J. Vet. Sci.* 2: 242-254.
- 1933. *On a few nematodes parasitic in goats at Muktesar*. *ibidem* 3: 162-165.
- BOCH, J. und LUCKE, D. 1961. *Untersuchungen über Kokzidien des Schalenwildes*. *Tierärztl. Umschau* 16: 421-425.
- BOCH, J. und NERL, W. 1960. *Gamsräude*. München. 42 pp.

- BÖHM, L. K. und GEBAUER, O. 1930. *Ein neuer Wiederkäuer-Oxyuride (Nematodes), Skrjabinema rupicaprae aus der Gemse.* Zschr. Parasitenkde 2: 589-594.
- BÖHM, L. K. und SUPPERER, R. 1956. *Beiträge zur Kenntnis tierischer Parasiten. II.* Zentralbl. f. Bakt. I Orig. 167: 170-177.
- 1958. *Beiträge zur Kenntnis tierischer Parasiten. III.* ibidem 172: 298-309.
- BOEV, S. N. 1946. *Ein neuer Nematode der Lungen wilder Wiederkäuer, Cystocaulus vsevolodovi sp. nova (russ.).* Kazachskij Filial Akademii Nauk SSSR v 1946 g., 87.
- 1948. *Ein neuer Lungennematode des Steinbocks, Cystocaulus vsevolodovi (russ.).* Izvestija Akad. Nauk Kazachskoj SSR, No. 43, ser. parazitol. No. 5: 42-44.
- 1949. *Charakteristik der Kopulationsorgane eines Lungennematoden der Steinböcke — Neostromylylus zvetkovi nov. sp. (russ.).* Doklady Akademii Nauk SSSR 67: 759-761.
- 1952: *Lungennematoden und -nematodosen der Wiederkäuer Kasachstans.* (russ.). Diss. doktora vet. nauk, Alma-Atinskij Zooveterinarnyj Institut, Alma-Ata. Band 1: 628 pp. (Maschinenschrift). Gedrucktes Referat: Avto-referat diss. doktora vet. nauk, Institut Veterinarii Kazachskogo Filiala VASChNIL i Institut Zoologii Akademii Nauk Kazachskoj SSR. Alma-Ata. 13 pp.; s. auch Boev 1954a.
- 1953. *Zur Systematik und Morphologie der Lungennematoden der Subfam. Neostromylylinae (Metastrongyloidea; Protostrongylidae)* (russ.). Trudy Instituta Zoologii; Akadem. Nauk Kazachskoj SSR 1: 139-145.
- 1954a. *Lungennematoden und -nematodenerkrankungen der Wiederkäuer Kasachstans* (Ref., Diss. doktora vet. nauk) (russ.). Trudy Gel'mintologičeskoj Laboratorii 7: 360-364.
- 1954b. *Die Fauna der Lungennematoden der Wiederkäuer Kasachstans und die Anpassung dieser Parasiten an Wirte und Landschaft.* Zoologičeskij Žurnal 33: 779-787. (russ.).
- 1954c. *Über Naturherde der Lungenwurmerkrankungen der Wiederkäuer in Kasachstan* (russ.). Prirodnaja očagovost' zaraznych boleznej v Kazachstane. Trudy konferencii po prirodnoj očagovosti zaraznych boleznej čeloveka i sel'skochozjajstvennych životnych v Kazachstane. Alma-Ata. 2: 165-170.
- 1957. *Lungennematoden der Huftiere Kasachstans* (russ.). Alma-Ata. 177 pp.
- 1958. *Muskelcoenurosis des sibirischen Steinbocks* (russ.). Raboty po gel'mintologii k 80-letiju akademika K. I. Skrjabinina. Moskva: 79-85.

- BOEV, S. N. 1961. *Zur Systematik der Lungennematoden der Unterfamilie Protostrongylinae* (russ.). Prirodnaja očagovost' boleznj i voprosy parazitologii. Alma-Ata. 3: 272-281.
- BOEV, S. N., LAVROV, L. I., ZACHRĀLOV, JA. N. und MAKSIMOVA, A. P. 1957a. *Material zur Helminthenfauna der wilden Wiederkäuer des westlichen Tien-Schan* (russ.), Trudy Instituta Zoologii; Akad. Nauk Kazachskoj SSR 7: 151-155.
- 1957b. *Die Helminthenfauna der wilden Wiederkäuer des Talasskij Alatau (Westlicher Tien-Schan)* (russ.). Tezisy dokladov; 9-e soveščanie po parazitol. problemam, (Leningrad, 28. 3.-3. 4. 1957 g.) 21.
- BOEV, S. N. und ORLOV, N. P. 1958. *Les maladies parasitaires des animaux d'élevage au Kazakstan et les moyens permettant de les combattre*. Bull. Office Internat. Epizooties 49 bis (= No. 11/12); Conférence régionale sur les maladies parasitaires des animaux en Asie tenue à Alma-Ata, Kazakstan (URSS) (31 mai au 7 juin 1958): 187-205. engl. Text: ibidem, p. 206-222 (*Parasitic diseases of livestock in Kazakstan and the principles of their control*).
- 1959. *Parasitäre Erkrankungen der landwirtschaftlichen Nutztiere Kasachstans und Grundlagen zu ihrer Bekämpfung* (russ.). Materialy IV meždunarodnoj konferencii stran Azii po parazitarnym boleznjam životnych (31 maja-7 ijunja 1958 g. [Alma-Ata]). Moskva 1959: 56-70.
- BOEV, S. N. und SOKOLOVA, I. B. 1949. *Zur Kenntnis der Helminthenfauna des Steinbocks (Capra sibirica) Kasachstans* (russ.). Izvestija Akad. Nauk Kazachskoj SSR, No. 74 ser. parazitol. No. 7: 87-90.
- 1963. *Zur Charakteristik des Scolex von Coenurus cerebralis aus verschiedenen Wiederkäuern* (russ.). Parazity sel'skochozjajstvennych životnych Kazachstana, Alma-Ata. 2: 5-10.
- BOGDAŠEV, N. I. 1948. *Dictyocaulosis bei Tieren des zoologischen Gartens von Ašchabad* (russ.). Sbornik rabot po gel'mintologii. K 40-letiju dejatel'nosti akademika K. I. Skrjabina. Moskva: 55-58.
- BONDAREVA, V. I. 1946. *Parasitic worms in the Daghestan wild goat (Capra cylindricornis BLYTH)* (russ., mit engl. Zusf.). Trudy Moskovskogo Zooparka 3: 125-129.
- BONDAREVA, V. I., BOEV, S. N. und SOKOLOVA, I. B. 1959. *Vergleichende Empfänglichkeit der landwirtschaftlichen und wilden Huftiere für Gehirncoenurose* (russ.). Tezisy dokladov; 10-e soveščanie po parazitol. problemam i prirodnoočagovym boleznjam (22.-29. 10. 1959 g.) Moskva-Leningrad. No. 2, 150-151.

- BONDAREVA, V. I., BOEV, S. N. und SOKOLOVA, I. B. 1960. *Vergleichende Empfänglichkeit der landwirtschaftlichen und wilden Tiere für Coenurose* (russ., mit dtsh., engl. u. franz. Zusf.). Helminthologia, Bratislava 2: 224-234.
- BORNAND, M. 1936a. *Sur quelques affections parasitaires des animaux sauvages du District franc des Diablerets*. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 59: 27-32.
- 1936b. *Des bouquetins dans les Alpes Vaudoises*. Schweizer Naturschutz 2: No. 3. 59.
- 1937. *Sur quelques affections parasitaires du gibier observées en 1936*. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 59: 509-514.
- 1939. *Observations sur quelques maladies parasitaires du gibier en 1937 et en 1938*. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 81: 65-70.
- 1940. *Maladies parasitaires du gibier observées en 1939*. ibidem 82: 116-119.
- 1942a. *Observations sur quelques maladies parasitaires, observées en 1940 et en 1941*. ibidem 84: 229-233.
- 1942b. *Les réserves vaudoises*. Schweizer Naturschutz 8: No. 4. 84.
- BOUVIER, G. 1951. *Observations sur quelques maladies du gibier suisse*. Le Pêcheur et le Chasseur Suisses 8: 267-269.
- 1956. *Ektoparasiten schweizerischer Wildsäugetiere*. Parasitologische Schriftenreihe, Jena, Heft 4: 18 pp.
- 1961a. *Premier cas de gale chorioptique chez le chamois*. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 103: 36-39.
- 1961b. *Etat sanitaire et maladies des bouquetins suisses*. Capra ibex L. (Schweiz. Stiftung für alpine Forschungen, Zürich) No. 3: 4-6.
- 1963. *Observations sur les maladies du gibier et des animaux sauvages faites en 1961 et 1962*. Schweiz. Arch. Tierheilkde: 105: 337-345.
- BOUVIER, G., BURGISSER, H. und SCHNEIDER, P. A. 1952. *Observations sur les maladies du gibier, des oiseaux et des poissons en 1951*. ibidem 94: 475-479.
- 1955. *Observations sur les maladies du gibier, des oiseaux et des poissons faites en 1953 et 1954*. ibidem 97: 318-325.
- 1957. *Observations sur les maladies du gibier, des oiseaux et des poissons faites en 1955 et 1956*. ibidem 99: 461-477.
- 1958. *Les maladies des ruminants sauvages de la Suisse*. Lausanne. 132 pp.
- 1959. *Observations sur les maladies du gibier, des oiseaux et des poissons faites en 1957 et 1958*. Schweiz. Arch. Tierheilkde 101: 340-349.
- 1962. *Observations sur les maladies du gibier et des animaux sauvages faites en 1959 et 1960*. ibidem 104: 440-450.
- BOUVIER, G., BURGISSER, H. und SCHWEIZER, R. 1951. *Observations sur les maladies du gibier et des poissons en 1949 et 1950*. ibidem 93: 275-281.

- BRAUER, F. 1858. *Neue Beiträge zur Kenntniss der europäischen Oestriden.* (Theilweise Nachtrag zu den „Oestriden des Hochwildes“). Verhandl. K.-K. Zool.-Botan. Ges. Wien. 8: (Abhandl.) 449-470.
- 1863. *Monographie der Oestriden.* Wien. 291 pp.
- BUBENÍK, A. 1956. *Sind die geringen Erfolge der Wiedereinbürgerungsversuche mit dem westalpinen Steinbock in den österreichischen Alpen durch seine schlechte Anpassungsfähigkeit an das kontinentale Klima bedingt?* Jahrbuch des Österr. Arbeitskreises für Wildtierforschung, Graz 1956: 42 und 44.
- BÜTIKOFER, E. 1920. *Die Molluskenfauna des Schweizerischen Nationalparks.* Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. 55: (Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchung des Schweizerischen Nationalparks, Abhandl. 1) 1-133.
- BUXTORF, A. 1944. *Über die Ziegenräude in der Schweiz.* Schweiz. Arch. Tierheilkde. 86: 106-112.
- CALKIN, V. I. 1950. *Der sibirische Steinbock* (russ.). Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR, izdavaemye Moskovskim Obščestvom Ispytatelej Prirody, nov. ser., itd. zool., vyp. 21 (XXXVI). Moskva. 119 pp.
- CHRISTENSEN, J. F. 1938. *Species differentiation in the Coccidia from the domestic sheep.* J. Parasitol. 24: 453-467.
- 1939. *Sporulation and viability of oocysts of Eimeria arloingi from the domestic sheep.* J. Agricult. Res. 59: 527-534.
- COLOMBO, S. 1954. *Ricerche parassitologiche sulla fauna del Parco Nazionale del Gran Paradiso.* Atti Soc. Ital. Sci. Vet. (Cortina d'Ampezzo, 28-31 Ag. 1953) 7: 597-599.
- 1958. *Ricerche parassitologiche sugli stambecchi (Capra ibex ibex L.) e camosci (Rupicapra rupicapra L.) del Parco Nazionale del Gran Paradiso.* Clinica Veterinaria 81: 193-201.
- COMBE, S. 1958. *Repeuplement en bouquetins.* Le Pêcheur et le Chasseur Suisses 22: 245-246.
- COUTURIER, M. A. J. 1938. *Le chamois (Rupicapra rupicapra (L.)). Histoire naturelle, éthologie, chasse.* Grenoble. XIV+857 pp.
- 1960. *Note sur les maladies et les parasites du bouquetin des Alpes (Capra aegagrus ibex L. 1758).* Conseil International de la Chasse. Commission de l'Élevage, de l'Acclimatation et des Maladies du Gibier. Réunion de Lausanne, 11-12 et 13 mai 1960. Paris 1961: 63-73.
- 1962. *Le bouquetin des Alpes Capra aegagrus ibex ibex L.* Grenoble. 1564 pp.
- CYGANKOV, A. A., PAJČUK, N. G. und BALBAEVA, Z. A. 1963. *Über die Spezifität der Kokzidien von Schafen, Ziegen und Saiga-Antilopen* (russ.). Trudy Instituta Zoologii; Akad. Nauk Kazachskoj SSR 19: 55-57.

- DELIĆ, S. und BADJEVIĆ, B. 1957. *Jedan slučaj nalaza Multiceps multiceps GOEZE (Coenurus cerebralis RUDOLPHI) kod divokoze (Rupicapra rupicapra L.). (A case of Multiceps multiceps GOEZE (Coenurus cerebralis RUDOLPHI) in chamois (Rupicapra rupicapra L.)).* (kroat., mit engl. Zusf.). Veterinaria, Sarajevo 6: 434-436.
- DMITRIEV, V. V. 1938. *Huftiere des Altai-Naturschutzgebietes und benachbarter Gebiete (Oestlicher Altai und westlicher Sajan)* (russ.). Trudy Altajskogo Gosudarstvennogo Zapovednika 1: 171-262.
- EGOROV, O. V. 1955. *Oekologie des sibirischen Steinbocks (Capra sibirica MEYER)* (russ.). Trudy Zoologičeskogo Instituta; Akad. Nauk SSSR 17: 7-134.
- EHRENBERG, Ch. G. 1830. *Symbolae physicae seu icones et descriptiones mammalium quae ex itinere per Africam borealem et Asiam occidentalem... redierunt.* Berolini. 80 pp.
- ĖKVIMIŠVILI, Z. S. 1952. *Ein Fall von Erkrankung eines Sewertzow-Turs an Coenurose (Coenurus cerebralis) in Georgien* (russ.). Soobščeniija Akad. Nauk Gruzinskoj SSR 13: 541-544.
- van EMDEN, F. J. 1950. *The identity of the species of Hypoderma (Dipt.) attacking goat.* Bull. Entomol. Research 41: 223-226.
- EZZAT, M. A. A. 1944. *The occurrence of Multiceps gaigeri HALL, 1916 in subcutaneous tissue of Sudanese sheep and Nubian ibex.* Bulletin No. 238. Ministry of Agriculture, Egypt. Technical and Scientific Service. 6 pp.
- FELLAY, R. 1944/45. *Les bouquetins du Mont Pleureur.* Bull. de la Murithienne 62: 184-195.
- 1946. *Les bouquetins du Mont Pleureur (Valais).* Schweizer Naturschutz 12: 79.
- 1962. *Les bouquetins du Mont-Pleureur.* Treize Etoiles, Martigny 12: No. 6: 20-21.
- GAGARIN, V. 1960. *Die Helminthenfauna freilebender Wiederkäuer in Kirgisien* (russ., mit engl., dtsh. u. franz. Zusf.). Helminthologia, Bratislava 2: 9-12.
- GALLI-VALERIO, B. 1916. *Parasitologische Untersuchungen und Beiträge zur parasitologischen Technik.* Cbl. Bakt. I. Orig. 79: 41-48.
- 1923. *Parasitologische Untersuchungen und Beiträge zur parasitologischen Technik.* ibidem. 91: 120-125.
- 1927. *Notes de parasitologie et de technique parasitologique.* ibidem 103: 177-182.
- 1931. *Notes de parasitologie.* ibidem 120: 98-106.
- 1935. *Parasitologische Untersuchungen und parasitologische Technik.* Ibidem 135: 318-327.

- GALLI-VALERIO, B. 1939. *Observations sur quelques maladies parasitaires et sur quelques intoxications des animaux domestiques et sauvages*. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 81: 91-108.
- 1940. *Notes de parasitologie et de technique parasitologique*. Ibidem 82: 387-392.
- GALUZO, I. G., GOLOSOV, V. I. und GORBUNOVA, Z. I. 1963. *Toxoplasmose der Paarhufer (Haus- und Wild-) im Süden Kasachstans* (russ.). Parazity sel'skochozjajstvennych životnych Kazachstana, Alma-Ata 2: 186-197.
- GASCHEN, H. 1950. *Memento des travaux du Professeur Bruno Galli-Valerio*. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 92: Suppl. du No. 2. 157 pp.
- 1951. *Note sur un mallophage du bouquetin (Bovicola ibicis n. sp.)*. Mitteilg. Schweiz. Entomol. Ges. 24: 191-196.
- GAUZER, E. G. 1939. *Die Hautdassel der Ziegen und Schafe (Hypoderma aeratum AUST.) in der Azerbajdžanischen SSR* (russ.). Izvestija Azerbajdžanskogo Filiala Akad. Nauk SSSR, Baku 5: 121-123.
- 1940. *Die Hautdassel der Ziegen in Azerbajdžan* (russ.). Baku. 44 pp.
- GEBAUER, O. 1932. *Zur Kenntnis der Parasitenfauna der Gemse*. Zschr. Parasitenkunde 4: 147-219.
- 1960. *Die Krankheiten*; in: KNAUS, W.: *Das Gamswild*. Hamburg und Berlin: 68-87.
- GERMANN, P. 1956. *Krankheiten und Geburtshilfe bei Ziegen im Frutigtal und Saanenland*. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 98: 425-452.
- GIOVANOLI, G. 1916. *Leptus autumnalis — Herbstgrasmilbe — bei der Ziege*. Ibidem 58: 66-71.
- GOIDANICH, A. 1951. *Lo stambecco delle Alpi (Capra ibex) ospite del Melophagus rupicaprinus RONDANI (Diptera Hippoboscidae)*. Atti Accad. Sci. Torino 85: 273-279.
- GREBENJUK, R. V. und SARTBAEV, S. K. 1955. *Cavicole Dasseln wilder Paarhufer (Capra sibirica MEYER und Ovis ammon L.)* (russ.). Trudy Instituta Zoologii i Parazitologii Akad. Nauk Kirgizskoj SSR 4: 89-94.
- GRIGORJAN, G. A. 1949a. *Parasitäre Würmer von Capra aegagrus in Armenien* (russ.). Trudy Naučno-issledovatel'skogo Veterinarnogo Instituta Armjanskij SSR 6: 151-158.
- 1949b. *Zum Studium der Fauna parasitärer Würmer der wilden Wiederkäuer Armeniens und deren Rolle bei der Verbreitung von Wurmerkrankungen unter Hausschafen und Ziegen* (russ.). Ibidem 6: 188-194.

- GRIGORJAN, G. A. 1951. *Zum Studium der Fauna parasitärer Würmer der wilden Wiederkäuer Armeniens und deren Rolle bei der Verbreitung von Wurmerkrankungen unter Hausschafen und Ziegen* (russ.). (Ref., Diss. kand. vet. nauk). Trudy Gel'mintologičeskoj Laboratorii 5: 308-310.
- GRUNIN, K. Ja. 1948. *Eine Bremse (Oestrus caucasicus sp. nov.) als Parasit des daghestanischen Turs (Capra cylindricornis BLYTH)* (russ.). Doklady Akademii Nauk SSSR 61: 1125-1127.
- 1950. *Zum Übergang von Dasselfliegen auf einen neuen Wirt* (russ.). Entomologičeskoe obozrenie 31: 85-89.
- 1956. *Cuticole Dasseln (Diptera, Hypodermatidae) der Kropfgazelle (Gazella subgutturosa GÜELD.)* (russ.). Ibidem 35: 716-723.
- 1957. *Nasendasseln (Oestridae)* (russ.). Fauna SSSR (novaja serija No. 68). Nasekomye dvukrylye 19: No. 3. Moskva-Leningrad. 147 pp.
- 1962. *Hautdasseln (Hypodermatidae)* (russ.). Ibidem (No. 82) 19: No. 4. 238 pp.
- GRUNIN, K. Ja., GREBENJUK, R. V. und SARTBAEV, S. K. 1955. *Die Nasendasselfliege (Oestrus caucasicus GRUNIN) des sibirischen Steinbocks* (russ.). Trudy Zool. Inst; Akad. Nauk SSSR 21: 365-367.
- GUOTH, S. 1960. *Helminthofauna kozorožca (Capra ibex L.) a kozy bezoárovce (Capra aegagrus Gm.) z Tatranského Národného Parku*. Biológia, Bratislava 15: 421-426.
- GVOZDEV, E. V. 1961. *Resultate und Perspektiven des Studiums der Helminthenfauna der Wildtiere in Kasachstan* (russ.). Prirodnaja očagovost' boleznj i voprosy parazitologii, Alma-Ata 3: 255-271.
- HENCHOZ, L. M. 1960. *Bouquetins vaudois*. Schweizer Naturschutz 26: 75-77.
- HENRY, A. und MASSON, G. 1932. *Considérations sur le genre Globidium; Globidium cameli n. sp., parasite du dromadaire*. Ann. Parasitol. 10: 385-401 (erratum, p. 544).
- HONESS, R. F. 1942. *Coccidia infesting the Rocky Mountain bighorn sheep in Wyoming with descriptions of two new species*. Bull. No. 249. Univ. Wyoming Agric. Exper. Station. 28 pp.
- HORT, J. 1936. *La réintroduction du bouquetin dans les Alpes vaudoises*. Diana, Lausanne 54: 118.
- HUTZLI, H. 1947. *Beitrag zur Kenntnis der Darmstrongylose der Ziegen*. vet. med. Diss. Bern (gedr. in Biel), 45 pp.
- IKSANOV, K. I. 1954. *Parasitieren des Erregers der Dictyocaulose der Schafe bei Zieseln unter natürlichen und experimentellen Bedingungen* (russ.). Trudy Instituta Zoologii i Parazitologii Kirgizskogo Filiala Akad. Nauk SSSR 2: 125-126.

- JACOB, E. M. 1943. *Zur Verbreitung der Kokzidienarten bei Schafen, Ziegen und Rehen*. Berliner und Münchener Tierärztl. Wschr. 1943: 258-260.
- JAKUNIN, M. P. 1958. *Auftreten von RäuDEMILben beim Steinbock* (russ.). Trudy Instituta Zoologii; Akad. Nauk Kazachskoj SSR 9: 241.
- KAS'JANOV, I. S. 1954. *Aufklärung des biologischen Kreislaufs des Trematoden Skrjabinotrema ovis (Brachylaemidae)* (russ.). Trudy Gel'mintologičeskoj Laboratorii 7: 233-257.
- KELLER, O. 1916. *Mitteilungen aus der Praxis. 2. Strongylidenkrankheit bei Ziegen*. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 58: 73-75.
- KERSCHAGL, W. 1955. *Übertragbarkeit der Gamsräude auf andere Wildarten*. Der Anblick, Graz 10: 295-296.
- KOTLÁN, S., MÓCSY, J. und VÁJDA, T. 1929. *A juhok coccidiosísának okozói egy új faj kapcsán. (Les agents de la coccidiose du mouton)* (ungar.). Allat. Lapok 52: 304-306; Ref. in: Rev. Gén. Méd. Vét. 1931. 40: 627.
- KOTRLÝ, A. 1962. *Cizopasnici kamziku Jesenické oblasti. (The parasites of chamois in the region of the Jeseniky Mountains)* (tschech., mit engl. Zusf.). Sborník Československé Akademie Zemědělských Věd; Lesnictví 8 (XXXV): 941-956.
- KREIS, H. 1944. *Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. XI. Neue parasitische Nematoden*. Rev. Suisse Zool. 51: 227-252.
- 1952. *Helminthologische Untersuchungen in schweizerischen Tierparks und bei Haustieren*. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 94: 499-522 und 556-583.
- 1962. *Neue helminthologischen Untersuchungen in schweizerischen Tierparks, bei Haustieren und bei Tieren des Schweizerischen Nationalparks*. Ibidem 104: 94-115 und 169-194.
- KUSTER, A. 1962. *Über die Gamsbestände in den eidgenössischen Jagdbanngebieten*. Schweiz. Zschr. Forstwesen 1962, (No. 1): 20-24.
- LACKENBUCHER, G. 1962. *Zum RäuDEproblem*. Der Anblick, Graz 17: 103.
- LAFOND, E. J. 1931. *Un don du gouvernement italien au canton suisse de Vaud*. L'Eleveur. Rev. cynégét. et canine, Paris 46: 481.
- v. LINSTOW, O. 1879. *Helminthologische Untersuchungen*. Jahreshefte des Vereins für Vaterländ. Naturkunde Württemberg 35: 313-342.
- 1889. *Compendium der Helminthologie. Nachtrag. Die Literatur der Jahre 1878-1889*. Hannover. 151 pp.
- LOTZE, J. C. 1953a. *Life history of the coccidian parasite, Eimeria arloingi, in domestic sheep*. Amer. J. Vet. Res. 14: 86-95
- 1953b. *The identity of Eimeria arloingi and E. faurei of sheep and goats*. Proc. Helminthol. Soc. Washington 20: 55-58.

- MANDELLI, G. 1959. *Lesioni bronco-pulmonari da elminti nei camosci (Rupicapra rupicapra L.) e negli stambecchi (Capra ibex L.) del Parco Nazionale del Gran Paradiso. Reperti anatomoistologici e considerazioni patogenetiche.* Clinica Veterinaria 82: 225-248.
- MARIETAN, I. 1924/25. *Le bouquetin dans la Vallée de Bagnes.* Bull. de la Murithienne 43: 29.
- 1932/33. *Le bouquetin en Valais.* Ibidem 50: 77-83.
- 1933/34. *Note sur le bouquetin du Valais.* Ibidem 51: 117-118.
- 1934/35. *Contribution à l'étude des vertébrés du Valais.* Ibidem 52: 66-83.
- MAROTEL, G. 1905. *La coccidiose de la chèvre et son parasite.* Bull. Soc. Sci. Vét. Lyon, No. 1; Ref. in: Recueil méd. vét. 82: 243-244.
- 1906. *Coccidiose et coccidies chez la chèvre.* Bull. Soc. Centrale Méd. Vét. 60: 373-376.
- MATEKIN, P. V., TURLYGINA, E. S. und ŠALAEVA, N. M. 1954. *Zur Biologie der Larven der Protostrongyliden der Schafe und Ziegen in Verbindung mit der Epizootologie der Protostrongylidosen in Zentralasien (russ.).* Zoologičeskij žurnal 33: 373-394.
- MONN, J. 1936. *Blutuntersuchungen an Ziegen mit besonderer Berücksichtigung der Magendarm-Strongylosis der Ziegen des bündnerischen Bezirkes Vorderrhein. Volkswirtschaftliche Bedeutung der Ziegenhaltung.* Vet. med. Diss. Zürich (gedruckt in Disentis). 46 pp.
- MOREND, P. 1962. *Le bouquetin (Capra ibex).* Diana, Lausanne 79: 195-196.
- MOUSSU, G. und MAROTEL, G. 1901. *Sur une coccidiose intestinale du mouton.* Bull. Soc. Centrale Méd. Vét. 55: 470-474.
- 1902. *La coccidiose du mouton et son parasite.* Arch. Parasitol. 6: 82-98.
- MUELLER, A. 1889. *Die Nematoden der Säugethierlungen und die Lungenwurmkrankheit. Eine zoologisch-pathologische Untersuchung.* Dtsche. Zschr. Tiermedizin 15: 261-321.
- NEUMANN, L. G. 1901. *Revision de la famille des ixodidés (4^e mémoire).* Mém. Soc. Zool. France 14: 249-372.
- NEVEU-LEMAIRE, M. 1936. *Traité d'helminthologie médicale et vétérinaire.* Paris. 1514 pp.
- 1943. *Traité de protozoologie médicale et vétérinaire.* Paris. 844 pp.
- V. NIEDERHAEUSERN 1881. *Acarus bei der Ziege.* Schweiz. Arch. Tierheilkde. N. F. 3: 225.
- NIESCHULZ, O. 1923. *Giardia caprae n. sp. en Entamoeba sp., nieuwe darmparasiten van de geit.* Tijdschr. Diergeneeskde. 50: 780-783.
- 1924. *Bijdrage tot de morphologie van het geitencoccid (Eimeria arloingi).* Ibidem 51: 19-25.

- NÖLLER, W., SCHÜRJOHANN, S. und VORBRODT, K. 1922. *Zur Kenntnis der Ziegen- und Schafkokzidiose. Vorläufige Mitteilung.* Berliner Tierärztl. Wschr. 38: 193-198.
- PATTON, W. S. 1922. *Hypoderma crossii sp. n. parasitic in its larval stages in cattle and goats in the Punjab.* Indian J. Med. Res. 10: 573-578.
- PAVLOVSKIJ, E. N. 1935. *Säugetiere als Schädlinge der Tierzucht und der Gesundheit des Menschen*; in: VINOGRADOV, B. S., PAVLOVSKIJ, E. N. und FLEROV, K. K.: *Tiere Tadžikistans, ihr Leben und ihre Bedeutung für den Menschen* (russ.). (= Trudy Tadžikskoj Bazy Akad. Nauk SSSR 1: (Zoologija i parazitologija)). Moskva-Leningrad. 36-91.
- PLESKE, F. (= Th.) D. 1926. *Revue des espèces paléarctiques des Oestridae et catalogue raisonné de leur collection au Musée Zoologique de l'Académie des Sciences.* Ežegodnik Zoolog. Muzeja Akad. Nauk SSSR 26: No. 3/4 (1925). 215-230.
- PORTSCHINSKY, J. 1881. *Diptera europaea et asiatica nova aut minus cognita. Pars Ima.* Horae Soc. Entomol. Rossicae 16: 136-145.
- POSPELOVA-ŠTROM, M. V. 1949. *Die ixodoide Zecke Haemaphysalis warburtoni NUTT. in den Bergen Kasachstans und Kirgisiens* (russ.). Izvestija Akad. Nauk Kazachskoj SSR No. 74, ser. parazitol. No. 7: 60-65.
- RAUCH, A. 1937. *Der Steinbock wieder in den Alpen.* Zürich. 150 pp.
- REICHLÉN, J.-L. 1936. *Un lâcher de bouquetins aux Diablerets.* Le Chasseur Fribourgeois 12 (No. 4): 2.
- RODONAJA, T. E. 1956. *Die Helminthenfauna der wilden Säugetiere des staatlichen Naturschutzgebietes Lagodechi* (georgisch, mit russ. Zuf.). Trudy Instituta Zoologii; Akad. Nauk Gruzinskoj SSR 14: 147-187.
- RUCHLJADEV, D. P. 1950. *Ein Lungennematode, Neostrongylus linearis (MAROTEL, 1913) bei wilden Wiederkäuern des Kaukasus* (russ.). Trudy Gel'mintologičeskoj Laboratorii 4: 133-135.
- 1958. *Die Wurmfauna der Gensen, Ture, Hirsche und Rehe im Kaukasischen Naturschutzgebiet* (russ.). Trudy Kavkazskogo Zapovednika 5: 95-124.
- RUDOW, F. 1869. *Einige neue Pediculinen.* Zschr. ges. Naturwiss. 34: 167-171.
- RYŠAVÝ, B. 1954. *Příspěvek k poznání kokcidii našich i dovezených obratlovců. (Beitrag zur Kenntnis der Kokzidien heimischer und eingeführter Wirbeltiere)* (tschech., mit russ. Zuf.). Československá Parasitologie 1: 131-174.
- SARKISOV, A. A. 1949. *Eimeria arloingi MAROTEL beim sibirischen Steinbock (Capra sibirica MEYER)* (russ.). Trudy Erevanskogo Zoologičeskogo Parka No. 1/2: 131-132.

- SATUBALDIN, Ch. S. 1958. *Besonderheiten der Helminthenfauna der Haus- und Wildschafe und -ziegen des Bezirks Alma-Ata* (russ.). Sbornik rabot po gel'mintologii k 60-letiju so dnja roždenija prof. R. S. Šul'ca. Alma-Ata: 379-389.
- SCHNABL, J. 1882. *Berichtigung wegen Microcephalus Loewii* SCHN. Dtsche. Entomol. Zschr. 26: 13-14.
- SCHULZE, P. 1921. *Über das Vorkommen von Zecken unter der Haut von Säugetieren*. Berliner Tierärztl. Wschr. 37: 378-379.
- SCHWEIZER, [R.] 1949. *Beobachtungen über Wildkrankheiten*. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 91: 391-396.
- SCHWEIZER, [R.] und BURGISSER, [H.] 1949. *Observations sur les maladies du gibier*. Diana, Lausanne 67: 146.
- SÉGUY, E. 1928. *Etudes sur les mouches parasites. Tome I. Conopides, Oestrides et Calliphorines de l'Europe occidentale*. Encyclopédie entomol., sér. A. 9: 251 pp.
- SEMENOW, A. 1902. *Genera quaedam nomina mutanda vel emendanda*. Russkoe entomologičeskoe obozrenie 2: 353.
- SKRJABIN, K. I., SHIKHOBALOVA, N. P., SCHULZ, R. S., POPOVA, T. I., BOEV, S. N. und DELYAMURE, S. L. 1961. *Strongylata*. Jerusalem. 890 pp.
- ŠNAREVIČ, I. D. 1948. *Material zur Biologie des Steinbocks* (russ.). Trudy Alma-Atinskogo Zooparka No. 1: 73-93.
- SOGOJAN, I. S. 1956. *Pathomorphologische Veränderungen in den Lungen von Bezoarziegen bei natürlicher Invasion mit dem Nematoden Synthetocaulus daviani* (russ.). Trudy Armjanskogo Naučno-issledovatel'skogo Instituta Životnovodstva i Veterinarii. Serija Veterinarii 1: (No. 9), 137-139.
- SOKOLOV, I. I. 1959. *Huftiere (Perissodactyla et Artiodactyla)* (russ.). Fauna SSSR (novaja serija, No. 71). Mlekopitajuščie 1: No. 3. Moskva-Leningrad. 640 pp.
- SOKOLOVA, I. B. 1948. *Neue Nematoden (Nematodirus-Arten) aus dem Darm wilder Wiederkäuer* (russ.). Izvestija Akad. Nauk Kazachskoj SSR No. 44, ser. parazitol. No. 6: 99-109.
- 1953. *Die Helminthenfauna der wilden Wiederkäuer Kasachstans* (russ.). Avtoreferat diss. kand. biol. nauk. Institut Zoologii Akademii Nauk Kazachskoj SSR. Alma-Ata. 11 pp.; Ref. in: Vestnik Akad. Nauk Kazachskoj SSR 1954 (No. 5): 89; Literatura po parazitologii Kazachstana. Alma-Ata 1957: 219.
- 1954. *Wildtiere als Reservoir von Helminthosen der landwirtschaftlichen Nutztiere in Kasachstan* (russ.). Prirodnaja očagovost' zaraznych boleznej v Kazachstane, Alma-Ata 2: 179-183.
- 1955. *Analyse der Helminthenfauna der wilden Wiederkäuer Kasachstans* (russ.). Trudy Instituta Zoologii; Akad. Nauk Kazachskoj SSR 3: 73-100.

- SPASSKIJ, A. A. 1951. *Anoplocephalata-Bandwürmer der Haus- und Wildtiere* (russ.). Osnovy cestodologii, Moskva. 1: 735 pp.
- SPEISER, P. 1904. *Drei palaearktische Hippobosciden (Dipt.)*. Zschr. syst. Hymenopt. Dipterol. 4: 177-180.
- STÖDTER, W. 1901. *Die Strongyliden in dem Labmagen der gezähmten Wiederkäuer und die Magenwurmseuche*. Vet. med. Diss. Bern (gedruckt in Hamburg). 108 pp.
- STROH, G. 1932a. *Coenurus cerebralis bei der Gemse*. Berliner Tierärztl. Wschr. 48: 465-466.
- 1932b. *Hypoderma-Larven bei der Gemse*. Münchener Tierärztl. Wschr. 83: 124-125.
- 1936. *Lungenwurmfunde bei 100 Gamsen und ihre krankmachende Wirkung*. Berliner Tierärztl. Wschr. 1936: 696-699.
- STUBBE, H. 1955. *Das Steinwild bei Pontresina*. Forst und Jagd, Ausgabe B: Unsere Jagd. Berlin 5: No. 7: 73-74.
- ŠUL'PIN, L. M. 1948. *Material über Säugetiere und Reptilien des Talasskij Alatau* (russ.). Izvestija Akademii Nauk Kazachskoj SSR No. 51, ser. zool. No. 7: 65-83.
- SULTANOV, G. S. 1953. *Die Schraubenziege in Uzbekistan* (russ.). Trudy Instituta Zoologii i Parazitologii Akad. Nauk Uzbekskoj SSR 2: 3-27.
- SUPPERER, R. und KUTZER, E. 1961. *Die Kokzidien von Reh, Hirsch und Gemse*. Jahrbuch des Oesterr. Arbeitskr. für Wildtierforschung., Graz 1960/61: 128-136.
- SVANBAEV, S. K. 1957. *Wilde Huftiere Kasachstans als Träger von Kokzidien der Haustiere* (russ.). Tezisy dokladov; 9-e soveščanie po parazitol. problemam (Leningrad, 28. 3.-3. 4. 1957 g.): 225-226.
- 1958. *Die Kokzidienfauna der wilden Huftiere Kasachstans* (russ.). Trudy Instituta Zoologii; Akad. Nauk Kazachskoj SSR 9: 187-197.
- VANEY, C. 1914. *Contribution à l'étude de l'hypoderme du bœuf et de l'hypoderme des chèvres*. Compt. rend. 9. Congr. Internat. Zool. (Monaco, 25-30 mars 1913): 665-667.
- VAUCHER, Ch. A. 1945. *Les bouquetins de l'Albris*. Schweizer Naturschutz 11: No. 3, 66-68.
- VELU, H. 1919. *La coccidiose de la chèvre au Maroc et le parasitisme latent de Eimeria arloingi*. Bull. Soc. Path. Exot. 12: 298-301.
- VEREŠČAGIN, N. K. 1938. *Der daghestanische Tur (Capra cylindricornis BLYTH) in Azerbajdžan* (russ.). Trudy Zoologičeskogo Instituta Azerbajdžanskogo Filiala Akad. Nauk SSSR 9/45, 70 pp.
- VSEVOLODOV, B. P. 1948. *Die Reaktion des Lungengewebes der Säugetiere auf die Einwirkung parasitärer Nematoden* (russ.). Trudy Alma-Atinskogo Vet.-zootechničeskogo Instituta 5: 118-136.

- VSEVOLODOV, B. P. und BOEV, S. N. 1948. *Pathologisch-morphologische Veränderungen in den Lungen von Capra sibirica und Ovis ammon bei Synthetocaulinosen* (russ.). Izvestija Akad. Nauk Kazachskoj SSR No. 43, ser. parazitol. No. 5: 60-66.
- WANNER, J. E. 1955. *Über das Klima des Ofenberges*. Ofenpass (Pass dal Fuorn). Herausgegeben von der Generaldirektion PTT Bern: 15-17.
- WENYON, Ch. M. 1926. *Protozoology*. London. 1563 pp.
- WENZEL, E. 1951. *Die Steinböcke am Albris*. Die Alpen, Bern 27: No. 9, 298-301.
- WILCZEK, E. 1931. *Le bouquetin en Suisse*. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 57: 324-327.
- YAKIMOFF, V. L. 1933. *Sur la question des coccidies des animaux vivant en liberté (Première communication)*. Bull. Soc. Path. Exot. 26: 1192-1199.
- YAKIMOFF, V. L., GUSSEFF, V. F. und RASTEGAIEFF, E. F. 1932. *Die Coccidiose der wilden kleinen Wiederkäuer*. Zschr. Parasitenkde. 5: 85-93.
- YAKIMOFF, V. L. und MATSCHOUJSKY, S. N. 1940. *Die Kokzidien der Gemse*. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 82: 16-18.
- YAKIMOFF, W. L. und RASTEGAIEFF, E. F. 1930. *Zur Frage über Coccidien der Ziegen*. Arch. Protistenkde. 70: 185-191; 72: 139-140.
- ZIMMERLI, G. N. 1955. *Der Schweizerische Nationalpark*. Ofenpass (Pass dal Fuorn). Herausgegeben von der Generaldirektion PTT Bern: 52-61.
- ŽURAVLEVA, K. V. und Raußenbach, Ju. D. 1939. *Eine rekognoszierende helminthologische Untersuchung als erste Etappe des Studiums von Helminthen und Helminthosen der Huftiere des westlichen Kaukasus* (russ.). Naučno-metodičeskie Zapiski Glavnogo Upravljenija po Zapovednikam No. 5: 87-104.
-

Die embryonale Erythropoiese der Charadriiformes¹

von

Luise SCHMEKEL

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Basel²

Mit 4 Textabbildungen und 4 Tafeln.

Die folgenden Beobachtungen ergänzen Untersuchungen zur embryonalen Erythropoiese der Vögel, über die 1962 in dieser Zeitschrift berichtet wurde. Sie waren Teil der nun drei Jahrzehnte währenden Bemühungen um eine evolutive Wertung der Vogelontogenese an der Basler Zoologischen Anstalt. Das Hauptziel der Arbeit lag in der Klarstellung der Erythropoiese bei reinen Nestflüchtern (*Gallus* und *Anseres*) und reinen Nesthockern (*Passeres*). Dabei zeigte sich, dass die ersteren im Vergleich zu den letzteren eine ausgesprochen primitive Form der Blutbildung verwirklichen. Ausser diesen extremen Ontogenestypen wurden Arten untersucht, die ihre Entwicklungsweise deutlich zwischen beide Endgruppen stellt: *Columba*, *Apus*, *Melopsittacus* und *Larus*. Die Auslese dieser Arten war nicht zufällig — und die Gelegenheit hochwillkommen, diese Mittelgruppe durch *Uria* und *Vanellus* zu erweitern, um so ihre Bedeutung herauszurücken.

Für die freundliche Förderung dieser Arbeit sei Herrn Prof. Dr. Adolf PORTMANN in Basel herzlich gedankt. Vielfältige Hilfe erfuhr ich von den Teilnehmern der Schweizerischen Lofoten-

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung.

² Herrn Prof. Dr. Otto Kuhn danke ich für die mir am Zoologischen Institut der Universität Köln gebotene Arbeitsmöglichkeit.

expedition 1961 — und beim Anfertigen der Photographien von Frl. L. PETERSEN (Köln).

Das Lummenmaterial (18 Tiere im Alter vom 10. eT bis 1. peT) und einige Tordalke sammelten wir auf der Vogelinsel Vedøy (bei Røst, Lofoten, Norwegen). Die Kiebitzeier stammen aus der Umgebung von Arnheim (Holland) und wurden im Brutschrank des Kölner Zoologischen Institutes erbrütet (12 Tiere im Alter vom 10. eT bis 4. pT). Die histologische Aufarbeitung erfolgte nach der 1962 angegebenen Methode (*Helly*-Fixierung, Paraffin-Einbettung, *Giemsa*- und *May-Grünwald-Giemsa*-Färbung). Wie damals untersuchte ich Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark in der Zeit vom 10. Embryonaltag (abgekürzt: 10. eT) bis zum ersten Postembryonaltag (abgekürzt: 1. peT). Der erste Embryonaltag ist der auf den Bebrütungsbeginn, der erste Postembryonaltag der auf den Schlüpftag folgende Tag.

DIE ERYTHROPOIESE VON URIA AALGE AALGE PONT.
(TROTELLUMME)

Brutzeit: 33 Tage.

Starke intravenöse Erythropoiese findet sich im Dottersack bis zum 21. eT. Sie klingt vom 23. eT bis 25. eT langsam ab. Gleichzeitig veröden die arteriellen und venösen Kapillaren. In der letzten Embryonalwoche werden im Dottersack keine roten Blutzellen mehr gebildet, obwohl der bereits eingezogene Dottersack kurz vor dem Schlüpfen noch wallnussgross ist, reiches Dottermaterial enthält und folglich voll ernährend tätig ist (Abb. 1-6, Tafel 1).

Der Femur besteht bis zum 15. eT aus reiner hyaliner Knorpelsubstanz, in der am 16. eT die Markhöhlenbildung beginnt. Sie schreitet individuell recht unterschiedlich fort. Bei den meisten Tieren wird der letzte Knorpel im Zentrum der Diaphyse erst um den 21. eT abgebaut. Fast gleichzeitig mit dem Knorpelabbau beginnt am 17. eT die Bildung roter und weisser Blutzellen in den ersten, die Knorpelhöhle durchziehenden Gefässen. Bedeutendes Ausmass nimmt die Hämopoiese aber erst am 23. eT an.

Die Leberpräparate ergeben kein eindeutiges Bild. Bei zwei Tieren — eines vom 17. eT, eines vom 25. eT — kommen neben vielen Hämoblasten in grösserer Zahl Erythroblasten und, vor allem bei dem Tier vom 25. eT, auch Proerythrocyten vor. In allen

übrigen Fällen fehlen Folgestadien der roten Reihe, wogegen sich Hämoblasten vom 13. bis 25. eT in einer erstaunlich hohen Anzahl finden (Tafel II, Abb. 7—12, Tafel IV, Abb. 20, 22, 23). Ich vermute, dass diese hohe Hämoblastenzahl der von Haff (1914) beim Huhn um den 7. bis 10. eT geschilderten Erythropoiese — und der bei der Ente um den 22. eT beobachteten Hämoblastenerhöhung entspricht.

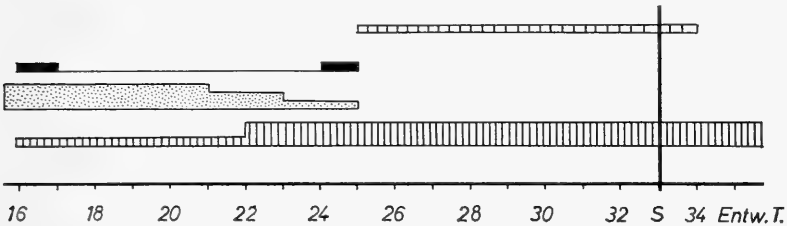


FIG. 1.

Uria Aalge Aalge.

Die Ziffern der Abszisse bedeuten die Anzahl der Entwicklungstage. Der senkrecht schwarz markierte Tag ist der Schlüpfstag.

- Fein gestreift = Femurerythropoiese
- Punktiert = Dottersackerythropoiese
- Schwarz = Lebererythropoiese
- Breit gestreift = Milzerythropoiese

Die Milz zeigt vom 17. bis 19. eT ein Hämoblastenmaximum. Erythroblasten erscheinen bis zum 25. eT selten, danach bis zum 1. peT zusammen mit Proerythrocyten etwas häufiger. Jedoch bleibt dieser schwache Erythropoieseansatz innerhalb der Gesamtblutbildung zur gleichen Zeit bedeutungslos.

Je ein Tordalk (*Alca torda*) vom Schlüpfstag, 2. und 4. peT konnten ergänzend untersucht werden. Alle drei Tiere besitzen im Dottersack keine Erythropoiese mehr. In der Leber finden sich bei dem Alk vom Schlüpfstag zerstreut Hämoblasten, Erythroblasten und Proerythrocyten — bei den älteren Tieren nur selten Hämoblasten. In der Milz entstehen keine roten Blutzellen.

DIE ERYTHROPOIESE VON VANELLUS VANELLUS L. (KIEBITZ).

Brutzeit: 23 Tage

Am 18. eT kollabieren im Dottersack die ersten Kapillaren. Die intakten venösen Gefäße enthalten zu dieser Zeit überwiegend

späte Entwicklungsstadien der roten Reihe. Zwei Tage später, am 20. eT sind nahezu alle Kapillaren verödet. Erythropoiese kommt nur noch selten vor und fehlt an den folgenden Tagen ganz (Tafel III, Abb. 13-18).

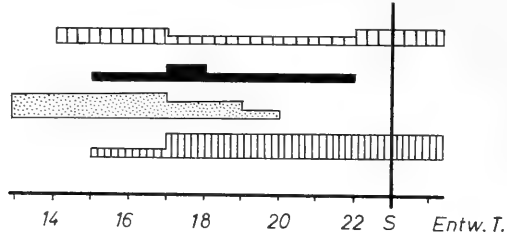


FIG. 2.
Vanellus Vanellus.
Bezeichnung s. Fig. 1.

Die ersten Gefässe dringen am 10. eT in das Knorpelmodell des Femurs. Um den 13. bis 14. eT beginnt in der Diaphyse die Bildung der primären Markhöhle, die sich rasch vergrössert und in der am 16. eT Erythropoiese aller Stadien einsetzt. Sie erreicht am 18. eT ein für den Organismus wichtiges Ausmass.

Am 12. eT besteht die Leber aus stark vascularisiertem, lockerem Parenchym. Es treten häufig Hämoblasten auf, die jedoch Bestandteil des normalen Körperblutes sind. Erythroblasten und Proerythrocyten sowie Neutrophile fehlen nahezu ganz. An den folgenden Tagen geht die Hämoblastenzahl stark zurück — bis am 16. eT leichte Erythropoiese einsetzt und bis zum 22. eT dauert. Ihr Maximum liegt am 18. eT. Am letzten Embryonaltag, Schlüpf-Tag und ersten Postembryonaltag findet sich keine Erythropoiese mehr (Tafel IV, Abb. 21, 24).

In der Milz sind am 15. eT rote und weisse Pulpa deutlich differenziert. Wir beobachten klare — wenn auch geringe — Erythropoiese jeden Alters. Sie hält bis zum 18. eT gleichbleibend an, sinkt bis zum Schlüpf-Tag, um danach erneut anzusteigen (Tafel IV, Abb. 19).

DISKUSSION

Wer *Uria* und *Vanellus* vergleicht, muss auf die so umstrittene Systematik der *Laro-Limicolen* eingehen. Ich stelle daher einige

wenige allgemeine systematische Bemerkungen (a) vor die, am Ende der Arbeit erfolgende evolutiv wertende Diskussion der Befunde (b).

a) SYSTEMATISCHE BEMERKUNGEN:

Seit PARKER 1868 die nahe Beziehung von *Limicolen*, *Lariden* und *Alken* betonte, und GARROD (1873/74) freilich in weiterem Sinne als heute gebräuchlich, den Begriff *Charadriiformes* einführte (zitiert nach TIMMERMANN 1957), — trennen sich bis in die neueste Zeit die Meinungen jener, die *Laro-Limicolen* und *Alken* in einer Ordnung vereinen (FÜRBRINGER 1888, GADOW 1893 bis hin zu WETMORE/PETERS und MAYR/AMADON) und jener, die die *Alken* als eigene Ordnung sehen wollen — sei es wie STRESEMANN (1927 bis 34) mit dem betonenden Hinweis: „Die Alken schliessen sich an die *Laro-Limicolen* und nur an diese an“, — sei es, wie BERLIOZ (1950), der drei getrennte Ordnungen *Lariiformes*, *Charadriiformes* und *Alciformes* unterscheidet. Eine Vereinigung der drei Gruppen zu *Laro-Limicolen* erscheint ihm: „quelque peu arbitraire et forcé en ce qui concerne les *Alciformes*, qui restent certainement bien plus différents des deux autres que ceux-ci ne le sont entre eux, sans même qu'il existe de type véritablement intermédiaire. Aussi leur place paraît-elle plus isolée dans l'échelle des Oiseaux et, à tout prendre, au moins aussi proche des *Colymbiformes* que des *Lariiformes*.“ (S. 859).

TIMMERMANN (1957) spricht sich auf Grund seiner Mallophagenstudien für zwei Unterordnungen *Laro-Limicolen* und *Alcidae* aus: „ . . . müssen wir noch einen kurzen Blick auf die von PETERS durchgeführte Unterteilung der Regenpfeifervögel in die drei Unterordnungen der *Charadrii*, *Lari* und *Alcae* werfen, die nach Massgabe der aviparasitologischen Daten wahrscheinlich besser zugunsten einer Zweiteilung aufgegeben würde, die nur *Laro-Limicolen* und *Alken* unterscheidet, da Watvögel und Möwen näher miteinander verwandt zu sein scheinen, als jede dieser beiden Gruppen mit den Alken . . . Gegen die Erkenntnis aber, dass die Alken neben Möwen und Watvögeln einen echten Bestandteil der *Charadriiformes* bilden, lassen sich meines Erachtens weder von morphologisch-anatomischer noch auch von vergleichend-parasitologischer Seite ernstliche Einwände vorbringen.“ (S. 139).

Zu dem in dem letzten Zitat anklingenden Problem der Beziehung der verschiedenen Unterordnungen der Charadriiformes zueinander, vermag unsere Methode des evolutiven Wertens nichts beizutragen, weil sie — jenseits der grossen, für die ganze Gruppe geltenden Züge — sehr bald von der starken individuellen Eigenart im Blutbildungsmodus jeder Spezies begrenzt wird. Wohl aber bestätigt und erhärtet sie, wie ich im Folgenden zu zeigen hoffe, sehr eindrücklich die Ansicht jener Forscher, die alle drei Gruppen in naher Verwandtschaft sehen.

b) EVOLUTIVE BEDEUTUNG

Das erste Blutbildungsorgan der Vögel ist der Dottersack. Seine hämopoietische Funktion endet — zeitlich unabhängig von seiner ernährenden Aufgabe — im Laufe der Embryonalzeit oder in den ersten beiden Wochen nach dem Schlüpfen (so bei Taube, Wellensittich und Alpensegler). Seine frühembryonale Bedeutung als wichtigstes Organ der Erythropoiese wird für das ganze spätere Leben vom Knochenmark übernommen. Dabei kann die Ablösung der Dottersackhämopoiese durch die des Knochenmarks unmittelbar erfolgen (*Gallus*, *Anatiden*, *Larus*, *Melopsittacus* und *Columba*) — sie muss es jedoch nicht (*Passeres*). Andere Organe, vor allem die Leber, aber auch die Milz können die kritische Zeit zwischen letzter Dottersack- und einsetzender Knochenmarkserythropoiese überbrücken helfen. Dieses Überbrücken, d. h. also, das zeitliche Auftreten und Ineinandergreifen der erythropoietischen Funktionen von Dottersack, Leber, Milz und Knochenmark, geschieht in von Gruppe zu Gruppe wechselnder und charakteristischer Weise. So charakteristischer Weise, dass wir danach, wie 1962 gezeigt wurde, stammesgeschichtlich ältere, primäre von erdgeschichtlich jüngeren, sekundären Zügen der Erythropoiese sondern dürfen. Als primär erwiesen sich:

- a) Lange Dottersackerythropoiese bis zum 22./24. Entwicklungstag.
- b) Vom Schlüpftermin unabhängiger Beginn der Knochenmarkserythropoiese um den 14./15. Entwicklungstag.
- c) Unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarkes.
- d) Fehlende Lebererythropoiese.

Und als sekundär:

- a) Kurze Dottersackerythropoiese, die zwischen dem 9. und 12. Entwicklungstag endet.
- b) Beginn der Knochenmarkserythropoiese um den Schlüpfstag.
- c) Keine unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarkes.
- d) Transitorische Lebererythropoiese.

Vanellus (Fig. 2) und *Uria* (Fig. 1) vereinen beide drei primäre Erscheinungen, wie lange Dottersackerythropoiese, vom Schlüpftermin unabhängiger Beginn der Knochenmarkserythropoiese und unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarkes — mit einer sekundären Erscheinung, der wenn auch bei beiden Arten geringen, so doch klaren Lebererythropoiese.

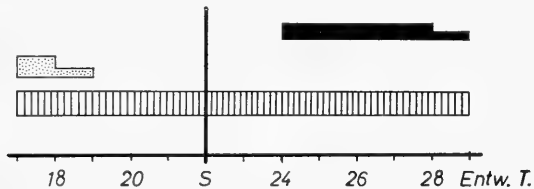


FIG. 3.

Larus ridibundus.

Bezeichnung s. Fig. 1.

Sie wird bei *Vanellus* durch die Bildung roter Blutzellen in der Milz ergänzt. Die embryonale Erythropoiese von *Uria* und *Vanellus* stimmt also in den Hauptzügen deutlich überein, so different sie auch auf den ersten Blick erscheinen mag, weil bei *Uria* durch die sehr lange Brutzeit in manchem abweichende Entwicklungserscheinungen auftreten. Sie gleicht in diesen Hauptzügen, wie die Tabelle zeigt, ganz *Larus* (Fig. 3) und weicht deutlich von den anderen untersuchten Arten und Gruppen ab.

Die Dottersackerythropoiese von 20 (*Vanellus*) bis 24 (*Uria*) Tagen und der Anfang der Knochenmarkserythropoiese am 16. (*Vanellus*) bzw. 17. eT (*Uria*), zählen zu den 1962 hervorgehobenen Phänomenen, die bei Nesthockern und Nestflüchtern zum absolut

gleichen Zeitpunkt der Entwicklung auftreten. Sie haben sich einheitlich als primär erwiesen. Bei *Uria* beginnt die blutbildende Tätigkeit des Knochenmarkes trotz der auf 33 Tage ausgedehnten Brutdauer nur kurz nach der Zeit um den 14. eT, der Zeit „potentieller Schlüpfreife“ (PORTMANN 1959, 1961, HAEFELFINGER 1958, JOOS 1942 und 1952). Zu beachten ist jedoch, dass die Erythropoiese nach dem 17. eT zunächst nur ganz langsam zunimmt und erst am 23. eT ein, für die Gesamthämopoiese des Organismus bedeutsames Ausmass erreicht.

Die verzögerte Entwicklung von *Uria* und die Milzerythropoiese von *Vanellus* heben erneut mit aller Deutlichkeit Reichtum und Varianten der Mittelgruppe hervor. Die vorliegenden Beobachtungen bekräftigen, indem sie stammesgeschichtlich werten, die nahe Verwandtschaft von *Uria*, *Vanellus* und *Larus*. Alle drei Arten besitzen geringe transitorische Lebererythropoiese, langandauernde Dottersackerythropoiese, vom Schlüpftermin unabhängigen Beginn der Knochenmarkerythropoiese und unmittelbare Ablösung der Hämopoiese des Dottersackes durch die des Knochenmarkes. Auf Grund ihrer embryonalen Blutbildung ordnen sie sich als geschlossene Gruppe, abweichend von den übrigen untersuchten Arten, zwischen *Gallus* und *Anseres* auf der einen, *Columba* und *Melopsittacus* auf der anderen Seite — und folgen damit der Stufenreihe der Ontogenesetypen von PORTMANN 1935 (Fig. 4).

So bestätigen auch diese Untersuchungen wieder, wie sehr evolutives Werten mithilfe, ontogenetische Fakten zu ordnen, Formenverwandtschaft zu klären — und das je Individuelle recht klar hervorzuheben.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Erythropoiese in Dottersack, Leber, Milz und Knochenmark von *Uria* und *Vanellus* wird vom 10. Embryonaltag bis zum ersten Postembryonaltag untersucht und mit der embryonalen Erythropoiese von *Larus* verglichen. Es zeigt sich, dass alle drei Arten langandauernde Dottersackerythropoiese (bis zum 20. Embryonaltag und länger), vom Schlüpftermin unabhängigen Beginn der Knochenmarkerythropoiese, unmittelbare Ablösung der Haemopoiese des Dottersacks durch die des Knochenmarks

und leicht transitorische Lebererythropoiese aufweisen. Sie bilden mit diesen übereinstimmenden Hauptzügen der embryonalen Erythropoiese eine geschlossene Gruppe, die von allen bisher

SEKUNDÄR					Leberer. vorhan.	Knochen -m. beg. um S	Keine dir. Abl. Ds./Km	Kurze D'sacke.	Transit. Leberer.
<i>Passeres</i>									
<i>Apus</i>									
<i>Melopsittac.</i>									
<i>Columba</i>									
<i>Vanellus</i>									
<i>Uria</i>									
<i>Larus</i>									
<i>Anseres</i>									
<i>Gallus</i>									
PRIMÄR	Leberer. fehlt	Knochen -m. beg. vor S	Direkte Ablös. Ds./Km	Lange D'sacke.					

FIG. 4.

untersuchten Arten abweicht. Das hebt erneut die nahe Verwandtschaft von Limicolen, Lariden und Alken hervor. Als Charadriiformes fügen sie sich klar in die Stufenfolge der Ontogenesetypen von PORTMANN (1935), bestätigen und bekräftigen diese.

RÉSUMÉ

L'érythropoïèse est examinée chez *Uria* et *Vanellus* du 10^e jour embryonnaire au 1^{er} jour postembryonnaire (sac vitellin, foie, rate et moëlle osseuse). La comparaison avec *Larus* démontre une longue période érythropoïétique dans le sac vitellin chez les 3 espèces (jusqu'au 20^e jour embryonnaire et au delà). Le début de la forma-

tion du sang dans la moëlle osseuse est indépendant du moment de l'éclosion et suit immédiatement la fin des processus du sac vitellin. Une faible activité transitoire du foie est constatée. Les trois espèces forment à ce point de vue un groupe homogène qui se distingue des autres types d'oiseaux étudiés jusqu'ici. Nos recherches confirment une fois de plus la parenté étroite des Limicoles, des Mouettes, et des Guillemots. Elles se placent clairement dans la sériation ontogénétique proposée par PORTMANN (1935).

SUMMARY

The erythropoiesis in yolk sac, liver, spleen and bone marrow from the 10th embryonic day to the first postembryonic day has been tested in *Uria* and *Vanellus* and compared to the erythropoiesis in *Larus*. All the species show a long-lasting erythropoiesis in the yolk sac (up to the 20th embryonic day or longer); the beginning of hematopoiesis in the bone marrow does not depend on the hatching date and immediately supersedes the erythropoiesis in the yolk sac, and a slight transient erythropoiesis in the liver is observed. These three species form, as regards the main traits of erythropoiesis, a closed group that differs from all species so far tested. This stresses once again the close relationship between the shorebirds, gulls and auks. As Charadriiformes, they clearly fit in the ontogenetic gradation suggested by PORTMANN (1935).

LITERATUR

- BERLIOZ, J. 1950. *Traité de Zoologie XV*, Paris.
- FÜRBRINGER, M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*. Amsterdam und Jena.
- GADOW, H. 1893. *Vögel*, in *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Bd. 6, Abt. 4, Leipzig.
- GARROD. 1873-1874. *On certain Muscles of the Thigh of Birds and on their Value in Classification*. Proc. zool. Soc. London 626, 111.
- HAEFELFINGER, H. R. 1958. *Beiträge zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns bei Vögeln*. Basel, Helbing und Lichtenhahn.
- JOOS, Ch. 1942. *Vergleichende Ontogenese des Darmtraktes von *Melospitacus undulatus**. Verh. Nat. Ges. Basel.

- JOOS, Ch. 1952. *Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln*. Rev. suisse Zool. 59.
- MAYR E. und AMADON, D. 1951. *A Classification of Recent Birds*. American Museum Novitates, No. 1496.
- PETERS, J. L. 1934. *Check-List of Birds of the World*. Vol. 2, Cambridge, Mass.
- PORTMANN, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta Biother. 1.
- 1939. *Die Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln*. Vierteljahrsschrift Nat. Ges. Zürich 104.
- 1962. *Cerebralisation und Ontogenese*. Mediz. Grundlagenforschung 4.
- SCHMEKEL, L. 1962. *Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel*. Rev. suisse Zool. 69.
- STRESEMANN, E. 1927-1934. *Aves*, in Hdbch. d. Zoologie, Bd. 7, Leipzig.
- TIMMERMANN, G. 1957. *Studien zu einer vergleichenden Parasitologie der Charadriiformes oder Regenpfeifervögel*. Parasitologische Schriftenreihe, Heft 8, Jena.
- WETMORE, A. 1951. *A revised Classification for the Birds of the World*. Smithsonian misc. Coll. 117, No. 4.

TAFEL I.

- 1) Vergr. 180 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Übersichtsbild einer Dottersackzotte. Die zentrale arterielle Kapillare (At) wird von zahlreichen venösen Kapillaren (Ve) umgeben, in denen dicht Erythrocyten jeden Alters liegen.
- 2) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Ausschnitt aus Abb. 1
- 3) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Venöse Dottersackkapillare mit Hämoblasten (Hbl), Proerythroblasten (Pebl), Erythroblasten (Ebl), Proerythrocyten (Pec). Perivascularär liegen neutrophile Metamyelocyten (Mmy) und Neutrophile (Neu).
- 4) Vergr. 267 fach. Giemsa. *Uria*, 12. eT. Übersichtsbild über eine Dottersackzotte.
- 5) Vergr. 267 fach. Giemsa. *Uria*, 1. peT. Übersichtsbild von zwei Dottersackzotten. Venöse und arterielle Kapillaren sind kollabiert. Die ursprünglich perivascularär gelegenen Neutrophilen (Neu) nehmen den Platz der ehemaligen Gefäße ein.
- 6) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Neutrophiler Promyelocyt II (Pmy) aus dem Dottersack. Noch deutlich sichtbarer Nukleolus, Sphäre, grobkörnige Azurgranulation und feinere eosinophile Granula (hell, über dem Kern liegend).

TAFEL II.

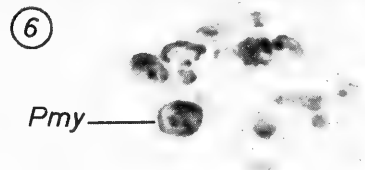
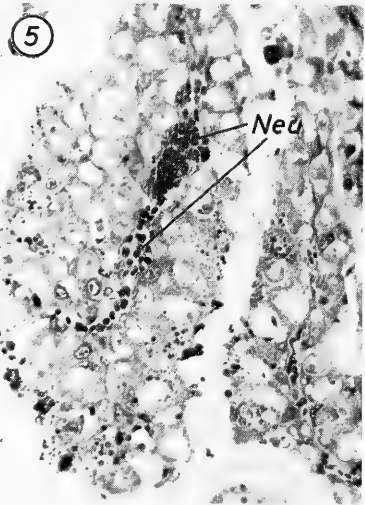
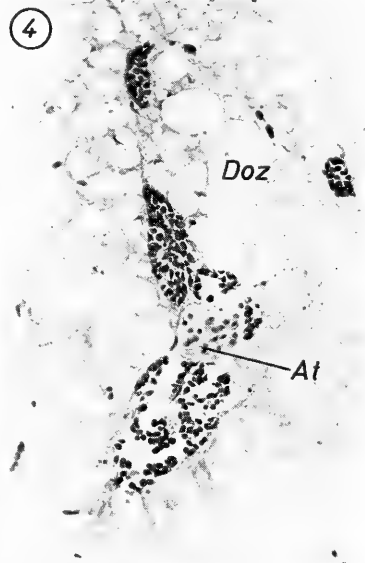
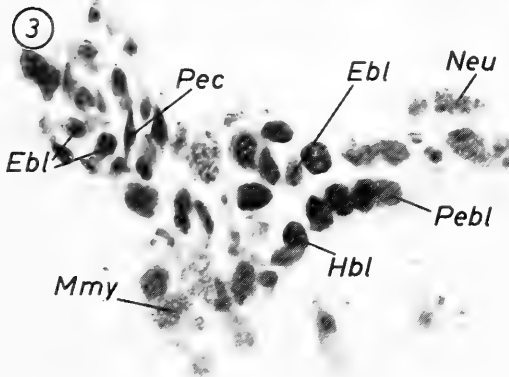
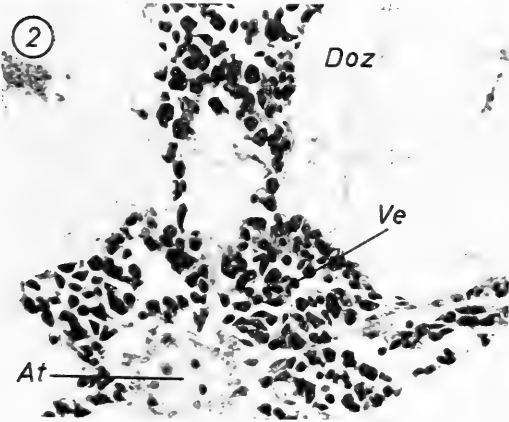
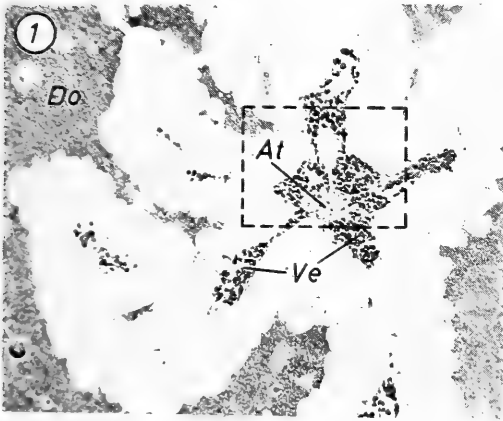
- 7) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 10. eT. Leberparenchym. Grosse Sinus mit viel Erythrocyten. Keine Erythropoiese.
- 8) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 14. eT. Leberparenchym. Seltene Hämoblasten und polychromatische Erythrocyten. Vgl. Abb. 11.
- 9) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Leberparenchym. Vgl. Abb. 12.
- 10) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 18. eT. Leberparenchym. Hämoblasten (Hbl.) und Erythroblasten (Ebl) sind selten.
- 11) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Uria*, 14. eT. Leberparenchym. Seltene Hämoblasten (Hbl), Proerythrocyten (Pec) und polychromatische Erythrocyten (Ec). Leberzellen (Lz), Sinusendothel (End). Vgl. Abb. 8.
- 12) Vergr. 1296 fach. Giemsa, *Uria*, 17. eT. Leberparenchym. Hämoblasten (Hbl), Proerythroblasten (Pebl) und Erythroblasten (Ebl) finden sich häufig neben reifen Erythrocyten. Vgl. Abb. 9.

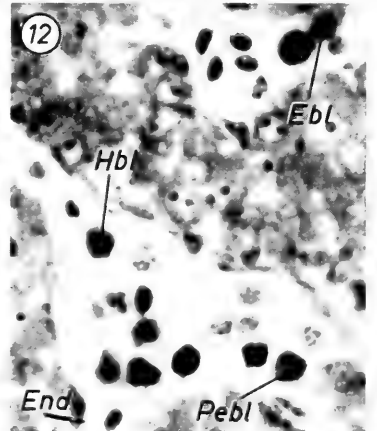
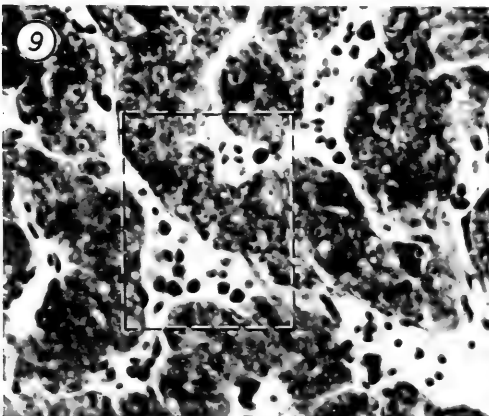
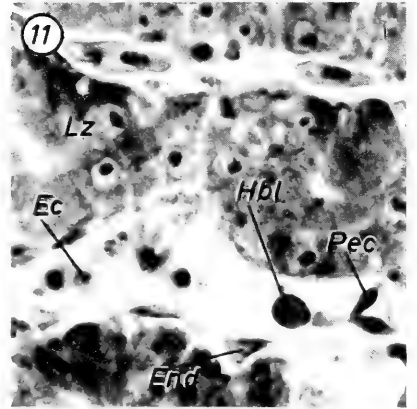
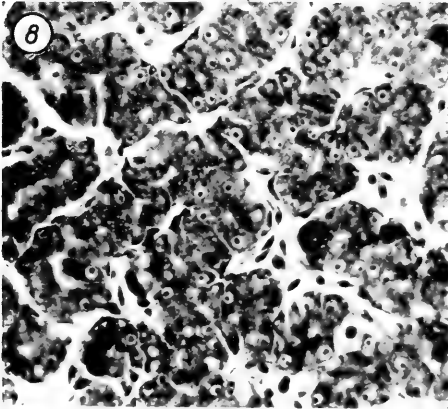
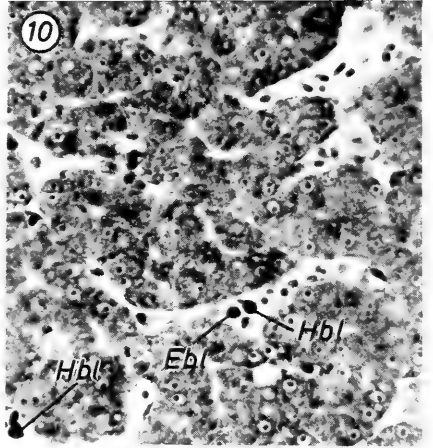
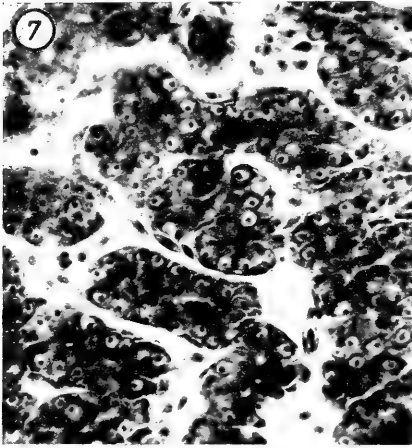
TAFEL III.

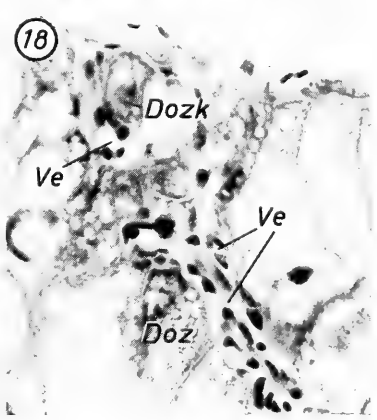
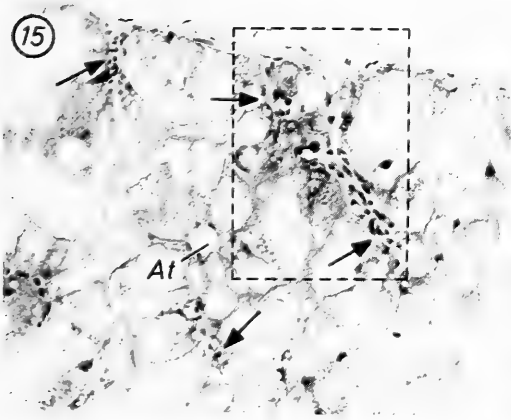
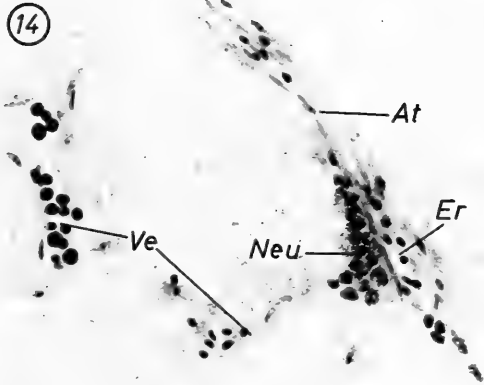
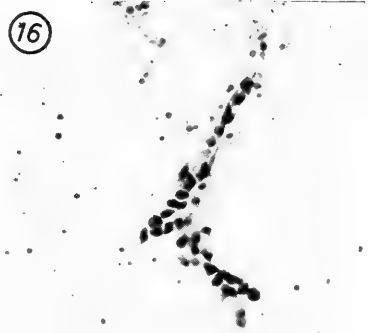
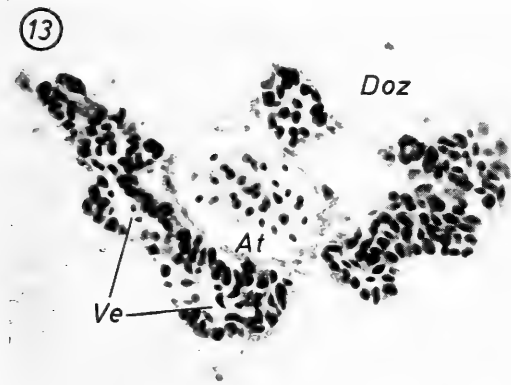
- 13) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Vanellus*, 15. eT. Übersichtsbild von einer Dottersackzotte. In den venösen Kapillaren (Ve) reiche Erythropoiese.
- 14) Vergr. 460 fach. Giemsa. *Vanellus*, 20. eT. Venöse und arterielle Kapillaren aus einer Dottersackzotte. Im perivascularären Gewebe der Arterie liegen viele reife neutrophile Granulocyten (Neu).
- 15) Vergr. 267 fach. Giemsa. *Vanellus*, Schlüpftag. Dottersack. Es ist eine weit offene Arterie zu sehen. Alle anderen Gefäße sind kollabiert (Pfeile), die Kerne ihrer Endothelien haben sich auffällig angefärbt. Vgl. Abb. 18.
- 16) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Vanellus*, 18. eT. Venöse Kapillare aus dem Dottersack.
- 17) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Vanellus*, 18. eT. Venöse Kapillare aus dem Dottersack mit Hämoblasten (Hbl), Proerythroblasten (Pebl) und Erythroblasten (Ebl).
- 18) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Vanellus*, Schlüpftag. Ausschnitt aus Abb. 15. Kollabierte Venen (Ve). Dottersackzellen (Doz) und Kern einer Dottersackzelle (Dozk).

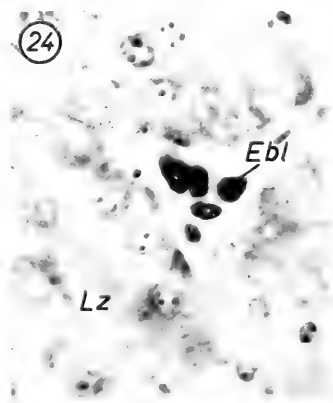
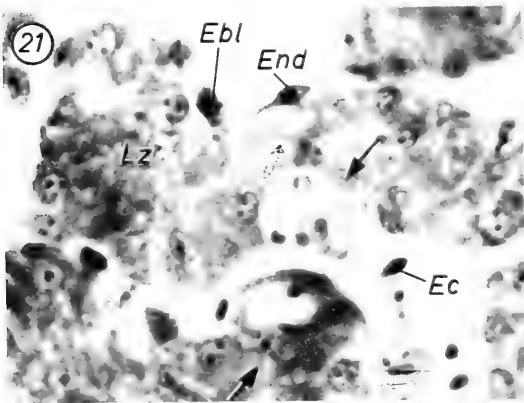
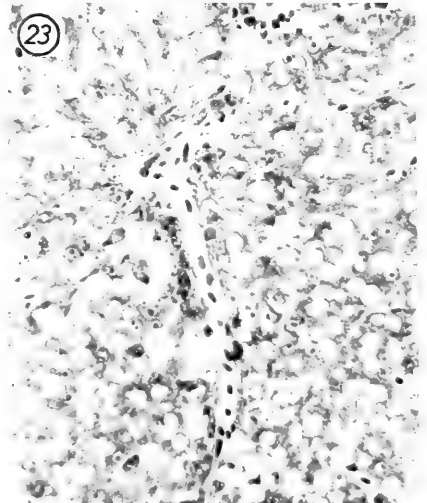
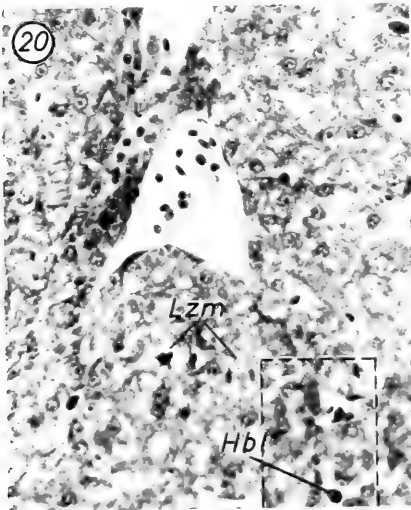
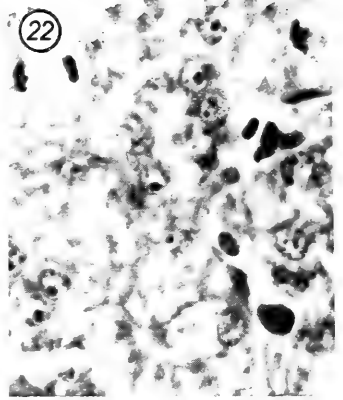
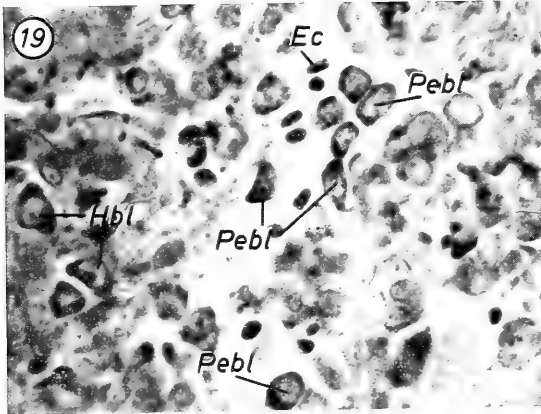
TAFEL IV.

- 19) Vergr. 1296 fach. May-Grünwald-Giemsa. *Vanellus*, Schlüpftag. Milzsinus mit Proerythroblastentetrade (Pebl), drei weiteren Proerythroblasten und links im Bild Hämoblasten (Hbl).
- 20) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 25. eT. Leberparenchym. Unten rechts im Bild ein Hämoblast (Hbl). Leberzellmitosen (Lzm). Vgl. Abb. 22.
- 21) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Vanellus*, 16. eT. Leberparenchym mit Erythroblasten (Ebl) und Erythrocyten (Ec). Endothelzellen (End). Die Bedeutung der beiden mit Pfeil markierten Leberzellen ist unklar.
- 22) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Uria*, 25. eT. Leberparenchym. Ausschnitt aus Abb. 20.
- 23) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 1. peT. Dichtes, vakuolenreiches Leberparenchym. Keine Erythropoiese.
- 24) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Vanellus*, 16. eT. Leberparenchym mit Erythroblastentetrade. (Lz) = Leberzellen. Vgl. Abb. 21.









Die postembryonale Ausbildung der Körperproportionen bei Vögeln

(Unter besonderer Berücksichtigung der Limicolen)

von

Lukas R. SCHIESS

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 15 Textabbildungen, 7 Tabellen und 3 Tafeln.

INHALT

	Pages
I. EINLEITUNG	690
Problemstellung	690
II. MATERIAL UND METHODE	692
III. SCHLÜPFSTADIEN-VERGLEICH	696
Einleitung	696
A. Nestflüchter (<i>Megapodius</i>)	698
B. Nesthocker (<i>Sturnus</i>)	700
Zusammenfassung	701
C. Zwischentypen	701
1. Nestflüchter	702
2. Platzhocker	705
3. Nesthocker	707
4. Überblick	709

	Pages
IV. DIE POSTEMBRYONALENTWICKLUNG DER LIMICOLEN	712
Einleitung	712
A. Wachstumsverlauf der einzelnen Organe	715
1. Bein	715
2. Flügel	716
3. Kopf	716
a) Schädellänge	716
b) Schnabel	718
4. Körperlänge	718
5. Gewicht	719
6. Federn	720
B. Wachstumsverlauf bei den einzelnen Gruppen	721
1. <i>Charadriidae</i>	721
2. <i>Scolopacinae</i>	721
3. <i>Recurvirostrinae</i>	721
4. <i>Burhinidae</i>	724
5. <i>Glareolidae</i>	724
C. Spezielle Probleme der Evolution bei Limicolen	724
a) Abnahme der gruppentypischen Artgrösse	725
b) Abwandlung der Proportionen (extreme Gestalten)	728
c) Intensivierung der Brutpflege als des elterlichen Beitrags an der Ontogenese (Nesthockertendenz)	732
V. DISKUSSION	733
VI. ZUSAMMENFASSUNG (RÉSUMÉ, SUMMARY)	736
LITERATURVERZEICHNIS	739
TAFELN: ABBILDUNGEN 1-7	

I. EINLEITUNG

Diese Arbeit ist im Rahmen der Untersuchungen der Zool. Anstalt Basel über die Morphologie der Vögel entstanden. Spezielles Gewicht wurde in diesen Studien, die sich über drei Jahrzehnte erstrecken, auf die Erforschung der Cerebralisation und Ontogenese gelegt, denn diese sind in besonderer Weise dazu geeignet, unsere Kenntnisse über die Ranghöhe der einzelnen Formen, und damit über den phylogenetischen Entwicklungsgrad, zu erweitern.

Während die Systematik der Säuger die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge einigermaßen wiedergibt, glauben einige Forscher, bei den Vögeln auf einen stammesgeschichtlichen Aufbau der Systematik verzichten zu müssen. Dieser Auffassung steht die Überzeugung gegenüber, dass sich bei Berücksichtigung eines Maximums von Faktoren phylogenetische Schlüsse ziehen lassen, die mit der Zeit zu einem natürlichen System führen können. In diese Fragestellung ordnet sich die hier vorliegende Studie ein, die sich mit einem Aspekt der postembryonalen¹ Ontogenese, nämlich dem Aufbau der Körperproportionen befasst.

Die Abstammung der Vögel von den Reptilien darf als gesichert gelten. Wir können also Eigenschaften der Vögel, die schon bei den Reptilien allgemein und in entsprechender Weise ausgebildet sind, als ursprünglich bewerten.

Den Reptilien ähnlich wachsen die ursprünglichsten Nestflüchter gleichmässig heran. Die Entwicklung wird im Zusammenhang mit der Warmblütigkeit beschleunigt. Mit dem Nesthocker vom Singvogeltyp ist die extremste Abwandlung erreicht: stärkste Verschiedenheit zwischen Altvogel und Nestling bei grosser, geradezu parasitärer Abhängigkeit der Jungen. Sowohl bei Nesthockern als auch bei Nestflüchtern können extreme Proportionen aufgebaut werden. Bei letzteren kann aber der Aufbau langer Glieder, wegen der beschleunigten Ontogenese der Vögel, nicht in reptilienähnlicher Weise erfolgen. Die Reptilien erreichen ihre Grenzgrösse erst nach lange dauerndem Aufbau und werden lange vor deren Erreichen geschlechtsreif. Vögel dagegen bauen ihre Adultgrösse rasch auf und erwerben damit in relativ kurzer Zeit die Flugfähigkeit, die ihnen erst die volle Aktivität ermöglicht (wir wollen hier von den sekundär flugunfähigen Formen absehen). Die Geschlechtsreife erreichen die Vögel erst spät, bei einzelnen Formen sogar mehrere Jahre, nachdem sie ausgewachsen sind.

Der Aufbau der Endgestalt wird im Gegensatz zu Reptilien durch ungleichmässiges, allometrisches Wachstum erreicht. Beim Ausschlüpfen ist das Küken dem Erwachsenen mit steigender Evolution unähnlicher. Eine Folge dieser Veränderung, die post-

¹ Den Begriff postembryonal verwende ich in einem allgemeineren Sinne für die Periode zwischen Schlüpfmoment und Wachstumsende. Als Abschluss gilt im allgemeinen das Ende des Handschwingerwachstums, wenn nicht andere Körpermasse länger wachsen.

embryonale Umproportionierung, wurde schon früh bemerkt und bildete Gegenstand verschiedener Untersuchungen:

An verschiedenen alten Nestlingen prüfte SCHAUB (1907) das Wachstum der Ardeiden. KRAMER (1953, 1959) untersuchte den Verlauf des Wachstums an Möven und Tauben. MASHLANKA (1954) stellte Versuche über den Einfluss der Ernährung auf das Wachstum bei Silbermöven an. DINNENDAHL und KRAMER (1957) und MEUNIER (1958) studierten die Beziehung zwischen Adultgestalt und Wachstum.

Der Schlüpfmoment erhält bei Vögeln wie bei Reptilien eine besondere Bedeutung als Abschluss der Embryonalperiode und als Beginn des Lebens in einer völlig neuen Umwelt. Das Verlassen des Eies ist einer der kritischen Zeitpunkte der Vogelontogenese, da hier bedeutende Umstimmungen der Wachstumsvorgänge stattfinden.

Es schien uns deshalb eine Untersuchung wert, die Beziehung zwischen Ontogenesetypus und morphologischer Ausformung der Proportionen im Schlüpfmoment zu prüfen. Zusätzlich habe ich bei den Limicolen das Wachstum während der postembryonalen Periode studiert, da diese Gruppe eine grosse Zahl von Varianten zeigt.

An dieser Stelle möchte ich meinem geschätzten Lehrer Professor A. Portmann danken für den Anstoss zu dieser Arbeit und für seine wertvollen Ratschläge wie auch für seine hilfreiche Kritik bei der Abfassung des Manuskriptes.

Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Dr. Luc Hoffmann, La Tour du Valat, ohne dessen grosszügige Gastfreundschaft und praktische Unterstützung diese Untersuchung nicht zustande gekommen wäre.

Herr Dr. E. Sutter stellte mir in zuvorkommender Weise Material aus dem Naturhistorischen Museum zur Verfügung und Herr Dr. Hans Wackernagel gab mir wertvolle Ratschläge, die mir bei der Aufzucht der Limicolen sehr zustatten kamen. Auch diesen Herren sowie allen, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, bin ich zu Dank verbunden.

II. MATERIAL UND METHODE

Zur Gegenüberstellung der Schlüpfgestalten wurden die Proportionen beim Ausschlüpfen bei systematisch verschiedenen Gruppen ausgemessen. Aus den reichen Beständen der Zoologischen Anstalt Basel nahm ich die teils in Formol, teils in Alkohol fixierten

Jungvögel europäischer Arten im Schlüpfmoment zum Untersuchen und Messen. Im ganzen waren es 137 Exemplare aus 40 Arten. Alle Arten, die nur in einem Exemplar verfügbar waren, wurden zwar für den allgemeinen Vergleich benützt, werden aber in den Tabellen nicht aufgeführt.

Es standen mir ferner noch 2 Exemplare von *Megapodius freycinet* aus dem Naturhistorischen Museum in Basel zur Verfügung, die kurz nach dem Schlüpfen gesammelt worden waren. Auch konnte ich dort zur Ergänzung die Balgsammlung konsultieren und zahlreiche Messungen vornehmen.

Zur Untersuchung des Wachstums der Limicolen habe ich folgende Arten aufgezogen:

- 9 Ex. *Charadrius alexandrinus* (Seeregenpfeifer)
- 3 Ex. *Tringa totanus* (Rotschenkel)
- 4 Ex. *Recurvirostra avosetta* (Säbelschnäbler)
- 4 Ex. *Himantopus himantopus* (Stelzenläufer)
- 2 Ex. *Burhinus oedicephalus* (Triel)

Stark angebrütete Eier wurden in den Brutkasten verbracht und dort ausgebrütet. Kurz nach dem Schlüpfen wurden die Jungen gemessen und gewogen. Da sie sehr wärmebedürftig sind, wurden sie unter einer Infrarotlampe gehalten, die durchgehend brannte. Nach dem Durchbrechen der Konturfedern brachte ich die Vögel in eine Freivolière. Bis zum Abschluss des Wachstums wurden sie im Abstand von zwei und mehr Tagen gemessen und gewogen. Als Ergänzung dazu konnte ich in den Brutgebieten aufgefundene frischgeschlüpfte Jungvögel messen. Auch zahlreiche Limicolen auf dem Durchzug, die zur Beringung gefangen wurden, mussten Messungen über sich ergehen lassen.

Aus früheren Aufzuchten aus der Zoologischen Anstalt Basel standen mir eine grosse Anzahl von Messungen zur Verfügung. Diese zusätzlichen Angaben ermöglichten mir auch bei *Vanellus vanellus* (Kiebitz) und *Glareola pratincola* (Brachschwalbe), das postembryonale Wachstum der Extremitäten zu prüfen. Zum Vergleich zog ich verschiedene Seeschwalben auf. Sämtliche aufgezogenen Arten sind Brutvögel des Rhonedeltas und wurden auch dort untersucht. Die Aufzuchten konnte ich in den Jahren 1959 und 1960 auf der Station biologique de la Tour du Valat durchführen.

Die Messungen betreffen folgende Masse:

Kopflänge: von der Schnabelspitze bis zur Occipitalregion.

Schnabellänge: von der Spitze bis zum dorsalen Federansatz.

Unterschenkel und Tibiotarsus (Lauf): die Knochenlänge.

Mittelzehe: vom Ansatz bis zur Krallenspitze.

Diese 3 Masse ergeben die Beinlänge.

Unterarm: vom Ellbogen bis zum Handgelenk.

Hand: bis zur Fingerspitze (unter erster und zweiter Handschwinge).

Beide zusammen werden als Flügelskelett bezeichnet.

zweite Handschwinge.

zweite Armschwinge.

Flügelänge: vom Bug bis zur Spitze der längsten Handschwinge unter grösstmöglicher Streckung.

Körperlänge: von der Pygostylspitze bis zu den letzten Halswirbeln, die den Rumpf nicht mehr überragen. Es muss darauf geachtet werden, dass der zu messende Vogel möglichst flach zu liegen kommt. Da dieses Mass etwas stärker variiert, wurde meist das Mittel aus drei Messungen genommen (s. Fig. 1).

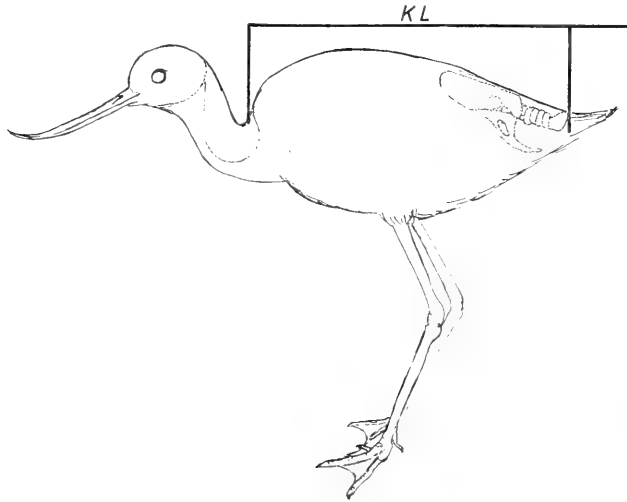


FIG. 1.

Das Messen der Körperlänge (KL).

Um verschieden grosse Vögel zu vergleichen, wurden viele Methoden angewandt. SCHAUB verglich die Wachstumsgeschwin-

digkeiten der Extremitäten mit der Zunahme der dorsalen Rumpfwirbel bei seinen fixierten Nestlingen von Reihern. MEUNIER, der die Allometrie der Flügel studierte, verwendete Gewicht und Wirbelsäulenlänge als Vergleichsmass. KRAMER (1953 und später) nahm die Summe von 8 bzw. 11 Masstrecken zur Basis seiner Untersuchungen.

Die Methode von SCHAUB lässt sich nur an fixierten Tieren durchführen und kam daher für meine Untersuchungen nicht in Betracht.

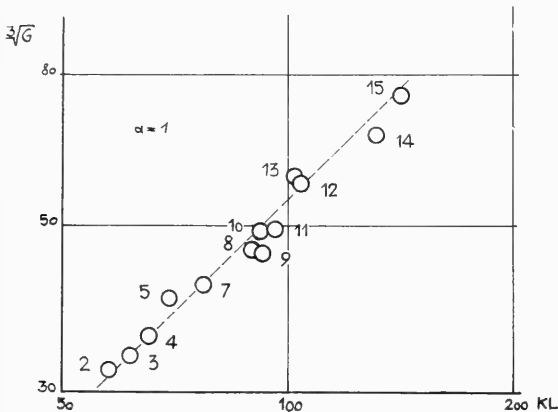


FIG. 2.

Das Verhältnis von Körperlänge und Gewicht auf die gleiche Potenz gebracht, ist bei den ausgewachsenen Limicolen proportional. 2—15 vergl. Fig. 5.

Das Körpergewicht ist grossen Schwankungen unterworfen und kann nur dann zu befriedigenden Ergebnissen führen, wenn eine grosse Zahl von Tieren gewogen und der Durchschnitt genommen werden kann.

Die Methode KRAMERS ist wohl die genaueste, doch müssen jeweils die Werte des zu untersuchenden Organes von der Bezugsgrösse wieder abgezogen werden. Da diese Methode sehr umständlich ist und für einzelne Darstellungen nicht verwendet werden kann (Schlüpfstadienvergleich), musste ich anders vorgehen. Auf der Suche nach einem Vergleichsmass stiess ich bei MEUNIER (1959) auf das Mass der Rumpflänge. Er stellte an frisch abgebalgten Vögeln die Wirbelsäulenlänge vom Atlas bis zum Sacrum fest und zog davon die Länge des Halses bis zu den letzten, den Rumpf

nicht überragenden Halswirbeln ab. Auf das lebende Tier übertragen, ergab sich daraus die Körperlänge unter Einbeziehung des Schwanzteils der Wirbelsäule. Damit war eine Messtrecke gefunden, die repräsentativ für die Gesamtgrösse der einzelnen Individuen im jeweiligen Wachstumsstadium gelten konnte. Mit dem Gewicht verhält sich, auf gleiche Potenz gebracht, die Körperlänge ungefähr isometrisch (Fig. 2).

Die Darstellungsweise bei den Fig. 2, 5, 6, 9, und 10 ist doppelt logarithmisch, so dass man den Allometriegrad direkt aus dem Anstiegswinkel der Geraden messen kann. Der Tangens der Anstiegswinkels ergibt die Konstante α in der Allometrieformel von Huxley $y = bx^\alpha$. Verhalten sich die verglichenen Grössen proportional zueinander, so ist der Anstiegswinkel 45° , d. h. $\alpha = 1$.

III. SCHLÜPFSTADIEN-VERGLEICH

Der Vogelkeim muss sich im engbegrenzten Raum seiner Eischale entwickeln und erhält, abgesehen vom Gasaustausch, keine Stoffe von aussen zugeführt. Als einzige Vertebratenklasse weisen die Vögel keine viviparen Formen auf. Die Proportionen des Embryos können daher nie die durch die Eischale gegebenen Dimensionen durchbrechen. Im Uterus der Säuger dagegen sind die Raumverhältnisse nicht allseitig fest begrenzt. Es kann entweder eine grosse Zahl von Jungen getragen werden, die mit geringer Grösse zur Welt kommen, wie bei den primären Formen (Nesthocker), oder es werden wenige, ev. nur ein einziges Junges geboren, das über ähnliche Proportionen wie seine Eltern verfügt (Nestflüchter). Sogar bei so extremen Gestalten wie z. B. den Giraffen besitzen schon die Neugeborenen relativ längere Extremitäten als ihre Eltern. Bei einem extrem proportionierten Vogel aber, wie z. B. dem Storchen, ist von seinen langen Beinen beim Schlüpfen noch nicht mehr aufgebaut als bei einem Vogel ähnlicher Adultgrösse mit kurzen Beinen. Der grösste Teil des Extremitätenwachstums muss daher in der Postembryonalzeit geleistet werden. Ich will versuchen, einen Einblick in die Beziehung zwischen Schlüpfproportionen und Ontogenesemodus einerseits und der Postembryonalzeit andererseits zu erhalten durch einen Vergleich der Vogelgestalt beim Ausschlüpfen bei verschiedenen Gruppen.

Diesen Vergleich möchte ich mit der Gegenüberstellung von *Megapodius* und *Sturnus* beginnen, dh. zwei extremen Vertretern des Nestflüchter- resp. Nesthocker-Typus. (s. Fig. 3).

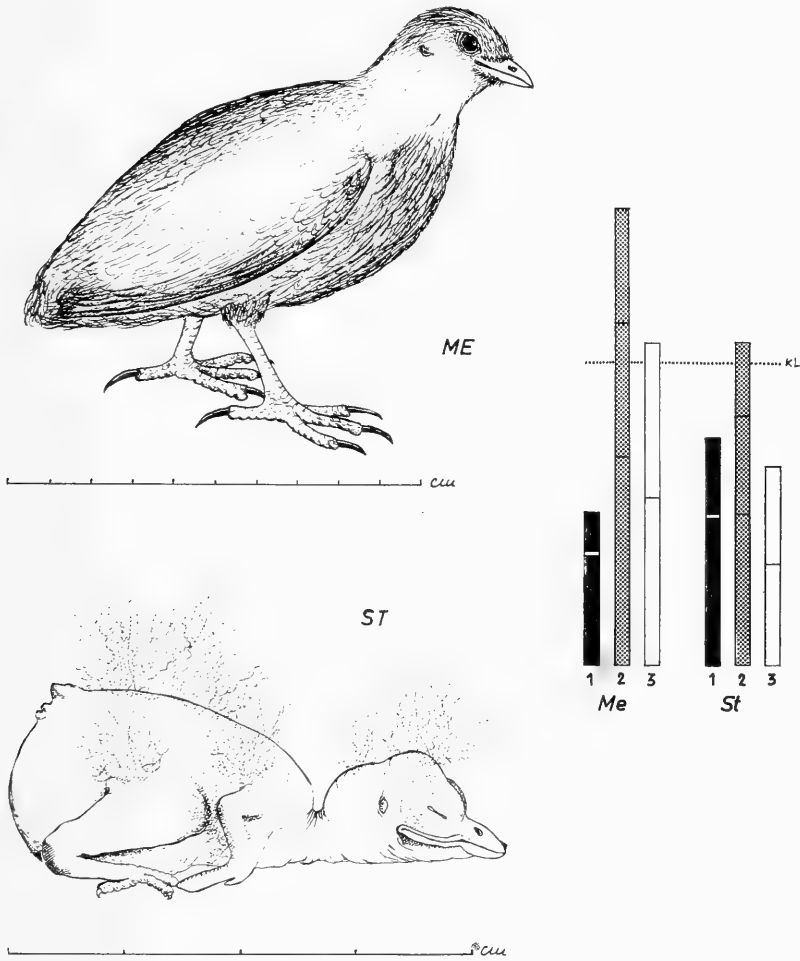


FIG. 3.

Grossfusshuhn und Star im Schlüpfstadium und ihre Proportionen schematisch. Me = *Megapodius freycinet*, St = *Sturnus vulgaris*, KL = Körperlänge, 1 Kopf (Schädel + Schnabel), 2 Bein (Unterschenkel + Tarsus + Mittelzehe), 3 Flügelskelett (Unterarm + Hand).

A. NESTFLÜCHTER

Unter den recenten Vögeln sind die *Megapodiden* (Grössfuss-hühner) wahrscheinlich die ursprünglichste Vogelgruppe.

Während STRESEMANN (1927-1934) das Bebrüten der Eier als ein primäres Vogelverhalten betrachtet und dessen Verlust bei den Megapodiden als sekundäre Erscheinung beurteilt, sieht FRANZ (1924) im Fehlen der Bebrütung einen Primitivzug. Er nimmt aber an, dass der weitentwickelte Schlüpfzustand eine sekundäre Erscheinung sei. PORTMANN (1935, 1955) findet eine weitgehende Übereinstimmung zwischen dem Reptilientyp der Postembryonalentwicklung und den Verhältnissen bei Megapodius. In der Tat findet sich bei keiner andern Vogelgruppe eine solch weitgehende Summierung von ontogenetischen Primitivmerkmalen wie gerade bei den Megapodiden, speziell in der Gattung *Megapodius*. Die Embryonalentwicklung dauert lange; das Nest ist im typischen Falle primitiv und am Boden, die Eier sind relativ sehr gross. Die Jungen gleichen im Schlüpfmoment den Eltern und sind vollkommen selbständig und unabhängig. Sie tragen ein Federkleid aus Konturfedern, die nach BECKER (1959) eine eigene Feder-generation bilden und dem Dunenkleid anderer Nestflüchter entsprechen. Dieses erste Federkleid ermöglicht eine frühe Flugfähigkeit, die schon bald nach dem Schlüpfen erreicht wird. Das Gehirn hat im Schlüpfmoment massenmässig einen hohen Anteil des Erwachsenen erreicht, und die einzelnen Gehirnteile sind ähnlich weit differenziert (SUTTER 1950). Die Eltern kümmern sich in keinem Fall mehr um die Jungen; diese sind sich selbst überlassen und entwickeln sich nur langsam, da alle Organe in arttypischer Weise zur selbständigen Erhaltung gebraucht werden. Die einzelnen Teile des Megapodidenkörpers wachsen daher parallel und gleichmässig.

Tabelle 1 vergleicht die Schlüpfzustände verschiedener Vögel in Beziehung zu ihrer Adultgestalt. Die Vermehrungsfaktoren liegen für *Megapodius fr.* sehr nahe beieinander (Vervielfachung um $2 \pm \frac{1}{5}$). Das Flügelskelett ist etwas weiter fortgeschritten als das Bein. Dem Gehirn kommt der geringste Vermehrungsfaktor aller untersuchten Vögel zu. Auch er liegt hier nahe bei den Werten für die Extremitäten.

TABELLE 1.
 Vermehrungsfaktoren.

	Schna- bel	Tarsus	Zehe	Arm	Hand	Hemi- sphären
<i>Megapodius freycinet</i>	1,82	2,16	2,17	1,8	1,8	(2,5*)
<i>Coturnix coturnix</i>	2,1	2,06	2,05	3,2	3,14	3,17
<i>Vanellus vanellus</i>	2,3	1,9	1,5	4,97	4,7	3,15
<i>Recurvirostra avosetta</i>	5,2	3	2	4,9	5,2	
<i>Burhinus oedienemus</i>	2,95	3,2	2,4	4,75	4,85	
<i>Sterna hirundo</i>	3,14	1,5	1,5	4,28	4,41	
<i>Turdus merula</i>	3,2	2,66	2,38	2,35	2,7	13,89
<i>Sturnus vulgaris</i>	2,72	2,63	2,12	2,32	2,42	17,7

* Angabe gilt für Totalhirn.

Die Hühner im allgemeinen haben beim Ausschlüpfen einen grossen Hirnanteil am Körpergewicht und einen hohen Trockensubstanzgehalt des Gehirns, d. h. die Markscheidenbildung ist fortgeschritten, es ist funktionsbereit. Während der Embryonalzeit durchläuft das Gehirn die Zeiten grössten Wachstums und grösster Formwandlung. Postembryonal nimmt der Hirnanteil am Körpergewicht rasch ab. Das Wachstum besteht in einer Vergrösserung ohne wesentliche Formänderung (SUTTER 1948).

Im Schlüpfmoment sind die Körperproportionen von *Megapodius* ausgezeichnet durch eine beträchtliche Grösse des Beines und durch eine Kopflänge, die nur der halben Körpergrösse entspricht, wobei der Schädelteil nur rund bis zur Hälfte des Unterschenkels reicht. Bezeichnend ist besonders auch das Flügelskelett (Unterarm und Hand), das die Körperlänge übertrifft und sogar schon entfaltete Schwungfedern trägt (Fig. 3).

Diese Kriterien charakterisieren einen Schlüpfzustand von reptilienähnlicher Ausbildung, die wir hier nochmals kurz zusammenfassen wollen: Der Jungvogel weicht vom erwachsenen nur gering ab, das Wachstum ist gleichmässig für alle Extremitäten. Im Schlüpfmoment ist er ausgezeichnet durch einen kurzen Kopf (bedeutend kürzer als der Unterschenkel), lange Beine und durch ein Flügelskelett, das den Körper an Länge sogar übertrifft und schon mit Schwungfedern versehen ist. Schon in den ersten Tagen kann der junge Vogel über kürzere Strecken fliegen. Die Eltern kümmern sich nicht mehr um das geschlüpfte Junge.

Der aus dem Ei kommende *Megapodius* ist in ökologischer Betrachtung der vollständigste Nestflüchter aller lebenden Vögel; in phylogenetischer Deutung ist der Entwicklungsmodus erhalten, welcher dem Reptilientyp am nächsten steht.

B. NESTHOCKER

Betrachten wir nun als Gegensatz dazu einen Singvogel, so treffen wir auf ganz andere Verhältnisse.

Der schlüpfende Jungvogel repräsentiert den Typ des höchst evoluierten Nesthockers. Er ist im Schlüpfmoment nackt oder mit spärlichen Neoptilen versehen (BURCKHARDT 1954). Die Sinnesorgane sind noch verschlossen und transitorische Organe neugebildet worden. So werden, um das Sperren wirksamer zu gestalten, Schnabelwülste und Rachenpapillen aufgebaut. Der Darm ist stark überentwickelt, denn er muss das Material zum raschen Aufbau der Körpermasse liefern. Die Beine sind kümmerlich ausgebildet und übertreffen die Körperlänge nur um Geringes. Die Kopflänge ist grösser als die Flügellänge, und beide überragen immer den Unterschenkel. Der Schädel erreicht kaum die halbe Körperlänge. Die einzelnen Nesthocker haben sehr ähnliche Proportionen, sodass eine Artbestimmung anhand von jungen Nestlingen nicht leicht ist. Es fällt ferner auf, dass bei extremen Nesthockern in der Postembryonalzeit keine starken Verschiebungen der äusseren Proportionen mehr auftreten, abgesehen von abweichenden Schnabelbildungen. Solche Abweichungen können aber einer Extremität nicht als gleichwertig gegenübergestellt werden, da für den Aufbau des Schnabels weniger Material verwendet werden muss. Auffallende Proportionsverschiebungen sind also in dieser Gruppe auf den Schnabel beschränkt. Beim Staren z.B. sind die Vermehrungsfaktoren der Skelettmasse stärkeren Schwankungen unterworfen als bei *Megapodius* und erreichen allgemein etwas höhere Werte. Es besteht aber doch eine gewisse Gleichmässigkeit der Faktoren (Tab. 1). Ganz anders aber verhält es sich mit dem Gehirn. Der Hemisphärenfaktor weist auf eine geradezu sprunghafte Vermehrung dieses Organs in der Postembryonalzeit hin. Bei allen Passeres ist der Hirnanteil am Körpergewicht beim Schlüpfen klein. Die Wachstumsintensität ist in der ersten Hälfte der Postembryonal-

zeit gesteigert. Die Markscheidenbildung setzt spät ein. Im Adultzustand ist der Hirnanteil am Gesamtgewicht beinahe gleich wie im Schlüpfmoment, verglichen mit den Hühnervögeln also sehr hoch (SUTTER 1943).

Die Schlüpfproportionen der Vögel mit evoluiertem Ontogenesemodus zeigt gegenüber dem reptilienhaften Typus ein starkes Ansteigen der Kopflänge, die grösser als der Flügel ist. Beide sind auch länger als der Unterschenkel. Der Schnabelanteil weist eine stärkere Verlängerung gegenüber dem Körper auf als die Schädel-länge. Die Beine sind im Verhältnis zum Körper kürzer. Das Armskelett bleibt auch weit unter der Körperlänge. Das Bein ist kürzer als Körperlänge und Tarsus zusammen.

ZUSAMMENFASSUNG

Es stehen sich damit zwei Schlüpfzustände von grosser Gegensätzlichkeit gegenüber: Einerseits ein junger Vogel, der die Gestalt seiner Eltern im verkleinerten Ausmass besitzt und langsam die Endgrösse durch weitgehend gleichmässiges Wachstum seiner Organe selbständig erreicht; andererseits ein frisch geschlüpfter Nestling, der keineswegs dem ausgewachsenen Vogel gleicht. Er ist vollkommen unselbständig, seine Extremitäten können ihre späteren Funktionen noch nicht erfüllen, und auch seine Fernsinnesorgane sind noch nicht zum Gebrauch bereit. Er wächst aber innert kurzer Zeit heran durch die intensive Brutpflege seiner Eltern.

Einer der auffälligsten Proportionsunterschiede zwischen den beiden gegensätzlichen Typen liegt in der relativen Beinlänge. Werden die Beine schon früh gebraucht (Nestflüchter), so sind sie im Schlüpfmoment schon weiter gediehen, sie sind also relativ länger und übertreffen in unserer Darstellung die Längen von Körpergewicht und Tarsus zusammen. Beim Nesthocker werden sie nicht sofort nach dem Ausschlüpfen in artgemässer Weise gebraucht und können wie der Flügel im Wachstum noch zurückbleiben. Das Nesthockerbein ist immer kürzer als die Längen von Lauf plus Körper (Unterschenkel + Zehe < Körper).

C. ZWISCHENTYPEN

Neben diesen beiden Extremen gibt es zahlreiche Ontogeneseformen, die mehr dem Hühnertyp oder mehr dem Typ der Passeres

gleichen oder ungefähr zwischen den beiden Extremen stehen. Die Zwischenstufen dürfen jedoch nicht den phylogenetischen Schritten gleichgesetzt werden, durch die aus der Grundform die heutigen Ontogeneseformen entstanden sind.

Die Schlüpfproportion gibt uns einen Einblick in die Zusammenhänge zwischen Ontogenesemodus und Adultgestalt. Ich stelle im folgenden die Proportionen zusammen, wie sie bei verschiedenen Vogelgruppen beim Ausschlüpfen bestehen (Fig. 4).

Vom Normaltyp des Nestflüchters führt uns der Weg zu den spezialisierten Formen mit Nestflüchterentwicklung. Die Nestflüchter mit Nesthockermerkmalen oder „Platzhocker“ repräsentieren den Übergang zu den eigentlichen Nesthockern, die in spezialisierten und elevierten Gruppen den Anschluss an die höchst evoluierten Formen bilden.

1. *Die Nestflüchter*

Die anderen Zugehörigen der Hühnerfamilie sind wie die Megapodiden hauptsächlich Bodenvögel (Läufer), fast alle Standvögel mit relativ schlechter Flugfähigkeit und kurzen Flügeln. Ihre zahlreichen Eier bebrüten sie in primitiven Bodennestern, die von den Jungen nach dem Schlüpfen sofort aufgegeben werden. In ihrer Ontogenese tragen sie ein echtes Dunenkleid. Die ersten Konturfedern stossen schon nach wenigen Tagen hervor und erlauben den Küken, schon in den ersten Wochen über kurze Strecken zu flattern. Sie sind schon vor dem Auswachsen flugfähig und werden von den Eltern gehütet und gewärmt und zum Fressen geführt.

Beim Schlüpfen besitzen sie Beinproportionen, die sehr ähnlich sind wie bei *Megapodius*: das Bein ist länger als der Körper. Der Schädelteil des Kopfes ist verlängert, während der Schnabel relativ nicht viel grösser ist als beim Grossfusshuhn. Den hervorragendsten Unterschied weist der Flügel auf, der nur noch etwa unterschenkelgross ist. Daraus resultiert eine Gleichförmigkeit der Längen von Kopf, Unterschenkel und Flügel, die typisch ist für durchschnittliche Nestflüchter.

Vom vollkommenen Nestflüchter der Megapodiden zum Phasianidentyp treten also folgende Umwandlungen ein: das erste Federkleid wird zum Dunenkleid umgebildet (nach BECKER 1959), das Wachstum des Armes bleibt hinter dem des Beines zurück; die sofortige Flugfähigkeit ist nicht mehr möglich. Kopf,

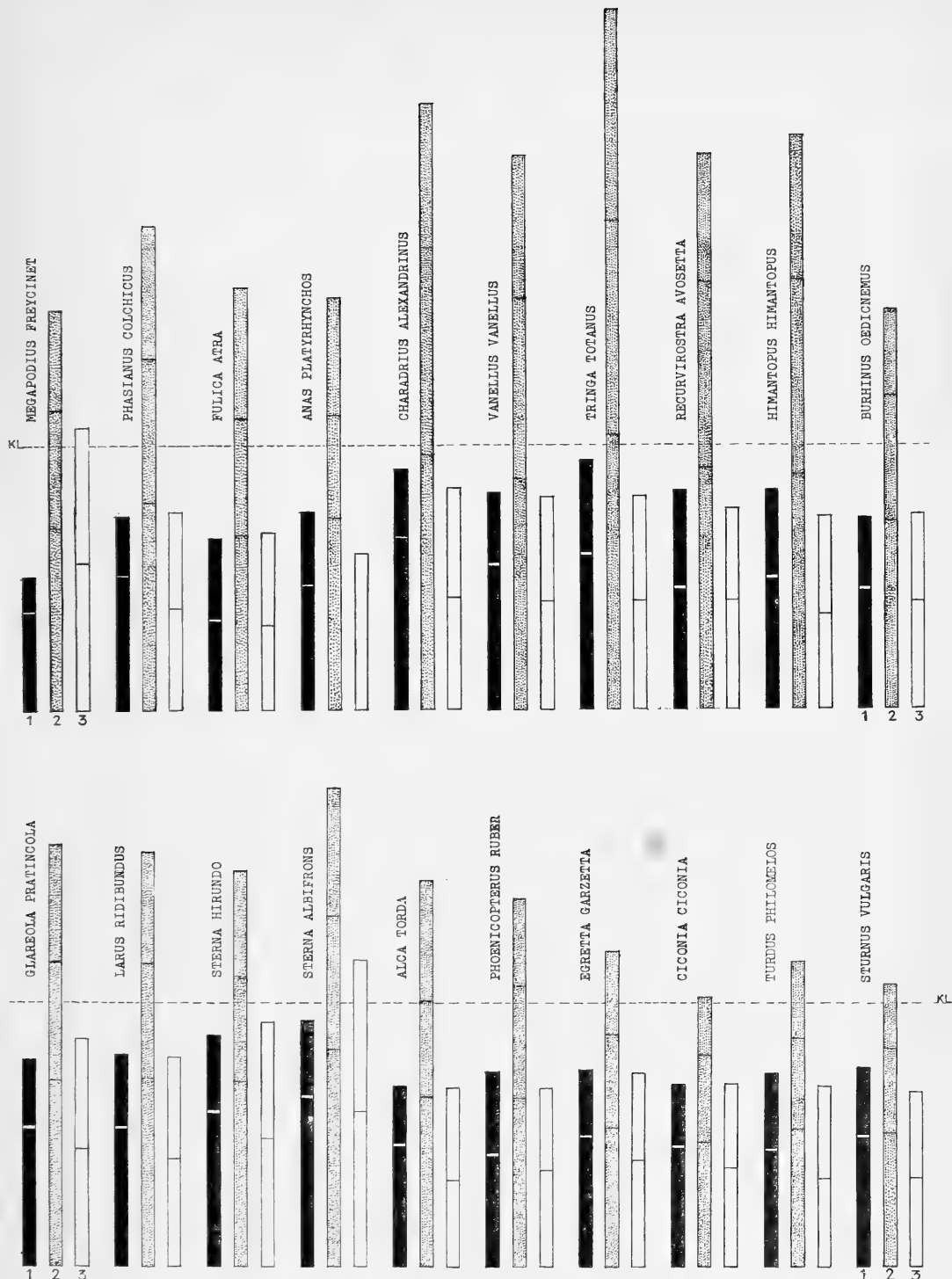


FIG. 4.

Die Schlüßproportionen verschiedener Vogeltypen verglichen auf Grund der Körperlänge. Bezeichnung wie Fig. 3.

Unterschenkel und Flügelskelett sind ungefähr gleich lang, und das Bein übertrifft wie bei allen Nestflüchtern den Körper um mehr als Tarsuslänge.

Den Hühnern sehr ähnliche Schlüpfproportionen besitzen die Rallen mit ihren langen Nestflücherbeinen und den ähnlichen Längen von Kopf, Unterschenkel und Flügelskelett. Das Blässhuhn, das in unserer Reihe die Rallen vertritt, ist keine rein terrestrische Form, sondern schwimmt, taucht, fliegt und geht, ohne sich in einer dieser Fortbewegungsarten auszuzeichnen. Das Küken ist ein Nestflüchter, der aber von den Eltern mit Futter versorgt werden muss.

Die Schlüpfproportionen der Enten zeichnen sich durch die besondere Kürze ihrer Vorderextremitäten aus, während die Beine, wie bei den Nestflüchtern, den Körper um mehr als Tarsuslänge übertreffen. Der Kopf ist dank dem schon wohlausgebildeten Schnabel länger als die Unterschenkel, und die Flügel repräsentieren immer das kleinste der hier aufgeführten drei Masse. Die relativen Werte der Extremitäten liegen unter dem Durchschnitt der Hühnervögel, da sich die Enten durch lange Körper auszeichnen. Diese Eigentümlichkeit fällt besonders bei jungen Enten auf und gewährt ihnen eine bessere Schwimffähigkeit. Das Flügelwachstum ist zurückgestellt und die Flugfähigkeit wird erst sehr spät erworben: HEINROTH gibt für die Stockente $7\frac{1}{2}$ Wochen an. Die jungen Enten entziehen sich ihren Feinden durch Tauchen und sind daher viel weniger auf den frühen Erwerb der Flugfähigkeit angewiesen. Die Enten repräsentieren die spezialisierte Schwimmform unter den Nestflüchtern und werden von den Eltern hauptsächlich nur geführt.

Eine weitere Gruppe bilden die Limicolen. Als Strand- und Sumpfvögel besitzen sie meist lange Beine. Auch sind sie immer gute Flieger. Vielfältige Abwandlungen der äusseren Proportionen kennzeichnen die artenreiche Gruppe.

Im Schlüpfzustand sind die Limicolen ausgezeichnet durch — sogar für Nestflüchter — sehr lange Beine, die sogleich zur Nahrungsbeschaffung in schwierigem Gelände dienen müssen. Auch die übrigen Masse sind relativ zum Körper gross, aber der Kopf und die Flügel erreichen die Unterschenkelänge nicht. (Bei den später langschnäbligen Arten ist der Kopf viel grösser als der Flügel, bei den andern ist der Kopf nur um geringes kürzer als das Armskelett.)

Die jungen Limicolen sind typische Nestflüchter, die von ihren Eltern nur gefüttert und gewärmt werden. Der einzige Vertreter der Familie der Scolopacinen, *Tringa totanus*, hat hier das längste Beinmass beim Ausschlüpfen. Die *Recurvirostrinae* haben etwas kürzere Beine, obwohl sie als Erwachsene die längsten besitzen. Sie müssen also einen grösseren Teil ihres Beinwachstums in der Postembryonalzeit aufbauen (vergl. auch Kap. IV).

Wie die Limicolen fängt der Triel seine Nahrung im Laufen und ist ein guter Flieger. Seine Jungen aber versorgt er mit Futter. Die Schlüpfproportionen zeigen, dass die Beine dem Nestflüchterttyp entsprechen, ohne die Länge der Limicolen zu erreichen. Kopf- und Flügellänge sind um Geringes grösser als der Unterschenkel (Vergl. Kap. IV). Der Triel ist nicht mehr ein absolut typischer Nestflüchter, sondern er leitet schon zur folgenden Gruppe, den Platzhockern über.

2. Die Platzhocker oder Nestflüchter mit Nesthockertendenz.

Hier reihe ich die Formen ein, die einerseits nicht mehr zu den reinen Nestflüchtern gehören, andererseits auch nicht so unselbstständig wie junge Nesthocker sind.

PETERS und MÜLLER (1951), die die Bezeichnung Platzhocker vorgeschlagen haben, sehen folgende Eigenschaften als wesentliche Kriterien an: Die jungen Platzhocker sind nicht an das Nest, dafür aber an ein begrenztes Revier gebunden. Ihre Sinnesorgane sind vom Schlüpfen an funktionsfähig. Das Körpergewicht erreicht vor der „Flugbarkeit“ seinen definitiven Endwert. Im Laufe dieser Untersuchungen zeigte es sich, dass dieses letzte Kriterium, auf das die genannten Autoren besonders Gewicht legten, nicht in der vorgeschlagenen Form gilt, denn einmal werden die Ausdrücke „flugbar“ und „Flugfähigkeit“ verwendet, ohne dass diese Begriffe genau umschrieben werden (-zwischen den ersten geglückten Flugversuchen und dem Erreichen der vollen Flugfähigkeit können Wochen liegen-), ferner wird das postembryonale Übergewicht vernachlässigt, das gerade für Nesthocker bezeichnend ist (s. PORTMANN 1955).

Die Definition des Platzhockers würde ich daher so fassen:

1. Der Jungvogel ist an ein bestimmtes Revier gebunden, kann aber das Nest schon früh verlassen.

2. Die Bewegungsfähigkeit ist beim Schlüpfen schon gross, d. h. die Hinterextremitäten und Sinnesorgane sind schon zum Gebrauch bereit.
3. Die Nahrungsbeschaffung wird durch die Eltern besorgt.
4. Meist wird ein geringes postembryonales Übergewicht ausgebildet.
5. Die ersten geglückten Flugversuche finden relativ spät statt, und die volle Flugfähigkeit wird erst spät erworben.
6. Beim Schlüpfen ist das Bein nestflüchterlang und sowohl Kopf wie Flügel sind länger als der Unterschenkel.

Die den Limicolen angeschlossenen Arten wie Triel und Brachschwalbe bilden den Übergang vom Nestflüchter zum Platzhocker, wobei der Triel noch den Nestflüchtern, die Brachschwalbe schon den Platzhockern zuzuordnen ist wie die Möven, für die dieser Begriff geprägt wurde.

Die Brachschwalben haben in oekologischer Betrachtungsweise manche Züge mit den Seeschwalben gemeinsam. Die langen spitzen Flügel, der rasche leichte Flug erlauben den Fang von Insekten im Fluge. Die Schlüpfproportionen sind denen der Seeschwalben sehr ähnlich: Der Kopf ist länger als der Unterschenkel, das Flügelskelett länger als der Kopf. Die Beinlänge entspricht dem Nestflüchterttyp; ein Verlassen des Nistortes ist schon kurz nach dem Schlüpfen möglich.

Leider konnte ich die Verhältnisse beim Austernfischer nicht untersuchen, da mir eine Aufzucht misslang. Aus seinem Verhalten lässt sich jedoch schliessen, dass er eine ähnliche Stellung einnimmt wie der Triel, sich also zwischen den typischen Nestflüchtern und den Platzhockern einordnen lässt.

Die *Laridae* sind Wasservögel, die sich zur Hauptsache von Fischen und anderem Wassergetier ernähren. Als gute Flieger können sie weit ziehen. Die Beine sind relativ kurz und die Füsse tragen Schwimmhäute. Die Möven sind gedrungen gebaut und haben kürzere Flügel als die stärker spezialisierten Seeschwalben. Die Nahrung wird bei den Möven, die Strandsucher sind, schwimmend oder gehend aufgenommen, während die Seeschwalben im Fliegen oder stosstauchend dem Nahrungserwerb nachgehen.

Die jungen Möven werden von ihren Eltern durch Vorwürgen der Nahrung gefüttert, können aber schon früh gehen. Das

Nest verlassen die Küken zwar bald, bleiben jedoch stets in dessen Nähe. Sie kommen herbei und betteln, wenn die Eltern mit Futter heranfliegen. Die Bindung an einen Ort und die ausschliessliche Fütterung durch die Eltern unterscheiden diese Form von den Nestflüchtern. Die Schlüpfproportionen zeigen Nestflüchterbeine: Das Bein ist länger als Körper und Tarsus zusammen. Wie bei den *Passeres* sind jedoch Kopf und Flügel länger als die Unterschenkel.

Die jungen Seeschwalben müssen länger gefüttert werden, da sie als spezialisierte Flugformen sich erst erfolgreich selbst ernähren können, wenn sie voll flugfähig sind. Die Schlüpfproportionen sind dem Möventyp sehr ähnlich, nur ist das Flügelskelett länger als der Kopf. Von den bezeichnenden, gegenüber den Möven verlängerten Flügeln ist also schon embryonal mehr aufgebaut worden, so dass die grössere Spannweite nicht nur durch postembryonale Allometrie erreicht wird. Bei *Sterna albifrons* sind alle Schlüpfmasse verlängert, da die Zwergseeschwalbe eine evolutiv verkleinerte Form ist (vergl. Kap. IV).

Der Tordalk, unser Vertreter der Alken, besitzt den Möven ähnliche Schlüpfproportionen. Auch er wird von den Eltern lange gefüttert. Die grössere Abhängigkeit von den Eltern kommt in den Schlüpfproportionen zum Ausdruck: Kopf und Flügel sind länger als der Unterschenkel. Das Platzhockerverhalten ist bei den Alken als Felsenbrütern besonders ausgeprägt. Vom Nestort bewegen sich die Jungen immer gegen die Wand zu. Jungvogel und Eltern kennen sich genau, und wenn die Küken nicht unterkriechen, pressen sie sich der Wand an. Die Gehfähigkeit nach dem Schlüpfen ist noch sehr gering entwickelt und die Bewegungen sind ungeschickt (TSCHANZ 1959); bis zum Verlassen des Felsens müssen die Jungen ganz durch ihre Eltern ernährt werden.

3. Die Nesthocker.

Der Flamingo hat manche Merkmale mit den *Anseres* gemeinsam, wird aber wegen seiner starken Spezialisierung in Körperbau und Lebensgewohnheit als Vertreter einer eigenen Ordnung aufgefasst. Der lange Hals, der eigenartige Schnabel und die überlangen Beine — wohl die relativ längsten Vogelbeine überhaupt — machen diesen Typus zu einer der markantesten Gestalten im Vogelreich. Die Fortpflanzung ist abgewandelt: Das Gelege ist auf nur ein Ei reduziert.

Das Flamingoküken ist kein Nestflüchter mehr; es zeigt typische Nesthockerzüge. Beim Ausschlüpfen ist das Bein kürzer als die Körperlänge plus Tarsus, was für alle Nesthocker bezeichnend ist. Auch das Verhältnis von Unterschenkel zu Kopf und Flügel weist auf Nesthocker hin. In den ersten Tagen verlässt der junge Flamingo sein Nest nicht, er wird von seinen Eltern gewärmt und gefüttert. Erst mit ca. 5 Tagen wird das Nest zum ersten Mal temporär verlassen (WACKERNAGEL, 1959). Die extreme Adultgestalt mit dem langen Hals und den hohen Stelzbeinen wird während einer sehr langen Postembryonalzeit von ca. 90 Tagen erreicht. Dem langandauernden Wachstum der Extremitäten entspricht auch die späte Entwicklung der Konturfedern. Es werden zwei Dunenkleider angelegt, und erst mit ca. 2 Monaten treten die ersten Konturfedern hervor.

Der Schnabel ist ein der speziellen Ernährungsweise angepasstes Instrument, denn die Flamingos vermögen ihre Nahrung aus konzentriertem Salzwasser zu gewinnen, das ausserordentlich reich an Kleinlebewesen sein kann. Der im Schlüpfmoment noch wie bei andern Vögeln gerade Schnabel wird im Laufe der Postembryonalzeit zur typischen Form ausgebaut. Die Ernährung muss daher während der Wachstumszeit durch die Eltern gewährleistet werden. Erst im Alter von ungefähr 3 Wochen tritt die Krümmung des Schnabels in Erscheinung, und der Jungvogel beginnt auch selbst nach Nahrung zu suchen.

Die Reiher sind lauernde Jäger im Schilfsaum und in seichten Gewässern. Die Jungen verbleiben relativ lange in den lose gebauten Nestern, klettern aber schon nach wenigen Wochen in der Umgebung umher. Sie werden von den Eltern bis zur vollen Flugfähigkeit gefüttert und lange gewärmt.

In den Schlüpfproportionen erscheint das Bein gegenüber dem der Flamingos weiter verkürzt und erreicht fast die relative Länge der Singvögel. Ähnliche Längen haben Kopf und Armskelett, die den Unterschenkel weit übertreffen. Auch der Hals muss seine Adultgrösse erst durch verstärktes Wachstum in der postembryonalen Zeit erreichen (SCHAUB 1907).

Die Störche haben beim Ausschlüpfen sehr kurze Beine, die ungefähr gleich lang sind wie der massige Körper. Der junge Storch kann nach HEINROTH (1928) erst mit ungefähr 16 Tagen stehen. Die Nahrung wird ihm vorgelegt, und er nimmt sie selbständig auf.

Erst nach Erreichen der Flugfähigkeit kann er sich allein ernähren. Die ganze Entwicklungszeit ist relativ lang.

4. Überblick.

Von *Megapodius* ausgehend, können wir annehmen, dass die Ontogenese primärer Vögel durch relativ grosse und dotterreiche Eier mit langer Embryonalzeit gekennzeichnet war, und zwar wie bei den Reptilien ohne Bebrütung durch die Eltern. Beim Schlüpfen ist dieser Vogel vollkommen unabhängig und kann schon fliegen. Er trägt ein Federkleid von ähnlichem Aufbau wie der Erwachsene und bildet auch keine Nestlingsdunen aus. Das Wachstum ist langdauernd und konstant, da der Vogel Proportionen einhalten muss, welche die Flugfähigkeit gewährleisten. Ontogenetische Allometrien sind entsprechend gering.

Im Lauf der evolutiven Veränderungen wird die Ontogenese Abwandlungen unterworfen, an deren Ende der stark spezialisierte Nesthocker vom Singvogeltyp steht. In Abänderung der primären Verhältnisse wird in einer ersten Stufe die Bebrütung der Eier aufgenommen. Der aus dem Ei geschlüpfte Jungvogel ist keine verkleinerte Ausgabe seiner Eltern. Er hat sein erstes Federkleid zu Dunen umgestaltet (s. BECKER 1959), die erst allmählich durch Konturfedern ersetzt werden. Die Entwicklung kann dadurch verkürzt werden. Damit fällt aber die früheste Flugfähigkeit dahin, und es wird eine Bevorzugung des Beinwachstums während der letzten Periode der Embryonalzeit möglich. Postembryonal wird das Flügelwachstum wieder kompensiert. Die Führung durch den Altvogel hilft über die Periode der gegenüber den primären Verhältnissen grösseren Unselbständigkeit. Diese Stufe ist beim Hühnertyp verwirklicht. Beim gleichen Ontogenesestand wurden verschiedene Spezialisierungen erreicht, einerseits eine extreme Proportionierung durch Verstärkung der Allometrien wie bei den Limicolen, andererseits eine Anpassung an das Schwimmen und Tauchen wie bei den Enten.

Eine intensivere Beteiligung der Eltern am Aufziehen der Jungen führt zu den Gruppen der Lariden, Triel, Brachschwalben, Alken etc. Es tritt eine stärkere Bindung ans Nest auf, und der Hauptteil der Nahrung wird von den Eltern beschafft.

Die bisher beschriebenen Gruppen entsprechen den Ontogenesestypen 1-3 nach PORTMANN (1935).

TABELLE 2.
Zusammenstellung ontogenetischer Tatsachen bei verschiedenen Vogeltypen.

	<i>Megapodius</i>	<i>Pardix</i>	<i>Anas plat.</i>	<i>Vaneltas</i>	<i>Larus r.</i>	<i>Nycticorax</i>	<i>Apus</i>	<i>Sturnus</i>
Gewicht, ♀ R		37,5	1000	200	250	750	43	77
Proportionen (Hals, Schnabel, Bein und Flügel)			Schwimmform Beine kurz Flügel wohl entwickelt	keine lang		lange Ex- tremitäten	Beine und Schnabel kurz; Flügel lang	
Brutpflege	keine	füttern, wärmen, Fütter zeigen (vorpieken)	füttern	füttern wärmen	füttern wärmen füttern	füttern wärmen	füttern wärmen	füttern wärmen
Gelegegrösse	bis 20	15	11	4	3	4	3	5-7
Fl. in % des Vogelgewichtes	17	3,3	5,3	12,5	15	4,75	8,3	8,3
% des Dotterschnittens im Ei		33 (Gallus)	33	35	26	18		20
Brutzeit	42-60	23,5	26	25	24	21	18-20	14
Postembryonalezeit	bis 9 Mte?	100	60	58	56	60	42	28
Schlupfzustand, Körperoberfläche und Extremitäten	selbständig voll behudert, flugfähig	Dunenkleid nicht flugfähig	dichtes Dunenkleid	Dunen	Dunen	Dunen mit nackten Stellen	nackt	nackt, nur einzelne Dunen
Stimmorgane	funktioneel	Nestflüchter funktioneel	Nestflüchter funktioneel	Nestflüchter funktioneel	Platzhocker funktioneel	Nesthocker	Nesthocker	transitorische Verschlüsse
Wachstum: Organe (Stoffwechsel)	gleichmässig	gleichmässig	gleichmässig	gleichmässig		allo- metrisch	allo- metrisch	stark allo- metrisch
Wachstum: Extremitäten	gleichmässig	rel. gleichmässig	Allometrie	stark allo- metrisch	stark allo- metrisch	stark allo- metrisch	rel. gleichmässig	rel. gleichmässig
Spezialbildungen	kein Eizahn	sp. Schwitzenmauser	Tauchfähigkeit		sperrn		Federvertsenkung	Schnabelwulst Kackenfärbung
Flugfähigkeit (im Tagen nach dem Schlüpfen)	1-3	11-13	53	35	35	39	42	16
Gebirn: Vermehrungsfaktoren für Hemisphären	(Gehirn) 2,5	4,31	4,43	3,45	3,24	(Ardea cinerea) 7,86	9,25	17,7
		Vermehrungsfaktoren unter 5	Vermehrungsfaktoren über 5					

Die weiteren Formen umfassen die Nesthocker der Gruppen 4-7 des eben erwähnten Ordnungsversuches. Sie zeigen in ihrer Proportionierung im Schlüpfmoment die typische Verkürzung des Beines. Das Nest wird in den meisten Fällen noch lange nach dem Schlüpfen nicht verlassen, und die Nahrung wird bis zur Flugfähigkeit ausschliesslich von den Eltern beschafft. Die Postembryonalzeit wird mit höher evolviertem Entwicklungsmodus zu einer immer schärfer abgesetzten Periode.

Einige Tatsachen und Zahlen aus der Vogelontogenese bei einigen typischen Gruppen zusammengestellt, ergeben einen Einblick in die Vielfalt der Probleme. Die Verflechtung morphologischer Tatbestände, ökologischer Faktoren und angeborener Verhaltensweisen illustriert die komplexen Zusammenhänge von Evolution und Ontogenese (Tab. 2).

TABELLE 3.

Vergleich der Schlüpfproportionen bei verschiedenen Ontogenesemodi.

	<i>Körper + Tarsus < Bein</i>	<i>Körper + Tarsus > Bein</i>	<i>Flügel</i>		<i>Kopf</i>		<i>Kopf</i>	
			\wedge	\parallel	\wedge	\parallel	\wedge	\parallel
			US		US		US	
<i>fliegender Nestflüchter</i> MEGALOPTERUS	■		■			■	■	
<i>nicht fliegender Nestflüchter</i> PHASIANUS	■			■		■		■
<i>spezialisierter Nestflüchter</i> LIMICOLEN	■				■			■
<i>Platzhocker</i> STERNA	■			■		■	■	
<i>Nesthocker ohne transit. Org.</i> NYCTICORAX		■		■		■		■
<i>extremer Nesthocker</i> STURNUS		■						■

Eine deutlichere Einsicht in die evolutiven Wandlungen erhalten wir bei der gesonderten Betrachtung eines einzelnen Aspektes (Tab. 3). Vom ausgewachsenen Vogel aus betrachtet kommen jedem Ontogenesemodus bestimmte Schlüpfproportionen zu. Je mehr sich der frischgeschlüpfte Vogel dem extremen Nesthocker nähert, um

so einheitlicher wird in unserer Tab. 3 das Bild, das die Verhältnisse der einzelnen Mastrecken zueinander angibt. Die Extremitäten sind gegenüber Kopf und Körper verkürzt. Ein anderes Bild ergibt der Vergleich der Proportion von Flügelskelett und Kopf. Diese Längenverhältnisse weisen keine so deutliche Entsprechung zum jeweiligen Ontogenesemodus auf. Wohl stimmt der Gegensatz *Megapodius* — *Passeres* mit den anderen Proportionsverschiebungen überein, doch zeigen die andern Gruppen, wie sehr die besondere Lebensform der Adulten die postembryonale Ausformung beeinflusst.

IV. DIE POSTEMBRYONALENTWICKLUNG DER LIMICOLEN

Beim Vergleich der Schlüpfstadien stechen die Limicolen hervor durch ihre von den anderen Typen abweichenden Proportionen. Sie besitzen im Schlüpfmoment sogar für Nestflüchter aussergewöhnlich lange Hinterextremitäten. Bei keiner anderen Nestflüchtergruppe sind auch beim Erwachsenen relativ so lange Beine vorhanden wie bei den Watvögeln. Auch verändern sich die Proportionen von einer Art zur andern so stark wie bei keiner andern Gruppe. Aus diesen Gründen habe ich verschiedene mir erreichbare Limicolenarten erbrütet und aufgezogen zur eingehenden Untersuchung des postembryonalen Wachstums.

Von der grossen Sammelgruppe der Larolimicolen habe ich die arten- und formenreiche Gruppe der Limicolen untersucht und Triel und Brachschwalbe einbezogen. Ohne damit eine engere systematische Zusammengehörigkeit allzusehr betonen zu wollen, bezeichne ich diese Arten als Limicolen, wie dies in der Feldornithologie gebräuchlich ist. Die Limicolen, von denen sich die Lari mit ihrer viel einheitlicheren Erscheinung gut abgrenzen lassen, sind sowohl gute Läufer als auch gewandte Flieger. Die Form des Rumpfes ist gleichmässig gestaltet, denn Körperlänge und Gewicht verhalten sich isometrisch zueinander, wie aus Fig. 2 hervorgeht. Der Flug und die Flügelform sind ähnlich, von Ausnahmen wie Kiebitz oder Brachschwalbe abgesehen.

Bei zunehmender Grösse wird der Flügel der Limicolen relativ länger, d.h. beim zwischenartigen Vergleich nimmt die Flügel-

länge bei steigender Körpergrösse allometrisch zu (Fig. 5). Dieses Ergebnis steht im Gegensatz zu den von KRAMER (1957) und Andern hauptsächlich bei Möven gefundenen Resultaten. Die Möven vergrössern ihre Flügel negativ allometrisch, sowohl bei innerartlichem, als auch bei zwischenartlichem Vergleich. Bei den Limicolen konnte ich keine Untersuchungen über die Variationen der Grössen innerhalb der einzelnen Arten anstellen, da mir keine ausreichende Anzahl Tiere zur Verfügung stand.

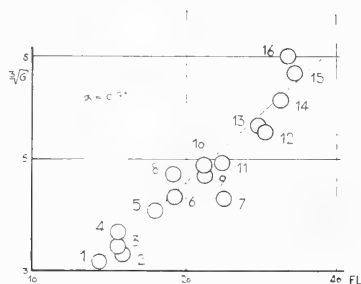


FIG. 5.

Mit steigendem Gewicht wird bei den Limicolen der Flügel relativ länger ($\alpha = 0,91$).

- | | |
|-----------------------------------|-----------------------------------|
| 1. <i>Calidris temminckii</i> | 9. <i>Philomachus pugnax</i> |
| 2. <i>Charadrius dubius</i> | 10. <i>Tringa totanus</i> |
| 3. <i>Charadrius alexandrinus</i> | 11. <i>Pluvialis apricaria</i> |
| 4. <i>Actitis hypoleucos</i> | 12. <i>Vanellus vanellus</i> |
| 5. <i>Tringa glareola</i> | 13. <i>Himantopus himantopus</i> |
| 6. <i>Tringa ochropus</i> | 14. <i>Recurvirostra avosetta</i> |
| 7. <i>Glareola pratincola</i> | 15. <i>Burhinus oedicnemus</i> |
| 8. <i>Capella galinago</i> | 16. <i>Haematopus ostralegus</i> |

Dem ähnlichen Flugtypus entspricht die relative Übereinstimmung von Körper, Gewicht und Flügellänge. Die übrigen Extremitäten (Schnabel, Hals, Bein etc.) sind keiner so einschränkenden Bedingtheit unterworfen. Der Formenreichtum dieser Vogelgruppe basiert daher zu einem grossen Teil auf der Abwandlung dieser unabhängigeren Glieder.

Das Gelege besteht im allgemeinen aus 3-4 Eiern, die meist ungleichpolig, spitz und sehr ähnlich gefärbt sind: dunkle Flecken auf bräunlich bis grünlichem Grundton geben den Eiern, die auf den blossen Boden gelegt werden, eine auf dem Untergrund nicht auffallende Färbung (Abb. 1).

Die schlüpfenden Küken sind Nestflüchter und, wie bereits erwähnt, sehr unterschiedlich proportioniert. Die Proportionen entsprechen aber nicht den jeweiligen Adultverhältnissen. Die Körperlänge ist im Schlüpfmoment der dritten Wurzel aus dem Gewicht nicht proportional, denn bei steigendem Gewicht nimmt die Körperlänge allometrisch zu (Fig. 6).

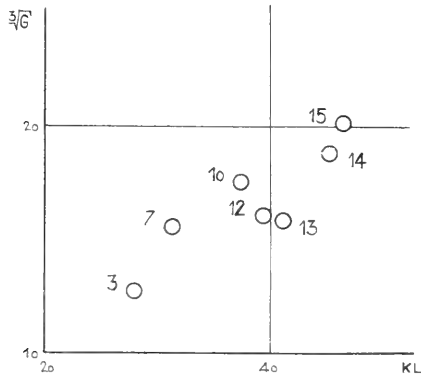


FIG. 6.

Körperlänge und Gewicht sind im Schlüpfmoment nicht proportional im Gegensatz zu den ausgewachsenen Tieren. Bez. s. Fig. 5.

Der enge Raum in der Eischale auferlegt der Gestalt des schlüpfenden Vogels gewisse Grenzen (s. Kap. III). Die Ausbildung langer Extremitäten ist nur auf Kosten anderer Körperteile möglich. Verglichen mit der Eilänge (Fig. 7) hat *Tringa totanus* sehr grosse Beine, der Körper dagegen ist klein, und nur etwa die Hälfte des Eigewichts bildet den Jungvogel. Bei *Burhinus oedicephalus* hingegen sind die Extremitäten kurz, die Körperlänge erreicht einen durchschnittlichen Wert, und 80% des Eigewichtes finden sich im Vogelkörper wieder (das Eigewicht wurde jeweils kurz vor dem Schlüpfen bestimmt). Bei diesem Vergleich ist allerdings auch zu beachten, dass der Triel eine abweichende Eiform besitzt, die fast gleichpolig oval ist. Diese Formen sind die beiden Extreme unter den untersuchten Formen: der Rotschenkel hat die relativ längsten Beine im Verhältnis zu seiner adulten Extremität und der Triel die kürzesten. Bei typischen Nestflüchtern, zu denen auch die meisten Limicolen zählen, verläuft das Wachstum der inneren Organe dem Wachstum des Gesamtgewichts entsprechend, also

gleichmässig (LATIMER 1924), da sie vom Schlüpfen an in art-typischer Weise ihren endgültigen Funktionen dienen müssen. Die einzelne Teile sind also einerseits im Wachstum begriffen und tragen anderseits gleichzeitig zum Aufbau des Organismus bei.

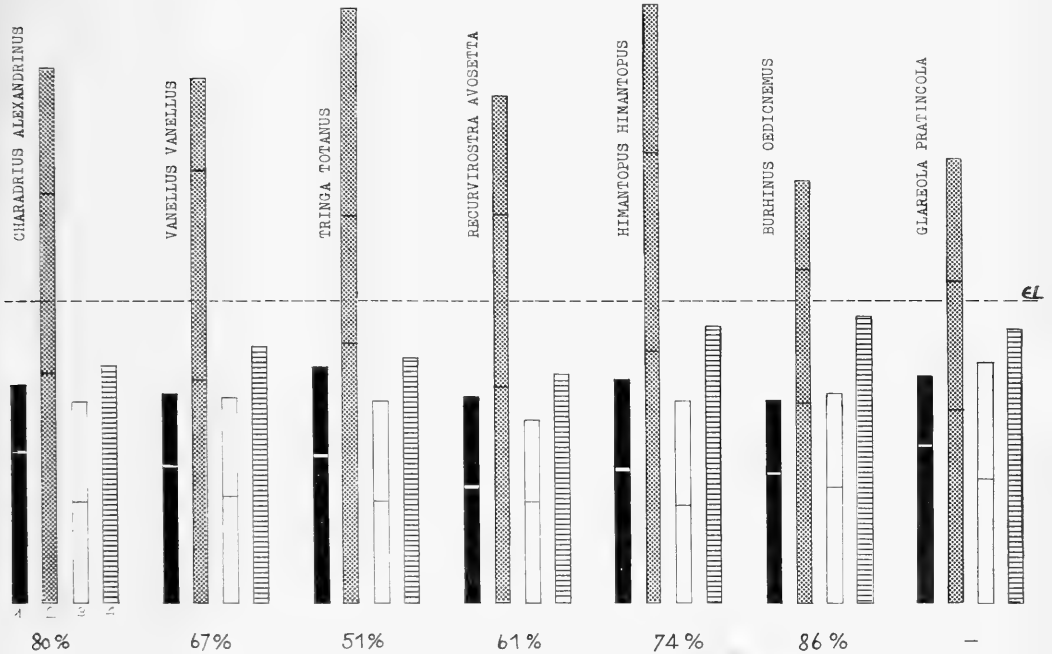


FIG. 7.

Die Schlüpfproportionen verglichen auf Basis der Eilänge (die in der Schale abgewinkelten Teile von Bein und Flügel sind in der Darstellung aufeinander gesetzt). Die Zahlen geben an, wieviel Procent des Eigewichtes der Vogel beim Schlüpfen wiegt. 1—3 s. Fig. 3, 4 Körperlänge.

Um die vielfältigen Adultproportionen ihrer Glieder zu erreichen, müssen die verschiedenen Jungvögel vom Schlüpfmoment an ganz unterschiedliche erbliche Wachstumsrhythmen einsetzen können.

A. DER WACHSTUMSVERLAUF DER EINZELNEN ORGANE

1. Bein:

Vom Schlüpfen an ist der Nestflüchter auf seine Beine angewiesen, da er selbst für seine Ernährung zu sorgen hat. Verglichen

mit der Eilänge (Fig. 7) haben die Beinmasse die grösste Längenausdehnung. Die einzelnen Teile sind unter sich verschieden: Die Zehe ist immer am weitesten fortgeschritten. Trotz langsam auslaufendem Wachstum hat sie ihre Endgrösse am frühesten erreicht.

2. Flügel:

Der Flügel hat im Schlüpfmoment noch keine locomotorische Funktion. Er bleibt im Laufe des Embryonalwachstums hinter dem Bein zurück. Erst 20-30% der Adultlänge sind beim Schlüpfen aufgebaut (Fig. 8).

Die beiden gemessenen Teile, Unterarm und Hand, verhalten sich sehr ähnlich, der Unterarm ist jedoch meist etwas länger. Im Gegensatz zum Bein wächst der Flügel in der späteren Embryonalzeit langsam und beginnt erst nach dem Schlüpfen wieder rascher zu wachsen. Um den 20. Tag haben die Flügelknochen den stärksten Zuwachs, der von geringen Werten um den Schlüpfmoment zunimmt und kurz vor dem Erreichen der Endgrösse wieder absinkt. Bei steigender Vogelgrösse wird die Flügellänge im Schlüpfmoment kleiner (Fig. 9), denn die grösseren Arten haben längere Wachstumszeiten und bauen daher einen relativ grösseren Anteil der Adultlänge postembryonal auf.

3. Kopf:

Beim Kopf müssen wir zwei Masse streng sondern, da sie von ganz verschiedener Bedeutung sind, nämlich Schnabel- und Schädelhöhe.

a) Schädelhöhe: Sie kann als repräsentatives Mass für die Gehirngrösse dienen. Da bei Nestflüchtern die Entwicklung des Zentralnervensystems, das im Schlüpfmoment zur Orientierung und Bewegung schon funktionieren muss, kontinuierlich verläuft, kann angenommen werden, dass das Gehirnwachstum diesem Mass entspricht. Rund 50% der definitiven Länge erreicht der Schädel im Schlüpfmoment; die Vermehrungsfaktoren für die Hemisphären betragen z.B. beim Kiebitz 3,15. Die Wachstumszeit des Schädels dauert bei den einzelnen recht verschieden grossen Arten immer rund 30 Tage, und nur beim Triel benötigt der Aufbau mehr als 40 Tage (für die Brachschwalbe fehlen mir die Angaben). Der



Fig. 8.

Die Schlüpfproportionen in Prozenten ihrer Adullängen. 1 Schnabel, 2 Schlädel, 3 Unterschenkel, 4 Tarsus, 5 Mittelzehe, 6 Unterarm, 7 Hand, 8 Körper.

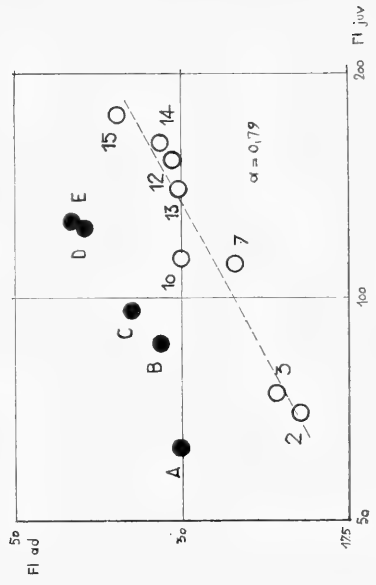


Fig. 9.

Kleine Vögel haben beim Schlüpfen schon relativ längere Flügel als grosse. 2—15 s. Fig. 5. A = *Sterna albifrons*, B = *Chlidonias hybrida*, C = *Sterna hirundo*, D = *Gelochelidon nilotica*, E = *Sterna sandvicensis*.

Wachstumsverlauf ist allmählich und gleichmässig, entsprechend einem linearen Gehirnwachstum. Die absoluten Werte liegen zur gleichen Zeit nahe beieinander, d.h. die kleinen Vögel haben ein relativ grösseres Gehirn als die grossen (Fig. 10).

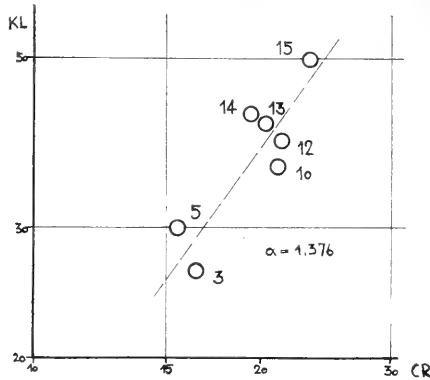


FIG. 10.

Mit steigender Körpergrösse nimmt bei den Schlüpfstadien die relative Schädel länge ab ($\alpha = 1,376$). 3—15 s. Fig. 5.

b) Schnabel: Schon vor dem Schlüpfen wird der Schnabel gebraucht, um die Eischale zu durchbrechen. Der sogenannte Eizahn ermöglicht das Durchstossen der Schale. Er wird in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen abgeworfen, und nur bei Triel und Brachschwalbe bleibt er länger erhalten.

Auch bei den langschnäbligen Formen ist der Schnabel im Schlüpfmoment kürzer als die Schädel länge (Abb. 1 und 4.) Immerhin ist auch zu diesem Zeitpunkt ein Grössenunterschied bemerkbar: bei den kurz schnäbligen Formen ist der Schnabel kürzer als die halbe Schädel länge, bei den längerschnäbligen liegt seine Grösse über der Hälfte des Craniums. Die Wachstumszeiten entsprechen ebenfalls den Adultgrössen, da die Schnäbel gleichmässig und langsam wachsen. Meist wird keine eigentliche Endgrösse erreicht, sondern die Zunahme hält sich mit der Abnutzung die Waage. Sein Wachstum ist das unabhängigste aller Masse.

4. Körperlänge:

Die Körperlänge ist beim Schlüpfen weniger als halb so gross wie beim Erwachsenen. Verglichen mit anderen ausgesprochen

linearen Masstrecken ist die Wachstumsdauer lang, da sie eine Volumenvergrößerung ausdrückt. Auch die Hauptzunahmezeit ist lang und fällt mit derjenigen der Extremitäten zusammen; daher ist diese Strecke als Vergleichsmass für das Gesamtwachstum gebraucht worden. Die Zunahmekurve läuft allmählich aus und zeigt

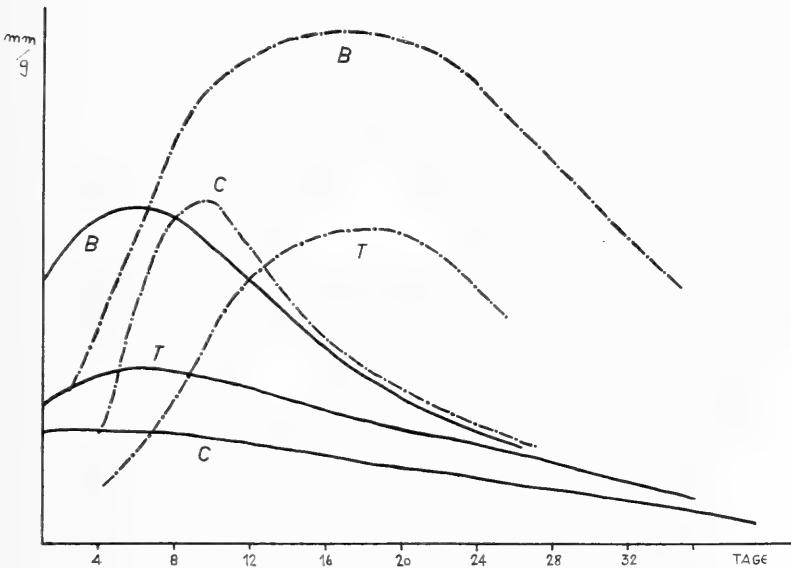


FIG. 11.

Zunahme von Gewicht und Körperlänge in mm und g pro Zeiteinheit.
C = *Charadrius alexandrinus*, T = *Tringa totanus*, B = *Burhinus oedicnemus*. Ausgezogen: Längenwachstum; durchbrochen: Gewichtszunahme.

ohne Spitzen ein schwaches Maximum in den ersten 15 Tagen (Fig. 11).

5. Gewicht:

Nach den ersten Tagen mit einer postnatalen Abnahme des Gewichts steigt dieses ziemlich rasch an. Der Verlauf ist ähnlich wie bei der Körperlänge. Nach dem Erwerb der Flugfähigkeit sinkt das Gewicht etwas ab, um später wieder langsam zuzunehmen. Die grössten Zunahmen liegen um den 20. Tag herum (Fig. 11).

6. *Federn:*

Die ersten Blutkiele brechen nach einigen Tagen unter den Nestlingsdunen hervor (bei *Burhinus* am 6. Tag, bei *Recurvirostra* am 10.). Dieser Gefiederwechsel beginnt bei den Schwingen, den Konturfedern des Schulterfittichs und der Flanken und den Steuerfedern. In diesen Regionen stehen beim adulten Vogel die längsten Federn. In den meisten übrigen Zonen stossen bis zum 15.-20. Postembryonaltag die Blutkiele hervor. Nur in einzelnen Regionen wie z. B. seitlich am hintern Rücken, am Nacken und an bestimmten Stellen am Bauch, bleiben die Nestlingsdunen bis in die späte Postembryonalzeit stehen. Erst nachdem schon ein Teil des Kleingefieders ausgewachsen ist, werden auch hier die Dunen durch Federn des Juvenilgefieders ersetzt. Bevor jedoch dieser Wechsel abgeschlossen ist, setzt an andern Orten schon die Jugendmauser ein:

Die Schwungfedern von Arm und Hand beginnen vom 6.—10. postembryonalen Tag an sichtbar zu wachsen und erreichen ihre Endgrösse in raschem, aber ziemlich gleichmässigem Wachstum. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Handschwingen ist bei allen Arten ähnlich mit rund 2,5 mm pro Tag, lediglich der Regenpfeifer, die kleinste untersuchte Art, verlängert seine Handschwingen nur um 1,8 mm pro Tag. Viel weniger entsprechen sich die Wachstumsgeschwindigkeiten der kürzeren Armschwingen; sie haben ihr Wachstum meist schon vor Erreichen der vollen Flugtüchtigkeit beendet. Die Handschwingen wachsen oft noch länger als das Flügelskelett. Die Flugfähigkeit wird zum grossen Teil von der Handschwingenlänge bestimmt.

TABELLE 4.

Wachstumsgeschwindigkeit der Schwingen in mm pro Tag.

	Handschwinge	Armschwinge
<i>Ch. alexandrinus</i>	1,83	1,37
<i>V. vanellus</i>	2,46	2,44
<i>T. totanus</i>	2,44	1,66
<i>R. avosetta</i>	2,67	2,1
<i>H. himantopus</i>	2,67	2,08
<i>B. oediconemus</i>	2,52	2,26

B. DER WACHSTUMSVERLAUF BEI DEN EINZELNEN GRUPPEN

Bei den einzelnen Familien oder Unterfamilien verläuft das Wachstum der verschiedenen Masse nicht gleichartig. Einige Eigenheiten seien hier aufgeführt:

1. *Unterfamilie der Charadriidae.*

Die Proportionen sind bei allen Arten ähnlich. Die Beinlängen sind durchschnittlich und besitzen beim Schlüpfen ein klares Differenzierungsgefälle von distal nach proximal. Die Schnäbel sind immer kurz. Der Körper wächst beinahe gleich lange wie die Handschwinge (Fig. 13). Die relative Wachstumsgeschwindigkeit ist, verglichen mit dem Körper, für das Bein negativ, für das Flügelskelett positiv (Fig. 12).

2. *Unterfamilie der Scolopacinae.*

Zwischen den einzelnen Gattungen, die hier in reichster Zahl vorhanden sind, bestehen grosse Proportionsunterschiede. Da ich aus dieser Gruppe nur eine Art untersuchen konnte, beschränke ich mich auf die Beschreibung des Einzelfalles *Tringa totanus*: Beim Schlüpfen sind die Beine sehr lang. Die Zehe hat beinahe ihre Endgrösse erreicht (Vermehrungsfaktor 1,2). Der Tarsus ist noch das kleinste Beinmass. Die gesamte Wachstumsdauer ist relativ kurz, und Körper und Schnabel nehmen am längsten zu. (Fig. 13).

3. *Unterfamilie der Recurvirostrinae*

Die langen bis sehr langen Beine dieser Unterfamilie werden durch zeitlich verlängertes Wachstum aufgebaut, da im Schlüpfmoment die Beine erst eine durchschnittliche Länge erreicht haben. Sie wachsen bedeutend länger als das Flügelskelett und beinahe so lange wie die Handschwingen, doch ist die relative Wachstumsgeschwindigkeit (Fig. 12) gleich gross wie die des Vergleichsmasses, der Körperlänge. Wie bei den meisten Vögeln mit langen Beinen besitzen Avosetta und Himantopus sehr lange Hälse und Schnäbel. Der Schnabel hat eine sehr lange Wachstumsdauer (Fig. 13), doch tritt besonders bei dieser Familie kein eigentliches Ende ein, sondern es stellt sich ein Gleichgewicht zwischen Wachstum und Abnutzung ein.

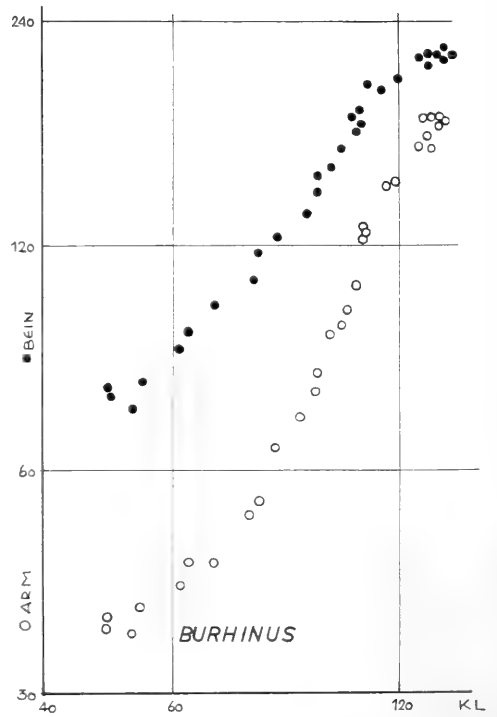
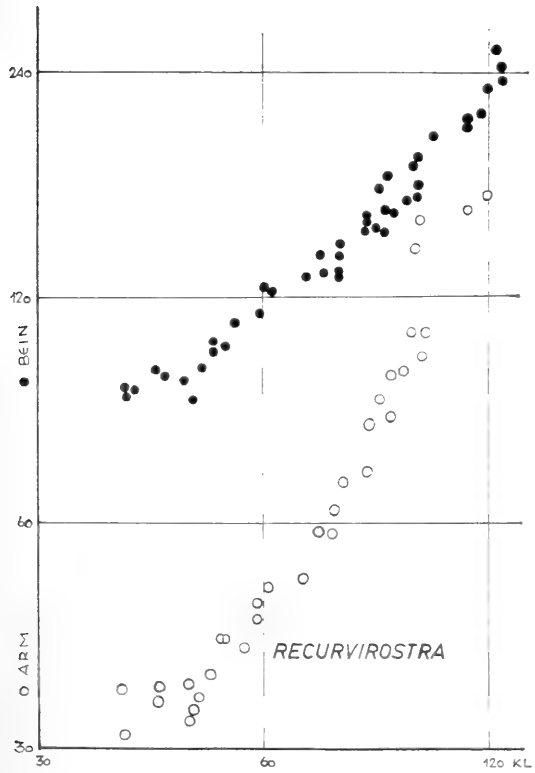
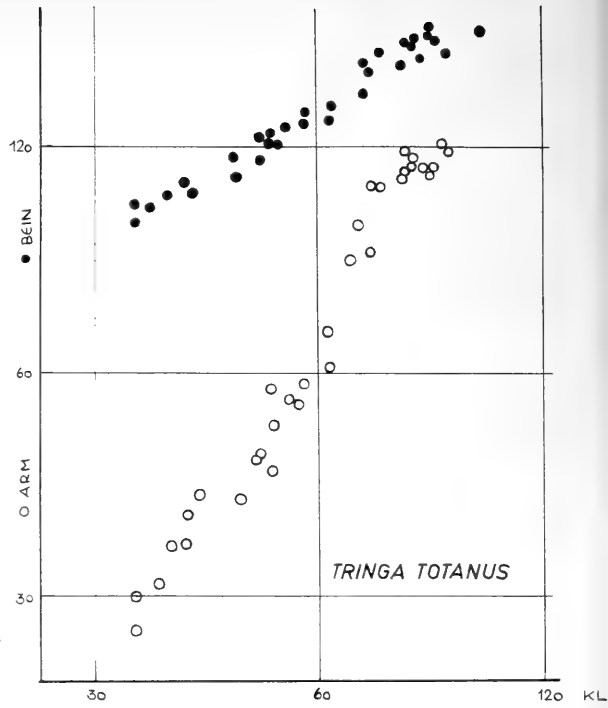
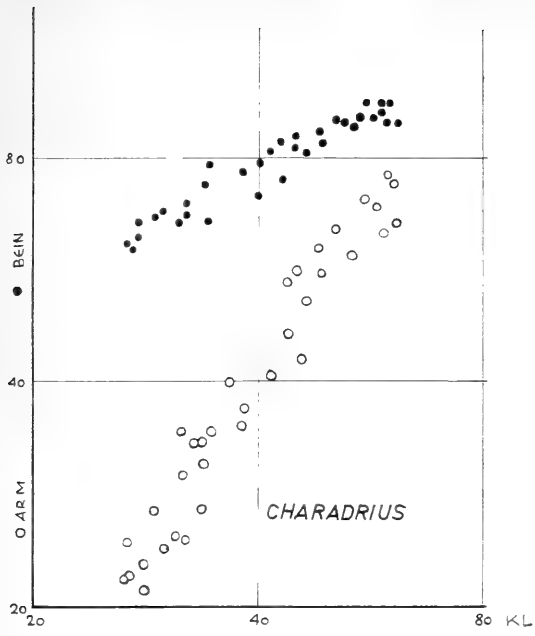


FIG. 12.

Relatives Wachstum von Bein- und Armskelett verglichen mit dem Körperwachstum.

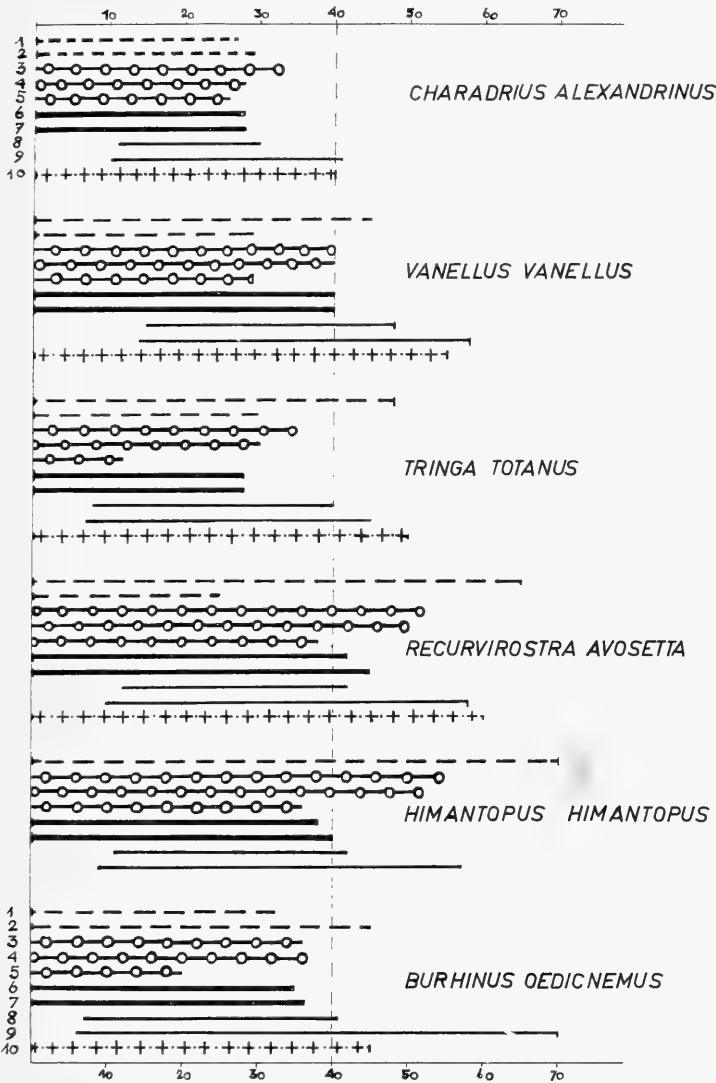


FIG. 13.

Die postembryonale Wachstumsdauer der einzelnen Masse.
 1—7 vergl. Fig. 8, 8 2. Armschwinge, 9 2. Handschwinge, 10 Körperlänge.

4. Familie der *Burhinidae* (*Burhinus oedicnemus*).

Der Triel ist ein Steppenvogel mit kurzem Schnabel und ziemlich langen Beinen. Beim Schlüpfen sind die Beine dennoch kürzer als bei den andern Arten. Wie beim Säbelschnäbler ist die relative Wachstumsgeschwindigkeit der Beine in der Postembryonalzeit gleich gross wie die des Körpers, sie wachsen also isometrisch (s. Fig. 12).

Der Schädel braucht zum Erreichen der vollen Länge etwa die gleiche Zeit wie der Körper, der aber weniger lange wächst, als es seiner absoluten Grösse eigentlich entsprechen würde. Schon mit ca. 30 Tagen kann der Triel fliegen, wenn seine Handschwingen erst ungefähr zur Hälfte ausgewachsen sind. Das Wachstum der Handschwingen dauert länger als das aller andern Organe. Der Eizahn bleibt etwa zwei Wochen erhalten.

5. Familie der *Glareolidae* (*Glareola pratincola*)

Die Brachschwalbe besitzt mit dem Triel gewisse Gemeinsamkeiten. Beim Schlüpfen ist die relative Beinlänge nur so gross wie bei einem durchschnittlichen Nestflüchter, und der Tarsus hat einen höheren Vermehrungsfaktor als der Unterschenkel. Bei beiden bleibt der Eizahn noch mehrere Tage erhalten. Auch im Verhalten zeigen sich ähnliche Züge: die Jungen ruhen z.B. bei beiden Arten mit weit nach hinten ausgestreckten Beinen (s. auch v. FRISCH 1959 und 1961).

Die Flügel jedoch sind bei der Brachschwalbe verlängert, sie besitzt die relativ längsten Flugorgane aller untersuchten Limicolen (Fig. 5). Die sehr spitzen Flügel werden nicht durch Streckung der Skelettelemente erreicht, sondern durch Verlängerung der Handschwingen (Fig. 9).

Diese beiden letztgenannten Gruppen sind ihrem Wachstum nach von den eigentlichen Limicolen verschieden.

C. SPEZIELLE PROBLEME DER EVOLUTION BEI LIMICOLEN.

Bei den beschriebenen Ontogenesen lassen sich drei Evolutionstendenzen feststellen, die den Ablauf der Entwicklung beeinflussen:

- a) Abnahme der gruppentypischen Artgrösse
- b) Abwandlung der Proportionen (extreme Gestalt)

c) Vergrößerung des Anteils der Eltern am Brutgeschäft (Nesthockertendenzen).

a) *Abnahme der gruppentypischen Artgrösse*

Es ist bereits HEINROTH (1922) aufgefallen, dass die kleinen Vogelarten, also Vögel, deren Artgewicht stark unter dem Durchschnitt ihrer Familie liegt, relativ grössere Eier legen. Der Vogel, der einer starken evolutiven Grössenabnahme unterworfen ist, legt, verglichen mit seinen durchschnittlich gestalteten Gruppenangehörigen, zu grosse Eier. Die Eier verhalten sich also einer evolutionistischen Tendenz gegenüber konservativer als der daraus schlüpfende Vogel. Die Eigenart dieser Situation wird z.B. beim Vergleich mit Kolibris deutlich. Bei diesen liegt auch die Eigrösse der aller kleinsten Formen nicht über dem Durchschnitt, da der Kolibriplan die Kleinheit enthält.

Bei unseren Limicolen (Tab. 5) fällt *Charadrius alexandrinus* durch sein hohes relatives Eigewicht auf und durch die kürzere Postembryonalzeit gegenüber den grösseren Arten. Aus dem grossen Ei schlüpft auch ein grösseres Junges, das entsprechend weit gediehen ist. Die Vermehrungsfaktoren sind daher niedrig, und gegenüber der Körperlänge sind die beiden Extremitäten verlängert.

Auffallender noch als bei den Limicolen ist eine verkleinerte Form bei den Seeschwalben zu finden: die Zwergseeschwalbe weicht von den anderen Formen, die meist eine einheitliche Grösse haben, ab und legt auch relativ sehr grosse Eier. Die Küken entwickeln sich in einer kurzen Postembryonalzeit. Stark verlängert sind auch hier die Extremitäten im Schlüpfmoment, wobei auch das Flügel skelett die Körperlänge übertrifft. Wie aus Fig. 4 hervorgeht, wird der Flügel schon auf den Schlüpfmoment hin stärker bevorzugt als bei den anderen Seeschwalben. Das Zusammenwirken einer verkleinerten Form mit einer spezialisierten Lebensweise (extremer Flieger) drückt sich hier scharf aus. Diese Bevorzugung des Flügels scheint eine weitere Anpassung an die Verkürzung der Postembryonalzeit zu sein, da eine möglichst rasch erreichte Flugfähigkeit dem durch seine Kleinheit stärker gefährdeten Vogel eine grössere Überlebenschance gewährt; zur Nahrungssuche ist die Flugfähigkeit erforderlich.

Dem weniger spezialisierten „verkleinerten“ Regenpfeifer fehlen weitere Verschiebungen. In der Grösse scheint er vom Limicolendurchschnitt weniger abzuweichen als *Sterna albifrons* von der üblichen Seeschwalbengrösse. Die langsamere Wachstumsgeschwindigkeit der Handschwinge beim Regenpfeifer, verglichen mit den Limicolen, scheint auch (Tab. 4) durch die Abnahme der Grösse bedingt.

Der Einfluss der sekundären, also evolutiven Grössenabnahme auf die Ontogenese kann zuweilen bei ein und derselben Art durch Vergleich mit der „normalen“ Grösse studiert werden. Bei *Philomachos pugnax* sind die beiden Geschlechter von sehr verschiedener Grösse. Trotz diesem ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus werden Eier von nur *einer* Grösse gelegt, aus denen gleichproportionierte Küken schlüpfen, die noch keinen Grössenunterschied der Geschlechter zeigen. Das Weibchen erreicht seine kleinere Adultgrösse in einer kürzeren Postembryonalzeit als das grössere Männchen. Die Wachstumskurven der beiden Geschlechter verlaufen vom Schlüpfmoment an verschieden. Nach dem Schlüpfen durchlaufen die beiden Geschlechter nie mehr ein Stadium gleicher Proportionen. Bei gleicher Grösse eines Masses ist das Weibchen relativ älter, im Sinne von näher beim Wert des Erwachsenen. Die einzelnen Kurven können sich schneiden, wie z.B. bei den Schwingen. Das Wachstum ist auf die Endgrösse gerichtet und wird von ihr bestimmt (Fig. 14).

TABELLE 5.

Eigrösse und prozentuale Aufteilung der Entwicklungszeit.

	Ei % von Artgewicht	Entwicklungszeit	
		Brutzeit % v.	pe-Zeit % v.
<i>V. vanellus</i>	13,5	30	70
<i>Ch. alexandrinus</i>	22,6	35	65
<i>R. avosetta</i>	10,6	28,6	71,4
<i>H. himantopus</i>	10,1	29	71
<i>Sterna hirundo</i>	14,7	31,2	68,8
<i>sandvicensis</i>		27,3	72,7
<i>albifrons</i>	25	36,2	63,8
<i>Ph. pugnax</i> ♂	11,3	27,7	72,3
<i>Ph. pugnax</i> ♀	18,8	34,4	65,6

Die relativen Wachstumszeiten (Tab. 5) verteilen sich für das Männchen ähnlich wie beim Kiebitz, während sich beim Weibchen die beiden Abschnitte in ähnliche Verhältnisse teilen wie z.B. beim

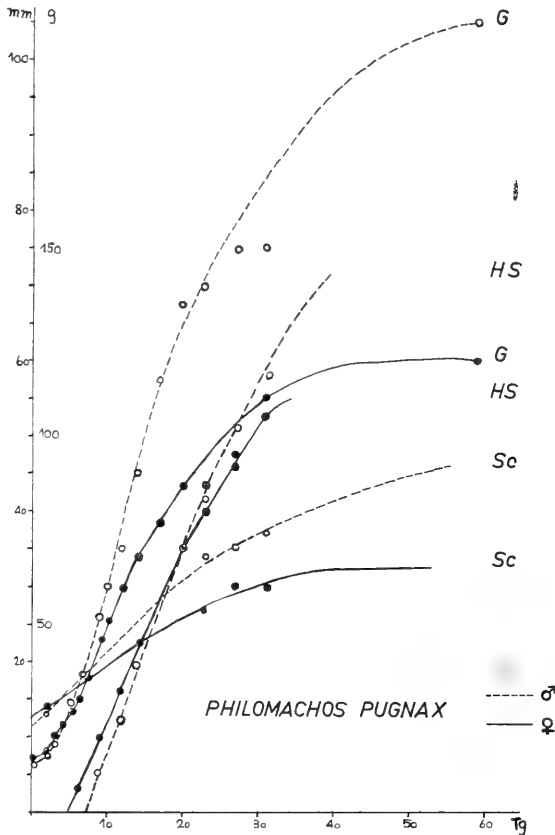


FIG. 14.

Wachstum von *Philomachos pugnax* ♂ und ♀.

G = Gewicht, HS = zweite Handschwinge, Sc = Schnabel (nach Heinroth).

Regenpfeifer. Auch die relative Eigrösse steigt für das Weibchen auf einen hohen Wert im Gegensatz zum Männchen, das ein ähnliches Verhältnis Eigewicht: Vogelgewicht hat wie andere durchschnittliche Arten der Familie; das Weibchen bildet also den abgewandelten Typ.

Ganz anders als bei *Philomachus* wird der Grössenunterschied der Geschlechter bei Hühnern erreicht. Auch bei diesen sind die Eier und die Küken gleich gross. Aber sowohl Hühnchen wie Hähne wachsen in der frühen postembryonalen Periode gleich schnell, und erst um den 56. Tag zeigt sich ein Geschlechtsunterschied bei der Gewichtszunahme. Die Hennen haben ihr Adultgewicht beinahe erreicht, und nur die Hähne werden noch beträchtlich schwerer. Der Gewichtszunahme entsprechend verläuft das Wachstum der Extremitäten. Diese nehmen bei beiden Geschlechtern gleich schnell zu bis ungefähr zum 105. Tag. In diesem Alter haben die Hennen ihre Adultgrösse erreicht, und nur die Hähne wachsen noch ca. 35 Tage lang mit gleicher Geschwindigkeit weiter. Sie erreichen ihre grössere Gestalt nicht durch beschleunigte Leistung, sondern nur durch linear verlängertes Wachstum (s. LATIMER 1925).

b) Abwandlung der Proportionen

Die Abwandlung der Proportionen wird bei den Limicolen in mannigfacher Weise durchgespielt. Vor allem werden Beine, Häse und Schnäbel verkürzt und verlängert. Wenn ich im folgenden von extremen Proportionen spreche, so meine ich damit verlängerte Extremitäten, denn sehr kurze Gliedmassen haben mehr Spielraum für ihren Aufbau und zwingen in der postembryonalen Periode nicht zu speziell eingespielten Wachstumswechselln, zu verschiedenen Allometrierhythmen.

Die spätere Länge des Schnabels wird beim Schlüpfen nur angedeutet (s. S. 718), und seine Wachstumsdauer entspricht der aufzubauenden Adultlänge, da er gleichmässig linear wächst. Auch tritt, wie schon oben bei der Besprechung des Schnabels erwähnt, kein Wachstumsende ein, sondern es stellt sich mit der Zeit ein Gleichgewicht zwischen Abnutzung und Längerwerden ein.

Den langen Beinen entsprechen lange Häse und in der Regel auch lange Schnäbel, abgesehen vom kurzschnäbligen Triel. Diese Feststellung gilt auch für die Vögel im allgemeinen, doch auch dort ist der Schnabel öfters von einer Verlängerung ausgenommen z.B. beim Flamingo, Sekretär, Kronenkranich, Strauss. Lange Häse allein, d.h. ohne gleichzeitige Verlängerung von Beinen und Schnäbeln, kommen vor allem bei Schwimmformen (Schwan) vor im Zusammenhang mit ihrer gründelnden Nahrungssuche.

Doch wenden wir uns wieder den Limicolen zu. Bei ihnen sind extreme Proportionen an eine Mindestgrösse gebunden. Bei kleinen Vögeln finden wir keine langbeinigen Formen. Die starken Proportionsveränderungen beschränken sich auf Arten von ungefähr 100 g Körpergewicht und darüber. Da mir keine Messungen über das Halswachstum der Limicolen zur Verfügung stehen, beschränke ich mich auf die Erörterung des Beinwachstums.

TABELLE 6.

*Die Wachstumsgeschwindigkeiten der Arm- und Beinteile
in der Postembryonalzeit in mm pro Tag.*

	Tarsus	US	U. Arm	Hand
<i>Vanellus vanellus</i>	0,6	0,98	1,59	1,39
<i>Tringa totanus</i>	0,89	1,03	1,48	1,44
<i>Recurvirostra avosetta</i>	1,2	1,47	1,64	1,46
<i>Himantopus himantopus</i>	1,85	1,99	1,45	1,36
<i>Burhinus oedicnemus</i>	1,48	2,09	2,14	1,83

Unter den von mir aufgezogenen Arten sind *Recurvirostra* und besonders auch *Himantopus* mit langen Beinen, Schnäbeln und Hälsen ausgestattet. *Himantopus* hat absolut wie relativ die längsten Hinterextremitäten aller Limicolen. Beim Schlüpfen sind die Beine bei der Familie der *Recurvirostrinae* relativ nicht länger als die der Limicolen im allgemeinen. Sie unterstehen beim Schlüpfen den gleichen functionellen Ansprüchen, da das Nest schon nach wenigen Stunden verlassen und Futter selbständig gesucht werden muss. Der Zuwachs, der die Beine über die bei Limicolen durchschnittliche Länge weit hinaushebt, muss in der Postembryonalzeit aufgebaut werden (vergl. Fig. 4+8). Wenn die Handschwingen keine Blutkiele mehr aufweisen, haben die Beine ihre Endgrösse erreicht. Innerhalb der Gesamtwachstumszeit aber wird die Zeit für das Beinwachstum verlängert (Fig. 15), und zwar für alle Beinteile. Nicht nur die Dauer, sondern auch die Geschwindigkeit muss gesteigert werden, also die gesamte Wachstumsleistung. Bei *Himantopus* wächst das Bein postembryonal sogar rascher als die Vorderextremitäten (Tab. 6), während bei allen anderen Arten, die ich untersucht habe, immer das Flügelskelett rascher wächst. Die

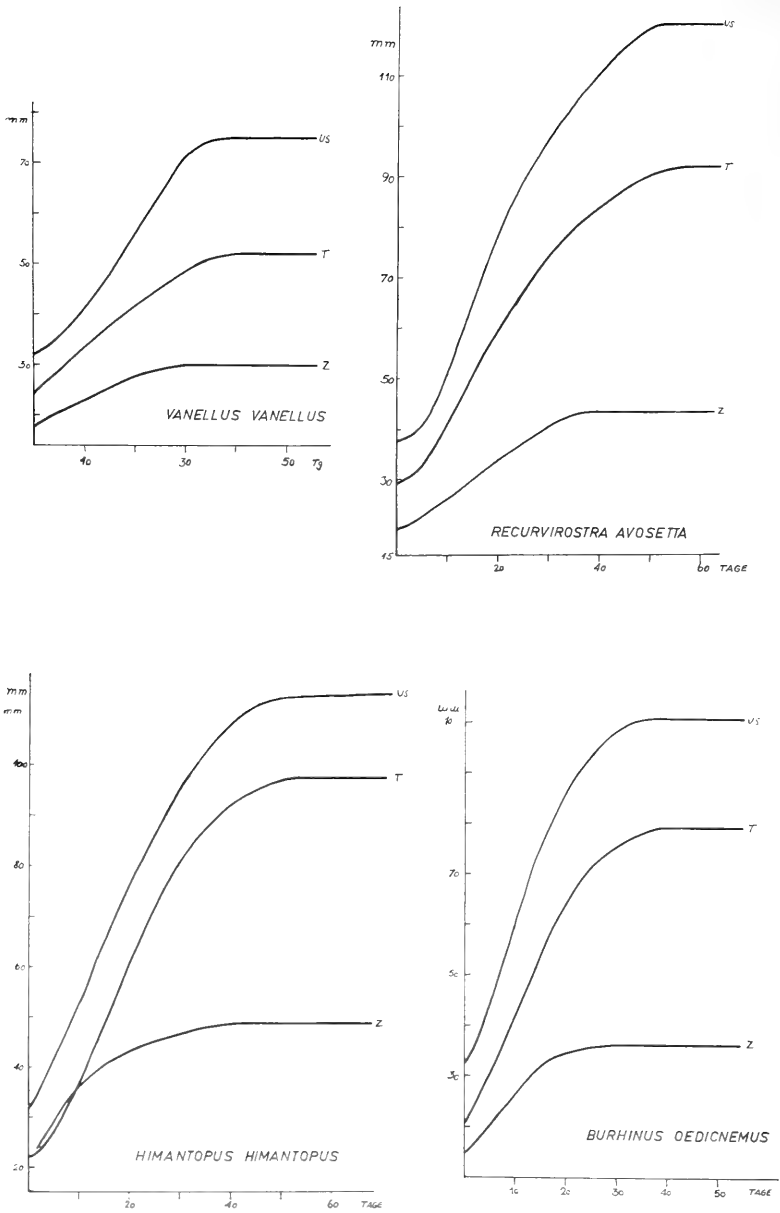


FIG. 15.
Das Wachstum der einzelnen Beintteile.

relative Wachstumsgeschwindigkeit des Beines von *Recurvirostra* ist mit der des Körpers isometrisch (Fig. 12). Bei *Himantopus* stehen mir keine Messungen für die Körperlänge in den entsprechenden Stadien zur Verfügung, doch muss auch hier mindestens eine Isometrie, wahrscheinlich aber eine positive Allometrie gegenüber der Körperlänge bestehen.

Die einzelnen Teile des Beines nehmen an der Verlängerung in verschiedenem Masse teil. Bei *Himantopus* nimmt der Tarsus den grössten prozentualen Anteil am Gesamtbein von allen verglichenen Arten ein und erreicht beinahe die gleiche Länge wie der Unterschenkel (Tab. 7). Weiter oben haben wir festgestellt, dass das Bein im Schlüpfmoment ein Differenzierungsgefälle von distal nach proximal hat, die Zehe ist also schon am weitesten entwickelt. Der Tarsus hat dieser Regel entsprechend bei *Charadrius*, *Vanellus*, *Tringa* und *Recurvirostra* grössere Vermehrungsfaktoren als die Zehe und kleinere als der Unterschenkel. Bei *Himantopus*, *Burhinus* und *Glareola* dagegen besitzt der Tarsus den grösseren Vermehrungsfaktor als der Unterschenkel.

TABELLE 7.

Prozentualer Anteil der Glieder an der Totallänge des Beines.

	Unter- schenkel	Tarsus	Zehe
<i>Ch. alexandrinus</i>	47,1	33,5	19,4
<i>V. vanellus</i>	48,3	32,5	19,2
<i>T. totanus</i>	44	34,4	21,6
<i>H. himantopus</i>	44,2	41,2	14,6
<i>R. avosetta</i>	47	36	17
<i>B. oedienemus</i>	46,6	36,9	16,5
<i>G. pratincola</i>	45	32,5	22,5

Allgemein gilt die Regel, dass die Wachstumszeit für den Unterschenkel meist etwas länger oder mindestens gleich lang ist wie für den Lauf. Während des Wachstums haben die Kurven des Unterschenkels einen steileren Verlauf und gehen kurz vor Erreichen der Endgrösse innerhalb weniger Tage in die Waagrechte über. Beim Tarsus verläuft das Wachstum gemächlicher, es tritt eine allmähliche Verflachung der Kurve ein bis zum Erreichen der Horizontalen (Fig. 15).

Triel und Brachschwalbe haben einen veränderten Ontogenesemodus (s. S. 724) und stehen systematisch den übrigen Formen ferner. Nur *Himantopus* hat für den Tarsus einen ähnlichen Verlauf wie für den Unterschenkel. Die Verlängerung des Beines beruht auf längerem und rascherem Wachsen innerhalb der artgemässen postembryonalen Gesamtwachstumsdauer (die gegenüber anderen Arten gleicher Grösse nicht verlängert ist, wie schon oben auf Seite 729 dargelegt).

Der Unterschenkel ist weniger verlängerungsfähig als der Lauf, da er schon im typischen Wachstumsverlauf der Gruppe einen grösseren Anteil seines Aufbaus während der Postembryonalzeit zu leisten hat.

e) *Intensivierung der Brutpflege als des elterlichen Beitrags an der Ontogenese (Nesthockertendenz).*

Die Gruppe der Limicolen umfasst typische Nestflüchter, wie wir schon dargelegt haben, bei denen sich die Leistung der Eltern auf Führen und Wärmen beschränkt. Bei Familien, die den Limicolen nahestehen, ist die elterliche Fürsorge gesteigert und die Abhängigkeit der Jungen vergrössert.

Beim Triel liefern die Eltern, speziell in der ersten Zeit nach dem Schlüpfen der Jungen, die gesamte Nahrung, die meist aus Landinsekten besteht. Die Jungen sind anfangs weniger geschickt auf ihren Beinen, als es die Limicolen im engeren Sinne schon gleich nach dem Schlüpfen sind. Bei Hunger machen sich die jungen Triele bemerkbar, um von den Eltern Futter vorgelegt zu bekommen. Zu einem eigentlichen Betteln wie bei den Seeschwalben kommt es jedoch nicht. Früh schon beginnen die Trielküken nach Gegenständen in ihrer Umgebung zu picken und sie auf ihre Fressbarkeit zu untersuchen (STEMMLER 1945, v. FRISCH 1959).

Noch weiter abgewandelt vom Nestflüchterzustand als der Triel ist die Brachschwalbe. Als spezialisierte Flugjäger müssen die Eltern die Jungen lange mit Nahrung versorgen, denn diese sind erst dann im Stande, sich selbständig zur Genüge zu ernähren, wenn sie vollständig flugfähig sind. Auf das intensive Bettelverhalten erhalten die Jungen das Futter in den Rachen gestopft, und erst nach Tagen beginnen sie selbst nach fressbaren Gegenständen in der Umgebung zu picken und in Sprüngen fliegende Insekten zu erhaschen (v. FRISCH 1961).

Die Abwandlung wird auch in der Schlüpfproportion sichtbar: das Bein ist kürzer als bei den Limicolen. Kopf und Flügel sind aber relativ länger und übertreffen auch den Unterschenkel deutlich (Fig. 4).

Die hier von Triel und Brachschwalbe eingeschlagene Evolutionsrichtung auf eine Nesthockerontogenese zu findet ihre Weiterentwicklung bei Möven und Seeschwalben. Eine engere Beziehung zu den Eltern geht Hand in Hand mit einer grösseren Abhängigkeit der Jungen. Die Intensivierung der Eltern-Kind-Beziehung bildet die Vorbedingung zu den komplexeren Wachstumsweisen, die ihrerseits eine Höherentwicklung ermöglichen. Es ist eine bekannte Tatsache, dass das höchstentwickelte Zentralnervensystem nur durch kompliziertes allometrisches Wachstum aufgebaut werden kann.

V. DISCUSSION

Bei der phylogenetischen Bewertung der Vögel sind uns die Verhältnisse bei den Reptilien als ursprünglich und primär erschienen. Der bezeichnendste Erwerb der Vögel ist die Ausbildung der Federn. Diese sind die kompliziertesten Hautdifferenzierungen des gesamten Tierreiches. Die Flugfähigkeit erhält durch diese Hautstruktur aus abgestorbenen Zellen ihre grosse Vielfalt und Differenziertheit. Die Vögel sind dadurch gegenüber fliegenden Reptilien und Säugern von der Umwelt viel unabhängiger. Die konstante Körpertemperatur, auch durch den Wärmeschutz des Federkleides ermöglicht, gewährt dieser Klasse auch unter erschwerten Umweltsbedingungen eine weniger eingeschränkte Bewegungsfreiheit. Über die Stammesgeschichte der Feder wissen wir jedoch nichts, da schon die ältesten paläontologischen Funde für *Archaeopteryx* ein vollständiges Federkleid bezeugen. Bessere Möglichkeiten einer phylogenetischen Ordnung bildet der Vergleich der Ontogenesen.

Als reptilienähnlichste Ontogenese haben wir die Megapodidenentwicklung bewertet. Schon beim Schlüpfen sind die beiden Extremitätenpaare ungefähr gleich weit entwickelt, und beide dienen schon ihrer endgültigen Funktion. Die Wachstumszeit ist lang, da alle Teile gleichzeitig und ungefähr gleichmässig zunehmen.

Dieser Entwicklung steht die der Singvögel als anderes Extrem gegenüber: Die komplexe Nesthockerontogenese mit sehr kurzer

Entwicklungszeit, Reduktion des Dunenkleides, temporärer Versenkung von Federanlagen und transitorischen Verschlüssen der Fernsinnesorgane zeichnen diese Gruppe aus. Diese Ontogeneseform wird ermöglicht durch eine starke Verschränkung der Instinkte von Altvogel und Sprössling. Die Flugfähigkeit wird im Laufe der Postembryonalzeit spät erworben, die Extremitäten weisen keine extremen Bildungen auf. Im Zusammenhang mit der Verkürzung der Entwicklungszeit wachsen die Organe stark allometrisch. Zur Zeit des Ausschlüpfens ist das Zentralnervensystem im Wachstum stark zurückgesetzt, der Darm ist überentwickelt, denn er muss die grossen Nahrungsmengen verarbeiten können, die durch die Altvögel herbeigebracht werden. Dieser gesteigerten Verarbeitung sind Vorrichtungen beigegeben, die der lebenswichtigen Nesthygiene dienen, an der sich wieder Alt- und Jungvogel gemeinsam beteiligen. Die Verdauungsprodukte werden sauber verpackt in einer Gallert-hülle ausgeschieden und von den Eltern verschluckt oder vom Neste weggetragen. Gegen Ende der Wachstumszeit tritt ein starkes Übergewicht auf, das für die diskontinuierliche Entwicklung charakteristisch ist.

Zwischen diesen beiden Extremen ordnen sich alle anderen Wachstumsweisen ein, die in den verschiedenen gruppentypischen evolutiven Entwicklungen entstanden sind. Um die Etappen der stammesgeschichtlichen Entwicklung der komplexeren und höher differenzierten Form zu rekonstruieren, müssen wir versuchen, die morphologische Wertigkeit der verschiedenen Erwerbungen zu bestimmen. Die Möglichkeiten der Deutung der evolutiven Erscheinungen sind hauptsächlich durch Vergleich dieser Erscheinungen selbst zu gewinnen. Die Berücksichtigung einer möglichst grossen Anzahl von Tatsachen vergrössert die Aussagemöglichkeit.

Aus den individuell vom Schlüpfmoment an unabhängigen Formen muss der späte Zustand der innigen Verflechtung der Bedürfnisse der Jungen und Leistungen der Eltern hervorgegangen sein, denn gerade bei hoch cerebralisierten Vögeln ist auch die Abhängigkeit der Brut am grössten. Jeder Grad steigender Unselbstständigkeit findet seine Entsprechung im instinktiven Verhalten der Eltern. Die Ontogenesen der Zwischenformen entsprechen diesem Evolutionsvorgang nicht etwa in einer linearen Stufung, denn die einzelnen Formen haben eigene gruppentypische Bildungen verwirklicht, die mehr auf eine Spezialisierung gerichtet sind.

Wir wollen hier versuchen, auf Grund des gesamten Tatsachenmaterials einen Überblick über die mögliche Evolution der Vogelontogenese zu erhalten.

Der Abbau der Selbständigkeit der Küken hat zweifellos mit der Aufgabe der sofortigen Flugfähigkeit begonnen. Das erste Federkleid wurde zu Dunen umgestaltet. Diesen kommt also sekundäre Wertigkeit zu. Die Vorderextremitäten werden gegen Ende der Embryonalzeit zurückgedämmt und die Beine etwas stärker gefördert. Die Länge des Flügelskelettes erreicht nur noch ungefähr Unterschenkellänge. Die Flügel können erst nach einigen Tagen zur Locomotion gebraucht werden. Der elterliche Beitrag an die Entwicklung ist grösser geworden: Die Eier werden bebrütet und die ausgeschlüpften Jungen gewärmt. Auch die Führung in der Postembryonalzeit übernehmen die Altvögel. Dieser Grad der Beziehung entspricht etwa den Nestflüchtern vom Phasianidentyp.

In einer nächsten Etappe trat eine intensivere Bindung an den Nistort auf, das Dunenkleid wurde beibehalten. Auf ihren Beinen konnten sich die Jungen immer noch sogleich nach dem Schlüpfen fortbewegen, doch längere Strecken wurden nicht mehr bewältigt, da die Eltern das Futter herbeibrachten. Die Flügel wachsen noch stärker allometrisch, die ersten erfolgreichen Flugversuche können erst gegen Ende der Postembryonalzeit unternommen werden. Die Leistungen der Eltern erstrecken sich auf brüten, füttern und wärmen. Die ganze Ernährung wird durch sie besorgt; das Futter wird entweder vorgelegt oder im Schnabel hingehalten. Die Brut wird gegen Feinde intensiv verteidigt, und bei den Jungen ist der Instinkt ausgebildet, sich bei Gefahr zu drücken.

Bei der Schlüpfproportion sind Kopf und Flügel länger als der Unterschenkel, das Bein ist noch nestflüchterlang.

Im Laufe der Evolution wurde die Bindung ans Nest stärker, die frühe Gehfähigkeit wird nicht mehr benötigt, und das Beinwachstum wird aufgeschoben. Immer noch bildet das Dunenkleid Schutz vor Abkühlung bis zum Erscheinen der Konturfedern. Die Organe wachsen allometrisch wie die Extremitäten. Die Nester werden nicht mehr am Boden, sondern auf Bäumen oder an geschützten Orten gebaut. Sie sind noch von ziemlich primitiver Konstruktion, etwa lose zusammengefügte Zweige. Das Futter wird den Jungen vorgehalten, oder diese holen es aus dem Schnabel der Eltern. Die Nestlinge betteln bei Hunger intensiv. Die Schlüpfpro-

portionen sind dadurch ausgezeichnet, dass die Beine, verglichen mit der Körperlänge, sehr kurz sind. Gegen Ende der Ontogenese tritt ein relativ geringes postembryonales Übergewicht auf, das durch das allometrische Wachstum der inneren Organe verursacht wird und mit dem Übergang zur selbständigen Ernährung wieder verschwindet.

In einer nächsten Stufe wurde der Nestling noch unselbständiger. Die Schlüpfproportionen sind nicht verändert gegenüber der letzten Form. Der Schlüpfmoment ist weiter vorverlegt, die Fernsinnesorgane sind durch transitorische Verschlüsse geschützt. Das Dunenkleid wird reduziert, und die Konturfedern treten spät hervor. Das Organwachstum ist verglichen mit den Nestflüchtern sehr unharmonisch. Während der langen Nestlingszeit erhalten die Jungen ihre Nahrung in den Schnabel gestopft. Ein reicherer und differenzierterer Nestbau erhöht den Schutz der Jungen vor Feinden und vor Abkühlung. Instinkte der Nesthygiene werden sichtbar. Gegen Ende der Postembryonalzeit tritt deutlich ein Übergewicht auf.

Die höchste Stufe dieser Reihe erhält zur letzten Form nur noch wenige Neubildungen: Als weitere Organe des Sperrverhaltens werden zusätzlich zum Schnabelwulst auffällige Rachenfärbungen mit ebenfalls farbiggetönten Papillen ausgebildet. Das Verhalten wird spezifischer, nur bei diesen höchsten Formen wird die Nesthygiene durch Wegtragen des Kotes gewährleistet. Verstärktes allometrisches Wachstum ermöglicht eine weitere Verkürzung der Entwicklungszeit und die starke Hirnentwicklung der höchsten Cerebralisationsstufe. Wie immer wieder betont wurde, ist die höchste Gehirnform nur bei Formen möglich, die auch eine extreme Nesthockerontogenese haben.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wird die Ausbildung der Körperproportionen bei Vögeln in der Postembryonalzeit studiert. Der Schlüpfmoment wurde bei einer grösseren Zahl von Vogelgruppen untersucht, die Ausformung der Adultgestalt während der Postembryonalzeit dagegen bei einer engeren systematischen Einheit dargestellt.

1. Bei Vögeln aus systematisch sich fernstehenden Gruppen wurden die Proportionen beim Ausschlüpfen aus dem Ei verglichen.

Die Fragestellung gilt vor allem der Entwicklung in einem terrestrischen Ei, im Gegensatz zu den ganz andern Entwicklungsbedingungen des Säugerkeimes. Höchste Bedeutung kommt in diesem Zusammenhang der Ontogenese zu. Nesthocker wie Nestflüchter besitzen typische Schlüpfproportionen, die den beiden Typen ungeachtet ihrer Adultgestalt zuzuordnen sind. Die Übergangsformen zwischen diesen Extremen zeigen ihre Mittelstellung auch in der Schlüpfproportion an.

Die Kriterien wurden durch Vergleich der Körperlänge mit den Längen von Bein, Arm und Kopf gewonnen. Der relativen Beinlänge kommt die grösste Bedeutung zu, da die Hinterextremitäten bei Nestflüchtern schon früh in Funktion treten müssen. Die Embryonalentwicklung verhält sich gegenüber Abänderungen der Adultgestalt konservativ.

2. Der Verlauf der postembryonalen Umgestaltung wurde bei den Limicolen, vor allem in bezug auf das Extremitätenwachstum, eingehender untersucht. Dabei wurden drei voneinander unabhängige evolutive Tendenzen festgestellt:

- a) Die Abnahme der gruppentypischen Artgrösse konnte in mehreren Fällen nachgewiesen werden.
- b) Die Extremitäten können einer starken Verlängerung unterzogen werden.
- c) Die erhöhte Abhängigkeit der Jungvögel durch Steigerung des elterlichen Beitrags an die Entwicklung der Nachkommen führt von Nestflüchtern zu Formen mit typischer Platzhocker-Entwicklung. Der Begriff „Platzhocker“ wird neugefasst (s. Seite 705).

RÉSUMÉ

Cette étude traite de la croissance des extrémités chez les oiseaux pendant la période postembryonnaire. Nous étudions les conditions spéciales que présente le développement dans un oeuf terrestre, entièrement différentes de celles de la genèse des mammifères.

Pour les oiseaux à ontogenèse fortement variée, les proportions sont déterminées au moment de l'éclosion. Nidifuges et nidicoles se distinguent à l'éclosion par des proportions typiques qui ne sont pas en relation avec leur apparence adulte.

Les fortes différences de longueur des membres qui s'observent assez fréquemment chez des oiseaux de plusieurs groupes systématiques sont avant tout le résultat de la croissance post-embryonnaire.

De toutes les dimensions mesurées, celles de l'extrémité postérieure correspondent le plus au mode de développement car, chez les nidifuges, les membres postérieurs fonctionnent tout de suite après la naissance.

Au cours de ces recherches j'ai remarqué trois tendances évolutives indépendantes entre elles et qui se retrouvent dans le développement postembryonnaire :

a) dans plusieurs cas notre analyse fournit des arguments pour une diminution de la taille adulte pendant la phylogenèse.

b) le développement embryonnaire étant conservateur pour les proportions, l'allongement extrême des membres postérieurs ainsi que du bec et du cou est réalisé pendant la période postembryonnaire.

c) La dépendance croissante des jeunes oiseaux envers les parents conduit, en partant du type nidifuge, à une forme de « nidifuge sessile » (« Platzhocker » des auteurs allemands). Cette notion est précisée (p. 705).

SUMMARY

Development of the body proportions of birds has been investigated in the post-embryonic stage. Freshly hatched specimens representing a large number of different bird groups have been examined, but the main study is concerned with a narrow taxonomic unit.

1. A comparative study has been made of the proportion of freshly hatched birds from widely separated taxa.

The problem is essentially one of differences between ontogeny within an egg as compared to that of mammals. On hatching,

nidicolous and nidifugous species already show typical proportions which are referable to the corresponding adult types. Intermediate forms also show intermediate characteristics on hatching.

Terms of reference were obtained by comparing body-length with length of limbs and head. Relative leg-length is very important especially in nidifugous species whose hind-limbs must function early. Development of the embryo appears conservative when compared with the changes of the adult type.

2. Post-embryonic development especially as regards growth of limbs is more closely investigated in shore-birds. Evidence has been found of three independent evolutionary trends:

a) In numerous cases, reduction of the size characteristic for the group.

b) The limbs are able to undergo marked lengthening.

c) Increased dependency of young birds due to increasing parental care leads from nidifugous types to terricolous types (Platzhocker). The terricolous-type concept is reviewed (p. 705).

LITERATURVERZEICHNIS

- BECKER, R. 1959. *Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von Megapodius freyc. r. und ihre Beziehung zu der Nestlingsdune der Hühnervogel*. Rev. suisse Zool. 66: 411-527.
- BURCKHARDT, D. 1954. *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker*. Rev. suisse Zool. 61: 551-633.
- DINNENDAHL, L. und KRAMER, G. 1957. *Über grössenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möven*. Journal f. Ornith. 98.
- FRANZ, V. 1924. *Geschichte der Organismen*. Verlag Gustav Fischer, Jena.
- VON FRISCH, O. 1959. *Zur Jugendentwicklung, Brutbiologie und vergleichenden Ethologie der Limicolen*. Zeitschr. f. Tierpsychologie, 16: 545-583.
- 1961. *Zur Jugendentwicklung und Ethologie des Stelzenläufers und der Brachschwalbe*. Zeitschr. f. Tierpsychologie, 18: 67-70.
- GERBER, A. 1937. *Embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae*. Rev. suisse Zool. 46: 161-324.
- HEINROTH, O. 1922. *Die Beziehung zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer*. Journal f. Ornith. 70: 172-285.
- und M. 1928. *Die Vögel Mitteleuropas*. Berlin. 4 Bde.

- KRAMER, G. 1953. *Über Wachstum und Entwicklung der Vögel*. Journal f. Ornith. 94: 194-199.
- 1959. *Die funktionelle Beurteilung von Vorgängen relativen Wachstums*. Zoolog. Anzeiger, 162: 243-255.
- LATIMER, H. B. 1925. *Postnatal Growth of the Body, Systems and Organs of the Single-Comb White Leghorn Chicken*. Journ. of Agricultural Research, 29: 363-399.
- MASCHLANKA, H. 1954. *Proportionsmessungen an Silbermöven*. Zool. Jb. Physiol. 65: 209-218.
- MEUNIER, K. 1959. *Die Allometrie des Vogelflügels*. Zts. f. Wissenschaftl. Zool. 161: 444-482.
- 1959. *Die Grössenabhängigkeit der Körperform bei Vögeln*. Zts. für Wissenschaftl. Zool. 162:328-355.
- MÜLLER, M. 1948. *Tagebuchnotizen über die Aufzucht einer Brachschwalbe*. Ornith. Beob. 45: 114-121.
- PETERS, H. M. und MÜLLER, R. 1951. *Die junge Silbermöve als Platzhocker*. Die Vogelwarte, 16: 62-69.
- PORTMANN, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta Biotheoretica, Ser. A, 1: 59-90.
- 1955. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici, 138-151. Basel, Birkhäuser-Verlag.
- 1959. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*. 2. Aufl. Basel, Verlag Benno Schwabe.
- 1962. *Cerebralisation und Ontogenese*. Medizin. Grundlagenforschung, IV: 1-62. Verlag Thieme, Stuttgart.
- REMANE, A. 1952. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig, Akadem. Verlagsgesellschaft.
- SCHAUB, S. 1907. *Die Postembryonalentwicklung der Ardeidae*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie, Jena, 25: 305-344.
- STEMMLER, C. 1945. *Beobachtungen bei der Aufzucht junger Triele*. Vögel der Heimat, 10: 1-7.
- STRESEMANN, E. 1927-34. *Aves*, in Kükenthal, Handbuch der Zoologie, Bd. VII. Berlin.
- SUTTER, E. 1943. *Über das embryonale und postembryonale Gehirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln*. Denkschr. Schweiz. Naturforschd. Gesellsch. 75 (1): 110 pp.
- 1951. *Growth and Differentiation of the Brain of nidifugous and nidicolous birds*. X. Ornithol. Congress Uppsala, 636-644.
- WACKERNAGEL, H. 1959. *Ein Bruterfolg beim Chilenischen Flamingo im Zoologischen Garten Basel*. Der Ornithologische Beobachter, 56: 33-40.

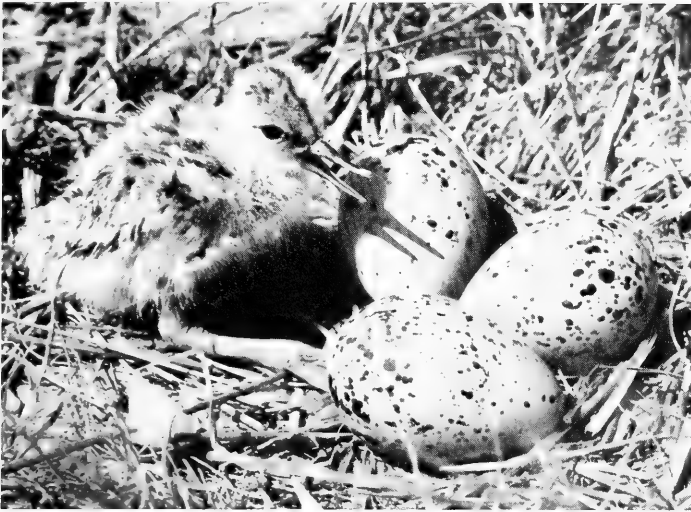


ABB. 1.

Säbelschnäbler-Nest mit frisch geschlüpftem Jungem.



ABB. 2.

Seeregenpfeifer (*Charadrius alexandrinus*) ca. 2 Tage alt.

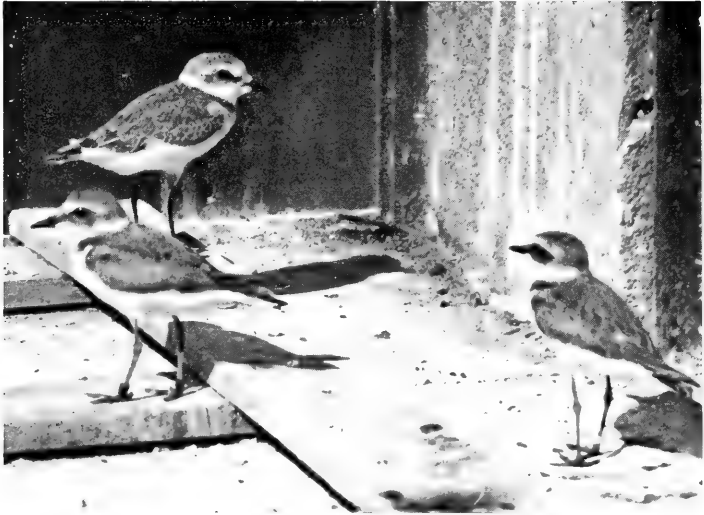


ABB. 3.
Seeregenpfeifer.



ABB. 4.
Rotschenkel (*Tringa totanus*).



ABB. 5.

Sábelschnäbler (*Recurvirostra avosetta*) bei der Futteraufnahme.



ABB. 6.

Sábelschnäbler beim Putzen



ABB. 7.

Stelzenläufer (*Himantopus himantopus*) im Jugendkleid.

Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von *Bufo bufo* L.

von

H. HEUSSER

Forch-Zürich

Mit einer Tabelle.

INHALT

1. Einleitung	741
2. Die Versuche	744
3. Die Stellung der Ovulation im Verhalten von <i>Bufo bufo</i> und andern Arten	750
4. Zusammenfassung, Résumé, Summary, Literatur	755

1. EINLEITUNG

Es fiel mir verschiedentlich auf, dass Erdkrötenweibchen, die ich auf der Laichplatzwanderung ledig abfang und isoliert in Terrarien hielt, nicht ablaichen und gewöhnlich eine hohe Sterblichkeitsrate haben. Dagegen laichen Krötenpaare, die man am Laichplatz fängt im Aquarium ohne Weiteres in den nächsten Stunden oder Tagen ab, wenn es sein muss, auch auf dem Trockenen, z.B. in Transportsäcken. Die Weibchen solcher Paare laichen auch dann im Wasser und auf dem Trockenen ab, wenn man ihnen das Männchen wegnimmt und zwar mit den charakteristischen Be-

wegungen: dem Ausstrecken der Hinterbeine und dem kreuzhohlen Durchbiegen des Rückens, von denen die zweite Komponente beim Männchen die Endhandlung mit der Spermaabgabe auslösen würde. Im Freien sah ich, dass bei ausgetrockneten Laichplätzen die Kröten meist unverpaart bleiben und nicht ablaichen, dass aber einzelne Paare ablaichen müssen und sich dazu in kleine Wasserpfützen begeben. Wird ein während der Anwanderung trocken liegender Laichplatz wenige Wochen später noch überschwemmt, so setzt das massenhafte Ablaiichen ein. — Die Paarungsbereitschaft der Männchen ist an ein Minimum von Feuchtigkeit gebunden. Relativ trocken gehaltene Männchen klammern schlecht und schon gebildete Paare trennen sich wieder. Terrarianern fällt auf, dass überwinterte Krötenweibchen im nächsten Frühjahr kaum mehr ablaichen, auch wenn sie offenbar Laich angesetzt haben. Aus diesen Beobachtungen schloss ich (1960): „Nur Weibchen, die in der gleichen Laichzeit wenigstens vorübergehend verpaart waren, laichen ab; einzeln gehaltene Tiere laichen nicht, obwohl sie jedes Frühjahr Laich angesetzt haben“. Das stimmt nun nicht oder nur teilweise. Der Fehlschluss kam dadurch zustande, dass in keiner der Beobachtungen ein auf der Anwanderung ledig gefangenes Weibchen im Wasser enthalten war, sondern nur sekundär getrennte. Wie die zu beschreibenden Versuche zeigen, laichen ledig ins Wasser gesetzte Weibchen ab, auch wenn sie in diesem Jahr noch nicht verpaart waren. Diese Situation hat man aber bei unwillkürlichen Versuchen so gut wie nie, da sie unnatürlich ist. Man wird nur höchst selten an einem Laichplatz ein lediges aber laichvolles Weibchen finden (leere schon). 1963 sah ich unter mehreren hundert am Laichplatz im Wasser registrierten Weibchen nur zwei ledige. Es waren solche, die nachts eben in den Laichplatz einstiegen. Vom natürlichen Verhalten her kennt man die Situation „lediges, laichvolles Weibchen im Wasser“ gar nicht, sie ist sozusagen anstößig. „Die Kröte“, die man von der Anwanderung an Land haben wird, gehört aufs Trockene, das Krötenpaar, ob vom Land oder vom Laichplatz, ins Wasser. Arbeitet man daneben noch mit dem Grasfrosch (*Rana temporaria*), bei dem sich ledige, laichvolle Weibchen sehr wohl natürlicherweise im Wasser sehen lassen, so ist die kritische Situation „Erdkrötenweibchen im Wasser laicht ledig“ mit einer Mauer halbbewusster Gegenargumente umgeben. —

Da nun aber verschiedene Autoren zeigten, dass bei andern Anurenarten die Ovulation dem Amplexus offenbar vorausgehen kann (s.u.), führte ich den noch fehlenden kritischen Versuch für *Bufo bufo* unter dem erwähnten Präjudiz durch, das sich jedoch nicht bestätigte. — Soviel zu meiner Entlastung; vielleicht ging es den andern Autoren, die dem Amplexus bei der Erdkröte auslösende Funktion zuschreiben, ähnlich.

EIBL-EIBESFELDT (1950) vermutet, dass vielleicht die Umklammerung über das Nervensystem die Wehen des Weibchens auslöse. Tierliebhaber sagten, dass unverpaarte Weibchen an Laichnot zugrunde gehen und er selbst sah nie in dieser Saison nicht verpaarte Weibchen ablaichen. 1952 schreibt er, dass er unsere drei *Bufo* Arten und *Rana dalmatina* auch dann richtig ablaichen sah, wenn sie wenigstens vorübergehend von einem Männchen umklammert worden waren; der Amplexus habe auslösende Funktion. ROSTAND (1947) bemerkt, dass die Ovulation nach der Umklammerung erfolge. Sie werde aber durch die Hypophyse stimuliert. Er macht deshalb die Konjektur, dass die Hypophyse durch den Amplexus angeregt werde wie beim Kaninchen. Durch die Trennung der Paare werde die Ovulation retardiert. Ob die Ovulation immer das Männchen benötige, wisse man noch nicht. Nach SPALLANZANI (1785) behielten ledige Weibchen die Eier immer. Unerlässlich sei aber auch die Wasseraufnahme, welche durch die Hypophysenaktivität begünstigt werde. Weibchen, die nicht wenigstens vorübergehend im Wasser waren, ovulierten nicht. Die Ovulation lasse sich beschleunigen, wenn man aus den Winterquartieren genommene Kröten verpaart ins Wasser setze. Und 1955: Im Winter genommene Weibchen ohne Männchen laichten nicht spontan in der Laichzeit. Es scheine, dass der Amplexus notwendig sei für die Ovulation, wie wenn er die Hypophyse stimulieren würde. SMITH (1954) schreibt, dass *Bufo bufo* auf dem Trockenen nicht laiche; das Wasser sei nötig, um die Eientwicklung zu beenden. FRANK (1926) fing im März 1916 ein Krötenpaar, das im Aqua-Terrarium laichte. In den folgenden 8 Jahren laichte das Krötenpaar nicht mehr, erst 1925 wieder, als er es in einen Behälter mit grösserem Wasserteil setzte. Die Eier waren befruchtet. Er führt den achtjährigen Laichunterbruch auf den Wassermangel im ersten Behälter zurück.

2. DIE VERSUCHE

Das Material: Im Frühjahr 1963 fingen wir im Einzugsgebiet der Laichplätze des Gattikerweiher, Thalwil, bei Zürich in 11 Wandernächten vom 26.3. bis 12.4. 86 anwandernde Krötenweibchen ab, wobei mir meine Kollegen R. HONEGGER, CHR. SCHMIDT und H. U. SCHLUMPF halfen. Von den gesammelten Weibchen waren 15 beim Fang verpaart, die übrigen 71 ledig (das sagt nichts über das Verhältnis der ledig und verpaart wandernden; es hatte noch mehr verpaarte). Die ledigen hielten wir vom Fang ab in besonderen Weibchensäcken und -behältern, sodass seit dem Fang eine unkontrollierte Verpaarung ausgeschlossen war. Die gelegentlich vorkommende Klammerreaktion der Weibchen ist selten genug, um die Versuchsergebnisse im Ganzen nicht zu beeinflussen, auch wenn ich aus Raumgründen mehrere Weibchen zusammenhalten musste. Von den 86 Weibchen hat eines das Klammern gezeigt; bei Männchen kann man unter den gleichen Umständen alle klammern sehen. — Dass zum Laichplatz wandernde Weibchen im Prinzip als ovulationsfähig betrachtet werden dürfen, geht aus den Versuchen selbst hervor. Leere Weibchen waren nicht dabei; das Abklaichen setzte am Laichplatz erst am 11./12. 4. ein. Unter ledig versteht sich in diesem Zusammenhang ein Weibchen, das in dieser Saison noch nicht verpaart war. Es ist sehr wahrscheinlich, dass ledig anwandernde Weibchen in diesem Jahr noch nicht verpaart waren. Um völlige Sicherheit zu haben, müsste man sie allerdings aus den Winterquartieren wegfangen. Solche fand ich aber nicht. Zudem wäre dann ev. mit einem Gefangenschaftseffekt zu rechnen, da die Faktoren, welche die Frühjahrsaktivität im Freien auslösen, noch wenig bekannt sind. Dafür, dass die ledigen Weibchen noch nicht verpaart waren, sprechen folgende Indizien: Das einmal aufgefressene Männchen klammert intensiv. Von Markierungsversuchen her habe ich Belege, dass die gleichen Tiere auch über grössere Wanderstrecken hinweg zusammen bleiben. Es findet höchstens ein Wechsel von Männchen statt bei Balgereien am Laichplatz. Die Intensität und Ausdauer des Amplexus bei *Bufo bufo* ist wohlbekannt. Die Wahrscheinlichkeit einer Vorverpaarung ist auch dadurch herabgesetzt, dass die Kröten in diesem Gebiet sternförmig zusammenkommen,

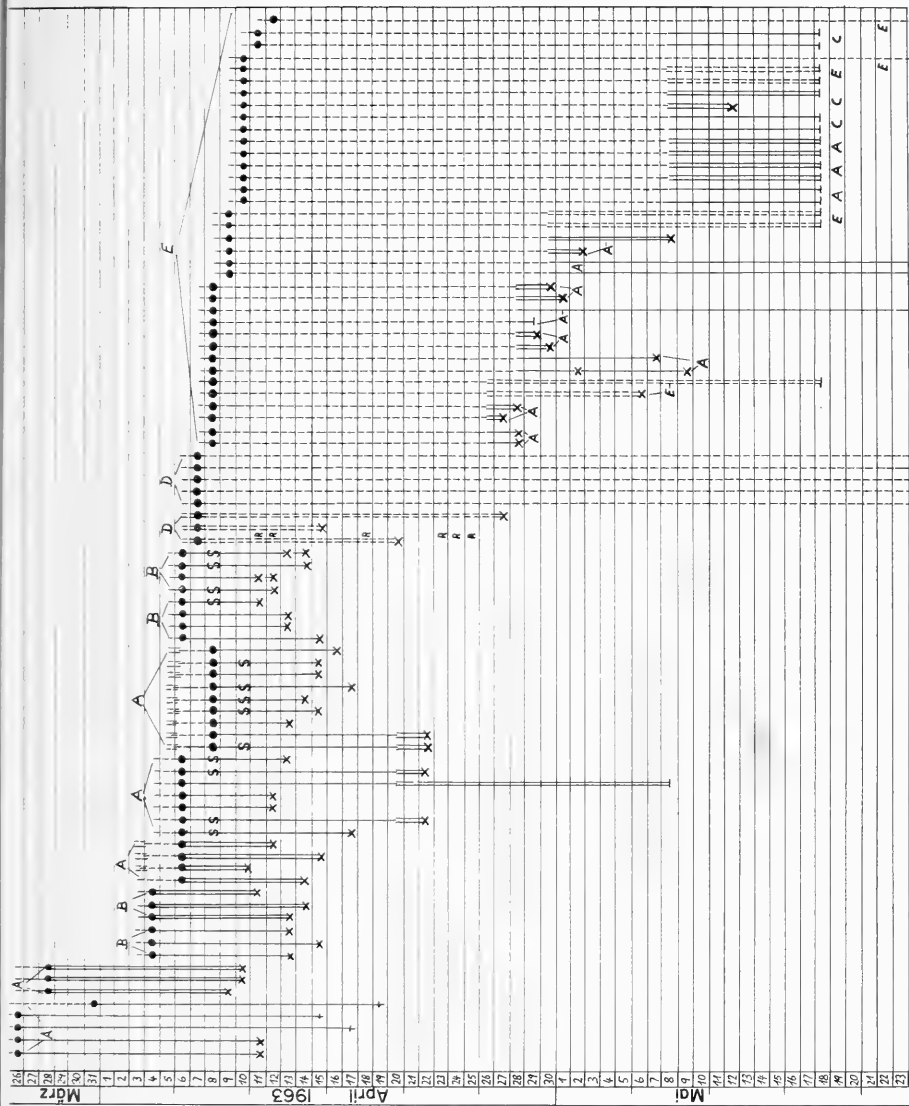


TABELLE 1. — Chronologische Zusammenfassung der Versuche mit den 86 Weibchen:

Punkte = Versuchsbeginn, einfache Linien = ledige, doppelte Linien = verpaarte Weibchen. Durchgezogene Linien = im Wasser, gestrichelte Linien = auf dem Trockenen gehaltene Weibchen. Die Linien vor Versuchsbeginn zeigen das Fangdatum und ob das Weibchen verpaart oder ledig wanderte. X = Latachablage, — = Versuchsabbruch ohne Latachablage, S = Schnurattrappe, R = Regentage. A = Blechbehälter mit Leitungswasser im Freien, B = Behälter mit Latachablage im Latachplatz, C = solche im Gartenwehler, D = Terrarien im Freien, E = Behälter mit trockener Erde.

was für eine diffuse Überwinterung spricht. — Ovulieren und Ablaiichen sind beim Erdkrötenweibchen praktisch identisch, da es den Laich nicht in den Uteri zurückhält, sondern in zwei Schnüren unmittelbar austreten lässt, was die Eileiter herunterkommt. Ich verzichtete deshalb auf eine Sektion der nichtablaichenden und setzte die Weibchen nach den Versuchen wieder aus.

Die Anordnung: Um eventuellen Gefangenschaftseffekten auf die Spur zu kommen, führte ich die Versuche unter möglichst verschiedenen Umständen und in verschiedenen Gefässen durch: A = Blechbehälter mit Leitungswasser, die im Freien standen, B = Drahtkäfige, die ich in die Binsen des natürlichen Laichplatzes im Gattikerweiher hängte, C = solche, die ich in den Gartenweiher stellte. D = Terrarien im Freien mit Erdgrund, Laub und Regenzutritt und E = Blechgefässe im Keller mit nur leicht angefeuchteter Erde. Da alle Weibchen mit einer Meer-schweinchenohrmarke am einen Fuss nummeriert waren, konnte ich die Kröten individuell auseinanderhalten. Ich kontrollierte die Gefässe täglich und sah die meisten Weibchen während des Ablaiichens selbst, das mehrere Stunden dauert. Solche, die seit der letzten Kontrolle schon abgelaicht hatten, konnte ich durch Palpieren und Zählen der Gelege verifizieren.

Die Ergebnisse sind in der Tabelle chronologisch zusammengefasst. Von den ledig gefangenen, bis am 6.4. ledig ins Wasser gesetzten 23 Weibchen starben 3 des ersten Postens. Die Sektion ergab, dass sie nicht ovuliert hatten. Von den übrigen 20 laichten 17 ohne Weiteres, 2 erst nachdem ich sie nach 14 Tagen verpaarte und eines überhaupt nicht. 4 von den 7 am 6.4. in A-Behältern angesetzten und 4 von den 8 am 6.4. in B-Behälter gesetzten erhielten in den ersten Tagen eine Schnurattrappe axillar, welche den Amplexus nachahmen sollte. Diese Schnur hatte jedenfalls keine fördernde Wirkung, denn 2 der 3 nicht ledig laichenden A-Weibchen gehörten zu denen mit Schnur. Von den bis am 6.4. verpaart ins Wasser gesetzten ledig angewanderten 7 Weibchen laichten alle spontan ab, von den 3 verpaart gefangenen und am 6.4. verpaart ins Wasser gesetzten alle 3, von den 9 verpaart gefangenen, am 8.4. ledig ins Wasser gesetzten laichten 7 spontan und 2 erst bald nachdem ich sie nach 12 Tagen verpaarte. 5 der 9 Weibchen hatten in den ersten Tagen eine Schnurattrappe, von diesen laichte eines vorerst nicht.

Von 3 verpaart gefangenen, seit dem 7.4. verpaart in einem Terrarium im Freien gehaltenen Weibchen laichte eines 3 Tage nach dem Regenwetter vom 11./12.4., eines 2 Tage nach dem Regen vom 18.4. und das dritte 2 Tage nach dem Regen vom 23.—25.4. Bei Regenwetter bildeten sich in diesem Becken stehende Wasserlachen, in die sich die Kröten setzten.

Von 5 ledig angewanderten, in einem Holzterrarium ledig gehaltenen Weibchen laichte keines. Das Regenwasser sickerte hier sofort ab. Die Weibchen wurden zwar nass, konnten aber nicht in Pfützen sitzen.

Von den noch übriggebliebenen 36 ledig angewanderten Weibchen, die ich im Keller in leicht angefeuchteter Erde ledig hielt, laichte keines bevor ich sie vom 26.4. an ebenfalls nacheinander für die Versuche heranzog:

- 2 am 26.4. ledig angesetzte nach 2 Tagen im Wasser,
- 2 verpaarte im Wasser nach 1 resp. 2 Tagen
- von 2 verpaarten auf dem Trockenen laichte eines nach 10 Tagen, eines nicht.

Am 28.4. setzte ich wieder eine Serie dieser Kontrolltiere an:

- von 4 ledig ins Wasser gesetzten entkam eines in der folgenden Nacht, eines laichte nach 9 Tagen, eines mit einem einwöchigen Unterbruch, eines laichte nicht.

Von 4 verpaart ins Wasser gesetzten laichten alle in den folgenden 1—3 Tagen. Bei der am 30.4. angesetzten Serie laichten:

- von 2 ledig ins Wasser gesetzten keines,
- von 2 verpaart ins Wasser gesetzten eines nach 2 und eines nach 8 Tagen,
- von 2 auf dem Trockenen gehaltenen Paaren keines.

Die Serie vom 8.5.:

- von 6 ledig ins Wasser gesetzten laichte keines,
- von 6 verpaart ins Wasser gesetzten eines nach 4 Tagen,
- von 2 verpaart, trocken gehaltenen keines.

Die noch bleibenden 2 ledigen Trockenkontrollen laichten nicht.

Gruppieren wir die Versuche in 2 Phasen: sofort verwendete und retardierte, so ergibt sich für die sofort ins Wasser gesetzten ledigen: von 20 (3 starben) laichten 17 spontan ab = 85%.

Von den 7 verpaart im Wasser gehaltenen laichten alle.

Von den retardierten ledig ins Wasser gesetzten 13 Weibchen (eines entwich) laichten 4 = 31%. Von den 14 retardierten, verpaart im Wasser gehaltenen laichten 9 = 64%.

So hat man den Eindruck, dass der Amplexus besonders bei den retardierten Weibchen noch eine stimulierende Wirkung haben kann, indem er die Schwelle bei manchen Weibchen gerade soweit senkt, dass die Ovulation noch eintritt. Bei den frischen Weibchen ist das Wasser eindeutig der äussere auslösende Hauptreiz; das Männchen spielt kaum eine Rolle. Dabei ist offenbar ein längerer Aufenthalt in stehendem Wasser nötig, wie die Weibchen in den Regenpfützen zeigen. ROSTAND spricht von einer Wasseraufnahme, die für das Ovulieren nötig sei. Im Freien konnte ich bis jetzt keine Gewichtszunahme der am Laichplatz angekommenen Kröten feststellen. Auf der Laichplatzwanderung gewogene 28 Männchen waren beim Wiederfang im Laichplatz zusammen 20 gr. leichter (von zusammen 827 gr. zu 807 gr.; die meisten nahmen ca. 2 gr. ab, einzelne etwas zu). Von Weibchen habe ich zuwenig Material (3 nahmen von zusammen 174 gr auf 167,5 gr ab, eines nahm ab, zwei wurden etwas schwerer). Ich möchte es daher offenlassen, wie der Effekt des Wassers zustandekommt. Die Sektion einiger überfahrener und ertrunkener Weibchen bei Laichplätzen bestätigt den Befund, dass die Ovulation erst im Wasser ausgelöst wird: Von 4 auf den Strassen des Beobachtungsgebietes überfahrenen anwandernden Weibchen hatte noch keines ovuliert, von 4 bei Arth zum Zugersee wandernden ebenfalls noch keines. Dagegen hatten von 10 am Gattikerweiherlaichplatz ertrunkenen Weibchen 8 abgelächt und 2 ovulierten eben. MOORE (1954) untersuchte Krötenweibchen in England. Weder 18 auf der Laichplatzwanderung abgefangene noch solche, die sich lange in einem leeren Schwimmbassin aufgehalten hatten, waren am ovulieren.

Mit einem starken Gefangenschaftseffekt ist bei diesen Kröten (im Unterschied zu *Rana temporaria*) nicht zu rechnen. Die meisten der sofort angesetzten Weibchen laichten innerhalb der Laichzeit des Gattikerweihers, zu dem sie wanderten, wo die Kröten hauptsächlich zwischen dem 11. und 15.4. laichten. Die meisten Weibchen erreichten den Laichplatz vom 6.—9.4., was für eine ca 3—8 tägige „Inkubation“ spricht unter diesen Witterungsverhältnissen und mit der Zeitspanne in den Versuchsbehältern gut übereinstimmt.

Von 20 verpaart anwandernden Weibchen, die ich am 8.4. 250 m vom Laichplatz entfernt fing und am 9.4. daselbst markiert und ledig wieder freiließ, fand ich 6 am Laichplatz wieder. Eines sah ich am 12., eines am 13.4. laichen. Auch laichten die meisten in den Behältern mit Leitungswasser (A) gehaltenen nach etwa gleich vielen Tagen ab wie die in den Laichplatz gehängten B-Kröten. Das spricht alles gegen eine komplexe Auslösesituation, wie sie der Grasfrosch zum Abläichen benötigt, wenn auch ein leichter, offenbar individuell ansetzender Gefangenschaftseffekt beim Vergleich der A- und B-Behälter nicht von der Hand zu weisen ist. Für eine differenzierende Beurteilung sind aber die Umstände zuwenig einheitlich.

Die Temperatur spielt eine beträchtliche Rolle. Nachdem die ersten beiden Posten am 26. und 28.3. angesetzt worden waren, folgte eine Kaltwetterperiode (30.3.—3.4.), während der die Abendtemperatur immer unter 4°C lag, das Wasser zweimal gefror und im Einzugsgebiet des Gattikerweiher deshalb keine Wanderung stattfand. Die erst am 4.4. bei warmem Wetter angesetzten Posten holten die ersten beinahe noch ein. Die Ansetzungen vom 26. und 28.4. fielen in sehr warmes Wetter; die laichenden Weibchen brauchten nur durchschnittlich 2 Tage.

Worauf der Tod der drei Weibchen vom ersten Posten zurückzuführen ist, weiss ich nicht. Ich hatte schon früher unter ähnlichen Bedingungen Todesfälle. Die Weibchen werden kurz vorher sehr dunkel und machen im Wasser einen ausgetrockneten Eindruck. Am Laichplatz ertrunkene sind dagegen hell und aufgequollen.

Die Bereitschaft zur Ovulation nahm plötzlich schnell ab. Von den am 26.4. angesetzten vom 7.4. laichten noch alle, am 28.4. angesetzte nur noch teilweise oder verzögert, die am 30.4. angesetzten vom 8.4. ebenfalls, die am 8.5. vom 9.4. kaum mehr. Die Laichbereitschaft nahm hier also ziemlich genau 3 Wochen vom Fangdatum an gerechnet fast schlagartig ab. ROSTAND (1947) machte Retardationsversuche im Kühlschrank mit Weibchen, die er zu Beginn der Laichzeit verpaart gefangen hatte und ledig bei 5°C in Moos hielt. Einige ovulierten noch normal, einige teilweise, die meisten aber vorläufig noch nicht. Jede Woche wurde eines dieser Weibchen verpaart und bei Zimmertemperatur ins Wasser gesetzt. Bis zu 6 Wochen Retardation laichten die Weibchen noch, später nicht mehr. Die Eier der 3—6 Wochen retardierten Weibchen ent-

wickelten sich normal, es stellte sich aber eine hohe Larvenmortalität ein. Die Kälte hat also äusserlich eine ähnliche hemmende Wirkung (vgl. meine ersten Posten) wie die Trockenheit bei Normaltemperatur auf Weibchen, die noch nicht im Wasser waren. Nur ist bei den ersten der Vorgang lediglich verlangsamt, wird aber bei den trocken gehaltenen gar nicht ausgelöst, da meine Trockenkontrollen auch nach 3, 4, und 6 Wochen Aufschub nicht spontan laichten. Unter der höheren, natürlichen Aussentemperatur während meinen Versuchen erfolgte die Blockierung der Ovulation schon nach 3 statt nach 6 Wochen. Ein am 28.4. angesetztes lediges A-Weibchen befand sich offenbar gerade auf dem kritischen Punkt; es laichte einen Teil nach 4 Tagen, hatte einen siebentägigen Unterbruch und laichte dann fertig.

Es scheint, dass der Aufenthalt im Wasser auch bei den Männchen eine physiologische Umstellung bewirkt. Bei Verfrachtungsversuchen gilt nämlich die Regel, dass die Wanderstimmung zur Zeit der ersten Gelege am Laichplatz schnell absinkt auch für die Männchen, die von diesem durch die Ovulation gegebenen Zeitpunkt an in der Rückfindeleistung erheblich nachlassen.

3. DIE STELLUNG DER OVULATION IM VERHALTEN VON *BUFO BUFO* UND ANDERN ARTEN

Die vorstehenden Versuche spiegeln die Ovulationsverhältnisse bei einer Population von *Bufo bufo* in einer Laichzeit. Es wäre noch zu untersuchen, ob nicht andere Populationen oder die gleichen Kröten in verschiedenen Laichzeiten eine andere Gewichtung der Faktoren Amplexus — Wasser zeigen. Vielleicht greifen gerade bei der Ovulation populationsspezifische Eigenheiten an, die ihrerseits wieder das übrige Verhalten beeinflussen. Bei den Amphibien gibt es verschiedene Typen der Ovulation und Laichablage, die in bestimmtem Zusammenhang mit dem übrigen Verhalten, besonders der sozialen Organisation einer Art stehen. — Interessant ist zunächst ein Vergleich mit dem Grasfrosch (*Rana temporaria*). Der Laichakt besteht in einer einmaligen Pression, bei der die ganze Laichmasse im Laufe weniger Sekunden in Form eines Ballens abgeht (SAVAGE, 1934). Der Laich sammelt sich zunächst im Uterus an, wo er vom Weibchen wochenlang sozusagen willkürlich

zurückbehalten werden kann. Ovulation und Abbläuen sind deshalb beim Grasfrosch zwei distinkte Schritte im Unterschied zur Erdkröte. Die Auslösung der Laichablage scheint eine komplexe neue Situation zu erfordern und erfolgt bei den Grasfröschen einer Population auffällig gleichzeitig. Die meisten *bufo*-Weibchen laichen zwar auch innerhalb weniger Tage; der Grund liegt hier aber darin, dass die meisten Weibchen den Laichplatz in wenigen Nächten erreichen und dort unter gleichen Temperaturbedingungen eine ähnlich lange Inkubationszeit haben. Die Laichablage ist hier ein automatisch sich einstellender Vorgang, nachdem die Ovulation einmal ausgelöst ist, an welchen die Signalstellung des Weibchens als Verhaltensanteil fest gekoppelt ist. Die Laichablage unterliegt kaum mehr einer Korrektur von zentralen Instanzen her, welche Informationen z.B. über die äussere Laichsituation noch auswerten könnten. Deshalb muss das Erdkrötenweibchen auch unter völlig ungünstigen Umständen abbläuen, wenn es einmal im Wasser gewesen ist. Anders beim Grasfrosch: Das Wasser allein löst jedenfalls nicht die Laichablage aus. SAVAGE (1935, 1961) vermutet, dass die Grasfrösche auf eine bestimmte Algensituation im Laichgewässer ansprechen, denn sie können am Laichplatz versammelt sein oder ihn schon als Winterquartier benützt haben, ohne vorerst zu laichen. Dann setzt die Ablage, wie wenn die Frösche auf ein Signal gewartet hätten, plötzlich in Masse ein. In Gefangenschaft bringt man die Grasfrösche, besonders in Leitungswasser, nur schwer, oft mit mehrwöchiger Retardation zum Abbläuen. Wasser, Temperaturanstieg und Lichtverlängerung lösen bei im Winter unter dem Eis weggefangenen Grasfröschen das Laichen nicht aus, nach meinen Beobachtungen. SAVAGE fand, dass eine Temperaturerhöhung eher hemmend wirkt. Damit ist allerdings noch nichts über die Reize, welche die Ovulation auslösen gesagt. Die Laichablage selbst ist jedenfalls ein relativ autonomer Verhaltenskomplex, der von der Ovulation her nur insofern abhängig scheint, als er überhaupt erst stattfinden kann, wenn diese erfolgt ist, im übrigen aber eine besondere, bis jetzt nicht geklärte auslösende Situation braucht. *Rana temporaria* kann häufig im Wasser überwintert beobachtet werden. Manche Populationen versammeln sich schon im Herbst im Laichgewässer. Würde die untersuchte *bufo*-Population im Wasser überwintern — was physiologisch möglich ist — so müsste die Laichablage wohl irgendwann früh-

zeitig ausgelöst werden, wenn der Hormonspiegel genügend angestiegen ist, dass die Wasserumgebung zur auslösenden Situation wird, wie das ROSTAND im Experiment zeigte. Die Kröten des Untersuchungsgebietes überwintern bezeichnenderweise vorwiegend im Wald, weniger in Wiesland, nicht in Sümpfen oder Wasserstellen. Die Grasfrösche des gleichen Gebietes ziehen aber die Sumpfwiesen und Wasserstellen zur Überwinterung vor. Ich sah erst zwei einjährige Jungtiere der Erdkröte in einem Gartenweiher überwintern. WADDINGTON, 1952 sah einzelne im Wasser überwinternde Erdkröten (Geschlecht ?) in einem Gartenweiher in England. Es handelt sich dabei um die Ausnahmen. Bei einem Tümpel im Rheintal traten am 27.2.1957 schon ein Weibchen und ein Paar auf, als durch das Schmelzwasser einige Aren der Umgebung überschwemmt wurden. Die ganze übrige Population erschien erst am 9./10.3. Ich vermute daher, dass diese Vorzügler in ihren Winterquartieren überschwemmt wurden und deshalb vorzeitig laichen mussten. Möglicherweise löst auch bei den verschiedenen stark von Regenfällen abhängigen nordamerikanischen *Bufo*-Arten das Wasser die Ovulation aus.

Mit der durch das Wasser ausgelösten Ovulation der Erdkröte hängt somit auch ihr Überwinterungsverhalten und ev. die Herbstwanderungen zu Überwinterungsplätzen zusammen. Dass die Ovulationsbereitschaft der Weibchen einer Population nur 3 Wochen beträgt, hat seine Entsprechungen in der charakteristischen, zeitlich gedrängten Laichplatzwanderung, der Ausschliesslichkeit und Kürze des Paarungsbetriebes dieser Art und wohl auch im Aufsuchen bestimmter Laichplätze, womit wiederum das Orientierungsproblem zusammenhängt. Die Erdkröten der untersuchten Populationen suchen auf der Laichplatzwanderung nicht in erster Linie nach Wasser, sondern einen bestimmten Laichort, ohne in andern Wasserstellen oder andern Laichplätzen innerhalb des gleichen Weihers hängen zu bleiben. Nicht laichbereite Paare entfernen sich z.B. aus ihnen fremden Gewässern. Würden die Weibchen in der ersten Wasserstelle sitzen bleiben, so müssten sie nach einigen Tagen ablaichen, ob nun ein Männchen zugegen wäre oder nicht. Das individuelle Aufsuchen eines bestimmten Laichplatzes steht ausserdem in Zusammenhang mit der schwachen, nur gelegentlich ertönenden Lautäusserung der Erdkrötenmännchen, die nach meinen Beobachtungen keine Rolle spielt für das Zusam-

menkommen der Geschlechter am gleichen Ort. — Im Vergleich zur Erdkröte hat die Kreuzkröte, *Bufo calamita* eine viel längere Fortpflanzungsbereitschaft in Bezug auf viele Individuen einer Population. Man kann die Männchen in einem Gewässer vom April bis in den August hinein rufen hören. Die Laichablage erfolgt im Laufe von 2-4 Monaten sukzessive. Wahrscheinlich hat das Rufen der Männchen eine Lockwirkung. Es sind gewöhnlich nur wenige Weibchen gleichzeitig am Laichplatz, die meisten verpaart. Sie laichen in den nächsten Stunden oder Tagen. Bei einer Population sind auch die noch nicht laichbereiten Weibchen und Jungtiere in der Umgebung der Laichstellen.

Beim Laubfrosch *Hyla auborea*, der ebenfalls eine laute Stimme hat, liegen die Verhältnisse ähnlich. Die jeweils laichbereiten Weibchen werden vom Rufen der Männchen angelockt. Die Laichablage der Weibchen einer Population streut zeitlich ebenfalls stark. Nach EIBL-EIBESFELDT kommen die Weibchen erst unmittelbar vor dem Abbläuen ins Wasser. Das Abbläuen erfolgt wenige Stunden nach der Unklammerung. MARTOF, 1961 beobachtete, dass diejenigen Weibchen von *Pseudacris triseriata*, die zu den lockenden Männchen gehen, die Eier schon im Uterus haben, die, welche nicht zu den Männchen gehen, noch in den Ovarien. GOSNER und ROSSMAN, 1959, untersuchten die Ovulation von *Pseudacris nigrita*-Weibchen. Von 21 ledig gefangenen, trächtigen Weibchen hatten 18 noch nicht ovuliert, 2 ovulierten und eines hatte die Ovulation beendet. Von 16 verpaart gefangenen hatten 15 ovuliert und eines war am ovulieren. Sie schlossen daraus, dass die Ovulation dem Amplexus vorausgehe und das Klammern die Ovulation nicht stimuliere. Die Weibchen kommen vor der Ovulation zum Laichplatz und brauchen vorerst mehrere Tage lang nicht zu ovulieren. Sie halten sich dabei im Wasser auf. GOSNER und ROSSMAN ziehen eine stimulierende Wirkung des Männchenchores in Betracht. Vielleicht löst auch hier das Wasser aus. Dagegen vermuten LITTLEJOHN, FOUQUETTE und JOHNSON (1960) für *Hyla versicolor*, dass die kurze Zeit umklammerten Weibchen, welche am besten auf den Ruf der Männchen reagieren, noch nicht ovuliert haben. Bei einem andern Weibchen, das zu einem quakenden Männchen ging, erschienen dagegen die Eier bei leichtem Druck am Anus (LITTLEJOHN, 1958). Nach NOBLE und ARONSON (1942) laichen *Rana pipiens* und *Hyla cinerea* Weibchen

ledig nicht ab, wohl aber, wenn man durch das Anbringen von Metallgewichten hinter den Achseln den Amplexus imitiert, was für eine Auslösung der Ovulation durch den Amplexus spricht.

Bei diesen akustisch organisierten Arten mit langer Fortpflanzungszeit und spontaner oder durch das Männchen ausgelöster, zeitlich diffuser Ovulationsbereitschaft der Weibchen einer Population, wird die Befruchtung der Eier dadurch garantiert, dass die Initiative zur Verpaarung von den disponierten Weibchen ausgeht, indem sie aktiv die oft versteckt rufenden Männchen (*Hyla arborea!*) aufsuchen und dann von diesen umklammert werden. Muss ein Laubfroschweibchen ledig laichen, so nimmt es nicht die typische Stellung ein, wie wenn es umklammert wird; d.h. die weibliche Endhandlung wird hier durch den Amplexus ausgelöst (EIBL-EIBESFELDT, 1952). Das Männchen greift also an mindestens zwei Stellen (Locken, Ovulation?, Endhandlung) ursächlich in das Verhalten des Weibchens ein.

Im Fortpflanzungsverhalten der Erdkröte war die angenommene Stimulierung der Ovulation durch den Amplexus bisher der einzige Punkt in der physiologischen und Verhaltenskette des Weibchens, an dem das Männchen auslösend eingeschaltet sein konnte. Wenn es sich nun herausgestellt hat, dass in den meisten Fällen auch die Ovulation ohne das Männchen, allein durch das Wassermilieu ausgelöst wird, so kann demnach die ganze Verhaltensreihe vom Winterquartier ab über die Laichplatzwanderung zur Ovulation und der Signalstellung mit dem Abläichen selbst völlig monologisch ablaufen. Die Rolle des Männchens ist fast rein accessorisch. Sein Handlungsablauf ist dagegen Schritt für Schritt durch Schlüsselreize des Weibchens bedingt. Da die Männchen keine mit andern Arten vergleichbare Chöre bilden, ist das sporadische Rufen einzelner Männchen auch innerhalb des Laichplatzes praktisch funktionslos. Die Befruchtung muss deshalb durch eine andere Verhaltensorganisation, d.h. durch eine andere Betonung der bei den Anuren allgemein verbreiteten Verhaltenselemente des Männchens gewährleistet werden als bei akustisch organisierten Arten oder bei solchen, wo der Amplexus die Ovulation auslöst. Das Einspringen des Männchens in den autonom ablaufenden weiblichen Sexualzyklus wird durch die monomane Klammerbereitschaft, welche die andern Betätigungen dominiert, durch die grosse Überzahl der Männchen, die z.T. vielleicht darauf beruht,

dass nicht jedes Weibchen alljährlich zum Laichplatz kommt und durch das ständige aktive Herumsuchen hundertprozentig garantiert, obschon alle in diesem Jahr laichenden Weibchen gleichzeitig am Laichplatz sind. Wie eingangs erwähnt, findet man kaum je ein lediges laichvolles Weibchen im Wasser, was z.B. bei *Bufo calamita* und *Hyla arborea*, wo die Verpaarung mehr vom Weibchen abhängt häufig vorkommt. Der Ovulationstyp einer Art hängt damit auch mit dem Modus des Geschlechtserkennens zusammen, der bei *Bufo bufo* nach Versuch und Irrtum, resp. negativ vom Männchen aus geht, bei den akustisch sich findenden Arten dagegen vorwiegend positiv, vom Weibchen aus.

Das durch seine besondere Intensität und Ausschliesslichkeit auffallende Fortpflanzungsverhalten der Erdkröte steht andererseits in Wechselwirkung mit dem Nahrungskreis. Die meisten Kröten nehmen erst nach der Laichzeit die erste Nahrung auf in diesem Jahr. Nur ausnahmsweise frisst eine Kröte schon auf der Laichplatzwanderung, wie Magenuntersuchungen von an- und abwandernd überfahrenen Kröten auf Strassen in Laichplatznähe zeigten.

Eine während der Fortpflanzungszeit nicht fressende Art kann sich keine lange Fortpflanzungsperiode leisten, besonders, wenn sie wie die Erdkröte sofort nach der 5—6 Monate dauernden Überwinterung zum Laichplatz geht. Arten mit langgezogener Fortpflanzungszeit (*Hyla arborea*, *Bombina variegata*, *Bufo calamita*) nehmen dazwischen Nahrung auf und das Paarungsverhalten wirkt weniger vorherrschend über die andern Betätigungen.

Ich glaube, dass die Untersuchung der Ovulation bei verschiedenen Arten einiges Licht darauf wirft, wieso eine Art auch in ihrem übrigen Verhalten gerade so und nicht anders organisiert ist.

4. ZUSAMMENFASSUNG

Beim Erdkrötenweibchen (*Bufo bufo* L.) wird die Ovulation hauptsächlich durch einen Aufenthalt im Wasser ausgelöst. Die Rolle des Männchens im Fortpflanzungszyklus des Weibchens ist fast rein accessorisch; nur bei längere Zeit trocken gehaltenen Weibchen kann der Amplexus das Eintreten der Ovulation bis zu einem gewissen Grade fördern, wenn man sie zugleich ins Wasser setzt. Die Bereitschaft zur Ovulation nahm nach 3 Wochen von der

Laichplatzwanderung an gerechnet rasch ab. Das Ablaihen ist fest an die Ovulation gekoppelt und bedarf keiner neuen Auslösesituation mehr; es erfolgt auch in Leitungswasser ohne starken Gefangenschaftseffekt. Der Zeitraum von Eintritt ins Wasser bis zur Laichablage ist deutlich temperaturabhängig und schwankt bei Frühjahrsaussentemperatur von 2—8 Tagen, mit Ausnahmen, die länger brauchen. — Diese Gegebenheiten stehen in begreiflichem Zusammenhang mit den Überwinterungsgewohnheiten, der Auswahl bestimmter Laichplätze, der Kürze und Ausschliesslichkeit der Fortpflanzungsperiode, dem Modus des Geschlechterkennens, dem Männchenverhalten und dem Nahrungskreis von *Bufo bufo*, wenn man diese Organisation mit derjenigen anderer Arten vergleicht.

RÉSUMÉ

Chez la femelle du crapaud commun (*Bufo bufo* L.) l'ovulation est stimulée surtout par l'immersion dans l'eau. Le rôle du mâle est presque uniquement additionnel. Ce n'est que chez des femelles empêchées pendant quelque temps de se rendre à l'eau que l'amplexus peut stimuler l'ovulation à un certain degré. La disposition à ovuler cesse soudainement trois semaines après la migration vers l'étang de fraye. L'acte de ponte est lié à l'ovulation et ne demande pas de stimulation complémentaire. C'est pourquoi les femelles ovulent même dans l'eau de conduite presque sans effet de captivité. Le temps qui s'écoule entre l'arrivée à l'eau et l'ovulation dépend de la température et varie, au printemps, entre 2 et 8 jours, exceptionnellement plus. Les circonstances de la fraie sont en relation avec le comportement en hiver, le choix des emplacements de ponte, la brièveté et la limitation dans le temps de la période nuptiale, le mode de reconnaissance des sexes, le comportement des mâles et l'alimentation. Ces circonstances diffèrent selon les espèces d'anoures.

SUMMARY

With the female of the common toad (*Bufo bufo* L.) ovulation is released mainly by a stay in the water. The role of the male in relation to the breeding cycle of the female is almost fully addi-

tional. Only with females which have been kept for a longer period in dry surroundings, can the amplexus stimulate to a certain degree the ovulation. The disposition to ovulate decreased suddenly three weeks after the migration to the spawning place. The spawning is firmly bound to the ovulation and is independent of a new releaser situation. It also takes place in tap-water with almost no captivity-effect. The time between entering the water and ovulation is 2 to 8 days, depending on the outdoor temperature, with some exceptions which need more. These circumstances are related to the hibernating behaviour, the selection of specific spawning places, the shortness and exclusivity of the breeding season, the mode of sex recognition, the behaviour of the males and the feeding cycle of *Bufo bufo* if compared with the organisation of behaviour of other species.

LITERATUR

- EIBL-EIBESFELDT, I. 1950. *Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (Bufo bufo L.)*. Behaviour 2: 217-236.
- 1952. *Vergleichende Verhaltensstudien an Anuren; 1. Zur Paarungsbiologie des Laubfrosches, Hyla arborea L.* Z. Tierpsychol. 9: 383-395.
- FRANCK, L. 1926. *Krötenhochzeit im Aquarium*. Die Koralle 2: 145-148.
- GOSNER, K. L. and ROSSMAN, D. A. 1959. *Observations on the reproductive cycle of the swamp chorus frog, Pseudacris nigrita*. Copeia 1959: 263-266.
- HEUSSER, H. 1960. *Über die Beziehungen der Erdkröte (Bufo bufo L.) zu ihrem Laichplatz II*. Behaviour 16: 93-109.
- LITTLEJOHN, M. J. 1958. *Mating behavior in the treefrog Hyla versicolor*. Copeia, 1958: 222-223.
- FOUQUETTE, M. J. and JOHNSON, C. 1960. *Call discrimination by female frogs of the Hyla versicolor complex*. Copeia 1960: 47-49.
- MARTOF, B. S., 1961. *Vocalization as an isolating mechanism in frogs*. Amer. Midland Naturalist 65: 118-126.
- MOORE, H. J. 1954. *Some observations on the migration of the toad (Bufo bufo bufo)*. Brit. Journ. Herpet. 1: 194-224.
- NOBLE, G. K. and ARONSON, L. R. 1942. *The sexual behavior of Anura*.
- 1. *The normal mating pattern of Rana pipiens*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 80: 127-142.
- SAVAGE, R. M. 1934. *The breeding behaviour of the common frog, Rana temporaria temporaria Linn., and of the common toad, Bufo bufo bufo Linn.* Proc. Zool. Soc. London, 1934: 55-70.

- SAVAGE, R. M. 1935. *The influence of external factors on the spawning date and migration of the common frog, Rana temporaria temporaria Linn.* Ibidem, 1935: 49-98.
- 1961. *The ecology and life history of the common frog (Rana temporaria temporaria)* (Pitman), London, 221 pp.
- SMITH, M. 1954. *The British Amphibians and Reptiles.* Collins, London, 322 pp.
- SPALLANZANI, L. 1785 (zit. nach ROSTAND). *Expériences pour servir à l'Histoire de la génération des animaux et des plantes.* Trad. Senebier. Barthélemi Chirol, Genève, 1785.
- ROSTAND, J. 1947. *La vie des crapauds.* Ed. Stock, Paris, 220 pp.
- 1955. *Les crapauds, les grenouilles.* Gallimard, Paris, 245 pp.
- WADDINGTON, L. F. G. 1952. *Toads hibernating under water.* Brit. Journ. Herpet. 1: 112-113.
-

Vergleich der Ausbreitungsaktivitäten von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura*

von

Mark Walter GREUTER

aus Winterthur

Mit 27 Textabbildungen

INHALT

	Seite
I. Einleitung	760
II. Zucht- und Fangmethoden	762
III. Statistische Methoden	764
IV. Ausbreitung im Wald	767
1. Versuch „Adlisberg“	768
2. Versuch „Wangenerwald“	769
3. Versuch „Chäsberg“	776
4. Ausbreitung am Boden und in den Baumwipfeln	777
5. Zusammenfassung	781
V. Ausbreitung am Waldrand	782
1. Versuch „Näniker-Hard“ (Streifenversuch)	782
2. Versuch „Chäsberg“ (Netzquadratversuch)	787
3. Ausbreitung entlang dem Waldrand	792
4. Zusammenfassung	794

VI. Ausbreitung und Häufigkeitsverteilung in Abhängigkeit von Umweltfaktoren	Seite 794
1. Temperatur	794
2. Relative Feuchtigkeit	799
3. Licht	803
4. Wind	804
5. Regen	805
6. Wasserstoffionenkonzentration des Bodens	806
7. Vegetation	806
8. Köder	807
9. Zusammenfassung	809
VII. Ein Fluss als Ausbreitungsschranke (Ausbreitungsversuch „Reuss“)	810
VIII. Arenaversuche im Freiland	813
1. Versuchsanordnungen	813
2. Ergebnisse mit der Kugelarena	817
3. Ergebnisse mit der Schalenarena	826
4. Ergebnisse mit der Dosenarena	830
5. Vergleich der Arenatypen	830
6. Zusammenfassung	832
IX. Ausbreitung zwischen zwei Waldrändern (Schneisenversuch)	833
X. Resistenz gegen Trockenheit	840
XI. Diskussion	843
Zusammenfassung	848
Literaturverzeichnis	853

I. EINLEITUNG

Unter Ausbreitung (englisch dispersal) ist das im grossen ganzen zufallsmässige Ausschwärmen von Individuen einer Art über das Gelände zu verstehen. Dieses Phänomen lässt sich bei Fliegen der Gattung *Drosophila* quantitativ gut erfassen. Grundlegende Ausbreitungsversuche mit *Drosophila*-Arten wurden von TIMOFEEFF-RESSOVSKY (1940) in Berlin, von DOBZHANSKY und WRIGHT (1943, 1947) in Kalifornien und von BURLA, BRITO DA

CUNHA, CAVALCANTI, DOBZHANSKY und PAVAN (1950) in Brasilien durchgeführt. Bei diesen Arbeiten standen populationsgenetische Fragen im Vordergrund; mit dem Aussetzen genetisch markierter Fliegen wurde die Dichte natürlicher Populationen, die Ausbreitungsgeschwindigkeit von Mutanten und der Austausch von Erbfaktoren innerhalb von Populationen untersucht. Die Ausbreitung ist aber nicht nur in genetischer und evolutionstheoretischer Hinsicht von Bedeutung; sie ist vor allem auch ein ökologisch interessantes Geschehen.

In Versuchen, die in den Jahren 1957-1960 im Kt. Zürich durchgeführt wurden, galt es, die Ausbreitungstätigkeit zweier nah verwandter *Drosophila*-arten zu untersuchen. Als Studienobjekte dienten *D. subobscura* und *D. obscura*. Beide Arten gehören zur *obscura*-Gruppe; sie gleichen sich morphologisch stark. In manchen unserer Wälder sind sie die häufigsten *Drosophila*-Arten. Aus den faunistischen Untersuchungen geht aber hervor, dass sie verschiedene ökologische Ansprüche stellen: während *D. subobscura* sowohl im Wald, am Waldrand wie auch auf dem freien Feld vorkommt, ist *D. obscura* eine ausgesprochene Waldart (BURLA 1951). Im folgenden wird nun dargelegt, wie dieses differenzierte Verbreitungsmuster durch ein artspezifisches Ausbreitungsverhalten erklärt werden kann, und wie verschiedene sinnesphysiologische Reaktionen auf Umwelteinflüsse dieses Ausbreitungsverhalten bestimmen.

Herrn Prof. Dr. Hans Burla danke ich für die Überlassung des Themas. Seine Mithilfe bei den Versuchen und bei der Auswertung der Fänge erlaubten es mir, in den zeitlich beschränkten warmen Perioden des Sommers stets mehrere Ausbreitungsversuche durchzuführen. Zu einem guten Fangergebnis haben viele meiner Mitstudenten beigetragen, insbesondere Herr Dr. Marco Schnitter und Herr Dr. Paul Auf der Maur. In Fragen der Markierung mit radioaktiven Isotopen beriet mich Herr Prof. Dr. G. Joyet. Bei der statistischen Auswertung gewährten mir die Herren Prof. Dr. B. L. van der Waerden, Prof. Dr. J. J. Burckhardt und Prof. Dr. A. Kälin ihre freundliche Hilfe. Allen diesen Herren möchte ich für ihre Unterstützung bestens danken. Auch den Herren H. Schmid und H. Meier, die mir bei der Herstellung der Apparaturen Beistand leisteten, sowie Frl. M. Jost, die das Reinzeichnen der Abbildungen besorgte, spreche ich meinen Dank aus.

II. ZUCHT- UND FANGMETHODEN

Massenzüchtung von *D. subobscura* und *D. obscura*. Die in den Ausbreitungsversuchen verwendeten Fliegen stammten aus der Umgebung von Zürich. Sie wurden für jede Versuchsserie im Herbst des Vorjahres gesammelt und während des Winters im Laboratorium bei Zimmertemperatur in Zucht gehalten. Im darauffolgenden Frühling diente dieses Ausgangsmaterial für die Massenzuchten, die in drei Generationen die für die Ausbreitungsversuche gewünschte Anzahl Individuen ergaben. Die Versuche im Freiland wurden jeweils in den Monaten Juli und August durchgeführt. In dieser Zeit konnte dank der relativ hohen Temperaturen mit dem besten Fangenerfolg gerechnet werden.

Als Zuchtbehälter verwendete ich Milchgläser von drei Deziliter Inhalt, als Nährsubstrat ein Standard-Maisfutter mit Propionsäurezusatz. Die Zuchten wurden bei 20—22° C im Zimmer am Tageslicht gehalten. Um den Zuchterfolg zu bestimmen, zählte ich einen Viertel aller Zuchtflaschen aus, den Rest schätzte ich auf Grund dieser Stichprobe. Durch Schimmelbildung oder bakterielle Zersetzung fielen im Durchschnitt etwa 5% aller Zuchtflaschen aus. *D. obscura* ist im Vergleich zu *D. subobscura* schwerer zu züchten, indem die Ausbeute bei dieser Art etwa um 30% niedriger ist, während die Entwicklung ungefähr vier Tage länger dauert.

Markierung. Für populationsgenetische und ökologische Versuche bei Dipteren sind verschiedene Markiermethoden entwickelt worden. Für meine Zwecke ungeeignet erwiesen sich in umfangreichen Vorversuchen Vitalfarben (Neutralrot, Opalblau) und radioaktive Substanzen (Thorium). Die Wahl fiel schliesslich auf Bestäubung der Fliegen mittels Farbpulver, wobei sich die Farben „Rotor Brilliant Red“ und „Rotor Brilliant Blue“ der Firma Edward Gurr Ltd., London, sowie „Fettorange G“ der Firma Geigy, Basel, bewährt haben. Zum Bestäuben der Fliegen kam die folgende Technik zur Anwendung: je 400—500 schwach narkotisierte Tiere wurden in einen Bestäubungsapparat verbracht (Abb. 1). Ein geringer Druck auf einen Zerstäuber erzeugte in der angeschlossenen Färbeschale eine dichte Farbwolke. Durch leichtes Schütteln wurden die Fliegen allseitig mit Farbstaub bedeckt. Die bestäubten Tiere verbrachte ich in Standard-Zuchtflaschen mit trockenem

Maisfutter. Sobald die Fliegen aus der Narkose erwachten, begannen sie sich intensiv zu putzen, so dass die Markierfarbe von blossen Auge bald nicht mehr zu sehen war. In der Vergrößerung zeigten sich aber unverkennbar Farbtupfen auf den Intersegmentalhäuten, am Rüsselpolster, an der Flügelbasis, in den Beingelenken und am Haaransatz auf dem Thorax. Wenn bei den untersuchten Tieren nicht sicher entschieden werden konnte, ob es sich um markierte oder unmarkierte handelte, wurden sie auf einem Filterpapierstreifen mit einem Tropfen Aceton übergossen. Die allfällig vorhandene Farbe löste sich dabei heraus und trat nach dem Verdunsten des Acetons als Ring auf dem Papier in Erscheinung.

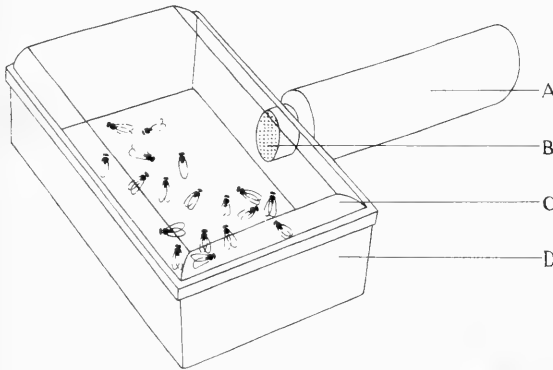


ABB. 1.

Apparat für die Bestäubung von *Drosophila*-Fliegen.

A = Plastic-Dose als Farbbehälter und Zerstäuber; B = Düsen für den Durchtritt des Farbstaubes; C = Deckel; D = Bestäubungskammer.

Die Haltbarkeit der Farbe wurde in Laboratoriumsversuchen verschiedentlich geprüft. Zehn Tage lang blieb die Farbe ohne jede Ausnahme gut erhalten, selbst wenn die markierten Fliegen täglich auf frisches Futter umgesetzt wurden. Die Vitalität schien durch die Färbung nicht beeinträchtigt: positive Phototaxis war bei markierten wie unmarkierten Individuen in gleichem Masse vorhanden; ebenso suchten beide Gruppen Futterquellen gleich schnell auf.

Köder. Zum Einfangen der Fliegen fand ein stark gärender Bananenbrei Verwendung. Die Abfallfrüchte wurden in einer Hackmaschine zerkleinert, mit Hefe und Zucker vermischt und darauf ein bis zwei Tage stehen gelassen. Das Auslegen der

Köder erfolgte in den meisten Versuchen unmittelbar vor dem Freilassen der Fliegen.

Wahl der Versuchsplätze. Bei Versuchen im Waldinnern (Kapitel IV) wurde stets darauf geachtet, dass die Vegetation einen möglichst einheitlichen Aspekt bot. Strassen, Lichtungen, wechselnde Bestände von Laub- und Nadelwald, von Jung- und Hochwald sowie von Sträuchern und unterholzfremen Stellen wurden vermieden. Bei dieser Auslese blieben hingegen andere, schwerer erfassbare Faktoren wie Bodenvegetation oder Mikroklima unberücksichtigt. Ihr Einfluss auf die Ausbreitung soll im Kapitel VI erläutert werden.

Anlage der Köderplätze. In der Regel (Versuche „Adlisberg“, „Wangenerwald“, „Näniker-Hard“) legten wir zwei sich kreuzende, senkrecht aufeinanderstehende Köderlinien an, wobei die Fliegen am Kreuzungspunkt freigelassen wurden. Jeder mit Kompass und Messband bestimmte Köderstandort wurde von Unterholz, Gras und Laub gereinigt. Ein paraffinierter Kartonteller diente zur Aufnahme von einem Pfund Köderbrei. Bei grosser Trockenheit oder bei lange dauernden Versuchen war es nötig, den alten Köder nach zwei bis drei Tagen mit frischem zu ergänzen. Nach starken Regenfällen wurden in die Teller Löcher gestochen, damit das angesammelte Regenwasser ablaufen konnte.

Einfangen der Fliegen. Gesammelt wurde ausschliesslich zur Aktivitätszeit der Fliegen, nämlich morgens und abends. Als Fanggerät diente ein Insektennetz, das über dem Köder hin und her geschwungen wurde. Jede Köderlinie wurde in der Regel in Zeitabständen von dreissig Minuten abwechslungsweise von verschiedenen Fängern abgeschritten. Das Bestimmen der Fliegen erfolgte unmittelbar nach dem Fang. Als Untersuchungsgerät diente eine binokulare Prismenlupe mit 9 und 27facher Vergrösserung.

III. STATISTISCHE METHODEN

Die nachfolgend beschriebenen Prüfverfahren beziehen sich vor allem auf die Auswertung von Versuchen, die im Waldinnern abliefen.

Wenn die Flugrichtung jedes Tieres vom Zufall abhängt, so werden sich die Fliegen mit der Zeit nach allen Richtungen aus-

breiten. Beim Wiedereinfang muss über jeder Köderlinie eine Verteilung der markierten Fliegen zu beobachten sein, die einer Normalverteilung gleicht, wobei sich das Maximum über dem Aussetzungspunkt befindet. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit kann dann durch die Varianz s^2 geschätzt werden, die sich aus der Häufigkeitsverteilung bestimmen lässt. Die Varianz wird nach der Formel

$$s^2 = \frac{\sum r^2 h}{n + c}$$

berechnet (DOBZHANSKY und WRIGHT 1943). n bedeutet die Gesamtzahl der wiedereingefangenen Fliegen, r der Abstand der Köder vom Zentrum, h die Anzahl der pro Abstand gefundenen Fliegen und c die Anzahl Fliegen, die auf dem Zentrumsköder gefangen wurden. Im Nenner ist c addiert, weil der Zentrumsköder den beiden sich schneidenden Köderlinien angehört. Die Streuung s ist eine Schätzung für die Distanz, die $2/3$ aller Fliegen zu einem bestimmten Zeitpunkt vom Freilassungspunkt aus entlang den Köderlinien zurückgelegt haben, und die von $1/3$ der Fliegen überschritten worden ist. Die Streuung wird hier gleich interpretiert wie die mathematische Streuung bei einer Normalverteilung, wo bei grossen Zahlen zwischen dem Durchschnitt $\pm \sigma$ zwei Drittel aller Häufigkeiten eingeschlossen sind.

Bei zufallsmässiger Ausbreitung der Fliegen über das Versuchsgelände und bei gleichbleibender Fluggeschwindigkeit muss die Varianz proportional mit der Zeit, die seit dem Aussetzen verstrichen ist, zunehmen. Die Varianz nach t Tagen muss also das t -fache der Varianz des ersten Tages sein:

$$s_t^2 = t \cdot s_1^2$$

Diese Beziehung gilt nur unter der Voraussetzung, dass die Varianzen voneinander unabhängig sind, was streng genommen nicht zutrifft.

Für den Vergleich der Ausbreitungsgeschwindigkeit der beiden Arten benützte ich die drei folgenden statistischen Prüfverfahren:

Varianzquotient. Die Varianzquotienten lassen sich für jeden Tag sowie für die gesamte Dauer eines Versuches bilden. Gesicherte Quotienten bedeuten, dass die Ausbreitungsleistungen der beiden Arten verschieden sind.

Durchschnittliche Varianz und Regression. Mit verschiedenen markierten Fliegen lassen sich zeitlich gestaffelt am gleichen Ort mehrere Ausbreitungsversuche durchführen. Das arithmetische Mittel der Varianzen gleicher Tage nach dem Aussetzen ergibt für jede Art eine durchschnittliche Varianz \bar{u} . Aus diesen Durchschnittsvarianzen wird die Steigung der Regressionsgeraden berechnet (nach VAN DER WAERDEN):

$$\bar{\mu} = \frac{\Sigma \mu g}{\Sigma g}$$

In dieser Formel bedeutet μ der Quotient \bar{u}/t (t = Anzahl der seit dem Aussetzen verflorenen Tage) und g das Gewicht, mit dem dieser Quotient für jeden einzelnen Fangtag zu versehen ist. Für beide Arten können die gleichen Gewichte genommen werden. Das Gewicht g_i für den i -ten Fangtag (t_i) berechnet sich nach

$$g_i = \frac{t_i^2}{\bar{s}_i^2}$$

wobei \bar{s}_i^2 die mittlere Varianz, berechnet aus den Durchschnittsvarianzen der \bar{u} der beiden Fliegenarten darstellt. Die Steigungen $\bar{\mu}$ der Regressionsgeraden werden mittels t -Test verglichen, wobei für die Varianz der gewogenen mittleren Steigung der Wert

$$s_{\bar{\mu}}^2 = \frac{\Sigma [g(\mu - \bar{\mu})^2]}{(n - 1) \Sigma g}$$

einzusetzen ist (n = Versuchsdauer in Tagen).

Mittlere zurückgelegte Distanz. Sie wird nach

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

bestimmt. In dieser Formel ist r die vom Zentrum aus gemessene Distanz zu den Ködern, h die pro Köder wieder eingefangene Anzahl Fliegen und n die Gesamtzahl der auf allen Ködern gesammelten Fliegen. Der Fang im Zentrum wird dabei nicht berücksichtigt. Die Fangergebnisse aller Köder mit gleicher Entfernung vom Zentrum werden in einer Häufigkeit h zusammengefasst. Diese Betrachtungsweise ermöglicht ebenfalls die Prüfung der

Frage, ob die Ausbreitung der Fliegen nur vom Zufall abhängt, oder ob mit der Interferenz von anderen Faktoren wie Populationsdruck, Schwarmbildung oder Sessilität zu rechnen ist. Wenn nämlich die Fliegen ihre Ortsveränderungen zufallsmässig ausführen, ähnlich wie die Teilchen bei der Brown'schen Bewegung, so kann erwartet werden, dass die mittleren Distanzen proportional zur Quadratwurzel aus der Anzahl der seit dem Aussetzen verflorenen Tage (t) sind:

$$\bar{r}_t = a \cdot \sqrt{t}$$

Jedes \bar{r} gibt die Möglichkeit, den Proportionalitätsfaktor a zu schätzen:

$$a_t = \frac{\bar{r}_t}{\sqrt{t}}$$

Um aus den Schätzungen aller a_t einen Durchschnitt zu bestimmen, müssen die a_t mit ihren Streuungen gewichtet werden:

$$\bar{a} = \frac{g_1 a_1 + g_2 a_2 + \dots + g_n a_n}{g_1 + g_2 + \dots + g_n}$$

wobei näherungsweise gilt:

$$g_t = \frac{t \cdot n^2}{\sum r^2 h}$$

n bedeutet dabei das Total der auf allen Ködern gefangenen Fliegen jeder Art. Die Erwartungswerte für die mittleren zurückgelegten Distanzen ergeben sich aus der Multiplikation der \bar{a} mit \sqrt{t} .

IV. AUSBREITUNG IM WALD

Es fragt sich, ob die von BURLA (1951) beschriebene und auch von HADORN, BURLA, GLOOR und ERNST (1952) in Südwesteuropa beobachtete ungleiche Häufigkeitsverteilung der beiden Arten *D. subobscura* und *D. obscura* im Gelände durch einen Unterschied in der Flugaktivität zu erklären ist. Einmal könnte bei *D. subobscura* das Ausschwärmen ins Freiland die Folge einer beträchtlicheren Flugaktivität sein, die sich auch im Waldinnern in einer hohen Ausbreitungsleistung äussern müsste. *D. obscura* wäre dann im

Wald im Vergleich zu *D. subobscura* als träge fliegende Art festzustellen. Oder es wäre möglich, dass sich *D. obscura* im Waldinnern gleich schnell oder schneller ausbreitete als *D. subobscura*. Die nachfolgend beschriebenen Ausbreitungsversuche mit markierten Fliegenpopulationen in einem homogenen Waldgelände zeigen, welche der beiden Hypothesen zutrifft.

1. AUSBREITUNGSVERSUCH „ADLISBERG“

Der Adlisberg ist ein Höhenzug östlich von Zürich (670 m ü. M.), der grösstenteils von Buchenwald bedeckt ist. Als Versuchsort wurde eine homogene Waldpartie ohne Buschwerk und mit spärlicher Bodenvegetation gewählt. Die Köder wurden in Kreuzform mit einem gegenseitigen Abstand von 10 m ausgelegt. Die Kreuzarme wiesen nach NE-SW und NW-SE; jeder Arm erstreckte sich über zehn Köder. Der Versuch dauerte vom 10.—13. Juli 1958. Während dieser Zeit herrschte trockenes, warmes Wetter mit Temperaturen zwischen 22 und 27° C und relativen Feuchtigkeiten zwischen 50 und 60%. Die 28 000 ausgesetzten Fliegen gehörten alle zur Art *D. subobscura* und waren rot markiert. Gesammelt wurde an drei aufeinanderfolgenden Tagen während den abendlichen Flugperioden. Die Köder wurden nach dem ersten Fang eingezogen, für den zweiten Fang frisch mit Hefe und Zucker versetzt und daraufhin auf dem Waldboden liegen gelassen.

Die auf Grund der Häufigkeitsverteilung berechneten Varianzen stehen in Tab. 1. Es zeigt sich, dass die Varianz am ersten Tag am grössten, an den beiden folgenden Tagen hingegen fast um die Hälfte kleiner ist. Dieses Absinken könnte folgendermassen erklärt werden: einmal besteht die Möglichkeit, dass sich in der grossen Varianz des ersten Fangtages ein Populationsdruck manifestiert. Die zu Tausenden in Freiheit gesetzten Fliegen könnten sich im ersten Moment beschleunigt nach allen Seiten entfernen und sich erst dann normal weiter ausbreiten, wenn die Dichte der Population unter einen bestimmten Wert gesunken ist. Das Phänomen der starken Ausbreitungstätigkeit kurz nach dem Aussetzen wurde ebenfalls von SAKAI et al. (1958) im Laboratoriumsversuch beobachtet und als dichteabhängige „Massenausbreitung“ bezeichnet; erst nach 24 Stunden erfolgte ein linearer Anstieg des

TAB. 1.

Schätzung der Ausbreitungsgeschwindigkeit von *D. subobscura* durch die Varianz s^2 (in Quadratmetern) und durch die Streuung s (in Metern) im Ausbreitungsversuch „Adlisberg“.

Tage nach Aussetzen	Anzahl gefangene Fliegen	s^2 in m^2	s pro Tag in m
1	235	2037	45
2	681	2565	36
3	1154	2478	29
Total	2070 = 7,3 % der Ausgesetzten		

Prozentanteils wandernder Fliegen mit der Zeit, wobei dieser Anteil unabhängig von der Populationsdichte und viel geringer als am ersten Tag war. Im weiteren lässt sich denken, dass bei bestimmten Temperaturen und Feuchtigkeiten die Fliegen weniger aktiv sind und entsprechend geringere Ausbreitungsleistungen zeigen. Ferner können wir annehmen, dass sich die Fliegen mit der Zeit über ein grösseres Gebiet als dasjenige des Köderkreuzes ausbreiten. In diesem Falle würde nur der mittlere Teil der Verteilungskurve erfasst, und die aus den Fangdaten berechneten Varianzen wären dann zu klein. In diesem Zusammenhang sei auf die Tatsache verwiesen, dass die Fliegen an den Endködern gehäuft auftraten; es wäre denkbar, dass Fliegen, die weiter als die Endköder wanderten, wieder zu diesen zurückkehrten. Vorläufig kann nicht entschieden werden, welche der erwähnten Erklärungshypothesen für die Abnahme der Ausbreitungsgeschwindigkeit zutrifft.

2. AUSBREITUNGSVERSUCH „WANGENERWALD“

Im Sommer 1959 wurde ein zweiter Ausbreitungsversuch im Waldinnern mit den beiden Arten *D. subobscura* und *D. obscura* durchgeführt. Ein günstiges Versuchsgelände fand sich im Wangenerwald, der nordöstlich von Zürich zwischen Wangen und Kindhusen liegt (500 m ü. M.). Es ist ein lichter Buchenwald, der mit Rottannen und Föhren durchsetzt ist. Stellenweise überwiegen die Nadelbäume gegenüber den Buchen; vereinzelt kommen auch

Eschen und Eichen vor. Gebüschgruppen von 3-5 m Höhe wechseln ab mit Jungbuchenbeständen von 1-2 m Höhe; oft fehlt auch die Strauchschicht ganz. Der Unterwuchs an Kräutern setzt sich zusammen aus Moosen der Arten *Hylocomium*, *Mnium*, *Polytrichum*; aus Farnen der Arten *Athyrium* und *Dryopteris*; mancherorts finden sich gehäuft *Carex*, *Festuca*, *Oxalis*, *Vaccinium*, *Asperula*, *Hedera*, *Majanthemum*, *Rubus*. An manchen Köderplätzen gab es im Umkreis von vier Metern ausschliesslich Baumstrünke, Rinden, Nadeln und Abfallholz. Zwei schmale Waldwege führten durch das Versuchsareal, die aber optisch kaum als Schneisen ins Gewicht fielen.

Die Arme des Fangkreuzes wurden in die Haupthimmelsrichtungen gelegt. Jeder Arm umfasste 20 Köder in Abständen von 10 m und war somit 200 m lang. Nacheinander wurden drei Muster von verschiedenen gefärbten Fliegen ausgesetzt: am 23.7. abends 5300 rot markierte, am 26.7. abends 5100 orange markierte und am 30.7. abends 5000 blau markierte Fliegen je Art.

Während den ersten fünf Tagen des Versuches herrschte schönes und warmes Sommerwetter. In den folgenden sechs Tagen regnete es oft, vor allem nachts. Manchmal traten heftige Gewitter auf, so am 31.7. während des Sammelns. Auf diesen Regen folgte eine merkliche Abkühlung. Die Versuchsbedingungen waren also für alle der drei ausgesetzten Muster verschieden. Der Temperatur- und Feuchtigkeitsverlauf ist über der Abb. 3b eingetragen.

Eingefangen wurde jeweils während der abendlichen Flugperiode zwischen 17 und 20 Uhr. Die unmarkierten Fliegen der beiden Arten protokollierten wir ebenfalls. Innert 12 Tagen stieg die Zahl der untersuchten Tiere auf 25 000. Von *D. subobscura* wurden 630 (11,9%) rot, 667 (13,1%) orange und 330 (6,6%) blau markierte Fliegen wieder eingefangen, und von *D. obscura* 1023 (19,4%) rot, 682 (13,4%) orange und 434 (8,7%) blau markierte Tiere.

Die Tab. 2 enthält die Zahl der pro Tag eingefangenen Individuen, die daraus berechneten Varianzen als Mass für die Ausbreitungsgeschwindigkeit sowie die Varianzquotienten. Zu diesen Ergebnissen lassen sich die folgenden Überlegungen anstellen:

a) Beim roten Muster ist an fünf Tagen, beim orangen Muster an einem Tag die Varianz von *D. obscura* gesichert grösser als diejenige von *D. subobscura*. Bei Berücksichtigung der Totale

TAB. 2.

Varianz (s^2 in 100 m^2), Varianzquotient (F) und Anzahl der pro Tag gefangenen Individuen (n) der drei Farbmuster im Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“, getrennt angegeben für *D. subobscura* (sub) und *D. obscura* (ob). Die Werte mit * sind mit 5%, diejenigen mit ** mit 1%, diejenigen mit *** mit 0,1% Irrtumswahrscheinlichkeit gesichert voneinander verschieden.

Tage nach dem Aussetzen	rot markiert			orange markiert			blau markiert					
	sub		ob	sub		ob	sub		ob			
	n	s ²	F	n	s ²	F	n	s ²	F			
1	69	58,5	42 53,7	1,089	353	21,2	179 52,9	2,495 ^{***}	8 29,3	8 20,8	1,409	
2	126	68,5	150 92,4	1,349*	112	58,0	116 74,1	1,276	89	39,5	121 42,3	1,071
3	161	83,1	210 114,9	1,383*	44	74,0	49 93,4	1,252	61	72,8	69 48,9	1,489
4	121	106,6	164 145,3	1,363*	32	87,8	76 143,8	1,638	93	82,9	101 59,9	1,384
5	77	66,9	169 107,5	1,607**	6	138,3	10 148,9	1,070	59	42,9	131 35,8	1,198
6	15	158,1	55 144,9	1,091	17	157,7	47 190,2	1,266				
7	12	85,6	62 190,4	2,224	12	159,0	36 190,9	1,054				
8	6	62,2	10 130,2	2,222	5	111,8	48 166,1	1,466				
9	8	20,6	40 166,9	8,102 ^{***}	11	107,7	44 141,3	1,317				
10	7	60,3	28 125,0	2,073								
11	11	147,7	31 187,0	1,266								
12	2	256,0	20 136,1	1,851								
Total	615	82,5	981 124,2	1,514 ^{**}	602	43,8	607 103,9	2,374 ^{***}	310	57,0	430 44,1	1,294*

überwiegt bei den rot und orange markierten Fliegen die Varianz von *D. obscura*, bei den blau markierten diejenige von *D. subobscura*. Die Fangergebnisse der drei Farbmuster lassen sich in einem Ergebnis zusammenfassen. In diesem Fall beträgt die Varianz nach 5 Tagen für *D. subobscura* 6180 m^2 ($n = 1527$), diejenige für *D. obscura* 10 040 m^2 ($n = 2018$), und der F-Wert 1,625**. Auch bei dieser Betrachtungsweise ist somit die Varianz von *D. obscura* gesichert grösser. Es ist also anzunehmen, dass sich *D. obscura* im Wald gleich schnell oder schneller ausbreitete als *D. subobscura*.

b) Bei den rot markierten Fliegen nehmen die Varianzen bis zum vierten Tag nach dem Aussetzen zu, dann beginnen sie stark zu schwanken. Bei den orange markierten Fliegen dauert die kontinuierliche Zunahme bis zum sechsten Tag (*D. obscura*) und bis zum siebten Tag (*D. subobscura*), bei den blau markierten Fliegen beider Arten bis zum vierten Tag. Nun ist aus Abb. 3b ersichtlich, dass die Temperatur vom 5.—8. Tag nach dem Aussetzen des roten Musters ständig abnahm. Es ist möglich, dass die Schwan-

kung der Varianz durch die Temperaturänderung hervorgerufen wurde. Hingegen schien die Temperatur auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit der orange und blau markierten Fliegen, die unter veränderlichen Wetterbedingungen ausgesetzt worden waren, weniger stark zu wirken.

c) Beim roten und blauen Muster wurden von der Art *D. subobscura* wesentlich weniger Fliegen wieder eingefangen als von *D. obscura*. Das könnte darauf beruhen, dass von dieser Art mehr Tiere starben. In anderen Ausbreitungsversuchen (Kapitel V) wurden jedoch mehr markierte *D. subobscura* wieder eingefangen. Es wäre auch möglich, dass ein Teil von *D. subobscura* sehr rasch nach dem Aussetzen aus dem Beobachtungsareal wegflug, etwa in Richtung auf einen nahen Waldrand oder in die Baumkronen hinauf. Nur die trägen Vertreter dieser Art wären in diesem Fall innerhalb des Versuchsfeldes geblieben. Für diese Deutung spricht die kleine Varianz der Totale bei den blau und orange markierten *D. subobscura*.

d) Im Vergleich zum Ausbreitungsversuch „Adlisberg“ sind im Wangenerwald die Varianzen bei *D. subobscura* beträchtlich grösser (z.B. am ersten Fangtag 5850 m² gegenüber 2037 m²). Ob dieser Unterschied der anderen Versuchsanordnung (längere Arme des Kreuzes im Wangenerwald) oder den anderen Umweltbedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit) zuzuschreiben ist, kann hier nicht entschieden werden.

Für die weitere Auswertung der Fangdaten wurde aus den drei Farbmustern die durchschnittliche Varianz \bar{u} berechnet. Diese Durchschnittswerte ergeben für die ersten fünf Fangtage gewogene mittlere Steigungen von 24,3 für *D. subobscura* und 29,0 für *D. obscura*. Die durchschnittlichen Varianzen sowie die Regressionsgeraden sind in Abb. 2a eingezeichnet. Aus der Prüfung der Differenz der mittleren Steigungen resultiert ein t-Wert von 1,25, der nicht gesichert ist (8 Freiheitsgrade). Wir können daher annehmen, dass bei Berücksichtigung aller Farbmuster zwischen der Ausbreitungsgeschwindigkeit von *D. subobscura* und *D. obscura* kein Unterschied bestand. Nun wurde das blaue Farbmuster unter wesentlich schlechteren Wetterbedingungen als die andern beiden ausgesetzt. Die Varianzen der blau markierten Fliegen sind dementsprechend niedriger, und *D. subobscura* erweist sich nach dem

F-Test als die schneller wandernde Art. Es wird daher aufschlussreich sein, für die Berechnung der durchschnittlichen Varianzen nur das rote und orange Muster zu berücksichtigen. In diesem Falle stehen neun gemeinsame Varianzwerte zur Verfügung. Die mittleren Steigungen der Varianzgeraden betragen für *D. subobscura* 21,5 und für *D. obscura* 30,3; sie sind mit einem *t* von

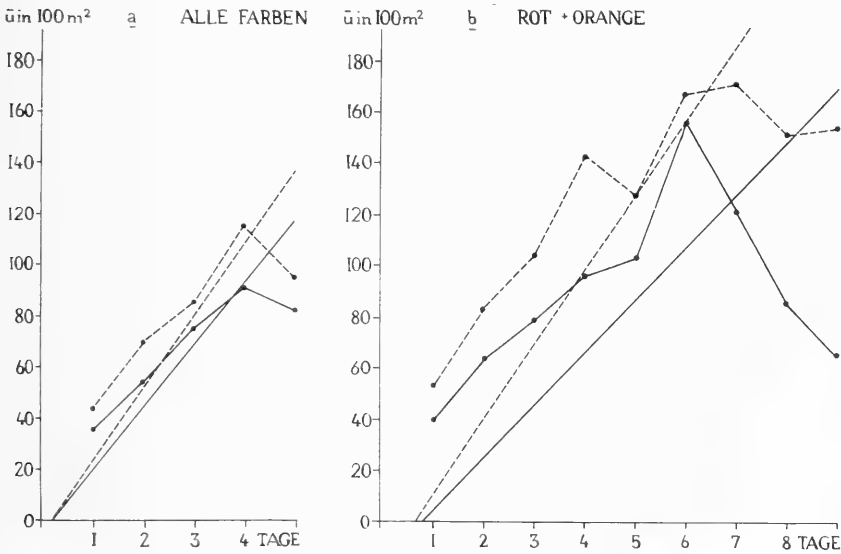


ABB. 2.

Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“: Durchschnittliche Varianzen \bar{u} (Ordinate) als Mass für die Ausbreitungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zeit (Abszisse). Ausgezogen: *D. subobscura*, gestrichelt: *D. obscura*. In Abb. 2a wurden die Durchschnitte für alle drei Farbmuster, in Abb. 2b nur diejenigen für das rote und orange Muster berechnet. Die Geraden sind die aus den durchschnittlichen Varianzen berechneten Regressionsgeraden.

2,38 gesichert voneinander verschieden (16 Freiheitsgrade; Irrtumswahrscheinlichkeit 5%). Abb. 2b enthält die durchschnittlichen Varianzen sowie die Regressionsgeraden für das rote und orange Muster. Es zeigt sich also, dass bei Berücksichtigung der roten und orangen Fliegen *D. obscura* sich schneller als *D. subobscura* ausbreitete.

Schliesslich soll anhand der mittleren zurückgelegten Distanzen \bar{r} untersucht werden, ob die Ausbreitung der Fliegen rein zufällig

erfolgte. In Abb. 3a sind die beobachteten und erwarteten mittleren Distanzen für alle Markiermuster gesamthaft eingetragen. Es zeigt sich, dass Befund und Erwartung bis zum vierten Tag recht gut übereinstimmen. Es kann also angenommen werden, dass die Ausbreitung bei beiden Arten wenigstens in den ersten vier Tagen annähernd zufallsmässig erfolgte.

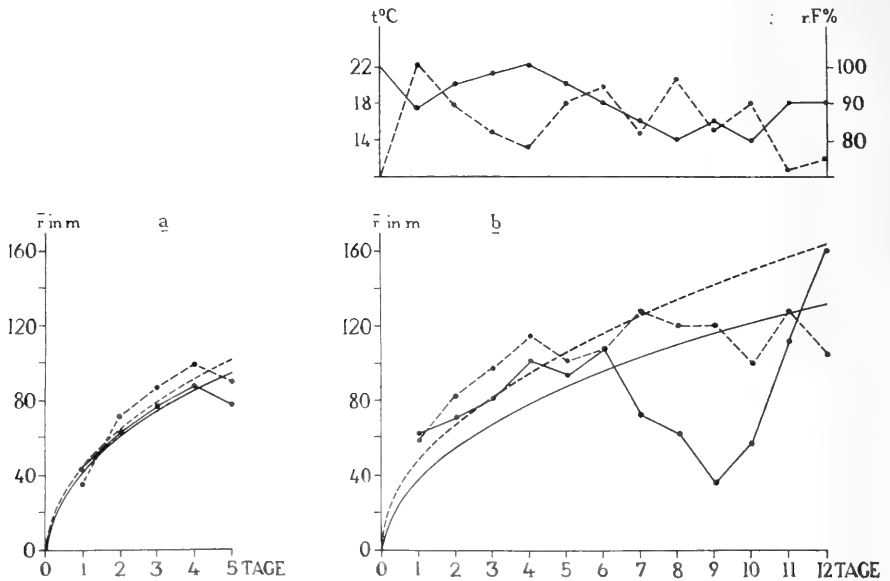


ABB. 3.

Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“: Mittlere zurückgelegte Distanzen \bar{r} in Metern in Abhängigkeit von der Zeit. Es sind die beobachteten Werte (Punkte) sowie die Erwartungswerte (Kurven) angegeben. In Abb. 3a stehen Durchschnittswerte aller drei Farbmuster; Abb. 3b gilt für das rote Muster. Ausgezogen: *D. subobscura*, gestrichelt: *D. obscura*. Über der Abb. 3b ist der Temperaturverlauf (ausgezogene Linie) und der Feuchtigkeitsverlauf (gestrichelte Linie) für die Dauer des Versuches angegeben.

Aus Abb. 3b (rotes Markiermuster) geht hervor, dass in den ersten 4—6 Tagen die zurückgelegten mittleren Distanzen grösser sind als die Erwartungswerte. Es mag sein, dass sich auch hier wie im Versuch „Adlisberg“ der Populationsdruck manifestiert, der die Ausbreitung in den ersten Tagen beschleunigt. Nach dem 4.—6. Tag sind die beobachteten mittleren Distanzen zum Teil beträchtlich niedriger als die Erwartungswerte. Bei *D. subobscura* stimmen

Befund und Erwartung erst nach dem 11. Tag wieder überein; bei *D. obscura* kommt es nach dem 7. Tag zu keiner Übereinstimmung mehr. Zum Absinken der Ausbreitungsgeschwindigkeit lassen sich folgende Überlegungen anstellen: einmal besteht die Möglichkeit, dass die dauernd ausgesetzten Köder die Ausbreitung verzögern. Anstatt nach neuen Futterquellen zu suchen, verweilen die Fliegen in der Umgebung eines Köders. Zudem muss damit gerechnet werden, dass mit zunehmender Entfernung vom Aussetzungspunkt immer weniger Fliegen von der Duftwolke eines Köders eingefangen werden. Je mehr Zeit nach dem Aussetzen verstreicht, umso geringer wird die Dichte der ausgesetzten Fliegen, und umso mehr fallen die zentrumsnahen Köder für die Rechnung ins Gewicht. Es wären dann die trägen Fliegen, die das Ergebnis beeinflussen. Im weiteren könnte der Temperaturfall die Schwankungen der Varianz hervorrufen. Dann muss sich die Temperaturänderung auch auf die zurückgelegten mittleren Distanzen auswirken. Es ist auffallend, wie nach dem vierten Tag sowohl Temperatur wie Ausbreitungsleistung bei den rot markierten Fliegen der beiden Arten absinken (Abb. 3b). Als dritte Möglichkeit können wir annehmen, dass nach einer vorerst zufallsmässigen Ausbreitung eine gerichtete Wanderbewegung einsetzt, wobei sich ein Grossteil der Fliegen aus dem Beobachtungsareal entfernt, sei es in horizontaler oder in vertikaler Richtung. Es lässt sich denken, dass sich ein Teil der Fliegen periodisch oder ständig im Kronendach des Waldes aufhält.

Abschliessend soll noch der Vergleich der Ausbreitungsgeschwindigkeit bei den beiden Arten anhand der zurückgelegten mittleren Distanzen gezogen werden. Bei Berücksichtigung aller Markiermuster liegt die Erwartungskurve für *D. obscura* höher als diejenige für *D. subobscura* (Abb. 3a). Die beiden \bar{a} -Werte, 42,5 für *D. subobscura* und 46,0 für *D. obscura* sind aber statistisch nicht gesichert verschieden ($t = 1,10$; 8 Freiheitsgrade). Beim roten Farbmuster sind die Erwartungswerte für *D. obscura* ebenfalls höher als für *D. subobscura*: eine Sicherung für die Differenz der \bar{a} -Werte (38,4 und 47,5) ist jedoch auch in diesem Fall nicht vorhanden ($t = 1,72$; 22 Freiheitsgrade). Beim Vergleich der mittleren zurückgelegten Distanzen lässt sich also kein Unterschied zwischen den Ausbreitungsgeschwindigkeiten der beiden Arten feststellen.

3. AUSBREITUNGSVERSUCH „CHÄSBERG“

Dieser Versuch wurde im Sommer 1958 im Hardwald zwischen Nänikon und Gutenswil südöstlich von Zürich durchgeführt. Er sollte über das Ausbreitungsverhalten in der Nähe eines Waldrandes Aufschluss geben; aus diesem Grund befand sich das Freilassungszentrum am Waldrand. Als „Waldrandversuch“ ist er im V. Kapitel eingehend beschrieben; die Versuchsanordnung ist aus Abb. 10

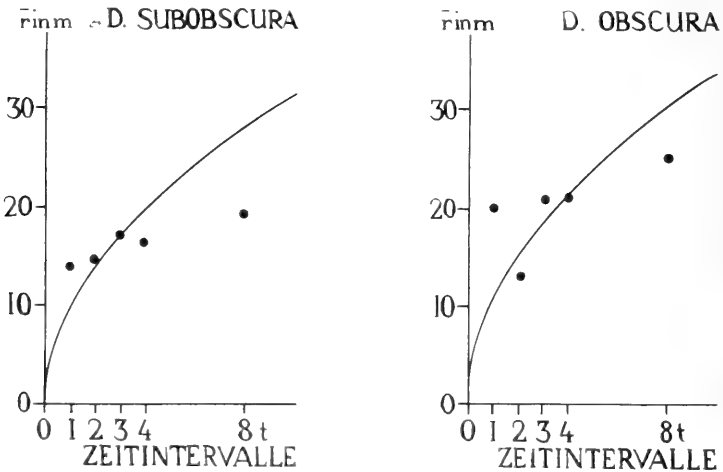


ABB. 4.

Ausbreitungsversuch „Chäsberg“: Mittlere, vom Waldrand in den Wald hinein zurückgelegte Distanzen \bar{r} in Metern. Es sind die beobachteten Werte (Punkte) sowie die Erwartungswerte (Kurven) angegeben. Die Zeitintervalle t umfassen je 12 Stunden.

ersichtlich. Vorderhand soll nur untersucht werden, wie schnell sich die beiden Arten vom Waldrand aus in den Wald hinein ausbreiteten. Zur Prüfung dieser Frage dienen Fangergebnisse von vier parallelen, rechtwinklig zum Waldrand verlaufenden Köderlinien. In Abb. 4 sind die berechneten und die erwarteten mittleren zurückgelegten Distanzen eingetragen. Der Proportionalitätsfaktor \bar{a} ergibt dabei für *D. subobscura* einen Wert von 10,0 und für *D. obscura* einen solchen von 10,7.

Abb. 4 lässt erkennen, dass Befund und Erwartung nicht mehr so gut übereinstimmen wie im Ausbreitungsversuch „Wangener-

wald“. Die beobachteten mittleren Distanzen \bar{r} sind nach 12 Stunden bei beiden Arten viel grösser als erwartet und steigen bis zum vierten Tag nur schwach an. Das bedeutet, dass sich hier die Fliegen nicht zufallsmässig ausbreiteten. Der hohe Wert nach 12 Stunden mag wiederum durch den Populationsdruck bedingt sein; die Verzögerung an den nachfolgenden Tagen könnte mit der geringen Länge der Köderlinien erklärt werden. Wie aus den Ergebnissen im Wangenerwald hervorgeht, sind die meisten Fliegen wahrscheinlich weiter als 42 Meter (6 Köderabstände) geflogen. In einer früheren Arbeit (BURLA & GREUTER 1959) wurde postuliert, dass der grosse Unterschied zwischen Beobachtung und Erwartung für ein Fangareal in der Nähe eines Waldrandes und für die geringe Länge der Fangstrecken typisch sei. Tatsächlich sind die im Innern des Waldes zurückgelegten Strecken bei beiden Arten etwa viermal grösser als diejenigen, die vom Waldrand in den Wald hinein geflogen wurden. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit scheint somit bei beiden Arten im Waldinnern grösser zu sein als am Waldrand.

4. AUSBREITUNG AM BODEN UND IN DEN BAUMWIPFELN

Die bisherigen Schätzungen der Wandergeschwindigkeit beruhen auf der vereinfachenden Annahme, dass sich die Fliegen grösstenteils in Bodennähe aufhalten und dementsprechend in der Ebene des Waldbodens schwärmen. Wahrscheinlich wird aber ein Teil der Fliegen ins Kronendach aufsteigen, wobei sich diese Vertikalbewegung, wie auf S. 775 erwähnt, reduzierend auf die am Boden gemessene Ausbreitungsgeschwindigkeit auswirken könnte. Zur Untersuchung dieser Frage wurde ein besonderer Fangapparat konstruiert (Abb. 5). Im Innern eines mit einem Deckel versehenen Metallkübels befand sich ein Plasticgefäss, das mit Köder gefüllt und mit Gaze überdeckt war. Während des Fanges wurde der Deckel durch ein eingeklemmtes Holzstück offen gehalten. Die Kübel hingen 12—18 m über dem Boden an einem geeigneten Baumast. Sie wurden zu Beginn der abendlichen Flugperiode aufgezogen und bei Einbruch der Dunkelheit heruntergeholt. Der Deckel schloss sich nach Wegziehen des Holzstückes durch Federdruck von selbst. Eine mit Gaze überdeckte Öffnung im Deckel erlaubte das Narkotisieren der Fliegen im geschlossenen Kübel; die betäubten Tiere konnten mit dem Exhauster herausgelesen werden. Wir verwendeten

acht solche Fangkübel; vier wurden in der Höhe aufgehängt und vier bei den gleichen Bäumen am Boden aufgestellt. Ein Versuch fand im Waldinnern, einer am Waldrand statt.

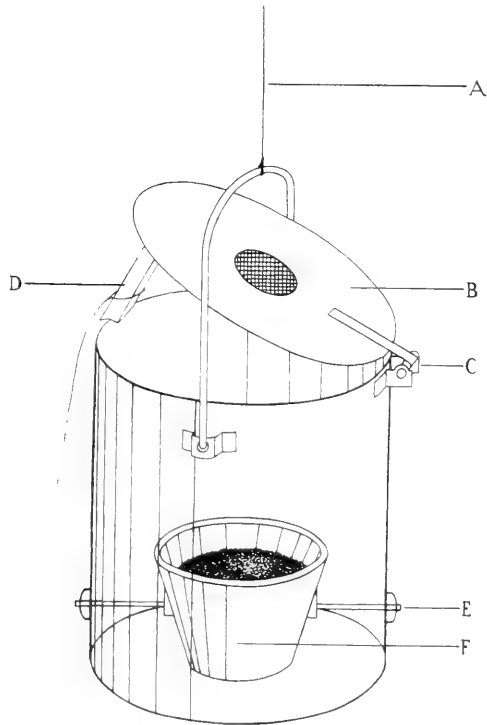


ABB. 5.

Köderkübel für das Einfangen von *Drosophila* in den Baumwipfeln.
 A = Aufhängeschnur; B = Deckel mit Narkotiseröffnung; C = Feder zum Anpressen des Deckels; D = Holzstütze für das Offenhalten des Deckels;
 E = Halteschrauben; F = Köderbehälter.

Freilassungsort im Waldinnern. Im Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“ wurden die Fangkübel an fünf Abenden in den Diagonalen des Köderkreuzes aufgestellt. Die Anordnung gibt Abb. 6 wieder. Die Fangergebnisse an markierten Fliegen lassen sich in einer Vierfeldertafel zusammenstellen: (in Klammern die Fangzahlen für die unmarkierten Fliegen)

	<i>D. subobscura</i>	<i>D. obscura</i>
oben	17 (42)	72 (143)
unten	21 (49)	41 (97)

Ein nach dieser Tafel berechnetes χ^2 ergibt den gesicherten Wert von 4,233. Damit scheint erwiesen zu sein, dass sich die markierten Individuen beider Arten nicht zu gleichen Teilen in den Baumkronen aufhielten.

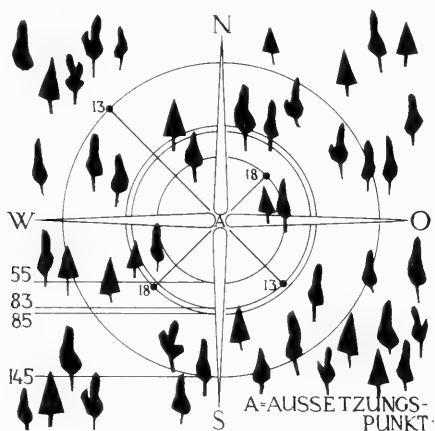


ABB. 6

Anordnung der Fangkübel im Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“. Die Zahlen am linken Rand geben die in Metern gemessenen Entfernungen der Kübel vom Aussetzungspunkt A an, die Zahlen bei den Punkten die Höhe der Kübel über dem Boden.

Damit die Häufigkeiten der am Boden und in den Baumwipfeln gefangenen markierten und unmarkierten Fliegen miteinander verglichen werden können, soll die Zerlegung des χ^2 in additive Komponenten nach COCHRAN (1952, 1954, aus LINDER S. 75) angewandt werden. Die Formel dazu lautet:

$$\chi^2 = \frac{\sum h_i p_i - \hat{p} \cdot T_h}{\hat{p} (1 - \hat{p})}$$

Es bedeuten darin h_i die Anzahl der gefangenen *D. subobscura*, p_i die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von *D. subobscura* im Fangmaterial, \hat{p} die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von *D. subobscura* im Total aller gefangenen Fliegen und T_h das Total

aller gefangenen *D. subobscura*. Die Komponenten, in die das χ^2 auf diese Weise zerlegt werden kann, stehen in Tab. 3.

TAB. 3.

Zerlegung des χ^2 in additive Komponenten für den Fang mit Köderkübeln im Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“.

Komponente	χ^2	Freiheitsgrade
Markiert-unmarkiert	0,2884	1
oben-unten innerhalb der markierten Fliegen	4,0663*	1
oben-unten innerhalb der unmarkierten Fliegen	4,9129*	1
Total	9,2676*	3

Diese χ^2 -Werte lassen erkennen, dass sich die markierten wie die unmarkierten Fliegen gleichermassen auf die Boden- und Baumregion verteilten (ungesicherter Wert von 0,2884). Hingegen besteht ein gesicherter Unterschied im Verhalten der markierten sowie der unmarkierten Fliegen beider Arten: es wurden mehr Individuen von *D. subobscura* am Boden und mehr von *D. obscura* in den Baumwipfeln gefangen (gesicherte Werte von 4,0663 bzw. 4,9129). *D. obscura* scheint sich also mehr im Kronendach der Bäume aufzuhalten als *D. subobscura*. Dieser Befund erklärt möglicherweise die Tatsache, warum im Wangenerwald auf den Ködern am Boden beinahe doppelt so viele unmarkierte Tiere von *D. subobscura* als von *D. obscura* gefangen wurden: die *obscura*-Fliegen wären in diesem Fall wegen ihrer Flügel im Kronendach vielfach ausser Reichweite der am Boden liegenden Köder gewesen.

Freilassungsort am Waldrand. Als Versuchsgelände wurde der Südwestwaldrand des Näniker Harde gewählt; es ist auf S. 782 beschrieben und in Abb. 7 und 8 dargestellt. Die Anordnung der Fangkübel war dieselbe wie im vorangehend erläuterten Versuch. Das Aussetzen von je 4500 rot markierten Fliegen beider Arten erfolgte 30 m vor dem Waldrand. Wegen der ungünstigen Witterung konnte nur an vier Abenden gesammelt werden.

Wiederum wurden von *D. subobscura* mehr markierte Fliegen am Boden eingefangen. Bei *D. obscura* fand sich jedoch im Gegensatz zum ersten Versuch eine Mehrzahl der markierten Fliegen ebenfalls in den am Boden stehenden Kübeln. Die Vierfeldertafel

	<i>D. subobscura</i>	<i>D. obscura</i>
oben	37	93
unten	63	137

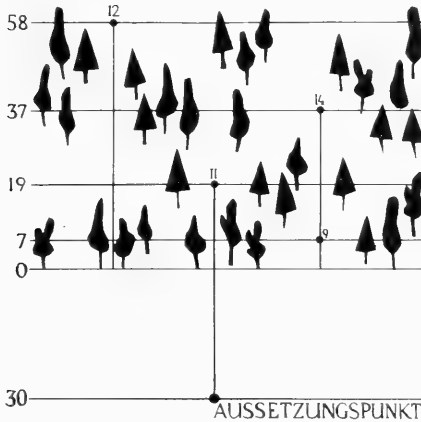


ABB. 7.

Anordnung der Fangkübel im Ausbreitungsversuch „Näniker-Hard“. Die Zahlen am linken Rand geben die in Metern gemessene Entfernung der Kübel vom Waldrand an, die Zahlen bei den Punkten die Höhe der Kübel über dem Boden.

ergibt ein ungesichertes χ^2 von 0,344. Das bedeutet, dass sich bei beiden Arten die Fliegen in ähnlichen Verhältnissen auf die am Boden stehenden und die im Kronendach hängenden Kübel verteilen. Es scheint, dass sich die Fliegen am Waldrand in Bodennähe sammeln. Wahrscheinlich wirkt die Grenzzone zwischen Wald und Feld anziehend. Im Waldinnern wäre diese Grenzzone in den Baumwipfeln, am Waldrand in den Gebüsch und im Unterholz realisiert.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Die durch die Varianz s^2 geschätzte Ausbreitungsleistung im homogenen Wald stieg während vier Tagen bei *D. subobscura* auf 10 660 m², bei *D. obscura* auf 14 530 m². Die zurückgelegten mittleren Distanzen, die ein weiteres Mass für die Ausbreitungsleistung darstellen, erreichten nach vier Tagen bei *D. subobscura* den Wert von 101 m, bei *D. obscura* 114 m. Beide Schätzungsmöglichkeiten lassen erkennen, dass sich *D. obscura* im Wald gleich schnell oder

schneller ausbreitete als *D. subobscura*; ein Befund, der in drei verschiedenen statistischen Prüfverfahren bestätigt wird. Das Ausschwärmen der Fliegen erfolgte im Wald in den ersten vier Tagen zufallsmässig; später trat eine Verzögerung in der Wandergeschwindigkeit ein. In einem Versuch ergab sich, wahrscheinlich infolge des herrschenden Populationsdruckes, am ersten Tag die grössere Ausbreitungsgeschwindigkeit als an den folgenden. Die Flugaktivität wurde durch schlechte Witterung massgeblich herabgesetzt, wobei *D. subobscura* bei tieferen Temperaturen die bessere Ausbreitungsleistung zeigte. Wenn die Fliegen am Waldrand ausgesetzt wurden, ergaben sich kleinere in den Wald hinein zurückgelegte Distanzen: 19 m nach vier Tagen bei *D. subobscura* und 25 m nach vier Tagen bei *D. obscura*. Beide Arten hielten sich auch im Blätterdach der Waldbäume auf. Im Waldinnern wurden mehr Fliegen von *D. obscura* in den Baumkronen und mehr Fliegen von *D. subobscura* am Boden gefangen; am Waldrand ergaben sich bei beiden Arten bessere Fangergebnisse in Bodennähe.

V. AUSBREITUNG AM WALDRAND

In zwei verschieden angelegten Versuchen wurden markierte Fliegen am Waldrand ausgesetzt. Die Tiere hatten die Möglichkeit, in den Wald hinein, aufs freie Feld hinaus oder dem Waldrand entlang zu fliegen. Zum vornherein war zu erwarten, dass sich *D. subobscura* zu einem grossen Teil aufs freie Feld hinaus ausbreiten würde. Es galt nun zu untersuchen, in welchem Mass sich *D. obscura* hierin unterschied.

1. AUSBREITUNGSVERSUCH „NÄNIKER-HARD“ (STREIFENVERSUCH)

Als Versuchsgelände wurde ein SW — exponierter Waldrand zwischen Uster und Hegnau gewählt. Der Wald besteht aus hochstämmigen Buchen, Rottannen und Föhren und ist mit wenig Unterholz bewachsen. Eine lockere Strauchschicht, die zum Teil etwas erhöht steht, bildet die Grenze zum freien Feld. Zwischen zwei Weizenfeldern stand ein 80 m breiter Wiesenstreifen zur Verfügung, auf dem die Köder in vier parallelen Linien mit einem

Zwischenraum von 10 m ausgelegt wurden. Der gegenseitige Abstand der Köder betrug bis zu einer Entfernung von 100 m vom Waldrand 10 m. Auf die nächsten 100 m entfielen noch fünf Köder mit einem Abstand von 20 m. Die vier Köderlinien erstreckten sich demnach 200 m weit in den Wald hinein und ebensoweit in das freie

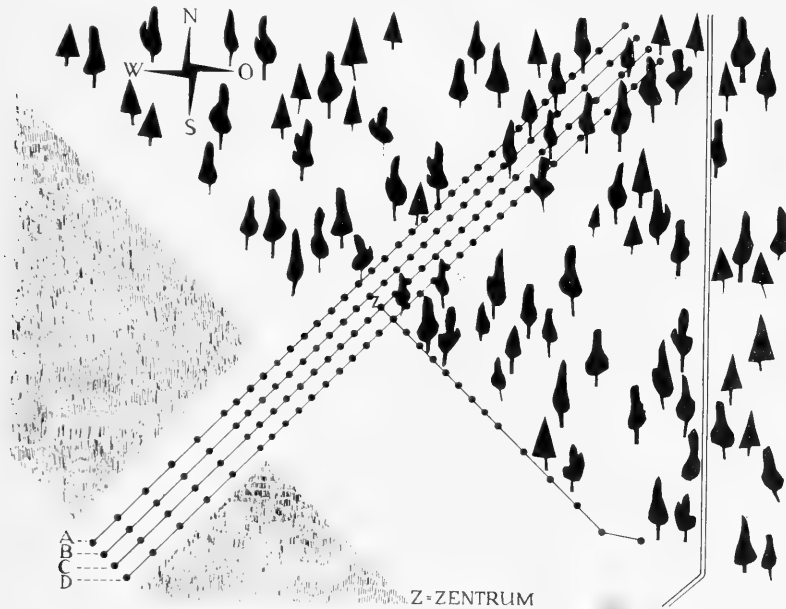


ABB. 8.

Anordnung der Köder (Punkte) im Ausbreitungsversuch „Näniker-Hard“. A, B, C, D bedeuten die vier parallelen, senkrecht zum Waldrand angelegten Köderlinien. Die Fliegen wurden im Zentrum Z ausgesetzt. Die schraffierten Flächen stellen Getreidefelder dar.

Feld hinaus. Das ganze Versuchsgelände umfasste 124 Fangplätze, denen noch 13 Köder entlang des nach SE verlaufenden Waldrandes beigelegt waren. Abb. 8 zeigt die Versuchsanordnung. In Tab. 4 sind die Witterungsverhältnisse und die Fangdaten zusammengestellt. Die 10 000 rot markierten Fliegen jeder Art wurden eine Stunde vor dem ersten Fang im „Zentrum“ ausgesetzt.

Bei *D. subobscura* stimmen die Fangzahlen der markierten mit denen der unmarkierten Fliegen überein. Bei *D. obscura* ist dagegen der Anteil der unmarkierten Tiere um mehr als die Hälfte kleiner

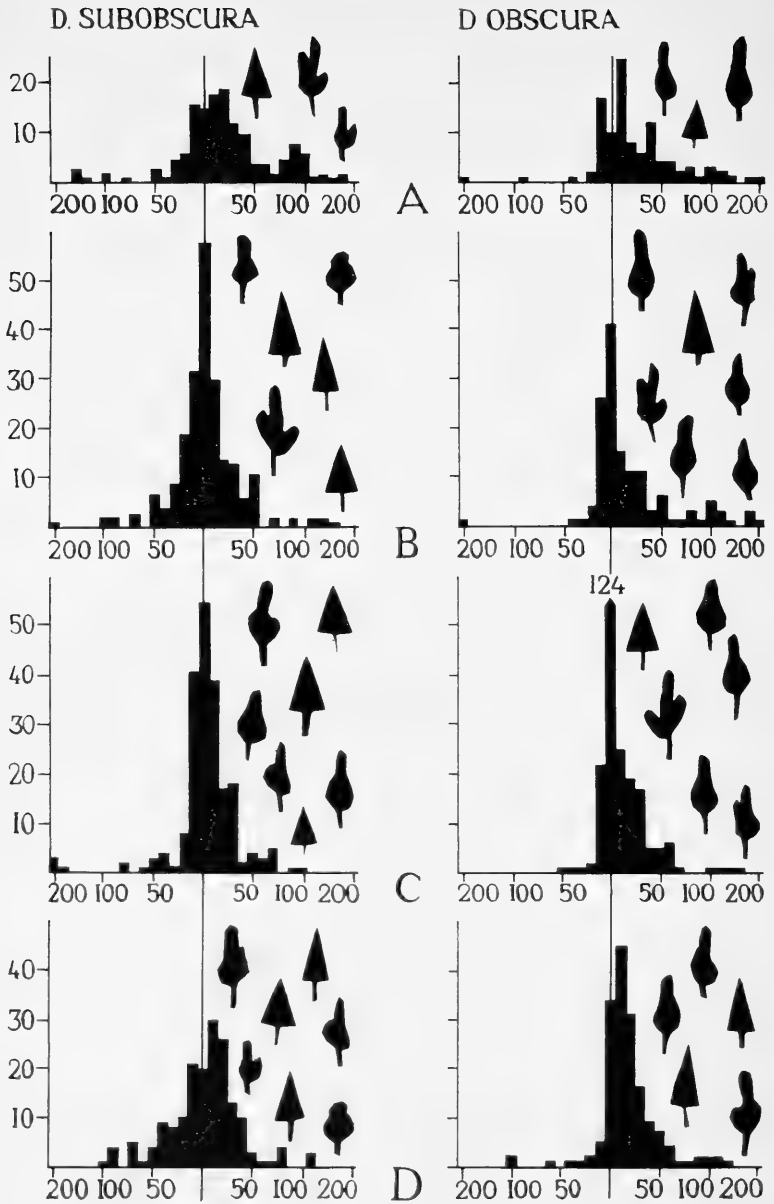


ABB. 9.

Häufigkeiten der im Ausbreitungsversuch „Näniker-Hard“ eingefangenen markierten Fliegen von *D. subobscura* (linke Kolonne) und *D. obscura* (rechte Kolonne), getrennt angegeben für die Köderlinien A bis D. Die Abszissenwerte geben die Entfernung der Köder vom Waldrand in Metern an.

als der entsprechende Anteil bei *D. subobscura*. Die Häufigkeiten der auf den einzelnen Ködern gefangenen markierten Individuen beider Arten sind in Abb. 9 in Form von Säulen eingezeichnet. Aus den Histogrammen ist ohne weiteres ersichtlich, dass *D. subobscura* gleichermaßen die Wald- und Feldköder anflug, während *D. obscura* die Waldköder bevorzugte.

TAB. 4.

Fangergebnisse und Witterungsverhältnisse im „Streifenversuch“, getrennt nach Fangperioden und Arten (sub = *D. subobscura*, ob = *D. obscura*).

Datum	Zeit	Temperatur während Fangzeit in °C	Durchschn. der Temp.	Relative Feuchtigkeit in %	gefangene Fliegen			
					markiert		unmarkiert	
					sub	ob	sub	ob
26.7.58	645-930	11-17,5	14	81	12	21	119	69
	1630-1915	19,6-18,1	18,7	89	302	141	201	56
27.7.58	700-900	18-19	18,5	76	202	285	107	109
	1730-2010	21,5-19	21,1	76	326	278	454	110
Total (inkl. Südost-Waldrand)					842	725	881	344
					=8,4% =7,2% der Ausgesetzten			

TAB. 5.

Durchschnittliche Distanzen in Metern, die von *D. subobscura* (sub) und *D. obscura* (ob) vom Waldrand aus in den Biotopen Feld und Wald 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
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

Für die Auswertung wurde die durchschnittliche, vom Waldrand aus zurückgelegte Distanz \bar{r} berechnet (Tab. 5). Bei *D. subobscura* unterscheiden sich diese Distanzen im Feld- und Waldbereich durch einen gesicherten t-Wert nur in der Reihe D. Das bedeutet, dass entlang dieser Reihe die Individuen der genannten Art weiter ins

Feld hinaus als in den Wald hinein flogen. Umgekehrt liegen die Verhältnisse bei *D. obscura*: die gesicherten *t*-Werte weisen darauf hin, dass diese Fliegen auf allen vier Köderlinien grössere Strecken in den Wald hinein zurückgelegt haben.

Eine zweite Rechenmethode ermöglicht die gleiche Schlussfolgerung. Wir prüfen, ob sich die beiden Arten vom Zentrum aus gleich erfolgreich in den Wald hinein und aufs freie Feld hinaus ausbreiteten; es wird also je Art nur eine Hälfte der beobachteten Häufigkeitsverteilung in den statistischen Vergleich einbezogen. Im Produkt

$$z = (h_{\text{subobscura}} - h_{\text{obscura}}) \cdot r$$

bedeutet *h* die Häufigkeit der Fliegen und *r* der Abstand des Köders vom Zentrum. Wir berechnen für Wald- und Feldseite gesondert einen Mittelwert \bar{z} nach

$$\bar{z} = \frac{\sum z}{n}$$

(*n* = Anzahl Köderplätze). Die *z* für die Waldseite sind mit negativem Vorzeichen zu versehen. Die Mittelwerte ergeben *t*-Werte nach

$$t = \frac{\bar{z}}{s_{\bar{z}}}, \text{ wobei } s_{\bar{z}}^2 = \frac{\sum (z - \bar{z})^2}{n(n-1)}$$

Für die Rechnung beschränken wir uns auf die Totale der vier Arme. Es wird dann $t_{\text{Wald}} = 0,347$ und $t_{\text{Feld}} = 6,25^{***}$ (13 Freiheitsgrade). Der ungesicherte Wert besagt, dass die beiden Arten etwa zu gleichen Teilen vom Waldrand aus in den Wald hinein flogen. Der hoch gesicherte Wert bedeutet, dass *D. subobscura* häufiger auf dem freien Feld gefangen wurde und in diesem Biotop grössere Distanzen zurückgelegt hat.

In diesem Zusammenhang ist noch eine andere Beobachtung erwähnenswert: bei einem weiteren Waldrandexperiment im Hardwald bei Bülach, das wegen schlechter Witterung nicht zu Ende geführt werden konnte, fanden wir 36 Stunden nach dem Aussetzen markierte Individuen von *D. subobscura* in einem 450 m entfernten Wäldchen, was einer Flugleistung von 300 m pro Tag entspricht. Bedenkt man, dass diese Distanz möglicherweise in der Zeit von einer Stunde oder weniger zurückgelegt wurde, so wird deutlich,

wie fluchtüchtig diese Art ist. Vergleichsweise sei erwähnt, dass einzelne Individuen von *D. pseudoobscura* in einem Tag weiter als 220 m flogen (DOBZHANSKY & WRIGHT 1943).

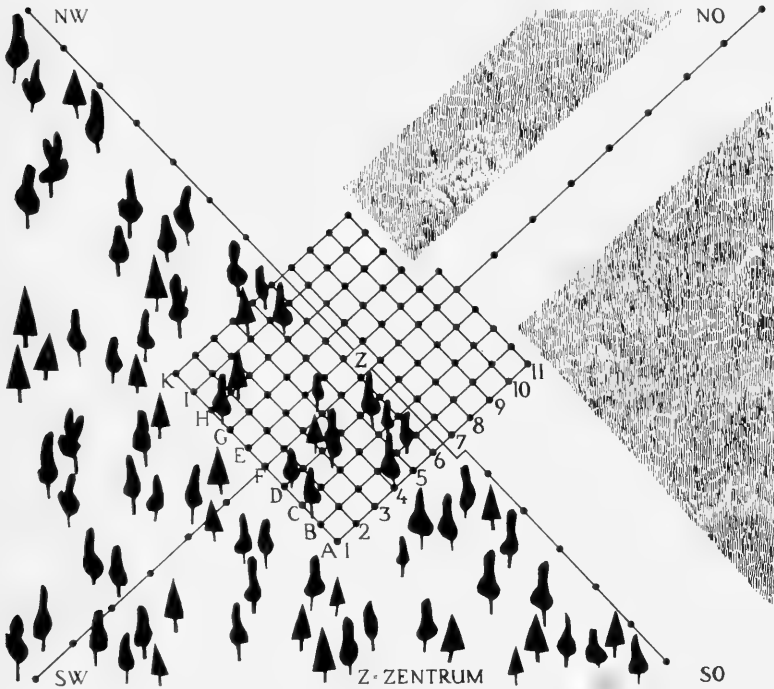


ABB. 10.

Anordnung der Köder (Punkte) im Ausbreitungsversuch „Chäsberg“. A bis K bedeuten die Köderlinien senkrecht zum Waldrand, 1 bis 11 die Köderlinien parallel zum Waldrand. Die Fliegen wurden im Zentrum Z ausgesetzt. Die gestrichelten Flächen stellen Getreidefelder dar.

2. AUSBREITUNGSVERSUCH „CHÄSBERG“ (NETZQUADRATVERSUCH)

Im gleichen Wald konnte an dem gegen Nordosten gerichteten Waldrand ein ähnliches Experiment durchgeführt werden. Das Versuchsgelände steigt hier gegen das Waldinnere an. Der Wald besteht vorwiegend aus Tannen, nur am Waldrand häufen sich die Buchen. Die Strauchschicht am Waldrand ist sehr kompakt; an einzelnen Stellen mussten zum Auslegen der Köder ganze Sträucher weggehauen werden. Um die Ausbreitung nach allen Richtungen

besser erfassen zu können, wurden die Köder in Form eines Netzes angeordnet. An jeder Ecke eines quadratischen Feldes von 7 m Seitenlänge kam ein Köder zu liegen. 10 Köderlinien erstreckten sich senkrecht zum Waldrand, 11 Köderlinien parallel dazu; von den letzteren befanden sich 6 innerhalb des Waldes. Die beiden durch den Mittelpunkt des Versuchsgeländes verlaufenden Linien wurden verlängert, wobei als Köderabstand auf den Verlängerungen 14 m gewählt wurde. Die Versuchsanordnung ist aus Abb. 10 ersichtlich. Wiederum wurden eine Stunde vor dem ersten Fang 10 000 rot markierte Individuen jeder Art im „Zentrum“ ausgesetzt. Witterungsbedingungen und Fangergebnisse stehen in Tab. 6.

TAB. 6.

Witterungsbedingungen und Fangergebnisse im „Netzquadratversuch“, getrennt nach Fangperioden und Arten. Besonders hervorgehoben sind die auf der Feldseite wiedereingefangenen markierten Individuen.

Datum	Zeit	Temperatur in °C während Fangzeit (Durchschn.)	Rel. Feucht. in % (Durchschn.)	gefangene markierte Fliegen				gefangene unmarkierte Fliegen		
				Feldseite		Total		Total		
				sub	ob	sub	ob	sub	ob	
30.7.58	1800-2030	21,0	80	171	22	293	55	53	25	
31.7.58	630-900	20,5	66	81	29	287	182	52	47	
	1730-2015	22,1	76	162	71	469	216	119	73	
1.8.58	645-900	20,7	61	18	20	217	376	68	136	
	1700-1930	25,1	58	88	21	265	161	153	59	
3.8.58	1630-1830	13,5	73	33	5	73	197	168	155	
Total				53	168	1604	1127	613	495	
Anteil in % der eingefangenen Fliegen je Art				34,5%	14,9%			35,0%	3,3%	auf Feldseite
Anteil in % der ausgesetzten Fliegen je Art (inkl. Verlängerungen)						16,2%	11,6%			

Insgesamt ist der Anteil der markierten Fliegen etwa dreimal grösser als derjenige der unmarkierten. Somit dürfte die Dichte der markierten Fliegen wesentlich grösser als die Dichte der natürlichen Populationen gewesen sein. Bei den markierten wie bei den unmarkierten Fliegen wurde *D. subobscura* etwas häufiger als *D. obscura* gefangen. Bei *D. subobscura* finden wir die markierten und nicht markierten Individuen zu gleichen Teilen auf der Feldseite; es zeigt sich hier eine schöne Übereinstimmung im Verhalten zwischen den im Laboratorium gezüchteten Tieren und den

Wildfliegen. Bei *D. obscura* fällt der geringe Prozentsatz sowohl an markierten wie unmarkierten Tieren auf der Feldseite auf.

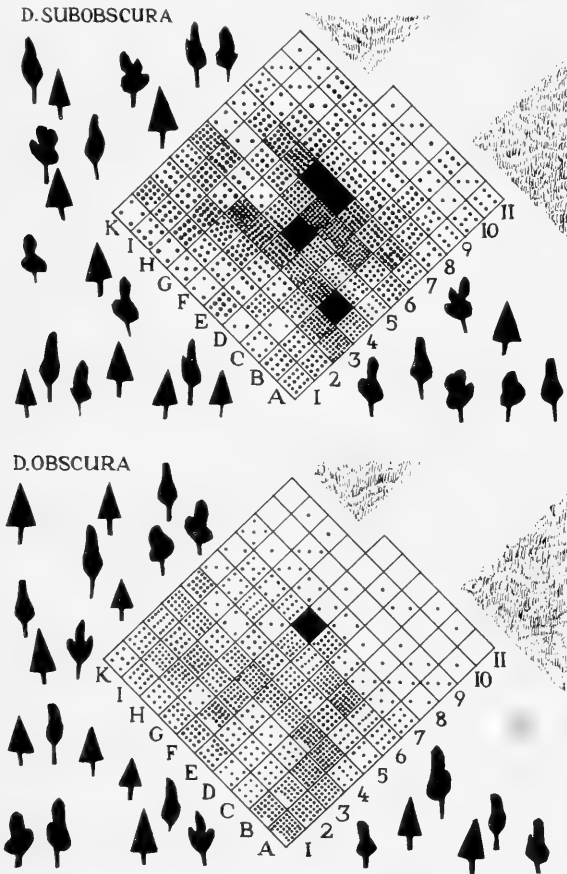


ABB. 11.

Anzahlen der eingefangenen markierten Fliegen von *D. subobscura* (oben) und *D. obscura* (unten) im Ausbreitungsversuch „Chäsberg“. Jeder Punkt steht für eine Fliege.

Kaum eine der nicht markierten Fliegen von *D. obscura* zeigte sich mehr als 10 m ausserhalb des Waldes, eine Beobachtung, die auch für den ersten Waldrandversuch zutrifft. Abb. 11 veranschaulicht die Häufigkeiten der gesamthaft an jedem Köderplatz gefangenen markierten Fliegen. Es kommt darin deutlich zum Ausdruck,

dass *D. subobscura* häufiger und weiter ins freie Feld hinausflog als *D. obscura*.

Alle Köder mit gleicher Entfernung vom Zentrum lassen sich in Abstandsklassen zusammenfassen. Innerhalb der gleichen Abstandsklasse vergleichen wir die Fangresultate der im Wald und der auf dem Feld gelegenen Köder miteinander. Die Annahme, dass sich die beiden Arten uniform auf die gleich weit entfernten Wald- und Feldköder verteilten, kann mit dem χ^2 -Test geprüft werden. Die Häufigkeiten pro Abstandsklasse und die χ^2 -Werte wurden bereits publiziert (BURLA und GREUTER 1959, Tab. 2). Nur die beiden Feldköder der ersten Abstandsklasse (4,9 m Entfernung vom Zentrum) brachten gesichert mehr Fliegen ein als die Waldköder; in allen übrigen Abstandsklassen waren bei beiden Fliegenarten die Waldköder ergiebiger. Das Ergebnis der ersten Abstandsklasse ist wohl atypisch, weil die Köder zu nahe am Freilassungspunkt lagen. Im übrigen schwärmten sowohl *D. subobscura* wie *D. obscura* vom Waldrand aus vermehrt in den Wald hinein aus.

Anstatt die beiden Biotope innerhalb der Abstandsklassen miteinander zu vergleichen, lässt sich mit Hilfe des χ^2 -Testes untersuchen, ob an jedem Fangplatz die beiden Arten mit gleicher Häufigkeit auftraten. Der Erwartungswert ist dann gleich dem arithmetischen Mittel der Anzahlen gefangener markierter Individuen von *D. subobscura* und *D. obscura*. Die Summen der χ^2 -Werte für jede der parallel zum Waldrand verlaufenden Reihen 1—11, für die Biotope Wald und Feld und für das gesamte Versuchsareal sowie die Chi-Quadrate für Heterogenität sind in Tab. 7 zusammengestellt.

Die vielen gesicherten χ^2 -Werte (Tab. 7) bedeuten, dass die beiden Arten mit unterschiedlicher Häufigkeit im Fangareal auftraten. Dabei dominierte in den Reihen 4—11 *D. subobscura*, in den Reihen 1 und 2 *D. obscura*. *D. subobscura* war also in der Nähe des Waldrandes konzentriert, *D. obscura* hingegen breitete sich stärker in den Wald hinein aus. Mit Ausnahme der beiden nächst dem Waldrand gelegenen Reihen 6 und 7 blieb die Zusammensetzung der Fliegen auf den Ködern innerhalb der Reihen gleich (ungesicherte Heterogenitäts-Chi-Quadrate in der 3. Zeile). Wahrscheinlich ist die Ausbreitung dem Waldrand entlang ein Vorgang, bei dem sich artspezifische Unterschiede anders auswirken als bei

TAB. 7.

Vergleich der Fangerträge markierter *D. subobscura* und *D. obscura* an den einzelnen Köderplätzen im „Netzquadratversuch“. Für die Berechnung der χ^2 -Werte gilt die Erwartung, dass auf jedem Köder innerhalb einer Reihe, in jeder der Reihen 1—11, in den Biotopen Wald und Feld sowie auf dem gesamten Versuchsareal gleich viele Individuen der beiden Arten gefangen wurden. Die χ^2 der Reihen sind summiert über die Reihen 1—6 und 7—11, ebenso die χ^2 der Biotope Wald und Feld. Die gesicherten Differenz-Chi-Quadrate sind ein Mass dafür, ob die Köder innerhalb einer Reihe, die Reihen unter sich sowie die Biotope Wald und Feld in Bezug auf das Verhältnis *D. subobscura* zu *D. obscura* heterogen sind. FG = Freiheitsgrade.

Reihen	Biotop Wald						Biotop Feld					FG
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
$\Sigma \chi^2$ in jeder Reihe	28,29	26,66	10,11	21,24	39,91	31,87	142,52	49,45	42,62	34,38	15,57	10
χ^2 jeder Reihe	23,27	13,25	0,23	7,15	30,10	8,33	90,60	45,10	34,80	30,80	14,75	1
Differenz	5,02	13,41	9,88	14,09	9,81	23,49	51,92	4,35	7,82	3,58	0,82	9
$\Sigma \chi^2$ der Reihen 1-6 und 7-11	82,38 (6 FG)						214,05 (5 FG)					
χ^2 der Biotope Wald und Feld	4,22 (1 FG)						205,00 (1 FG)					
Differenz	78,10 (5 FG)						11,05 (4 FG)					
$\Sigma \chi^2$ beider Biotope	209,22 (2 FG)											
χ^2 des Totals	83,70 (1 FG)											
Differenz	125,62 (1 FG)											

der Ausbreitung ins Feld hinaus oder in den Wald hinein. Die gesicherten Heterogenitäts-Chi-Quadrate für die Biotope Wald und Feld sowie für das gesamte Versuchsareal weisen darauf hin, dass sich das Verhältnis von *D. subobscura* zu *D. obscura* von Reihe zu Reihe und von Biotop zu Biotop stark änderte; die Chi-Quadrate der Reihen und Biotope dürfen also nicht summiert werden. Diese Betrachtungsweise gibt die zusätzliche Information über den Wechsel im Zahlenverhältnis der beiden Arten mit zunehmender Distanz vom Freilassungsort. Im übrigen stimmen die Resultate mehrheitlich mit denjenigen des Streifenversuches überein, indem auch im Netzquadratversuch *D. subobscura* stärker ins freie Feld ausschärmte als *D. obscura* ($\chi^2 = 205,0$). Vergleicht man hingegen bei *D. subobscura* die Fangzahlen im Streifen- und Netzquadratversuch, so ergibt sich folgendes Bild: am SW-exponierten Waldrand befrag diese Art gleichermassen die Wald- und Feldköder, während am NE-Waldrand den Waldködern der Vorzug gegeben wurde.

HADORN et al. (1952) haben gezeigt, dass *D. subobscura* am Abend aktiver ist als am Morgen. Der SW-exponierte Waldrand bot nun wegen der intensiveren und länger dauernden Helligkeit nach Sonnenuntergang eine günstigere Gelegenheit für ausgedehnte Abendflüge. Es ist denkbar, dass aus diesem Grund die zurückgelegten Distanzen im freien Feld an dem gegen Südwesten gerichteten Waldrand grösser sind.

3. AUSBREITUNG ENTLANG DEM WALDRAND

Nachdem gezeigt wurde, dass *D. subobscura* eine „Waldrandart“ ist, dürfte bei dieser Art auch eine grössere Ausbreitungsgeschwindigkeit in Richtung des Waldrandes zu erwarten sein. Die beiden vorgängig beschriebenen Versuchsanordnungen ermöglichen die Prüfung dieser Hypothese. Im Streifenversuch folgten sich längs des nach Südosten verlaufenden Waldrandes die ersten 10 Fangplätze in einem Abstand von 10 m, die nächsten 5 in einem solchen von 20 m (Abb. 8). Im Netzquadratversuch wurden längs des Waldrandes 12 Köder in nordwestlicher und 11 Köder in südöstlicher Richtung ausgelegt, wobei die ersten 5 Fangplätze 7 m, die restlichen 14 m voneinander entfernt waren (Abb. 10). Die für jede Art und jeden Waldrand gesondert berechneten Varianzen sollen über die Ausbreitungsleistung entlang dem Waldrand Auskunft geben. Die Varianzen sowie die Varianzquotienten stehen in Tab. 8. Ergänzend ist noch beizufügen, dass *D. subobscura* im Waldrandversuch „Hardwald“ (Bülach 1958) entlang dem von Norden nach Süden verlaufenden Waldrand nach 36 Stunden Varianzen von 8940 m² erreichte.

Am Waldrand „Näniker-Hard“ ist die Ausbreitungsleistung von *D. subobscura* erst 24 Stunden nach dem Aussetzen gesichert grösser als diejenige von *D. obscura*. Auch bei Berücksichtigung des Totals über alle Fangperioden ist *D. subobscura* schneller gewandert. Am Waldrand „Chäsberg“ dagegen ist die Varianz nach 48 Stunden bei *D. obscura* grösser. Ebenso ergibt sich für die Summe aller Fänge eine grössere Varianz für *D. obscura*; diese Art breitete sich demzufolge am NE-exponierten Waldrand schneller aus.

Zunächst ist zu bedenken, dass am Waldrand „Chäsberg“ die Strauchschicht dichter und die Grenze gegen das Feld eindeutiger

TAB. 8.

Unterschied zwischen der Ausbreitungsgeschwindigkeit von *D. subobscura* (sub) und *D. obscura* (ob) nach Wiedereinfängen entlang eines nach Südwesten und eines nach Nordosten gerichteten Waldrandes. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit ist geschätzt durch die Varianz s^2 .

Nach Südwesten exponierter Waldrand ("Näniker-Hard")					Nach Nordosten exponierter Waldrand ("Chäsberg")				
Stunden nach dem Aussetzen	Art	Anzahl Fliegen	s^2 in m^2	F	Stunden nach dem Aussetzen	Art	Anzahl Fliegen	s^2 in m^2	F
1	sub	5	3145	1,55	24	sub	102	247	1,175
	ob	16	2023			ob	59	210	
12	sub	60	2505	1,29	36	sub	13	276	1,695
	ob	46	3221			ob	20	468	
24	sub	31	4401	1,93*	48	sub	70	611	3,590***
	ob	73	2283			ob	22	2195	
36	sub	57	6607	2,69***	96	sub	14	1720	2,443
	ob	98	2460			ob	8	4202	
Total 1 - 36	sub	153	4445	1,73***	24-96	sub	199	481	1,978***
	ob	233	2576			ob	109	951	

ist; zudem besteht der Wald grösstenteils aus Rottannen. Es ist möglich, dass die relative Ausbreitungsleistung entlang dem Waldrand je nach Beschaffenheit der Vegetation verschieden ausfällt. Ein zweiter Erklärungsversuch für die unterschiedliche Ausbreitungsgeschwindigkeit längs der beiden Waldränder wäre der folgende: im Versuch „Näniker-Hard“ flog *D. subobscura* intensiver ins Freiland hinaus als im Versuch „Chäsberg“. Nimmt man an, dass die Fliegen nach jedem Freilandflug zum Waldrand zurückkehren, aber nicht genau dort den Wald wieder erreichen, wo sie ihn verlassen haben, so ist entlang dem Waldrand „Näniker-Hard“ bei *D. subobscura* zum vornherein eine grössere Streuung zu erwarten. Die Varianz „am Waldrand“ kann man sich in einen Anteil zerlegt denken, der auf dem Flug längs des Waldrandes beruht, und in einen weiteren Anteil, der durch das periodische Ausschwärmen ins Freiland zustandekommt. Am Waldrand „Chäsberg“ war dieser Freilandflug von *D. subobscura* stark reduziert; nun wird auch die Varianz dieser Art am Waldrand geringer als diejenige der „Waldart“ *D. obscura*.

4. ZUSAMMENFASSUNG

An zwei nach entgegengesetzten Himmelsrichtungen orientierten Waldrändern wurden markierte Fliegen ausgesetzt und in den Biotopen Wald, Feld und Waldrand wieder eingefangen. Dabei zeigte sich, dass *D. subobscura* zu gleichen Teilen in den Wald hinein und auf das freie Feld hinaus flog (Streifenversuch); diese Art breitete sich aber auch vermehrt in den Wald hinein aus (Netzquadratversuch). *D. obscura* mied das freie Feld; sie war mehrheitlich über den Waldkädern anzutreffen. Gegen das Waldinnere war diese Art sogar häufiger als *D. subobscura* (Netzquadratversuch). Wahrscheinlich wirkten bei *D. obscura* die klimatischen Bedingungen des Freilandes hemmend auf die Wandertätigkeit ausserhalb des Waldes. Die Ausbreitung in Richtung des Waldrandes kann nicht eindeutig beurteilt werden. Einmal erwies sich *D. subobscura*, einmal *D. obscura* als die rascher wandernde Art.

VI. AUSBREITUNG UND HÄUFIGKEITSVERTEILUNG IN ABHÄNGIGKEIT VON UMWELTFAKTOREN

Der im Wald zwischen den beiden Arten beobachtete Unterschied in der Flugleistung und Flugrichtung mag darauf beruhen, dass die beiden Arten auf Aussenfaktoren verschieden ansprechen. Im folgenden soll die Beziehung zwischen einigen messbaren oder schätzbaren Umweltfaktoren und der Ausbreitung der markierten Fliegen sowie der Häufigkeitsverteilung der unmarkierten Fliegen untersucht werden. Als Grundlage dienen die Fangergebnisse im Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“.

1. TEMPERATUR

DOBZHANSKY und WRIGHT (1943, 1947), und BURLA, BRITO DA CUNHA, CAVALCANTI, DOBZHANSKY und PAVAN (1950) haben die Wirkung der Temperatur auf die Ausbreitungsleistung unter natürlichen Bedingungen geprüft. Ihre Ergebnisse mit *D. pseudoobscura* und *D. willistoni* sind mit den Daten von *D. subobscura* und

TAB. 9.

Temperatur und durchschnittliche Varianz pro Tag in m^2 in verschiedenen Ausbreitungsversuchen mit *D. subobscura*, *D. obscura*, *D. willistoni* und *D. pseudoobscura*. Bei den Versuchen in der Schweiz beziehen sich die Temperaturangaben auf die Fangstunden; die Varianzen wurden nach der Formel $s^2 = \frac{\sum r^2 h}{n+c}$ für jeden Tag berechnet und daraus die durchschnittlichen Varianzen für die gesamte Versuchsdauer bestimmt.

Art	Autoren	Dauer des Versuches in Tagen	Ort	Temperatur in °C	Varianz pro Tag in m^2
<u>D. subobscura</u>	eigene Ergebnisse	3	Adlisberg	22-24	1382
		12	Wangenerwald rotes Muster	14-22	2082
		9	Wangenerwald oranges Muster	14-22	2216
		5	Wangenerwald blaues Muster	14-18	2053
<u>D. obscura</u>	eigene Ergebnisse	12	Wangenerwald rotes Muster	14-22	2700
		9	Wangenerwald oranges Muster	14-22	3072
		5	Wangenerwald blaues Muster	14-18	1607
<u>D. willistoni</u>	BURLA et al. 1950	2,5	São Paulo IV	13-17	30
		2,5	São Paulo III	17-19	254
		2,5	São Paulo I	10-21	190
		1,5	São Paulo II	23-26	605
<u>D. pseudoobscura</u>	DOBZHANSKY & WRIGHT 1943, 1947	9	S. Jacinto I	14-19	1500
		7	S. Jacinto II	19-21	4000
		7	S. Jacinto III	21-25	6000
		5	S. Jacinto IV	21-26	8000
		6	Mather	21-22	8000

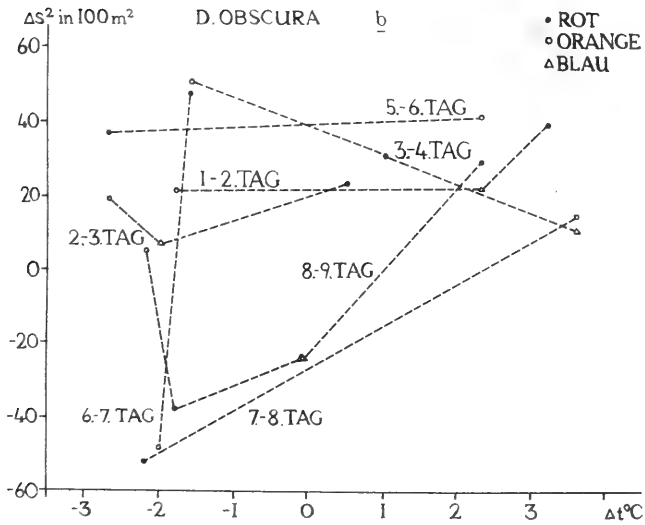
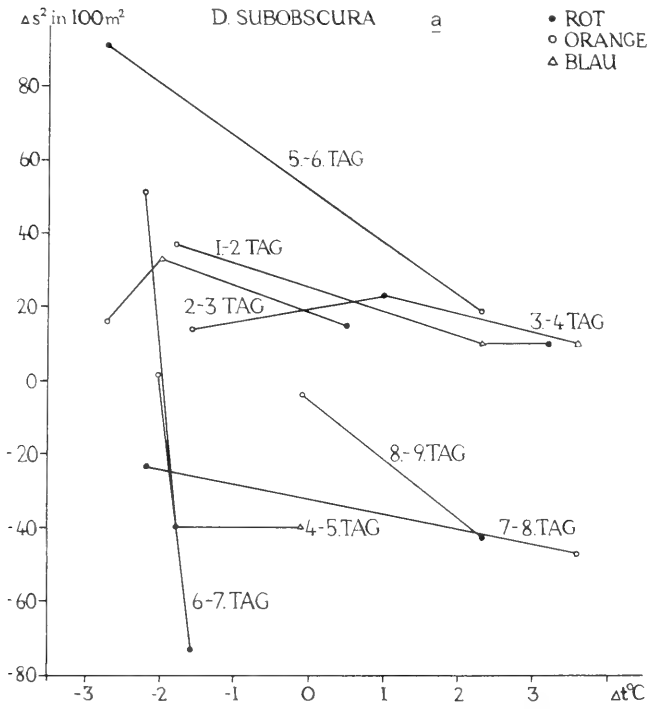
D. obscura in Tab. 9 zusammengefasst. Während bei den erstgenannten Arten ein Temperatureinfluss erkennbar ist, scheint ein solcher bei den von uns untersuchten Arten zu fehlen. Ein Unterschied zeigt sich höchstens bei *D. obscura* zwischen den Varianzen der rot oder orange und den blau markierten Fliegen. Wie bereits erwähnt, mag die tiefer liegende Temperaturspanne von 14—18° C beim blauen Muster verlangsamt auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit gewirkt haben.

DOBZHANSKY und WRIGHT (1947) haben in den Versuchen von San Jacinto den täglichen Varianzzuwachs der Temperatur gegenübergestellt (vgl. ihre Tab. 8 S. 312). Die betreffenden Daten machen es wahrscheinlich, dass bei *D. pseudoobscura* der Varianzzuwachs mit steigender Temperatur zunimmt. In ähnlicher Weise soll für *D. subobscura* und *D. obscura* der Temperaturunterschied zwischen zwei aufeinanderfolgenden Tagen mit dem Varianzzuwachs verglichen werden (Punkte in Abb. 12). Die drei nacheinander ausgesetzten Markiermuster gestatten es, die Ergebnisse gleicher Tage nach Versuchsbeginn durch Linienzüge miteinander zu verbinden. In Abb. 12a zeigt sich bei *D. subobscura* ein leichter Abfall der Verbindungsstrecken, während in Abb. 12b bei *D. obscura* keine bevorzugte Richtung dieser Linien festzustellen ist. Insgesamt sind in Abb. 12a zwölf Verbindungslinien eingezeichnet. Davon fallen zehn nach rechts ab oder sind annähernd horizontal. Das Verhältnis dieser zehn zu den restlichen zwei steigenden Verbindungslinien ist mit einem χ^2 von 5,33 (1 Freiheitsgrad) gesichert von einem 1:1-Verhältnis verschieden.

Die Erscheinung, dass bei einer Zunahme der Temperatur der Varianzzuwachs kleiner wird, mag auf zwei Mechanismen beruhen. Erstens kann die höhere Temperatur die Vorzugstemperatur im Sinne einer Behaglichkeitswärme sein, bei welcher die Flugaktivität eingeschränkt ist. Zweitens kann die im Versuch beobachtete Varianz nicht nur gross sein, wenn sich die Fliegen von Tag zu Tag weiter ausbreiten, sondern auch, wenn Unregelmässigkeiten im Ausschwärmen auftreten. Solche Abweichungen sind nun besonders bei tiefer Temperatur eher zu erwarten als bei optimaler Temperatur. Vielleicht ist die in Abb. 12a beobachtete indirekte Proportionalität zwischen Temperaturgang und Varianzzuwachs auf den bei tiefer Temperatur eintretenden ungleichmässigeren Fangerfolg zurückzuführen.

ABB. 12.

Vergleich des Varianzunterschiedes (Δs^2) von je zwei aufeinanderfolgenden Fangtagen mit dem entsprechenden Temperaturunterschied ($\Delta t^\circ \text{C}$) im Ausbreitungsversuch „Wängenerwald“. Abb. a gilt für *D. subobscura*, Abb. b für *D. obscura*. Die Daten gleicher Tage nach dem Aussetzen des rot (·), orange (o) und blau (Δ) markierten Musters sind durch Linienzüge miteinander verbunden.



TAB. 10.

Anzahlen der an den einzelnen Fangtagen gesammelten markierten und unmarkierten Fliegen von *D. subobscura* und *D. obscura* im Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“. Für den Nachweis der Abhängigkeit des Fangertrages von der Temperatur ist die Steigung *b* der Regressionsgeraden sowie die statistische Sicherung ihrer Abweichung von der Horizontalen (*t*-Wert) angegeben.

Tage nach Aussetzen des roten Müsters	Grad C Temp.	%	markiert						unmarkiert	
			D. subobscura			D. obscura			sub	ob
			rot	orange	blau	rot	orange	blau		
1	17,5	100	69			42			873	289
2	20,7	89	126			150			699	638
3	21,2	82	161			210			1136	1014
4	22,2	78	121	363		164	179		1547	938
5	20,4	90	77	112		169	116		1593	946
6	17,7	94	15	44		55	49		333	552
7	16,1	82	12	32		62	76		565	532
8	13,9	96	6	6	8	10	10	8	283	161
9	16,2	83	8	17	89	40	47	121	707	440
10	14,2	90	7	12	61	28	38	69	1473	410
11	17,8	72	11	5	93	31	48	101	2309	683
12	17,7	75	2	11	59	20	44	131	1938	751
Durchschnitt (alle Farben)			59			78			1121	613
Steigung <i>b</i> der Regressionsgeraden			20,20			18,51			70,55	84,66
<i>t</i> -Wert			4,47***			6,77***			1,40	5,06***
Freiheitsgrade			24			24			10	10

Eine deutliche Beziehung zwischen dem Fangertrag und der Temperatur ergibt sich, wenn für die Gesamtheit aller Köder die Anzahl der pro Tag gefangenen Fliegen berücksichtigt wird. Diese Häufigkeiten sind für die markierten wie für die unmarkierten Fliegen in Tab. 10 eingetragen, ebenso die Steigungen der Regressionsgeraden für die Abhängigkeit des Fangertrages von der Temperatur sowie die statistische Sicherung ihrer Abweichungen von der Horizontalen. Die gesicherten *t*-Werte bei den markierten Fliegen beider Arten und bei den unmarkierten *D. obscura* bedeuten, dass die Aktivität bei höherer Temperatur steigt. Dieser Befund ist allerdings bei den markierten Tieren mit Vorsicht aufzufassen, da ihre Häufigkeit mit fortschreitendem Abstand vom Aussetzungstag abnimmt.

Temperaturen unter etwa 16° C hemmen die Ausbreitungstätigkeit. Dabei reagiert *D. obscura* empfindlicher auf einen Temperaturfall (niedrige Varianzen für das blau markierte Muster in Tab. 2). Bei einem Ausbreitungsversuch mit *D. subobscura* im Oktober 1957, wo bei schönem Wetter über Mittag im Wald Temperaturen von nur 8—12° C gemessen wurden, konnten nur wenige markierte Tiere mit dem Netz eingefangen werden; die meisten Fliegen blieben in der Nähe des Aussetzungspunktes auf oder unter dem gefallenem Laub sitzen. Ähnliche Beobachtungen machten HADORN et al. (1952) mit *D. subobscura*, BURLA et al. (1950) mit *D. willistoni* und DOBZHANSKY und WRIGHT (1943) mit *D. pseudoobscura*.

Grundsätzlich ist noch zu bedenken, dass in unseren Versuchen die Temperatur nur während der Fangzeit gemessen wurde; es handelt sich somit um Durchschnittswerte für die Zeit von 16—19 Uhr. Da die Ausbreitung aber auch während der morgendlichen Aktivitätsperiode, ja vielleicht während des ganzen Tages erfolgt, dürfte für die Dauer und die Länge der Flüge der Tagesablauf der Temperatur viel entscheidender sein. FINSINGER (1958) weist denn auch auf den engen Zusammenhang zwischen dem Tagesgang der Flugaktivität und dem Temperaturablauf hin.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass trotz der beträchtlich schwankenden Ausbreitungsleistungen die beiden Arten unterschiedlich auf Temperaturänderungen reagieren. Die Aktivität von markierten *D. subobscura* sinkt bei erhöhter Temperatur, während der Fangertag an unmarkierten *D. obscura* mit steigender Temperatur grösser wird. Bei tiefer Temperatur geht die Ausbreitungsleistung merklich zurück, und zwar in stärkerem Mass bei *D. obscura*.

2. RELATIVE FEUCHTIGKEIT

Setzt man die Fangdaten in Beziehung zur relativen Feuchtigkeit, so ergeben sich Rückschlüsse auf die Vorzugsfeuchtigkeiten der beiden Arten. Dabei nehme ich an, dass die relative und nicht die absolute Feuchtigkeit perzipiert wird.

D. subobscura erreichte auf dem Adlisberg eine viel geringere Ausbreitungsleistung als im Wangenerwald. Nun war auf dem Adlisberg die relative Feuchtigkeit gering (41—50%), im Wangenerwald hoch (72—100%). Der Vergleich bietet den Hinweis,

dass die Art bei grosser Luftfeuchtigkeit intensiver ausschwärmt als bei Trockenheit. Der Befund ist allerdings nicht gesichert, da die zwei Versuche an verschiedenen Orten zu verschiedenen Zeiten

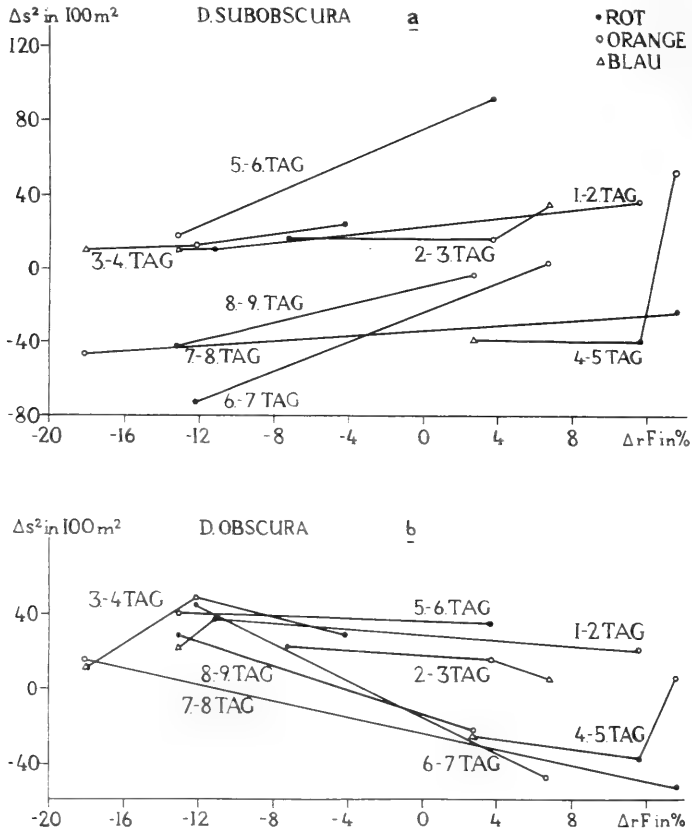


ABB. 13.

Vergleich des Varianzunterschiedes (Δs^2) von je zwei aufeinanderfolgenden Fangtagen mit dem entsprechenden Feuchtigkeitsunterschied ($\Delta r.F.$) im Ausbreitungsversuch „Wängenerwald“. Abb. a gilt für *D. subobscura*, Abb. b für *D. obscura*. Die Daten gleicher Tage nach dem Aussetzen des rot (.), orange (o) und blau (Δ) markierten Musters sind durch Linienzüge miteinander verbunden.

und zu verschiedenen Temperaturbedingungen durchgeführt wurden.

In Abb. 13 wird ähnlich wie bei der Temperatur die Zu- oder Abnahme der relativen Feuchtigkeit mit der Zu- oder Abnahme

der Varianz an gleichen Tagen nach dem Aussetzen verglichen. Bei *D. subobscura* (Abb. 13a) fällt von den zwölf Verbindungslinien keine nach rechts ab, alle steigen an oder verlaufen horizontal. Bei dieser Art nimmt also mit steigender relativer Feuchtigkeit die Ausbreitungsgeschwindigkeit zu. Bei *D. obscura* hingegen gibt es mehr nach rechts abfallende Verbindungslinien; eine Sicherung dafür besteht jedoch nicht.

Wenn wir annehmen, dass einerseits die Fliegen bei ihrer optimalen relativen Feuchtigkeit (Vorzugsfeuchtigkeit) die geringste Aktivität zeigen, und andererseits die Flugaktivität sich proportional zur Ansammlung der Fliegen auf den Ködern verhält, ist die folgende Deutung naheliegend: Die Flugaktivität von *D. subobscura* nimmt zu, wenn die relative Feuchtigkeit ansteigt, da sie eine trockenadaptierte Art ist. Bei *D. obscura* sinkt dagegen die Ausbreitungsgeschwindigkeit, wenn die relative Feuchtigkeit zunimmt, da die hohen Feuchtigkeiten, die normalerweise im Waldinnern vorherrschen, am ehesten der Vorzugsfeuchtigkeit dieser Art entsprechen. Umgekehrt lässt sich auch denken, dass die Arten über einen Bewegungstrieb verfügen, welcher sich im natürlichen Biotop unter optimalen Feuchtigkeits- und Temperaturbedingungen stärker auswirkt als unter nicht optimalen. In diesem Fall würde *D. subobscura* bei hohen, *D. obscura* hingegen bei geringen Feuchtigkeiten bevorzugt ausschwärmen. Welche der beiden Erklärungen zutrifft, lässt sich auf Grund meiner Versuche schwer entscheiden. Im natürlichen Milieu mögen sich Behaglichkeits- wie auch Schwärmverhalten auf kaum erkennbare Weise ergänzen oder entgegenwirken.

Die Abhängigkeit der Ausbreitungsleistung von der relativen Feuchtigkeit kann auch geprüft werden, wenn die mittlere tägliche Varianz mittels Regressionsrechnung mit der relativen Feuchtigkeit in Beziehung gesetzt wird. Es gilt dabei die Annahme, dass die mittlere tägliche Varianz am i . Tag gleich dem i . Teil der an diesem Tag berechneten Varianz ist. Beim orangen Muster von *D. subobscura* ist die Steigung der Regressionsgeraden mit einem t von 3,814 (7 Freiheitsgrade) gesichert von der Horizontalen verschieden; für das blaue und rote Muster kann bei keiner der beiden Arten eine Sicherung nachgewiesen werden. Aus dem Versuch mit den orange markierten Fliegen geht hervor, dass zwischen der relativen Feuchtigkeit und der Ausbreitungsgeschwindigkeit von *D. sub-*

obscura eine direkte Proportionalität vorhanden ist. Dieses Ergebnis deckt sich mit der bereits besprochenen Beobachtung, dass sich der tägliche Zuwachs in der Ausbreitungsgeschwindigkeit proportional zum täglichen Zuwachs der relativen Feuchtigkeit verhält.

Wenn man die Anzahl der pro Tag gefangenen unmarkierten Fliegen beider Arten mit der relativen Feuchtigkeit am betreffenden Fangtag vergleicht (Tab. 10), ist ersichtlich, dass sich sowohl bei *D. subobscura* wie bei *D. obscura* umso weniger Fliegen auf den Ködern einfänden, je feuchter es ist. Die negative Steigung der Regressionsgeraden ist bei *D. subobscura* mit einem t von 2,892, bei *D. obscura* mit einem t von 2,250 (je 10 Freiheitsgrade) gesichert von der Horizontalen verschieden. Bei *D. obscura* erstaunt dieser Befund nicht, denn bei dieser Art zeigen sich auch die markierten Tiere bei hohen relativen Feuchtigkeiten als weniger aktiv. Bei den unmarkierten *D. subobscura* widerspricht er dagegen der Beobachtung bei den markierten, bei welchen die Aktivität bei steigender Feuchtigkeit zunimmt. Eine Erklärung für das unterschiedliche Verhalten der markierten und unmarkierten Fliegen lässt sich mit unseren Kenntnissen nicht geben.

Aus der kleinen Feuchtigkeitsspanne von 70—100%, bei der die Versuche durchgeführt wurden, ist nicht ersichtlich, ob die beiden Arten eine verschiedene Vorzugsfeuchtigkeit besitzen. PERTUNEN (1956) konnte in Wahlversuchen mit *D. melanogaster* im Laboratorium nachweisen, dass sich diese Art bei Feuchtigkeiten von 77—100% der trockeneren Kammer zuwendet, während sie bei Feuchtigkeiten unter 77% die feuchtere Umgebung bevorzugt. Bei der Grenzfeuchtigkeit von 77% verhält sie sich indifferent. Sie ist sogar imstande, eine Feuchtigkeit von 97% von einer solchen von 100% zu unterscheiden. Auch von den Larven dieser Art ist bekannt, dass sie ihr Reaktionsmaximum bei hohen Luftfeuchtigkeiten haben (BENZ 1956). FINSINGER (1958) vermutet, dass das mittägliche Aktivitätsminimum bei *Drosophila* auf die niedrige Luftfeuchtigkeit zu dieser Zeit zurückzuführen ist. Meine Befunde deuten darauf hin, dass die Aktivität von *D. subobscura* bei Feuchtigkeiten zwischen 70 und 80% klein ist, während bei höherer Luftfeuchtigkeit eine vermehrte Wandertätigkeit einsetzt.

Die Laboratoriumsversuche von WELLINGTON (1949) mit Wicklerraupen lassen erkennen, dass weder die Temperatur noch die relative Feuchtigkeit allein ausschlaggebend für das Verhalten

ist. Als aktivitätsbestimmender Faktor trat bei den Larven die Verdunstungsgeschwindigkeit und damit die Interaktion zwischen Temperatur und Feuchtigkeit in Erscheinung.

Zusammenfassend sehen wir, dass, ähnlich wie im Falle der Temperatur, in der Reaktion gegenüber der relativen Feuchtigkeit Unterschiede zwischen den beiden Arten zutage treten. Bei *D. obscura* scheint das Aktivitätsmaximum eher an der unteren Grenze der Feuchtigkeitsspanne von 70—100% zu liegen. Bei den markierten *D. subobscura* wirkt die gesättigte Luft mehr aktivierend.

3. LICHT

Wahrscheinlich wird die Verteilung der natürlichen Populationen im Wald auch durch die Lichthelligkeit beeinflusst. Zur Prüfung dieser Frage nahm ich nach Abschluss der Versuchsserien im Wangenerwald an einem sonnigen Tag zwischen 16 und 19 Uhr an jedem Köderplatz Lichtmessungen vor. Als Messinstrument diente ein Photo-Belichtungsmesser „Sixtomat“. Über jedem der 80 Köder wurde die Lichthelligkeit viermal senkrecht nach oben und senkrecht nach unten bestimmt; nach unten hielt ich den Belichtungsmesser im Abstand von 80 cm über einen grauen Karton von 1 m² Fläche. Die vier Ergebnisse je Köder und Messrichtung wurden addiert und mit dem Total der während der zwölftägigen Fangperiode an den einzelnen Köderplätzen gesammelten unmarkierten Fliegen der beiden Arten in Beziehung gesetzt. Dabei ergaben sich die in Tab. 11 aufgeführten Steigungen der Regressionsgeraden. Diese Steigungen sind bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% gesichert von Null verschieden. Sie zeigen deutlich, dass *D. subobscura* Köder bevorzugt, die an helleren Stellen gelegen sind (positive Werte für *b*), während umgekehrt *D. obscura* Köder aufsucht, die sich an schattigeren Orten befinden (negative Werte für *b*). Dieses differenzierte Verhalten im Waldinnern lässt erkennen, dass *D. obscura* ans dunkle Waldmilieu adaptiert ist, während *D. subobscura* eine Tendenz zum lichten Wald hin verrät. Die Ergebnisse stehen in völligem Einklang mit den im Kapitel V referierten Beobachtungen über Ausbreitungsversuche am Waldrand.

Die Varianzen im Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“ zeigten, dass sich *D. subobscura* im Wald zum Teil langsamer ausbreitet als

TAB. 11.

Abhängigkeit des Fangertrages an unmarkierten Fliegen von der Lichthelligkeit im Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“. b = Steigung der Regressionsgeraden, t = Sicherung für ihre Abweichung von der Horizontalen. Weitere Erklärungen im Text.

	unmarkierte Fliegen	
	subobscura	obscura
Licht nach oben gemessen	$b=6,181$ $t=3,442^{***}$	$-2,950$ $2,539^*$
Licht nach unten gemessen	$b=8,220$ $t=4,144^{***}$	$-2,930$ $2,170^*$
Freiheitsgrade	78	78

D. obscura. Es wäre nun möglich, dass sich *D. subobscura* auf den stärker dem Licht ausgesetzten Ködern sammelt und dort verweilt. Die zentrumsnahen Köder lagen bei diesem Versuch zufälligerweise an einer lichten Stelle des Waldes; eine Folge davon könnte eben die geringere Ausbreitungsleistung von *D. subobscura* sein.

Im Laboratoriumsversuch reagieren beide Arten positiv phototaktisch. Die im Wald beobachtete Bevorzugung dunklerer Orte durch *D. obscura* beruht wahrscheinlich darauf, dass unter dem Einfluss der verschiedenen Umweltfaktoren die positive Phototaxis in eine negative umschlägt.

Auch aus der Literatur ist bekannt, dass die Flugaktivität von der Lichtintensität abhängt. DOBZHANSKY und EPLING (1944) fanden eine solche Beziehung bei *D. pseudoobscura*. Es ist wahrscheinlich, dass bei dieser Art während des Tages eine negative Phototaxis vorhanden ist, und dass nur eine bestimmte Lichthelligkeit die Flugaktivität auslöst. BURLA (1951) vermutet, dass für die Biotopwahl bei *Drosophila* unter anderem die Lichtintensität eine Rolle spielen kann.

4. WIND

Der Wind ist bei der Ausbreitung der Insekten von Bedeutung, indem besonders kleine Arten durch den Wind passiv verfrachtet

werden. Von anderen flugtüchtigen Insekten ist bekannt, dass sie gegen den Wind aufliegen, wobei einige die Abdrift durch Seitenwind zu korrigieren vermögen. Die Mehrzahl der Fluginsekten hingegen, zu denen auch *Drosophila* gehört, vermeidet bei stärkerem Wind das Ausschwärmen.

Für die Bestimmung der Windstärke stand bei unseren Versuchen ein Hand-Anemometer zur Verfügung, das Windgeschwindigkeitsmessungen bis zu einer Genauigkeit von 30 cm/sec erlaubte. Die Winde waren jedoch während der Versuche im Waldinnern so schwach, dass das Anemometer nichts anzeigte, obschon zeitweise in der Höhe und auf dem freien Feld starke Westströmungen vorherrschten.

STEINER (1954) zeigte im Laboratoriumsversuch, dass zur Auslösung einer Rheotaxis bei *D. melanogaster* eine Windgeschwindigkeit von 1,7 cm/sec genügt. Wie stark jedoch bei so kleinen Windgeschwindigkeiten in der Natur *Drosophila* rheotaktisch reagiert, entzieht sich unserer Kenntnis. Immerhin ist zu erwarten, dass auch der Wind das Ausbreitungsgeschehen von *Drosophila* im Wald beeinflusst.

5. REGEN

Der Erfolg unserer Versuche hing wesentlich von der Witterung ab. Die höchste Zahl wiedereingefangener Fliegen erhielten wir bei anhaltend schönem Wetter. Fiel hingegen in der Nacht nach dem Aussetzen Regen, so war es meist um den Erfolg geschehen. Im Sommer 1958 wurden an einem Waldrand bei Bülach morgens etwa 37 000 markierte *D. subobscura* und 5 500 *D. obscura* ausgesetzt. Tagsüber war schönes Wetter; in der folgenden Nacht gab es heftige Gewitter mit ausgiebigem Regenfall. Trotz intensivem Sammeln während der nächsten zwei Tage, an denen es auch regnete, wurden kaum 1% der ausgesetzten Fliegen eingefangen; bei *D. obscura* waren es nur acht Individuen. Ebenso missglückte ein weiterer Ausbreitungsversuch bei Jona, wo von 7 000 ausgesetzten *D. subobscura* nur 120 Tiere, von 5 000 markierten *D. obscura* gar nur zwei Individuen wieder eingefangen werden konnten. Es ist möglich, dass die im Laboratorium gezüchteten und markierten Fliegen nach ihrer Freilassung besonders anfällig gegen schlechtes Wetter sind. Das dürfte besonders für *D. obscura* zutreffen. Von Wildfliegen hingegen

ist bekannt, dass sie sich nach Gewittern in grosser Zahl über Ködern einfinden.

6. WASSERSTOFFIONENKONZENTRATION DES BODENS

Es gibt Pflanzen, die auf bestimmte Böden spezialisiert sind und vom Botaniker als Indikator für den Säuregehalt des Bodens benutzt werden. Es könnte nun sein, dass *Drosophila* ebenfalls Böden mit bestimmtem *pH*-Wert vorzieht, sei es, weil sie für die Entwicklung der Larven geeigneter sind, oder weil die auf ihnen wachsenden Pflanzen attraktiver wirken.

Im Wangenerwald entnahm ich aus der Umgebung jedes Köders eine Bodenprobe aus dem A-Horizont, d.h. aus einer Tiefe von 4-6 cm. Die luftgetrocknete Erde mischte ich mit einer Kaliumchloridlösung (nach FABRY 1950) und mass die Wasserstoffionenkonzentration mit einem elektrischen *pH*-Meter. Die so gewonnenen Werte schwanken zwischen 3,1 und 4,8. Der Boden des Wangenerwaldes zeigt also einen stark sauren Aspekt, wobei im Bereich des Versuchsgeländes keine grossen Unterschiede bestehen. Ich konnte auch zwischen dem Säuregrad des Bodens an den einzelnen Fangplätzen und der Anzahl der dort gefangenen Wildfliegen der beiden *Drosophila*arten keine Beziehung feststellen.

7. VEGETATION

Aus den Untersuchungen von HERTING (1955) geht hervor, dass einzelne *Drosophila*arten in bestimmten Waldbiotopen vermehrt vorkommen. So wird *D. subobscura* vorzugsweise im Buchenwald angetroffen, während *D. obscura* gleichermassen im Buchen- wie im Eichenwald gefangen werden kann. Es fragt sich, ob innerhalb eines Waldtyps einzelne Pflanzen anziehend auf *Drosophila*arten wirken könnten. Von mexikanischen *Drosophiliden* ist bekannt, dass sie gehäuft an bestimmten Wüstenpflanzen auftreten (PATTERSON 1943). Auch ist im tropischen Regenwald parallel zum Artenreichtum der Bäume der Artenreichtum von *Drosophila* grösser als in den gemässigten Zonen mit ihren mehr uniformen Wäldern. Im Wangenerwald, in dem die Strauch- und Krautschicht recht artenarm ist, scheint es jedoch unwahrscheinlich, dass sich jede der zwei *Drosophila*arten auf eine eigene oder beide gemeinsam auf eine bestimmte

Moos-, Farn-, Baum- oder Blütenpflanzenart spezialisiert haben. Trotzdem setzte ich die Zahlen der an jedem Köderplatz gefangenen Wildfliegen in Beziehung zu folgenden zählbaren oder schätzbaren Häufigkeiten der Pflanzenbedeckung: Anzahl Rottannen pro Are, Anzahl junge Buchen (0,5-5 m hoch) pro Are, Prozent unbewachsener Boden innerhalb 4 m², Prozent mit Moos, Farn, Festuca, Oxalis und Vaccinium bewachsener Boden innerhalb 4 m² und Prozent mit Moos allein bedeckter Boden innerhalb 4 m². Keine dieser Gegenüberstellungen waren aufschlussreich. Die erwähnten Pflanzen oder die fehlende Bodenbedeckung scheinen somit keinen Einfluss auf die Häufigkeitsverteilung von *D. subobscura* und *D. obscura* zu haben.

8. KÖDER

Ein Köder kann bei *Drosophila* nicht nur als Futterquelle anziehend wirken, sondern auch für die Weibchen als Substrat für die Eiablage und für die Männchen als Balzplatz. Vom *Apfelwickler* ist bekannt, dass einerseits Gärungsprodukte als Futterattraktivstoffe, andererseits ätherische Öle als Eiablageattraktivstoffe wirken (WILDBOLZ 1958).

Die im Wangenerwald ausgesetzten Köder waren zu Beginn des Versuches in Bezug auf ihre Zusammensetzung aus Bananen und Hefe als gleichwertig zu betrachten. Inhomogen war von Anfang an die Umgebung. So kann die Anziehungskraft eines Köders durch die Nachbarschaft bestimmter Pflanzen, durch die Exposition gegenüber Sonne und Wind, durch die Feuchtigkeit des Bodens, durch den Besuch von Insekten aller Art einschliesslich *Drosophila* sowie durch den Besuch von Schnecken und Kleinsäugern wesentlich beeinflusst werden. Wenige Stunden nach dem Aussetzen mag auch die Feuchtigkeit im Köder, der pH-Wert, der Gärungszustand, der Gehalt an verschiedenen Mikroorganismen und damit der Geruch der Köder von Platz zu Platz beträchtlich differieren. Auf Grund dieser Überlegungen war zum vornherein damit zu rechnen, dass die einzelnen Köder die Fliegen in ungleichem Mass anziehen würden. Dies besonders, nachdem SHIHATA & EL TABEY (1951) und DOBZHANSKY et al. (1956) nachgewiesen haben, dass *Drosophila*-arten auf einzelne Hefearten unterschiedlich ansprechen. Tatsächlich bestehen in unserem Versuch Unregelmässigkeiten

zwischen den Fangdaten entlang den Köderlinien und auch zwischen den Fangergebnissen aufeinanderfolgender Tage. Es ist anzunehmen, dass der Ausgang des Versuches durch solche Köderfaktoren beeinflusst wurde.

Leider liessen sich die Köder mit den zur Verfügung stehenden Mitteln nicht besser standardisieren; hingegen kann nachträglich

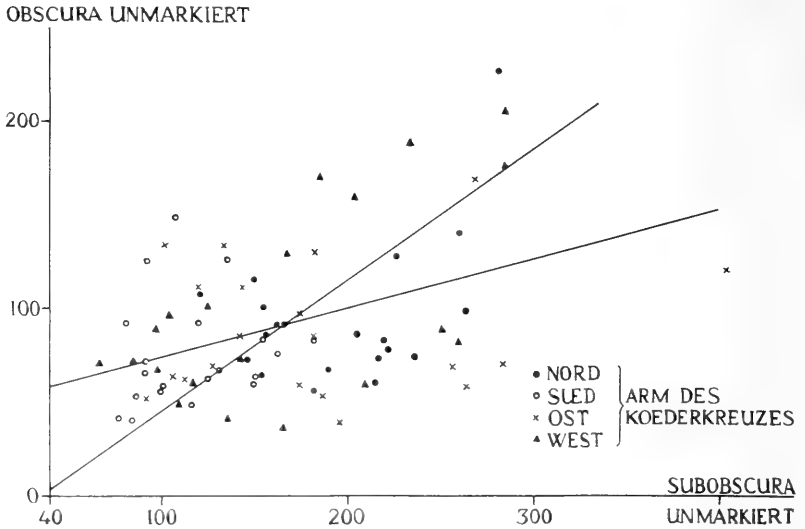


ABB. 14.

Korrelation zwischen den Häufigkeiten gefangener unmarkierter Fliegen von *D. subobscura* (Abszisse) und *D. obscura* (Ordinate) im Ausbreitungsversuch „Wangenerwald“.

geprüft werden, ob Ungleichheiten in der Köderqualität im selben Mass auf die beiden Arten wirkten. So wurde für die 80 Köder die Korrelation zwischen den Erträgen an *D. subobscura* und an *D. obscura* berechnet. Für die unmarkierten Fliegen ergibt sich ein Korrelationskoeffizient von 0,425, für die markierten Fliegen ein solcher von 0,667. Beide sind bei 78 Freiheitsgraden gesichert von Null verschieden. Die entsprechenden Regressionsgeraden sind aus Abb. 14 ersichtlich. Damit ist erwiesen, dass auf denjenigen Ködern, auf denen viele Individuen von *D. subobscura* gefangen wurden, *D. obscura* gleichermassen gehäuft auftrat. Worauf die bei diesem Vergleich beobachtete beträchtliche Streuung

zurückzuführen ist, und ob sie im Zusammenhang mit artspezifischen Unterschieden in Bezug auf die Köderwahl steht, entzieht sich meiner Kenntnis.

9. ZUSAMMENFASSUNG

Im homogenen Wald reagierten die beiden Arten *D. subobscura* und *D. obscura* unterschiedlich auf Umwelteinflüsse.

Ein geringer Durchschnittswert der Temperatur im Bereich von 14—22° C hat bei *D. obscura* eine niedrige durchschnittliche Ausbreitungsleistung zur Folge. Temperaturänderungen im Verlaufe eines Versuches bewirken bei *D. subobscura* Schwankungen in der Ausbreitungsleistung, indem die Art bei erhöhter Temperatur weniger intensiv schwärmt. Die Aktivität natürlicher Populationen von *D. obscura* ist ebenfalls temperaturabhängig, da der Fang-ertrag an unmarkierten Individuen dieser Art bei erhöhter Temperatur zunimmt.

Ein Anstieg der relativen *Luftfeuchtigkeit* im Bereich von 70–100% lässt die Ausbreitungsleistung von *D. subobscura* anwachsen, während bei *D. obscura* eine solche Beziehung fehlt. Bei beiden Arten wurden mehr unmarkierte Fliegen bei geringer Luftfeuchtigkeit gefangen. Das bedeutet, dass sich die Flugaktivität bei beiden Arten umgekehrt proportional zur relativen Feuchtigkeit verhält. Aus der Literatur ist ersichtlich, dass die Wechselwirkung von Temperatur und Feuchtigkeit verhaltensbestimmend wirkt.

Die *Helligkeit* der Köderstandorte wirkt sich verschieden auf die Häufigkeitsverteilung der Individuen in natürlichen Populationen aus. Unmarkierte Fliegen von *D. obscura* bevorzugen Köder, die an schattigen Stellen liegen, Wildfliegen von *D. subobscura* dagegen solche Futterplätze, die sich an lichten Stellen des Waldes befinden. Unter natürlichen Bedingungen erweist sich also *D. obscura* an dunkle, *D. subobscura* an lichte Waldstellen gebunden, ein Befund, der mit den Ergebnissen der Waldrandversuche (Kapitel V) sowie mit denjenigen der Arenaversuche (Kapitel VIII) bestens übereinstimmt.

Eine schlechte *Witterung* wirkt sich verheerend auf das Fangergebnis an markierten Fliegen aus. Dabei scheint *D. obscura* gegen Regen anfälliger zu sein als *D. subobscura*.

Anzahl und Art von *Moosen*, *Farnen* und einigen *Blütenpflanzen* lassen keinen Einfluss auf die Häufigkeitsverteilung der beiden *Drosophila*arten erkennen.

Die *Wasserstoffionenkonzentration* des Bodens ist im festgestellten Konzentrationsbereich ebenfalls ohne Wirkung auf die Häufigkeitsverteilung der beiden Arten.

Die verwendeten Köder wirken gleichermassen anziehend auf die beiden Fliegenarten.

Bei der in diesem Kapitel gesondert durchgeführten Betrachtung einiger Umweltfaktoren ist nicht ersichtlich, welches die relative Bedeutung des einzelnen Faktors ist. Zudem muss angenommen werden, dass ausser den erwähnten Faktoren noch andere, für den Menschen weniger deutlich in Erscheinung tretende Gegebenheiten der Umwelt das Verhalten von *Drosophila* beeinflussen.

VII. EIN FLUSS ALS AUSBREITUNGSSCHRANKE

(*Ausbreitungsversuch „Reuss“*)

Nach den Ergebnissen der Ausbreitungsversuche an Waldrändern fliegt *D. subobscura* vom Waldrand aus auch aufs freie Feld hinaus, während *D. obscura* viel seltener den Wald verlässt. In unserer Kulturlandschaft, in der die Wälder in mehr oder weniger isolierte Parzellen unterteilt sind, wird *D. obscura* nach aller Voraussicht in zahlreiche, auf die einzelnen Waldgebiete beschränkte Populationen aufgesplittert sein. Demgegenüber dürfte *D. subobscura* die waldfreien Zonen überfliegen und sich so immer wieder aufs neue über grössere Gebiete verteilen. Ein Ausbreitungsversuch an einem Fluss mit bewaldeten Ufern dürfte darüber Auskunft geben, ob die Fliegen die vom Fluss gebildete Waldschneise überqueren, und ob sich dabei *D. subobscura* als erfolgreicher erweist.

Als Versuchsort eignete sich ein etwa 1 km langer, in NW-Richtung verlaufender Abschnitt der Reuss nördlich der Brücke Unterlunkhofen-Rottenschwil. Die Breite des Flusses beträgt dort 60 m. Die Ufer sind etwa 1 m hoch. Auf beiden Seiten erstreckt sich ein dichter Auenwald aus Eschen, Ahorn, Erlen, Weiden und Rottannen, der an der schmalsten Stelle mindestens 100 m breit ist. Direkt am Wasser, aber noch im Wald drin, verläuft beidseitig ein schmaler Fussweg. Auf diesem wurden an beiden Ufern in einem

Abstand von 10 m je 21 Köder ausgelegt; auf dem SW-Ufer kamen dazu noch 6 Köder auf einer Linie senkrecht zum Flussufer. Die Versuchsanordnung zeigt Abb. 15. Am Morgen des ersten Fangtages wurden im Freilassungspunkt auf dem NE-Ufer 5500 rot markierte Fliegen jeder Art ausgesetzt. Witterungsverhältnisse und Fangergebnisse sind aus Tab. 12 ersichtlich.



ABB. 15.

Anordnung der Köder (Punkte) im Ausbreitungsversuch „Reuss“.

Bei den unmarkierten Fliegen beider Arten war die Ausbeute am SW-Ufer ergiebiger. An beiden Ufern konnte *D. subobscura* häufiger gefangen werden. Eine Gegenüberstellung der Fangergebnisse (Totale) in einer Vierfeldertafel ergibt ein ungesichertes χ^2 von 1,855 (1 Freiheitsgrad). Somit waren die unmarkierten Fliegen homogen über das Versuchsgelände verteilt. Für die markierten Fliegen ergibt die gleiche Rechnung ein gesichertes χ^2 von 51,493 (1 Freiheitsgrad). Damit ist eindeutig erwiesen, dass sich die markierten Fliegen beider Arten nicht gleich auf die Ufer verteilten. Auf dem Aussetzungsufer gehörten 46,6% der wiedereingefangenen Fliegen zur Art *D. obscura*; auf dem gegenüberliegenden Ufer waren es nur 16,3%.

TAB. 12.

Fangergebnisse im Flussversuch „Reuss“, getrennt angegeben für die beiden Ufer, für markierte und unmarkierte Fliegen und für die Arten *D. subobscura* (sub) und *D. obscura* (ob). Die markierten Fliegen wurden auf dem Nordostufer freigelassen. Angegeben sind ferner die meteorologischen Daten während der Fangzeit. Der Wind wehte in leichten, nicht messbaren Stößen aus der angegebenen Richtung.

Datum	Fangzeit	Temperatur in °C während der Fangzeit	Durch- schnitt der Temp.	rel. F. in %	Wind aus Rich- tung	Nordostufer				Südwestufer			
						markiert		un- markiert		markiert		un- markiert	
						sub	ob	sub	ob	sub	ob	sub	ob
17.7.59	1800-2000	19,6-16,0	18,1	80	NNE	56	31	40	17	3	1	32	51
18.7	800-930	17,8-19,0	18,1	77	W	16	25	18	38	5	2	22	53
18.7	1815-2015	25,0-18,8	21,5	63	NE	51	38	64	51	40	1	180	83
19.7	745-915	15,3-18,2	16,4	89	-	30	84	50	66	42	18	131	80
19.7.	1800-2000				-	118	59	238	99	57	6	246	84
Total						271	237	410	271	147	28	611	351
Köderarm im Wald am Südwestufer										27	6	194	88
Anzahl der eingefangenen markierten <i>D. subobscura</i> in % der Ausgesetzten: 8,1													
Anzahl der eingefangenen markierten <i>D. obscura</i> in % der Ausgesetzten: 4,9													

Die Tatsache, dass *D. subobscura* zu einem grösseren Anteil die 60 m breite Wasserfläche überflog, beruht auf der Fähigkeit der Art, den Wald zu verlassen, und nicht etwa auf der grösseren Ausbreitungsgeschwindigkeit. Das zeigen die durch Varianzen ausgedrückten Ausbreitungsleistungen entlang dem Aussetzungsufer. Nach zwei Tagen betragen sie bei *D. subobscura* 1357 m², bei *D. obscura* 1838 m². Der Quotient dieser Varianzen ergibt einen F-Wert von 1,355, der mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% gesichert ist (236/270 Freiheitsgrade). *D. obscura* breitete sich also am Aussetzungsufer schneller aus als *D. subobscura*. Das gleiche Ergebnis brachte der auf S. 792 beschriebene Ausbreitungsversuch am Waldrand „Chäsberg“. Die Versuchsgelände gleichen sich darin, dass der Waldrand in beiden Fällen sehr kompakt ist.

Zum Vergleich der Ausbreitungsleistung an den zwei Ufern dient das Produkt z aus dem Häufigkeitsunterschied beider Fliegenarten auf jedem Köder und dem Abstand des Köders vom Aussetzungspunkt. Nach dem auf S. 786 erläuterten Verfahren ergibt sich für das

NE-Ufer ein Mittelwert \bar{z} von 6,2 und für das SW-Ufer ein solcher von 444,7. Die entsprechenden t -Werte lauten für das NE-Ufer 0,09 und für das SW-Ufer 9,36 (19 Freiheitsgrade). Dieser letzte hoch gesicherte Wert bedeutet, dass die Ausbreitungsleistung der beiden Arten an den zwei Ufern verschieden war. Mit grösserer Leichtigkeit verliess *D. subobscura* das Aussetzungsufer und breitete sich daraufhin am jenseitigen Ufer aus. Bei der Berechnung des Köderabstandes vom Aussetzungspunkt wurde die Annahme getroffen, dass die Köder am SW-Ufer auf mehr oder weniger geradem Flug erreicht wurden. Dabei ist nicht auszuschliessen, dass die Fliegen den Fluss auf dem kürzesten Weg überquerten und sich dann entlang dem jenseitigen Ufer ausbreiteten.

Der an der Reuss durchgeführte Versuch bestätigt also die Erwartung, dass *D. subobscura* ohne weiteres imstande ist, innert kurzer Zeit Flüsse von 60 m Breite zu überfliegen. Diese stellen also kein Hindernis für die Ausbreitung von *D. subobscura* dar. Im Gegensatz dazu entfernt sich *D. obscura* viel weniger aus dem Uferbereich. Flüsse von der genannten Breite bilden offensichtlich eine Barriere für die Ausbreitung dieser Art.

VIII. ARENAVERSUCHE IM FREILAND

Die bisher besprochenen Ausbreitungsversuche lassen einen Artunterschied in Bezug auf Ausbreitungsgeschwindigkeit und Biotopwahl erkennen. Zudem geben sie Hinweise über den Einfluss von Umweltfaktoren auf das Ausbreitungsgeschehen. Ungeklärt bleibt aber noch die Frage, welche Mechanismen für das bevorzugte Aufsuchen von Wald oder Feld verantwortlich sind, und zu welcher Zeit im einzelnen das Ausschwärmen ins Freiland erfolgt. Darüber sollten Modellversuche mit Arenen Klarheit verschaffen.

1. VERSUCHSANORDNUNGEN

Die drei verwendeten Arenatypen sind in Abb. 16 dargestellt.

Als Kugelarena diente eine Glaskugel (Rundkolben) von 4 Litern Inhalt mit angesetztem Hals. Ihr Durchmesser betrug 20 cm. Am Boden war ein rundes Fenster von 4 cm Durchmesser herausgeschnitten und mit Gaze überdeckt. Die Kugel stand in

einem Holzsockel, der ebenfalls ein mit Gaze verschlossenes Loch besass. Die beiden Öffnungen gewährleisteten einen Luftaustausch mit der Aussenwelt, ohne dass sich Luftströmungen wesentlich auf das Innere des Behälters auswirken konnten. Der Sockel war an einem in den Boden gesteckten, 1,2 m langen Metallstab befestigt. Dünne, an der Aussenseite eingezogene Streifen unterteilten die Kugel in acht Sektoren.

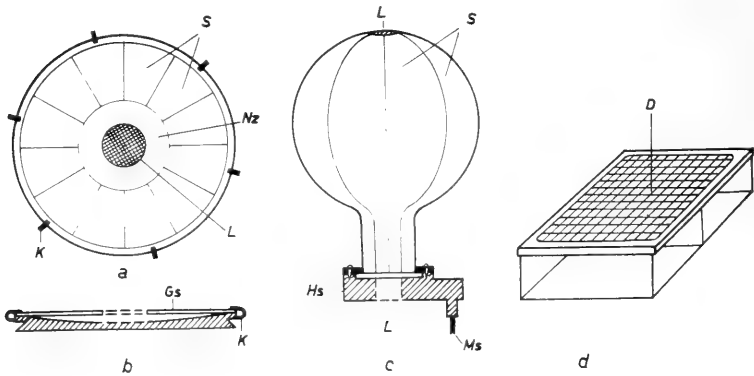


ABB. 16.
Arenamodelle.

- a: Aufsicht der Schalenarena.
K = Klammern; L = Luftöffnung; Nz = neutrale Zone; S = Sektoren.
b: Querschnitt der Schalenarena.
Gs = Glasscheibe.
c: Kugelarena.
Hs = Holzsockel; L = Luftöffnung; Ms = Metallstab; S = Sektoren.
d: Dosenarena.
D = Deckel mit Glasfasergewebe (kommt nach unten zu liegen).

Die Schalenarena war eine aus Polyester gefertigte flache Schale von 69 cm Durchmesser und 2 cm Tiefe. Eine dicke, mit Klammern befestigte Glasscheibe diente als Deckel. Der Rand der Schale war so flach konstruiert, dass der Winkel zwischen der Glasscheibe und der Arena möglichst klein erschien. In der Mitte von Glas und Schale befand sich ein rundes, 10 cm breites Lüftungsloch, das mit Gaze überdeckt war. Der Boden war mit einem grünbraunen Tarnmuster aus Dispersionsfarbe übermalt. Die Tarnung sollte verhindern, dass bei schrägem Einfall der Sonnenstrahlen Helligkeitsunterschiede auf dem konkav gewölbten Untergrund als

Orientierungsfaktoren Bedeutung erlangen konnten. Die Schale war in zwölf gleich grosse Sektoren und einen zentralen Kreis von 28 cm Durchmesser unterteilt. Fliegen, die sich innerhalb dieses Kreises aufhielten, wurden nicht gezählt. Als Unterlage für die Arena diente ein Campingtisch.

Die Dosenarena war eine durchsichtige Schachtel aus Plexiglas mit den Ausmassen 7,5 cm · 4,5 cm · 2 cm. Ein im Deckel eingelassenes Glasfasergewebe sollte den Zutritt frischer Luft ermöglichen. Auf der Schmalseite befand sich ein mit Klebband verschlossenes Loch, wo die Fliegen mit Hilfe eines Exhausters eingefüllt werden konnten. Ein Strich unterteilte die Dose in zwei Hälften. Acht dieser Schachteln wurden nebeneinander so in ein Holzgestell gelegt, dass von unten her Luft durch den porösen Deckel Zutritt hatte. Als Unterlage wurde ebenfalls ein Campingtisch verwendet.

Für die Arten *D. subobscura* und *D. obscura* standen je eine Kugel- und eine Schalenarena zur Verfügung. Sie wurden für die Versuche mit je 100—150 Fliegen beschickt. Auf das genaue Auszählen wurde verzichtet, da ohnehin nicht alle Fliegen aktiv waren und daher bei den Ablesungen nicht immer gleich viele Individuen beobachtet werden konnten. Die Fliegen stammten aus Laborzuchten; sie waren beim Versuch etwa eine Woche alt und gut genährt. Bei einem der Versuche mit der Kugelarena (NE-Waldrand) wurden frisch eingefangene Wildfliegen verwendet. Die Dosen enthielten je zehn Individuen, aufgeteilt nach Art, Geschlecht und Fütterungszustand.

Die Versuche wurden an vier verschiedenen gerichteten Waldrändern sowie auf einem freistehenden Hügel in der Nähe von Zürich durchgeführt. Der Einfachheit halber sollen im folgenden die Waldränder mit den Himmelsrichtungen bezeichnet werden; der SW-Waldrand ist also der gegen Südwesten gerichtete Waldrand. Bei der Wahl der Standorte wurde darauf geachtet, dass sich bis zu einer Entfernung von 200 m keine Bäume oder Häuser befanden. Die Waldränder verliefen geradlinig und zeigten bezüglich Dichte und Höhe einen einheitlichen Aspekt.

Die Arenen wurden 10 m vor dem Waldrand aufgestellt. Zwei der acht Kugelsektoren zeigten gegen den Wald und zwei gegen das freie Feld. Für die Interpretation des Orientierungsverhaltens werden gelegentlich die Sektoren zu vier Quadranten oder zwei

Kugelhälften zusammengefasst; es gibt somit Wald-, Feld- und Waldrandquadranten, bzw. eine Wald- und Feldhälfte der Kugel. Beim Versuch im freien Feld waren die Quadranten in die vier Haupthimmelsrichtungen ausgerichtet. Gleichermassen erfolgte die Aufstellung der Scheibenarenen; wegen der Einteilung in zwölf Sektoren werden je drei zu einem Quadranten zusammengefasst.

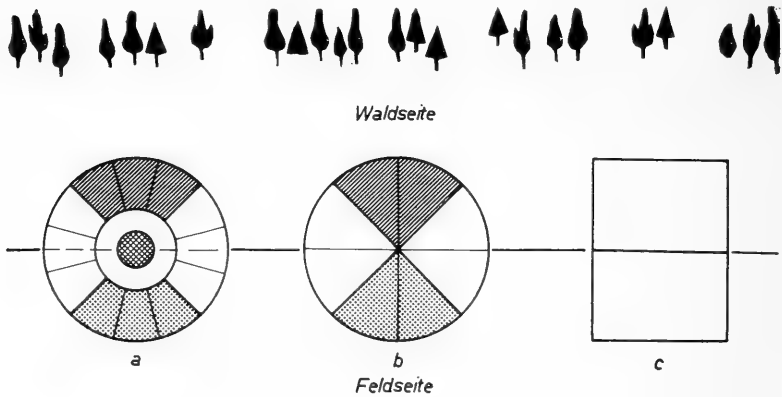


ABB. 17.

Anordnung der Arenen am Waldrand.

a = Schalenarena; b = Kugelarena; c = Dosenarena. Schraffierte Flächen = waldwärts gerichtete Quadranten; Punktierte Flächen = feldwärts gerichtete Quadranten.

Bei den Dosenarenen war eine Schmalseite gegen den Wald gerichtet; es gibt in diesem Fall nur eine Wald- und eine Feldhälfte (Abb. 17).

Die Zählungen folgten sich in Intervallen von fünf Minuten, wobei für die Auswertung je drei aufeinanderfolgende zusammengefasst wurden. Nach jeder Ablesung wurden die Arenen geschüttelt und gedreht, so dass sich die Fliegen wieder neu orientieren mussten. Damit schien hinlänglich garantiert, dass aufeinanderfolgende Ablesungen voneinander unabhängig waren. An jedem der oben erwähnten Waldränder wurde mit den Kugelarenen einmal am Morgen und einmal am Abend ein Versuch durchgeführt; am NE-Waldrand wurde zweimal an einem Abend abgelesen. Gleichzeitig mit diesen Experimenten erfolgten die Versuche mit den Scheiben- und Dosenarenen am SW- und NW-Waldrand.

Während der am NW-Waldrand und im freien Feld durchgeführten Versuche war der Himmel bewölkt oder bedeckt, bei allen übrigen Versuchen herrschte klares Sommerwetter. Der Temperatur- und Feuchtigkeitsverlauf ist in den Abb. 18 und 20 eingetragen.

Vorversuche mit allen Arenatypen brachten im wesentlichen die gleichen Ergebnisse.

TAB. 13.

Statistische Sicherungen zum Versuch mit der Kugelarena am SW-Waldrand (3./4.8.1960). * = Sicherung für die Abweichung von einer homogenen Verteilung bei 5% Irrtumswahrscheinlichkeit. Weitere Erklärungen im Text.

Zeit	<u>D. subobscura</u>		<u>D. obscura</u>	
	χ^2 für bevorzugte Richtung parallel oder senkrecht zum Waldrand	χ^2 für Homogenität über alle 4 Quadranten	χ^2 für bevorzugte Richtung parallel oder senkrecht zum Waldrand	χ^2 für Homogenität über alle 4 Quadranten
1845	0	6,1*	0	15,9*
1900	0,1*	9,7*	3,1*	17,7*
1915	12,8*	67,1*	4,4	31,4*
1930	8,5*	61,3*	0	9,6
1945	4,6*	59,8*	0,1	0,8
2000	7,0	82,1*	0,6	1,6
2015	3,2	84,4	0,9	1,7
720	23,4*	27,5*	2,2*	7,2*
735	38,0*	42,3*	5,3*	21,2*
750	29,4*	45,6*	3,3*	4,6
805	4,6*	19,1*	4,7	12,6
820	19,6*	29,5*	3,3	6,2*
835	8,7*	29,1*	1,6	10,1*
850	6,9*	35,5*	1,9	12,7*
905	13,4	45,1*	1,2	20,0
920	0	79,6*	0,3	7,8*
935	3,0	47,5	0,3	20,0

2. ERGEBNISSE MIT DER KUGELARENA

a) Versuch am SW-Waldrand

Dieser Versuch, der am Waldrand des Näniker-Hardes (3.8.1960 abends und 4.8.1960 morgens) stattfand, wurde mehrmals wiederholt und ergab die deutlichsten Unterschiede im Verhalten der beiden Fliegenarten. Er soll daher am ausführlichsten besprochen werden. Die Ergebnisse sind in der Tab. 13 sowie in den

Abb. 18 und 19 zusammengestellt. Säulen in Abb. 18, die die 50%-Linie überragen, bedeuten, dass die Fliegen die Feldseite der Kugel bevorzugten. Ein grosses, gesichertes χ^2 in der ersten und dritten Kolonne der Tab. 13 weist darauf hin, dass die Wald- und Feldrichtung der Richtung parallel zum Waldrand vorgezogen wurde (1:1 Hypothese). Der umgekehrte Fall, dass sich in den

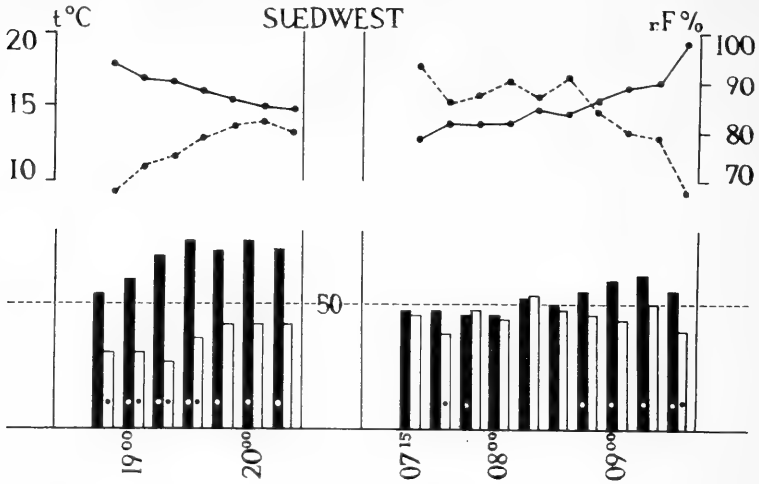


ABB. 18.

Verteilung der Fliegen in der Kugelarena am SW-Waldrand. Abszisse: Zeitpunkte der Zählungen. Ordinate: Prozentuale Häufigkeit der in der Feldhälfte der Kugel gezählten Fliegen. Die 50%-Grenze ist gestrichelt eingetragen. Schwarze Säulen: *D. subobscura*. Weisse Säulen: *D. obscura*. Punkte in den Säulen = Sicherungen für das Über- oder Unterschreiten der 50%-Grenze. Oben: Temperaturverlauf (ausgezogen) und Feuchtigkeitsverlauf (gestrichelt).

Waldrandquadranten mehr Fliegen aufhielten, trat nie ein. Ein niedriges χ^2 in der zweiten und vierten Kolonne besagt, dass die Fliegen die vier Quadranten gleichmässig besetzten (1:1:1:1 Hypothese). Abb. 19 lässt subjektiv beurteilen, ob eine bestimmte Richtung bevorzugt wurde (z. B. vom Wald weg oder von der Sonne weg), oder ob die Fliegen in der Kugel homogen verteilt waren.

Abend. *D. subobscura* belegte zunächst gleichmässig alle Kugelsektoren. Mit zunehmender Dämmerung wanderten immer mehr Fliegen auf die Feldhälfte (Abb. 18); sie konzentrierten sich

sogar im Feldquadranten (hohe gesicherte χ^2 -Werte in der zweiten Kolonne der Tab. 13, untere linke Sternfigur in Abb. 19). Aus der Sternfigur ist auch zu entnehmen, dass zur Zeit des Sonnen-

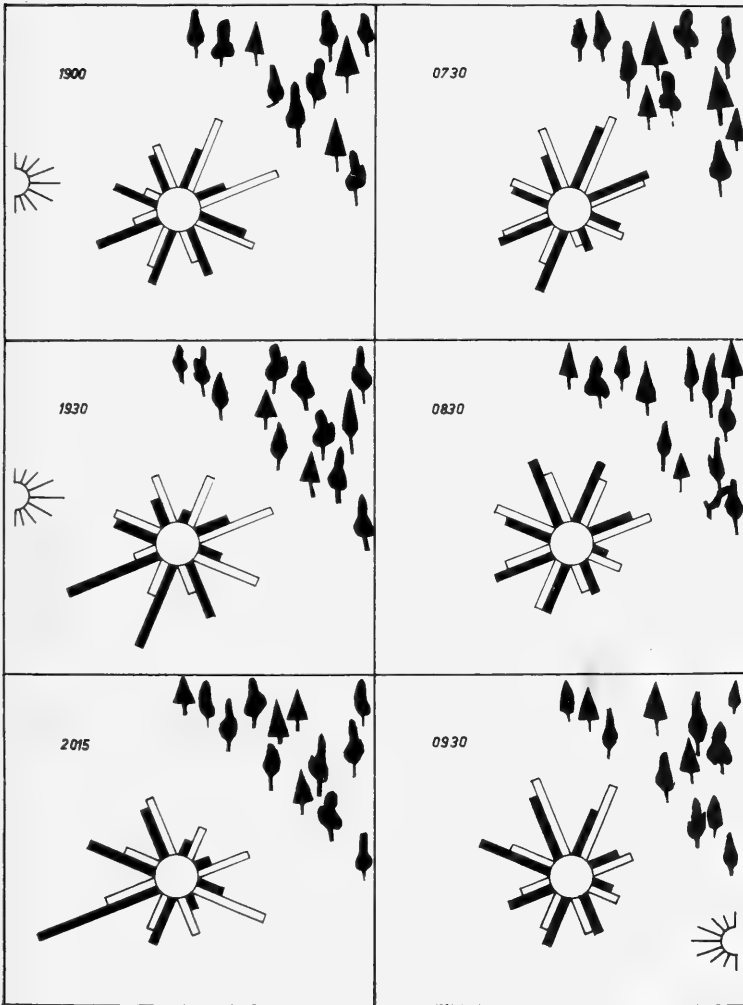


ABB. 19.

Prozentuale Verteilung der Fliegen auf die einzelnen Sektoren der Kugelarena am SW-Waldrand. Schwarze Säulen: *D. subobscura*. Weiße Säulen: *D. obscura*. Für die abendliche und morgendliche Versuchsperiode sind drei Ablesungen angegeben: eine frühe (aber nicht die erste), eine mittlere und eine späte. Standort der Sonne und Verlauf des Waldrandes sind ebenfalls eingezeichnet.

unterganges und beim Eindunkeln der helle westliche Abendhimmel die Fliegen anzog. *D. subobscura* zeigt also im Verlaufe des Abends eine Vorliebe für das freie Feld und wird in dieser Wald-Feld-Orientierung bis zu einem gewissen Grade von der Sonne beeinflusst.

Im Gegensatz dazu war bei *D. obscura* bei Beginn des Abendversuches der Prozentsatz der auf der Felddälfte der Kugel gezählten Tiere deutlich kleiner als 50% (Abb. 18). Die Werte in der vierten Kolonne der Tab. 13 (weisse Säulen in Abb. 18 und 19) weisen darauf hin, dass sich diese Fliegenart zuerst waldwärts orientierte. Wie aus den niedrigen χ^2 -Werten der dritten Kolonne in Tab. 13 hervorgeht, wurden die Waldrandquadranten gleichermaßen belegt wie Feld- und Waldquadrant zusammen. Die Verteilung bei *D. obscura* ist also am Anfang heterogen; mit fortschreitender Dämmerung wird sie immer homogener. Der helle Abendhimmel scheint nicht anziehend zu wirken.

Morgen. Bei *D. subobscura* wurden am Anfang weder Feld- noch Waldquadrant bevorzugt. Erst gegen Ende der Ableseperiode hatte die Art die Tendenz, auf der Feldseite zu akkumulieren. Feld- und Waldquadrant zusammen enthielten mehr Individuen als die beiden Waldrandquadranten (grosse χ^2 -Werte in der ersten Kolonne der Tab. 13). Wie aus der Sternfigur rechts unten in Abb. 19 herauszulesen ist, trieb die über dem Waldrand auftauchende, hochstehende Sonne die Fliegen in den der Sonne abgewendeten Quadranten. *D. subobscura* bewegt sich also am frühen Morgen gegen den Waldrand hin oder von ihm weg. In dieser Orientierung wird sie von der aufgehenden Sonne beeinflusst.

Bei *D. obscura* liegt der Anteil der auf der Felddälfte gezählten Fliegen mit einer Ausnahme unter 50%. Die wenigen gesicherten Chi-Quadrate in der dritten und vierten Kolonne der Tab. 13 deuten darauf hin, dass diese Art von allem Anfang an homogener verteilt war. Gegen Ende der Ableseperiode verzogen sich die Fliegen ähnlich wie bei *D. subobscura* in den der Sonne abgewendeten Quadranten sowie waldwärts. *D. obscura* ist also ähnlich wie am Abend grösstenteils homogen verteilt. Ein Einfluss der Sonne ist wie bei *D. subobscura* spürbar.

Allgemein fällt am SW-Waldrand bei *D. subobscura* eine Verteilung auf, die auf eine Orientierung gegen den Wald hin oder von ihm weg deutet. Ausserdem beeinflusst auch die Sonne das Orientierungsverhalten. *D. subobscura* versteht offenbar im

Freiland zu navigieren. Im Gegensatz dazu sind bei *D. obscura* alle Hinweise auf eine bevorzugte Flugrichtung im freien Feld schwächer oder fehlen ganz. Eine homogene Verteilung herrscht vor, die eine ungerichtete Fortbewegung im Freiland erkennen lässt.

b) *Versuche an den übrigen Waldrändern*

Diese Experimente wurden am NW-Waldrand des Näniker-Hardes (4.8.1960 abends und 5.8.1960 morgens), am SE-Waldrand in Ägert bei Dübendorf (16.8. abends und 17.8. morgens) und am NE-Waldrand in der Nähe des Schiesstandes Dübendorf (16., 17.8. abends und 17.8. morgens) durchgeführt. Die prozentualen, auf der Feldseite der Arenen gezählten Häufigkeiten sind aus Abb. 20 ersichtlich.

Abend. Bei *D. subobscura* suchten an allen Waldrändern meist mehr als 50% der Fliegen die Feldhälfte der Kugel auf. Eine Ausnahme bildete der NW-Waldrand, wo der Prozentsatz am Anfang deutlich unter dieser Grenze lag. Denken wir uns die Säulenenden miteinander verbunden, so zeigt sich an allen Waldrändern dasselbe Bild: die Kurven steigen im Verlauf des Abends an und sinken beim Einbruch der Nacht leicht ab. Am NE-Waldrand bevorzugten die Fliegen die Richtung senkrecht zum Waldrand; in der Regel enthielt der Feldquadrant die meisten Fliegen. Am NW-Waldrand sammelten sich die Fliegen zu Beginn vermehrt im Waldquadranten, bei Nachteinbruch im Feldquadranten. Bei diesem Versuch mag der bedeckte Himmel einen Einfluss auf die Verteilung gehabt haben. Diese Ergebnisse bestärken wiederum die Vermutung, dass der helle Abendhimmel *D. subobscura* anzieht.

Bei *D. obscura* flogen am NE-Waldrand, im Gegensatz zum SW-Waldrand, gesichert mehr Fliegen auf die Feldseite der Arena. Dasselbe gilt bei Ablesungsbeginn auch für den SE- und den NW-Waldrand. Die Säulenhistogramme verlaufen jedoch nicht mehr so übereinstimmend wie bei *D. subobscura*. Die Richtung zum Wald oder von ihm weg wurde nur am NE-Waldrand bevorzugt; hier hielten sich wie bei *D. subobscura* gesichert mehr Fliegen im Feldquadranten auf. Ähnlich war das Verhalten der beiden Arten auch am NW-Waldrand (erste Ablesung vernachlässigt): die Fliegen orientierten sich zuerst waldwärts, später waren sie homogen verteilt. Am SE-Waldrand ist der Befund umgekehrt: zuerst

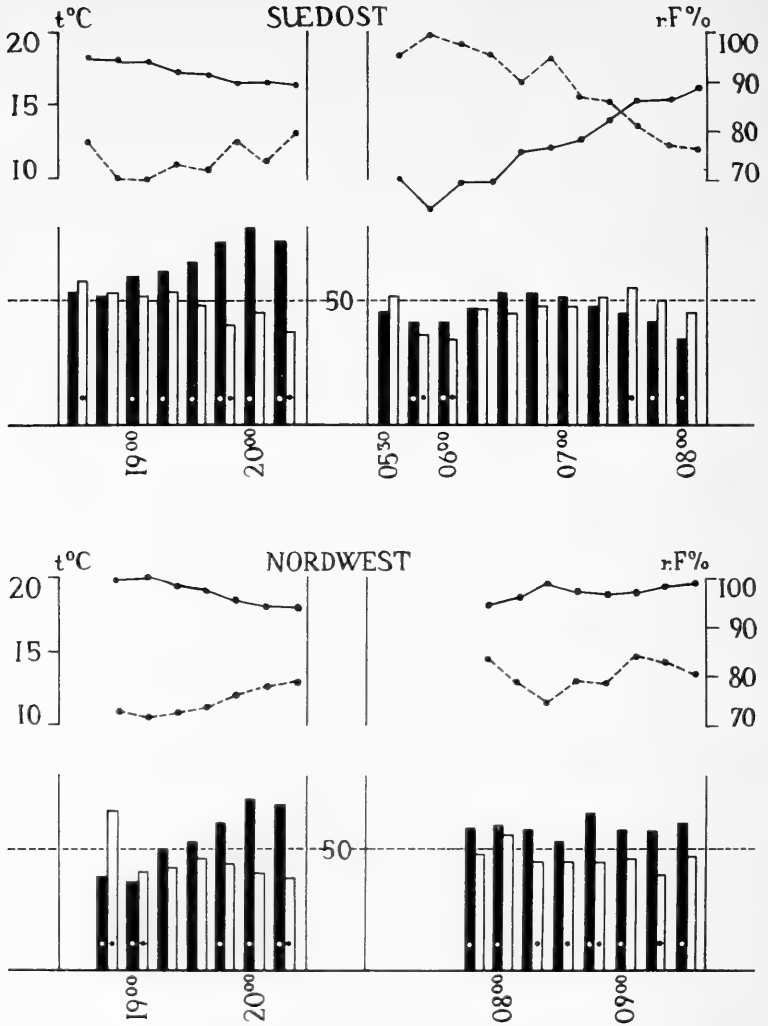


ABB. 20 a.

richteten sich die Fliegen nach dem Feld aus, später nach dem Wald.

Die abendlichen Versuche mit der Kugelarena lassen also erkennen, dass *D. subobscura* während der Abenddämmerung bei klarem Himmel in zunehmendem Masse ins freie Feld hinausfliegt und sich beim Einbruch der Dunkelheit zum Teil wieder dem Wald zuwendet. Bei bedecktem Himmel zieht diese Art keine bestimmte

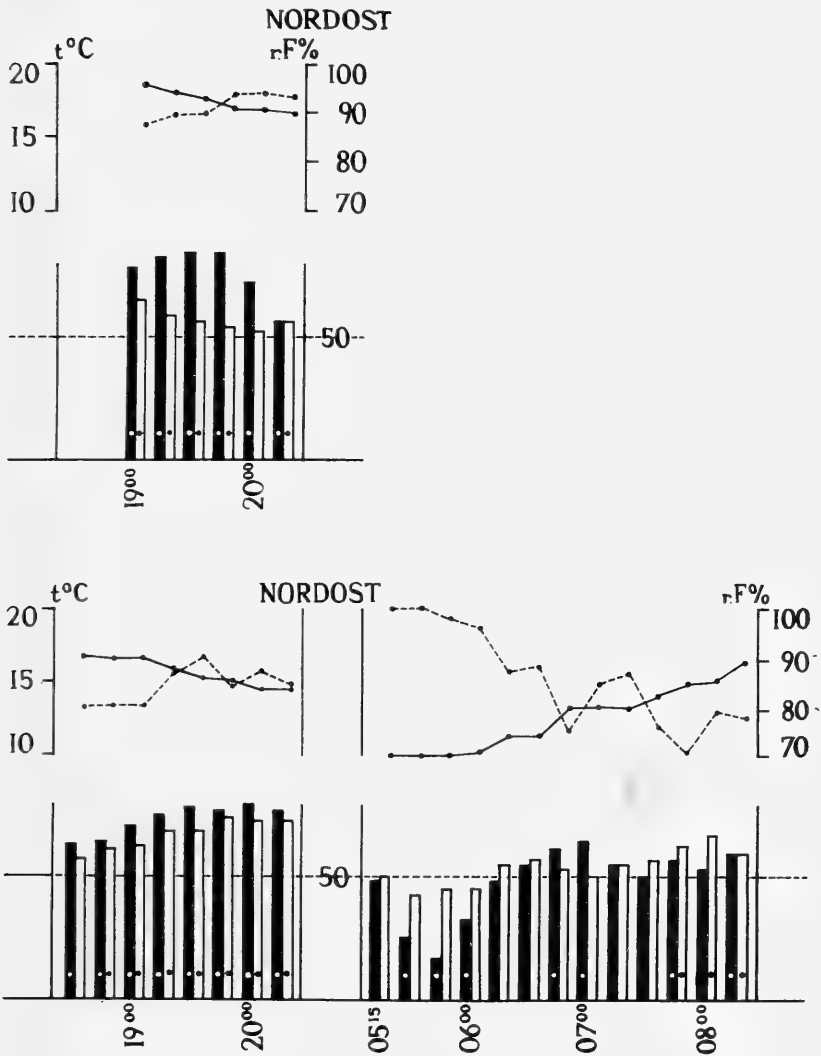


ABB. 20b.

Prozentuale Häufigkeiten der auf der Feldhälfte der Kugelarena gezählten Fliegen von *D. subobscura* (schwarze Säulen) und *D. obscura* (weisse Säulen). Die 50%-Grenze ist gestrichelt eingetragen. Punkte in den Säulen = Sicherungen für das Über- oder Unterschreiten der 50%-Grenze. Oben: Temperaturverlauf (ausgezogen) und Feuchtigkeitsverlauf (gestrichelt). Abb. a gilt für den SE- und den NW-Waldrand, Abb. b für den NE-Waldrand.

Richtung vor. Im Gegensatz dazu lässt sich *D. obscura* in ihren Flügen nur wenig durch den hellen Abendhimmel beeinflussen. Sie verteilt sich gleichmässiger nach allen Richtungen und zeigt kein eindeutiges Orientierungsverhalten.

Morgen. *D. subobscura* bevorzugte auf allen Versuchsplätzen die Richtung senkrecht zum Waldrand. Der Anteil der Fliegen in der Feldhälfte änderte sich im Verlaufe der Zeit gleichermassen am SE- und NE-Waldrand (beide sonnenbeschienen): er sank zuerst unter die 50% Grenze, überschritt sie in der Mitte der Ableseperiode und fiel gegen den Schluss hin wieder darunter. Nur am NW-Waldrand lag er deutlich über 50%; die Fliegen suchten durchwegs den Feldquadranten auf. Es ist denkbar, dass wiederum der bedeckte Himmel verhaltensbestimmend wirkte. Am SE-Waldrand steuerten die Fliegen am Anfang und Ende der Ableseperiode vorzugsweise den Waldquadranten an. Am NE-Waldrand war nur am Anfang ein Übergewicht im Waldquadranten zu finden; später wurde eher der Feldquadrant gewählt. An den beiden sonnenbeschienenen Waldrändern war, wahrscheinlich wegen der tiefen Temperatur von 8—10° C, eine Fluchtreaktion vor der Sonne kaum wahrnehmbar.

Bei *D. obscura* hielten sich mit einigen Ausnahmen weniger als die Hälfte der Fliegen auf der Feldseite auf. Meist wurde dem Waldquadranten der Vorzug gegeben. Nur am NE-Waldrand traten am Schluss gesichert mehr Fliegen im Feldquadranten auf. Die Verteilung dieser Art war im Vergleich zu *D. subobscura* homogener. Ein Einfluss der Sonne an den beschienenen Waldrändern war nicht spürbar.

Aus den morgendlichen Versuchen mit der Kugelarena geht hervor, dass sich *D. subobscura* bei klarem Wetter vorzugsweise dem Wald zuwendet, bei zunehmender Erwärmung zuerst feldwärts und später wieder waldwärts orientiert ist. Die Präferenz für das Feld ist aber nicht so ausgeprägt wie am Abend. Bei bedecktem Himmel tritt die Feld-Orientierung stärker in Erscheinung. Bei *D. obscura* ist die Tendenz für einen Flug ins freie Feld hinaus am Morgen gering.

e) Versuch im freien Feld

Für diesen Versuch wurden die Arenen auf dem freistehenden, baumlosen Hügel Giesshübel südöstlich von Dübendorf aufgestellt.

Tab. 14 zeigt die beobachteten Häufigkeiten der Fliegen in den Kugeln.

Am Abend verteilte sich *D. subobscura* homogen über die ganze Kugel. Der im Westen aufgehellte, sonst aber bedeckte Himmel beeinflusste das Verhalten der Fliegen nicht. *D. obscura* wich in drei von sechs Ablesungen gesichert von der gleichmässigen Verteilung ab: das Maximum befand sich jeweils im West-, das Minimum im Südquadranten.

TAB. 14.

Versuch mit der Kugelarena im freien Feld (15./16.8.1960). Die erste Kolonne je Art gibt den Prozentsatz der Fliegen in der gegen die Sonne gerichteten Kugelhälfte an. Die Chi-Quadrate in der zweiten Kolonne beruhen auf der Erwartung, dass sich die Fliegen gleichmässig auf die Haupthimmelsrichtungen verteilen (3 Freiheitsgrade). * = Sicherung für die Abweichung bei 5% Irrtumswahrscheinlichkeit.

Zeit	<i>D. subobscura</i>		<i>D. obscura</i>	
	Prozentsatz der Fliegen in der Sonnenhälfte	χ^2 für Homogenität über alle vier Quadranten	Prozentsatz der Fliegen in der Sonnenhälfte	χ^2 für Homogenität über alle vier Quadranten
1900	46,4	1,5	50	2,7
1915	51,2	0,4	59,4*	3,9*
1930	53,7	0,9	55,4*	12,7*
1945	50,5	6,5	59,3	6,9*
2000	59,2	5,8	56,7*	10,6*
2015	56,1	5,1	63,7*	11,4
515	50,6	4,1	44,4	13,8*
530	44,6	7,7	50,3*	6,1*
545	46,6	3,2	42,9*	15,6*
600	44,0	1,8	36,9	20,9
615	47,1*	3,6*	48,7*	6,7
630	41,2	12,5*	41,3*	2,8*
645	43,9*	16,9*	37,2	9,7
700	39,4*	11,7*	44,6*	6,2*
715	35,1*	16,6*	39,9	11,0
730	37,7	29,1	44,1	3,6

Am Morgen bevorzugte *D. subobscura* in zunehmendem Masse den Westquadranten. Die plötzlich auftauchende, hochstehende Sonne (der Himmel war anfangs bedeckt) hatte wiederum eine Fluchtreaktion zur Folge. Bei *D. obscura* wechselte homogene mit heterogener Verteilung; im letzteren Falle wurde der Westquadrant aufgesucht.

Da beide untersuchten Fliegenarten optisch mehr oder weniger an den Wald gebunden sind, wird für sie eine Orientierung im

Freiland ohne sichtbare Geländemarkierung schwierig sein. So ist die meist homogene Verteilung in der Kugelarena verständlich.

d) *Folgerungen aus den Versuchen mit der Kugelarena*

Die Verteilung der Fliegen in der Kugelarena lässt erkennen, dass *D. subobscura* die Tendenz hat, vom Wald ins freie Feld hinauszufiegen. Sie orientiert sich dabei nach dem Waldrand. Ihre Flugbewegungen sind gerichtet. Das trifft bei *D. obscura* nicht oder nur in geringem Mass zu. Bei dieser Art erfolgen Ortsveränderungen am Waldrand mehr zufallsmässig. Sie scheint nicht periodisch aus dem Wald heraus oder in diesen zurückzuwandern. Bei den Fangversuchen stellten wir fest, dass sich *D. obscura* stets in der Nähe des Waldrandes aufhält. Eine Orientierung ist ihr wahrscheinlich nur in nächster Waldnähe möglich.

Am SW-, NW- und NE-Waldrand zeigen die feldwärts gerichteten Häufigkeiten am Abend (schwarze Säulen in Abb. 18 und 20) einen ähnlichen Verlauf wie die darüber gezeichneten Feuchtigkeitskurven. Das würde bedeuten, dass *D. subobscura* mit zunehmender relativer Feuchtigkeit vermehrt ins freie Feld hinausfliegt. Dieser Befund stimmt mit der im Waldinnern gefundenen Aktivitätszunahme bei steigender relativer Feuchtigkeit überein (S. 801).

Die Frage nach dem Aufenthaltsort der Fliegen während der Nacht kann nicht mit Sicherheit beantwortet werden. *D. subobscura* bewegte sich am Abend mit fortschreitender Dunkelheit gegen die Feldseite der Arena. Kurz vor Nachteinbruch sank der Prozentsatz der feldwärts gerichteten Fliegen wieder ab. Am Morgen war diese Art an den sonnenbeschiedenen Waldrändern zuerst gegen den Wald orientiert; mit zunehmender Erwärmung suchte sie mehr die Feldseite der Arena auf. Die Vermutung liegt also nahe, dass *D. subobscura* nach dem abendlichen Ausschwärmen ins Freiland nachts in den Wald zurückkehrt und ihn am Morgen erst bei günstigen Witterungsbedingungen wieder verlässt.

3. ERGEBNISSE MIT DER SCHALENARENA

Die Auswertung der am SW- und NW-Waldrand durchgeführten Versuche mit der Schalenarena ist die gleiche wie bei der Kugelarena. Die Ergebnisse stehen in Tab. 15 sowie in Abb. 21 und 22.

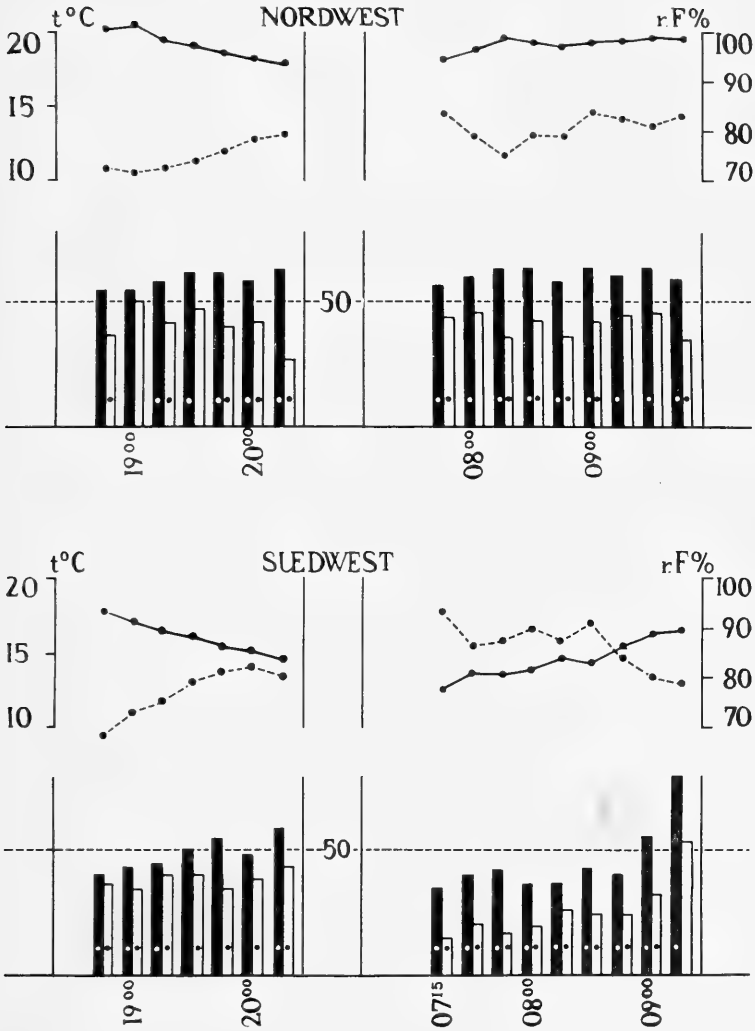


ABB. 21.

Frozentuale Häufigkeiten der auf der Feldseite der Schalenarena gezählten Fliegen von *D. subobscura* (schwarze Säulen) und *D. obscura* (weisse Säulen). Gestrichelt: 50%-Grenze. Punkte in den Säulen = Sicherungen für das Über- oder Unterschreiten der 50%-Grenze. Oben: Temperaturverlauf (ausgezogen) und Feuchtigkeitsverlauf (gestrichelt).

Abend. *D. subobscura* war am SW-Waldrand zuerst gegen den Wald und erst bei Einbruch der Dunkelheit gegen das Feld orientiert, während sie am NW-Waldrand durchwegs dem Feldqua-

dranten den Vorzug gab. Der helle Abendhimmel lockte wie in der Kugelarena die Fliegen an.

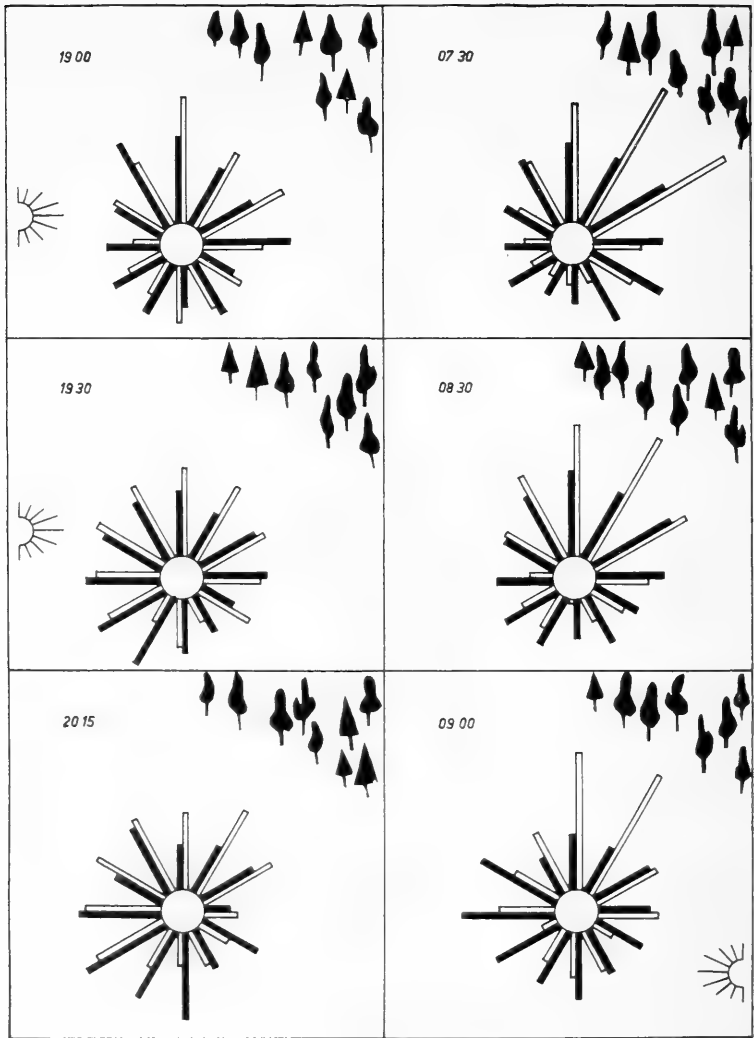


ABB. 22.

Prozentuale Verteilung der Fliegen auf die einzelnen Sektoren der Schalenarena am SW-Waldrand. Schwarze Säulen: *D. subobscura*. Weiße Säulen: *D. obscura*. Es sind je drei Ablesungen der abendlichen und morgendlichen Versuchsperiode angegeben. Ebenfalls eingezeichnet sind der Standort der Sonne und der Verlauf des Waldrandes.

Bei *D. obscura* stimmen die Daten der beiden Waldränder überein: durchwegs hielten sich am meisten Fliegen im Waldquadranten auf. Keine der beiden Hauptrichtungen senkrecht zum Waldrand und parallel dazu wurden bevorzugt. Am SW-Waldrand schien der helle Abendhimmel die Mehrzahl der Fliegen nach Nordwesten abzulenken (Abb. 22).

TAB. 15.

Statistische Sicherungen zum Versuch mit der Schalenarena am SW-Waldrand (3./4.8.1960) und am NW-Waldrand (4./5.8.1960).

Zeit	Südwesten				Nordwesten			
	<i>D. subobscura</i>		<i>D. obscura</i>		<i>D. subobscura</i>		<i>D. obscura</i>	
	χ^2 für bevorzugte Richtung parallel oder senkrecht zum Waldrand	χ^2 für Homogenität über alle 4 Quadranten	χ^2 für bevorzugte Richtung parallel oder senkrecht zum Waldrand	χ^2 für Homogenität über alle 4 Quadranten	χ^2 für bevorzugte Richtung parallel oder senkrecht zum Waldrand	χ^2 für Homogenität über alle 4 Quadranten	χ^2 für bevorzugte Richtung parallel oder senkrecht zum Waldrand	χ^2 für Homogenität über alle 4 Quadranten
1845	0,7	8,5*	25,3*	62,5*	3,2	7,5	12,2*	47,3*
1900	0,2	3,1	7,8	38,3	2,3	4,6	5,9	7,3
1915	0,5	6,2	2,3	11,2	7,0*	13,5	0,7	33,0*
1930	0,4	4,1	0,5	19,0*	6,5	19,0*	3,4	11,2*
1945	0,1	2,0	2,0	29,7*	0,9	16,2*	1,2	38,9*
2000	0	9,8*	2,7	47,5*	5,9	14,7*	5,1	34,3*
2015	2,2	12,9	2,1	29,2	3,0	30,9	0,4	32,6
715	2,2	70,9*	50,9*	246,9*				
730	0,7	27,8*	29,7*	181,6*				
745	0,1	15,1*	30,6*	209,3*	0,9	8,0*	11,4*	25,0*
800	0,8*	37,5*	29,2*	191,3*	17,9*	59,0*	10,0*	23,5*
815	4,8	56,9*	7,0	123,1*	6,2*	59,3	6,9*	31,8*
830	1,6	21,2*	16,4*	118,7*	24,6*	79,8	8,4*	31,0*
845	1,3	25,9*	8,2*	86,4*	9,8*	36,6*	5,0*	42,8*
900	5,0	10,7*	9,5*	74,6*	36,4	67,8*	13,7	26,7
915	0,4	146,2	4,7	24,7	2,5	32,7*	1,7	7,5
930					14,2*	44,0*	3,0	4,9*
					3,4	7,7	3,4	15,4

Morgen. *D. subobscura* gab am SW-Waldrand wie abends anfänglich dem Waldquadranten den Vorzug und suchte bei Sonnenaufgang den der Sonne abgewendeten Quadranten auf. Auffallend ist der niedrige Prozentsatz der auf der Feldseite gezählten Fliegen (Abb. 21). Am NW-Waldrand wurde durchwegs der Feldquadrant besetzt.

D. obscura hielt sich an beiden Waldrändern vorzugsweise im Waldquadranten auf und wurde nur am SW-Waldrand von der auftauchenden Sonne leicht nach Nordwesten abgedrängt.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass *D. subobscura* auch bei dieser Versuchsanordnung offenbar den Waldrand als Orientierungsmerkmal benutzte. Entweder war die Art stets gegen das Feld gerichtet, oder aber sie tendierte erst gegen die Feldseite, wenn der helle Abendhimmel sie anlockte, oder wenn die hoch über dem Wald stehende Sonne sie zu einer phobischen Reaktion zwang. *D. obscura* erwies sich wiederum als „Waldart“: sie orientierte sich vorzugsweise gegen die Waldseite, doch reagierte sie ebenfalls auf den Auf- und Untergang der Sonne.

4. ERGEBNISSE MIT DER DOSENARENA

Versuchsort und Versuchszeit waren die gleichen wie bei der Schalenarena. Die prozentualen, auf der Feldseite bestimmten Häufigkeiten sind in Abb. 23 eingezeichnet.

Am Abend liessen sich bei *D. subobscura* an beiden Waldrändern zwischen Wald- und Feldseite keine Unterschiede feststellen. Die Abweichungen von der 50% Grenze sind nicht signifikant. *D. obscura* war an beiden Waldrändern gegen den Wald hin orientiert.

Am Morgen zog *D. subobscura* an beiden Waldrändern die Feldseite vor. *D. obscura* war mit einer Ausnahme homogen verteilt.

Der Versuch mit der Dosenarena bestätigte, dass *D. subobscura* einen gegen das Feld gerichteten Bewegungstrieb besitzt, während *D. obscura* von der dunklen Silhouette des Waldes angezogen wird.

5. VERGLEICH DER ARENATYPEN

Alle drei Arenamodelle brachten in Bezug auf die Orientierungsfähigkeit der beiden Fliegenarten übereinstimmende Ergebnisse. Daneben aber lassen die Versuchsanordnungen Unterschiede im Verhalten erkennen, die nicht unerwähnt bleiben dürfen.

Die Dosenarena gibt nur grob eine differenzierte Reaktion der Fliegen auf ihre Umgebung wieder. Ihre Ergebnisse dienen zur Bekräftigung der Resultate der anderen Arenatypen.

Die Kugelarena stellt dank ihrer Form das natürlichste Gefängnis dar. Die Tiere haben einen Raum ohne störende Kanten und Ritzen zur Verfügung, der ihnen volle Bewegungsfreiheit gibt und die Sicht nach allen Seiten gewährleistet.

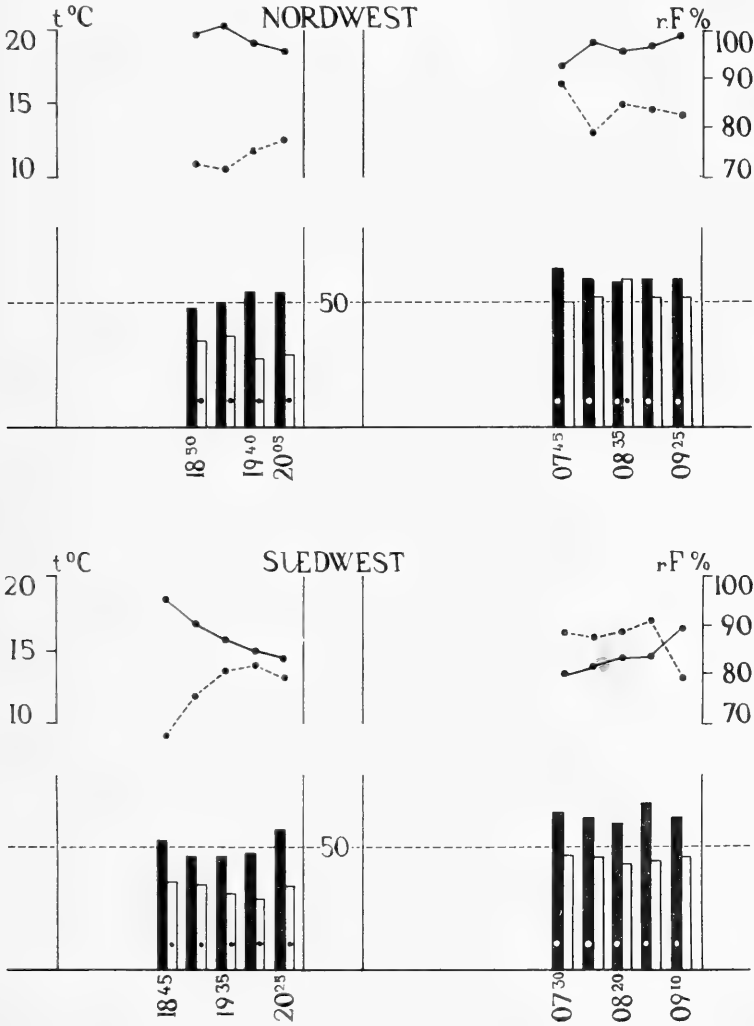


ABB. 23.

Prozentuale Häufigkeiten der auf der Feldseite der Dosenarena gezählten Fliegen von *D. subobscura* (schwarze Säulen) und *D. obscura* (weisse Säulen). Gestrichelt: 50%-Grenze. Punkte in den Säulen: Sicherungen für das Über- oder Unterschreiten der 50%-Grenze. Oben: Temperaturverlauf (ausgezogene Linie) und Feuchtigkeitsverlauf (gestrichelte Linie).

Die Schalenarena bringt gegenüber der Kugelarena einige Nachteile. Bei den Versuchen sammelten sich die Fliegen dicht gedrängt am Rande und verkrochen sich mit Vorliebe in kleine Vertiefungen. An einzelnen, vielleicht nicht ganz dichten Stellen bildeten sie Rudel, die auch durch Klopfen und Schütteln nicht aus ihrer Lage zu vertreiben waren. Besonders *D. obscura* erwies sich als träge Art. Manchmal wanderten auch bei beiden Arten die Fliegen am Rande rasch hin und her, so dass sich eine Zählung schwierig gestaltete. Stand die Sonne hoch am Himmel, so starben die meisten Tiere, da es unter der Glasplatte zu heiss wurde. Bei tief stehender Sonne gab es trotz des flachen Randes einen Schlag Schatten, der oft mehr als die Hälfte der Sektoren überdeckte. Möglicherweise liess dieser Schatten der Art *D. subobscura* die Waldseite heller erscheinen, so dass sie sich gegen den Wald ausrichtete (SW-Waldrand bei Versuchsbeginn). Damit wäre auch zu erklären, warum bei *D. subobscura* der Prozentsatz der feldwärts gerichteten Individuen in der Schalenarena meist kleiner war als in der Kugelarena. Bei *D. obscura* fällt an beiden Waldrändern auf, dass diese Art sich in der Schalenarena stärker dem Wald zuwendete, vor allem am SW-Waldrand am Morgen.

6. ZUSAMMENFASSUNG

In drei verschiedenen Arenamodellen lassen *D. subobscura* und *D. obscura* je nach Tageszeit und Versuchsort ein unterschiedliches Orientierungsverhalten erkennen. *D. subobscura* bewegte sich sowohl am Morgen wie am Abend in der Richtung senkrecht zum Waldrand, und zwar meist vom Wald weg gegen das freie Feld. Sie war daher inhomogen in den Arenen verteilt. Sonnenstand, Helligkeit des Himmels und Bewölkung beeinflussten ebenfalls die Bewegungsrichtung. Aus diesen Beobachtungen ist zu schliessen, dass sich *D. subobscura* bei ihren Flügen im freien Feld visuell nach der Silhouette des Waldrandes orientiert, wobei der Einfluss dieser Landmarke vor allem abends bedeutsamer ist als derjenige der Sonne. Im Gegensatz dazu war *D. obscura* meist homogen in den Arenen verteilt, oder sie häufte sich auf der Waldseite an. Ein verhaltensbestimmender Einfluss des Waldrandes oder der Sonne war bei ihr weniger spürbar. Es scheint, dass diese Art mehr zufalls-mässig vor dem Waldrand herumfliegt, und dass bei ihr ein optisch

festgelegter Richtungssinn kaum vorhanden ist. Diese Beobachtungen stehen in Einklang mit den bei Fangversuchen gemachten Erfahrungen, wonach *D. subobscura* mit grösserer Häufigkeit das freie Feld aufsucht, während sich *D. obscura* in ihrer Wandertätigkeit auf den Wald oder die unmittelbare Waldnähe beschränkt.

IX. AUSBREITUNG ZWISCHEN ZWEI WALDRÄNDERN

(Schneisenversuch)

Nachdem bei *D. subobscura* ein richtungsbestimmender Einfluss des Waldrandes feststeht, stellt sich die Frage nach der Flugrichtung in einer Waldschneise, wo die Fliegen die Wahl zwischen zwei gegenüberliegenden Waldrändern haben. Wenn die Lichtverhältnisse auf beiden Seiten identisch sind, werden in der Mitte der Schneise ausgesetzte Fliegen voraussichtlich beide Waldränder mit gleicher Häufigkeit anfliegen. Nun sind in einer in Nord-Süd-Richtung verlaufenden Schneise die Helligkeiten nicht gleich, denn am Morgen steht die Sonne über dem östlichen Waldrand und erhellt den westlichen, und am Abend sind die Verhältnisse umgekehrt. Es ist daher zu erwarten, dass sich die Fliegen infolge der zeitlich verschiedenen Beleuchtung der Waldränder nicht gleich auf die beiden Seiten des Versuchsgeländes verteilen, wobei nicht entschieden werden kann, ob der Sonnenstand oder die hellen und dunklen Waldränder den Ausschlag geben.

Ein günstiges Versuchsgelände fand sich in der Nähe von Effretikon im Gebiet von Rappenhalden (Abb. 24). Die Schneise bestand aus einer baumlosen, gemähten Wiese und aus Kleeäckern. Buchenwälder, vermischt mit Rottannen, Eichen und Ahorn bildeten die Grenzen des Einschnittes. Entlang jedem Waldrand wurden 31 Köder in einem Abstand von 7 m ausgelegt. Am Ostrand befanden sie sich wegen einem steil ansteigenden Bord ungefähr 1 m ausserhalb des Waldes; am Westrand lagen sie zum Teil in Gebüschlücken des Waldrandes.

Am Morgen des ersten Fangtages wurden bei schönem Wetter 3100 Fliegen der Art *D. subobscura* und 3700 Fliegen der Art *D. obscura*, die alle blau markiert waren, in der Mitte der Schneise ausgesetzt. Am Abend, eine Stunde vor dem ersten Fang, erfolgte

die Freilassung einer gleichen Anzahl von rot markierten Tieren. Gesammelt wurde nur am Abend, da die Morgenfänge wegen der tiefen Temperaturen nichts einbrachten. Die Fangergebnisse sind in Tab. 16 zusammengestellt.



ABB. 24.

Anordnung der Köder (Punkte) im Schneisenversuch.

Aus den Zahlen in Tab. 16 geht zunächst hervor, dass *D. subobscura* mit grösserem Erfolg wieder eingefangen wurde als *D. obscura*, und dass das Fangergebnis bei den rot markierten Tieren beider Arten besser ausfiel als bei den blau markierten. Die erste Beobachtung ist verständlich, da nach allen Erfahrungen *D. obscura* besonders

TAB. 16.

Anzahlen der täglich gefangenen blau und rot markierten sowie unmarkierten Tiere von *D. subobscura* und *D. obscura* im „Schneisenversuch“, getrennt angegeben für den Ostwaldrand und den Westwaldrand. Die meteorologischen Daten sind dem Bulletin der meteorologischen Zentralanstalt entnommen.

Datum Fangzeit	Temp. in °C	rel. Feucht. %	Wind	Markier- farbe	Ostrand		Westrand		Total	
					sub	ob	sub	ob	sub	ob
28.8.58 1730-1930	21,5	82	NE	blau	18	10	16	4	34	14
				rot	24	3	5	3	29	6
				unmarkiert	101	13	45	13	146	26
29.8. 1730-1930	20,3	91	NEE	blau	18	11	13	10	31	21
				rot	63	8	21	7	84	15
				unmarkiert	123	13	53	14	176	27
30.8. 1730-1930	22,1	84	NW 1	blau	36	33	23	16	59	49
				rot	85	32	63	20	148	52
				unmarkiert	208	19	189	36	397	55
31.8. 1730-1930	19,4	67	N 1	blau	25	36	26	26	51	62
				rot	55	59	33	34	88	93
				unmarkiert	98	36	130	35	228	71
1.9. 1730-1930	14,7	87	NE 1	blau	10	10	7	7	17	17
				rot	19	15	20	12	39	27
				unmarkiert	43	12	25	14	68	26
Total 21.3. - 1.9.				blau	107	100	85	63	192	163
				rot	246	117	142	76	388	193
				unmarkiert	573	93	432	112	1005	205
Anzahl der eingefangenen markierten <i>D. subobscura</i> in % der ausgesetzten									9,3	
Anzahl der eingefangenen markierten <i>D. obscura</i> in % der ausgesetzten									4,8	

im Freiland anfälliger auf schlechte Witterungsbedingungen ist als *D. subobscura*. Auch die zweite Beobachtung ist erklärbar: die blau markierten Tiere waren bei diesem Versuch benachteiligt, weil sie am Morgen bei niedriger Temperatur in betautes Gras ausgeschüttet wurden. Zweifellos gingen dabei viele Tiere zugrunde. Die rot markierten Fliegen wurden dagegen bei einer Temperatur von 21° C über trockenem Gras ausgesetzt.

Die nach Markierfarbe, Waldrand und Art getrennt angegebenen Häufigkeiten in Tab. 16 lassen sich für jeden Fangtag in drei verschieden angeordneten Vierfeldertafeln miteinander vergleichen. In Tab. 17 stehen die auf diese Weise berechneten Chi-Quadrate.

In einer ersten Anordnungsmöglichkeit (1, Tab. 17) soll für *D. subobscura* und *D. obscura* geprüft werden, ob die beiden Markier-

farben an beiden Waldrändern gleich häufig auftraten. Die entsprechende Vierfeldertafel lautet beispielsweise bei *D. subobscura* für den ersten Fangtag:

	Ostrand	Westrand
blau markiert	18	16
rot markiert	24	5

TAB. 17.

Chi-Quadrate von verschieden zusammengestellten Vierfeldertafeln nach den Fangdaten im Schneisenversuch. * = Sicherung für Abweichung bei 5% Irrtumswahrscheinlichkeit. Weitere Erklärungen im Text.

Anordnungsmöglichkeit der Fangzahlen in einer Vierfeldertafel	Vierfeldertafel berechnet für	χ^2 der Tafeln für die einzelnen Fangtage (Datum)					χ^2 für das Total über alle Fangtage
		28.8.	29.8.	30.8.	31.8.	1.9.	
1	D.subobscura	6,26*	3,12	0,22	2,40	0,48	3,18 0,03
	D.obscura	0,85	0	0,37	0,45	0	
2	Ostrand	4,31*	9,51*	9,03*	0,84	0,18	14,46* 2,22
	Westrand	0,93	1,94	3,66	0,01	0,63	
3	blau markiert	1,39	0,16	0,47	0,92	0	1,15 0,43
	rot markiert	3,05	2,95	0,27	0,02	0,30	

Nur bei *D. subobscura* ergibt sich am ersten Tag eine gesicherte Abweichung von einer gleichmässigen Verteilung. Der gesicherte Wert von 6.26 beruht darauf, dass am Ostrand mehr rot markierte, am Westrand dagegen mehr blau markierte Individuen dieser Art gefangen wurden. Allem Anschein nach flog *D. subobscura* am Abend des Aussetzungstages in umgekehrter Richtung als am Morgen, wobei wahrscheinlich die verschieden beleuchteten Waldränder die Flugrichtung beeinflussten. An den folgenden Tagen führten die morgendlichen und abendlichen Freilandflüge von *D. subobscura* zu einem Austausch über die Schneise hinweg und damit zu einer homogenen Verteilung, die bei *D. obscura* von allem Anfang an vorhanden war (ungesicherte Chi-Quadrate unter 1 in Tab. 17). Für die Vermutung, dass *D. subobscura* unterschiedlich auf Lichthelligkeiten reagiert, spricht auch die folgende Beobachtung: bis zum ersten Fang standen den blau markierten Fliegen etwa zwölf Stunden, den rot markierten etwa anderthalb Stunden für die Ausbreitung zur Verfügung. Nun konnten die blau markierten Tiere etwa zu gleichen Teilen (18:16)

an den beiden Waldrändern gefangen werden, während bei den rot markierten der Fangerfolg am Ostrand grösser war (24: 5). Da am Morgen beim Aussetzen des blauen Musters die Temperatur nur 12° C betrug, setzte die Ausbreitung erst zu einem Zeitpunkt ein, als die Schneise gleichmässig von der Sonne beschienen war. Die Flugrichtung blieb daher dem Zufall überlassen. Am Abend hingegen war der Ostrand sonnenbeschienen, der Westrand dunkel. Da *D. subobscura* nach den Ergebnissen der Arenaversuche am Abend die Tendenz hat, gegen das Licht zu fliegen, setzte bei dieser Art eine gerichtete Ausbreitung gegen den Ostrand ein.

Die zweite Anordnungsmöglichkeit (2, Tab. 17) gibt für jeden Waldrand gesondert darüber Aufschluss, ob blau oder rot markierte Tiere bei den beiden Arten gleich häufig auftraten. Die für die ersten drei Fangtage und das Total gesicherten Chi-Quadrate am Ostrand resultieren aus einer ungleichmässigen Verteilung: bei *D. subobscura* überwogen die rot markierten Tiere, während bei *D. obscura* von beiden Farben gleich viele oder mehr blau markierte Fliegen gefangen wurden. Der bereits erwähnte Befund, dass die beiden Arten nach dem Aussetzen in verschiedener Richtung flogen, wird dadurch bestätigt. Allerdings sind die Verhältnisse am Westrand nicht gleich aufschlussreich. Es wäre hier eine Mehrzahl von blau markierten *D. subobscura* und von rot markierten *D. obscura* zu erwarten, was aber nicht zutrifft.

In der dritten Anordnungsmöglichkeit (3, Tab. 17) wird gesondert für das blaue und rote Muster untersucht, ob sich die beiden Arten gleichmässig auf die zwei Waldränder verteilten. Die durchwegs ungesicherten Chi-Quadrate bestätigen diese Hypothese. Das bedeutet aber, dass beide Arten die gleichen Waldseiten wählten. Dieser Befund stimmt nicht mit der früheren Beobachtung überein, wonach *D. subobscura* den helleren Waldrand bevorzugt. Fasst man hingegen beim roten Farbmuster die Fangergebnisse der ersten zwei Tage zusammen, so ergibt die Vierfeldertafel ein gesichertes χ^2 von 5,46. Darin kommt zum Ausdruck, dass mehr Fliegen von *D. subobscura* den am Abend helleren Ostrand anfliegen.

Es gilt weiterhin zu prüfen, ob in der Verteilung der Fliegen auf die beiden Waldränder mit der Zeit eine Änderung eintrat. Zu diesem Zweck wird, gesondert für jede Art und Markierfarbe, der prozentuale Anteil der am Ostrand gesammelten markierten Fliegen bestimmt und nach COCHRAN (1952, 1954, aus LINDER 1960, S. 80)

ein χ^2 für die Regression dieser Prozentwerte berechnet. Die Ergebnisse stehen in Tab. 18. Einzig für das rote Muster von *D. subobscura* ergibt sich eine gesicherte negative Regression. Diese beruht darauf, dass am ersten Tag die Fliegen am Ostrand überwogen, an den folgenden Tagen dann aber ein zunehmender Ausgleich bis zu einem annähernden Verhältnis von 3:2 erfolgte. Dieser Ausgleich dürfte auf die vermehrten Freilandflüge der Art zurückzuführen sein. Dagegen blieb bei den rot markierten Fliegen von *D. obscura* das Verhältnis zwischen den am Ost- und Westrand gefangenen Tieren während des ganzen Versuches mehr oder weniger unverändert, ebenso bei den blau markierten Fliegen beider Arten.

TAB. 18.

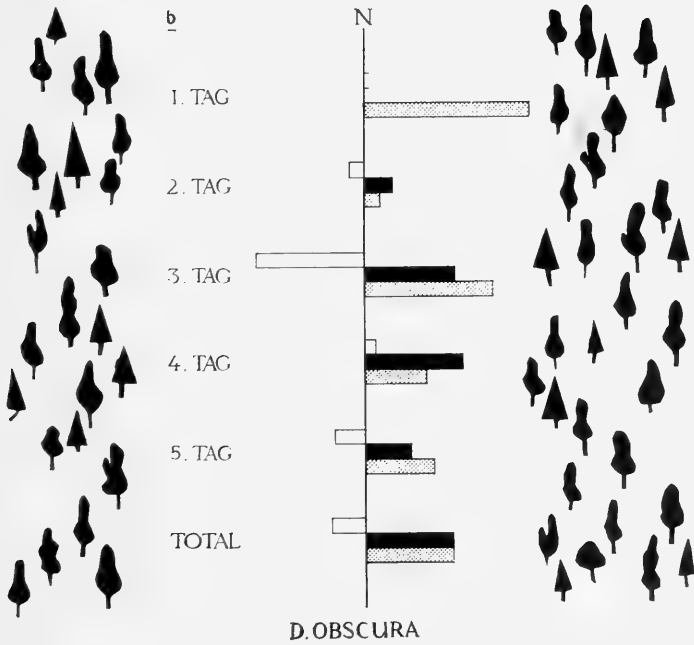
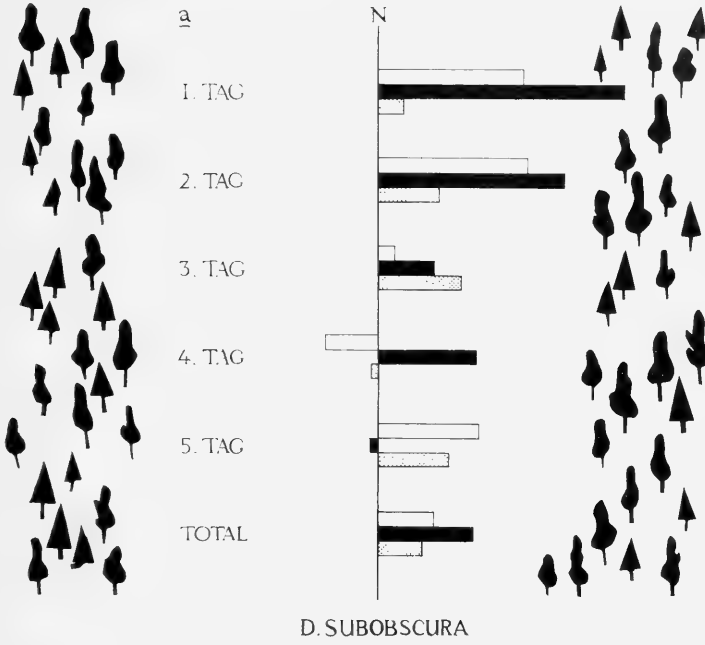
χ^2 -Zerlegung für die Fänge am Ostwaldrand im „Schneisenversuch“. Das χ^2 für Regression bezieht sich auf die Änderung des am Ostrand gefangenen Prozentanteils der Fliegen an aufeinanderfolgenden Tagen.

Komponenten	<i>D. subobscura</i>		<i>D. obscura</i>		Freiheitsgrade
	rot	blau	rot	blau	
Regression	10,55**	0,02	0,13	0,31	1
Abweichung von der Regression	4,93	1,62	1,10	2,07	3
Total	15,46**	1,64	1,23	2,38	4

Zum Schluss soll die Verteilung der markierten Fliegen mit derjenigen der unmarkierten verglichen werden. In Abb. 25 ist der die 50%-Grenze übersteigende Anteil der Häufigkeiten an einem Waldrand in Form von Säulen dargestellt, und

ABB. 25.

Zeitliche Änderung in der Verteilung der Fliegen auf die beiden Waldränder im Schneisenversuch. Abb. a gilt für *D. subobscura*, Abb. b für *D. obscura*. Die Säulen geben den die 50%-Grenze übersteigenden Anteil wieder und weisen gegen denjenigen Waldrand, an dem mehr Fliegen gefangen wurden. Weiss steht für die unmarkierten, schwarz für die rot markierten und punktiert für die blau markierten Fliegen.



zwar sind die Säulen gegen den Waldrand gerichtet, an dem mehr Fliegen gefangen wurden. Abb. 25a veranschaulicht den grösseren Fangerfolg am Ostrand bei *D. subobscura*, der für die markierten und mit einer Ausnahme auch für die unmarkierten Fliegen gilt. Es kommt dabei zum Ausdruck, dass die am Ostrand gelegenen Köder ergiebiger waren, sei es wegen ihrer Lage vor der Gehölgzgrenze, oder sei es, weil sie in der abendlichen Flugperiode länger im Licht lagen. Aus der Darstellung ist ebenfalls ersichtlich, dass am ersten Fangtag die rot markierten Tiere am Ostrand stärker vertreten waren als die blau markierten, dass sich aber dieser Unterschied im Verlaufe des Versuches zunehmend ausglich. Abb. 25b zeigt bei den markierten Fliegen von *D. obscura* ebenfalls grössere Häufigkeiten am Ostrand, bei den unmarkierten dagegen an drei von fünf Tagen sowie gesamthaft einen grösseren Anteil am Westrand. Dieser unterschiedliche Befund lässt erkennen, dass die Ausbreitungsbewegung über die Schneise hinweg bei *D. obscura* gering war, denn sonst müsste gegen das Ende der Fangperiode hin ein Ausgleich in der Verteilung der markierten und unmarkierten Fliegen stattgefunden haben.

Zusammenfassend ersehen wir, dass im Schneisenversuch Unterschiede zwischen der Ausbreitung von *D. subobscura* und *D. obscura* zutage treten, die am ehesten auf Unterschiede in der Orientierung zurückgeführt werden können. So flogen am Abend ausgesetzte Fliegen der Art *D. subobscura* vermehrt gegen den im Licht liegenden östlichen Waldrand der Schneise. Nach einigen Tagen erfolgte ein Ausgleich zwischen den Waldrändern. *D. obscura* war von Anfang an mehr zufallsmässig auf die Waldränder verteilt. Diese Ergebnisse bringen einen Artunterschied zur Geltung, der in bestem Einklang mit den in den Arenaversuchen gemachten Beobachtungen steht.

X. RESISTENZ GEGEN TROCKENHEIT

Die Ausbreitungsversuche am Waldrand belegen, dass zum Lebensraum von *D. subobscura* ausser dem Wald auch das freie Feld gehört. Da es dort im allgemeinen trockener ist als im Waldinnern, sollte diese Art Trockenheit gut ertragen können. Die Trockenheitsresistenz müsste sich darin äussern, dass *D. subobscura* bei einem niedrigen Feuchtigkeitsgehalt der Luft länger zu leben

imstande ist als *D. obscura*. Zur Prüfung dieser Frage wurde ein „Austrocknungsversuch“ angesetzt.

Zwei mit durchlöcherter Metalldeckel aufeinandergestellte Glastuben von 5,5 cm Höhe und 2 cm Durchmesser bildeten eine Trockenkammer (Abb. 26). Der untere Tubus enthielt 10 cm³ Schwefelsäurelösung der Konzentration 43,4% oder eine gleiche Menge der Konzentration 55,9%. Die erste Lösung bewirkte im oberen, als Fliegenbehälter dienenden Tubus eine relative Luftfeuchtigkeit von 50%, die zweite eine solche von 25%, wenn als Versuchstemperatur 25° C gewählt wurde (nach WILSON 1921). Insgesamt fanden für jede der ausgesuchten Feuchtigkeiten 36 solche Trockenkammern Verwendung. Die im Versuch benützten Tiere stammten aus natürlichen Populationen und waren in der Nähe von Zürich am Vortag gesammelt worden. Aus dem Fang wurden die Männchen herausortiert, über Nacht auf Maisfutter gesetzt und am folgenden Morgen zu zehn Individuen getrennt nach Arten in die Glastuben gebracht. Der Zusammenschluss von zwei Tuben zu einer Trockenkammer erfolgte für alle Tuben gleichzeitig. In Abständen von zwei Stunden wurden von jeder Art und Feuchtigkeit zwei Kammern nach toten Fliegen untersucht und darauf aus dem Versuch eliminiert. Als tot galten alle Fliegen, die nach dem Öffnen der Tuben nicht davonflogen oder davonliefen. Abb. 27 zeigt die mit der Zeit eintretende Häufigkeitsabnahme der überlebenden Tiere.

Vorerst scheint es, als ob bei 50% Feuchtigkeit *D. obscura*, bei 25% Feuchtigkeit *D. subobscura* etwas länger überlebte. In der rechnerischen Auswertung wird die Todeshäufigkeit je Art und Feuchtigkeit als Funktion des Logarithmus der Zeit dargestellt. Die so entstehende Kurve ist eine logarithmische „Sterbekurve“. Mit Hilfe der Flächenmethode von BEHRENS und KÄRBER (aus VAN DER WAERDEN 1957, S. 211) lässt sich nun eine mittlere Lebensdauer für jede Art berechnen. Diese Masszahl gibt die Zeit an, nach

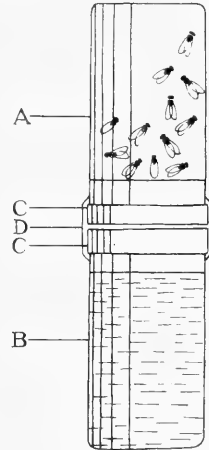


ABB. 26.

Trockenkammer für den Austrocknungsversuch.

- A = Fliegenbehälter;
- B = Säurebehälter;
- C = durchlöcherter Metalldeckel;
- D = Dichtung.

der noch 50% aller Tiere am Leben sind. Die mittlere Lebensdauer, ihre Streuung sowie die Prüfung ihrer Differenz sind in Tab. 19 enthalten.

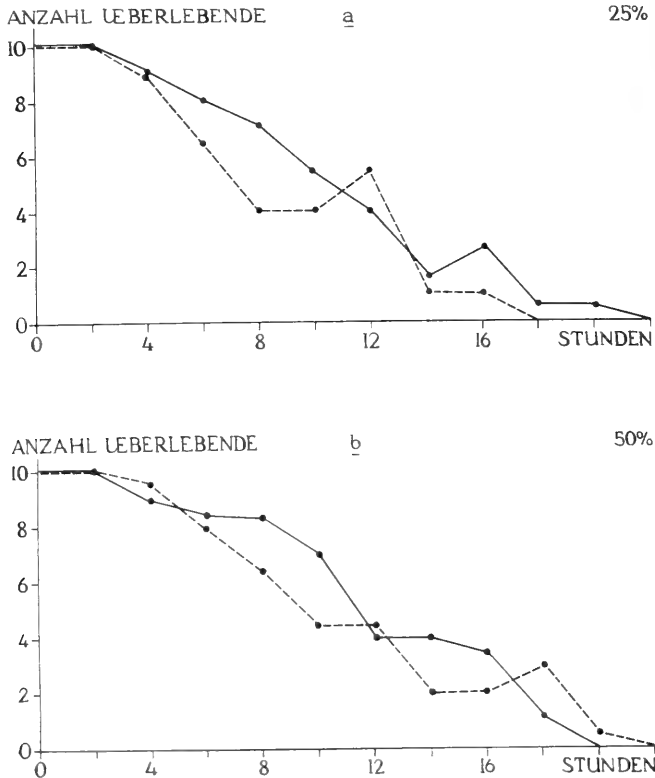


ABB. 27.

Abnahme der Anzahl überlebender Fliegen im Austrocknungsversuch bei 25% relativer Feuchtigkeit (Abb. a) und bei 50% relativer Feuchtigkeit (Abb. b). Abszisse: Anzahl Stunden nach Beginn des Versuches. Ordinate: Anzahl überlebende Fliegen pro Tubus (Mittel zweier Ablesungen). Die ausgezogene Linie gilt für *D. subobscura*, die gestrichelte für *D. obscura*.

Bei den beiden getesteten Feuchtigkeiten überlebte *D. obscura* weniger lang als *D. subobscura*. Die durchschnittlichen Lebenszeiten der Arten sind jedoch bei keiner der Feuchtigkeiten gesichert voneinander verschieden.

In Bezug auf das Versuchsmaterial sind noch zwei Beobachtungen von PERTUNEN (1956) erwähnenswert. Nach seinen Unter-

suchungen über die Trockenresistenz von *D. melanogaster* beeinflusste das Geschlecht der Tiere das Versuchsergebnis, indem sich die Weibchen gegenüber grosser Trockenheit widerstandsfähiger als die Männchen zeigten. Ebenso waren die Resultate uneinheitlich, wenn verschieden alte Fliegen verwendet wurden.

TAB. 19.

Mittlere Lebensdauer von *D. subobscura* und *D. obscura* (Logarithmus und Stunden) im Austrocknungsversuch. Bei 5% Irrtumswahrscheinlichkeit beträgt der Faktor g 1,96; die Unterschiede zwischen den mittleren Lebenszeiten sind somit nicht gesichert (nach VAN DER WAERDEN 1957, S. 336, Tafel 3).

	25 % relative Feuchtigkeit		50 % relative Feuchtigkeit	
	subobscura	obscura	subobscura	obscura
Logarithmus der mittleren Lebensdauer mit Streuung	0,968 \pm 0,042	0,872 \pm 0,044	1,010 \pm 0,04	0,983 \pm 0,039
Mittlere Lebensdauer in Stunden	9,29	7,45	10,23	9,62
t	1,60		0,47	

XI. DISKUSSION

Aus den Ergebnissen ihrer Ausbreitungsversuche mit *D. pseudoobscura* folgerten DOBZHANSKY & WRIGHT (1943, 1947), dass sich diese Art einerseits zufallsmässig und unabhängig vom Populationsdruck über das Gelände ausbreitet, dass andererseits aber auch die Mikroumgebung, vor allem die Vegetation, das Ausbreitungsgeschehen beeinflusst. Die vorliegende Arbeit lässt die Ausbreitung als hochkomplizierten Vorgang erscheinen, der sowohl von der allgemeinen physiologischen und verhaltensmässigen Konstitution der Art wie auch von den verschiedensten Aussenbedingungen abhängt.

Die Ausbreitung erfolgt dann zufallsmässig, wenn die mittleren zurückgelegten Distanzen proportional mit der Quadratwurzel aus der Zeit zunehmen. Im Hauptversuch „Wangenerwald“ zeigte sich eine solche Zunahme in den ersten vier Tagen; später trat eine Verzögerung ein. In anderen Versuchen („Adlisberg“, „Chäsberg“) waren die Werte für die mittleren Distanzen von allem Anfang an

höher als erwartet, so dass hier von einer zufallsmässigen Ausbreitung nicht die Rede sein kann. Vielmehr schien sich in diesen Versuchen der nach dem Aussetzen hohe Populationsdruck zu manifestieren.

Bei zufallsmässiger Ausbreitung ist es naheliegend, diese mit der Gasdiffusion zu vergleichen, deren Ursache die Temperaturbewegung der Moleküle ist. Die Diffusion hängt von der mittleren Geschwindigkeit der Gasmoleküle und damit von der Temperatur, gleichzeitig aber auch von der Anzahl der intermolekularen Zusammenstösse ab. Dieses Modell ist jedoch nur teilweise anwendbar, da bei der Ausbreitung Richtungsänderungen weniger durch die Interaktion der Fliegen als durch den Aktivitätstrieb und die Umweltfaktoren bestimmt werden. Immerhin sollte wie bei der Gasdiffusion eine Temperaturabhängigkeit der Ausbreitungsgeschwindigkeit zu beobachten sein, sofern eine erhöhte Temperatur eine grössere individuelle Fluggeschwindigkeit zur Folge hat. Tatsächlich fanden DOBZHANSKY & WRIGHT (1943, 1947) eine solche Beziehung bei *D. pseudoobscura*. Nun waren bei den Versuchen mit dieser Art die Witterungsbedingungen günstig: die Temperatur aufeinanderfolgender Tage schwankte viel weniger als im Wangenerwald, und bei jedem der Versuche in San Jacinto war die Durchschnittstemperatur um einige Grade höher. Im Versuch „Wangenerwald“ erwies sich der Temperaturbereich von 14—22° C als zu gross und die Durchschnittstemperatur für die drei Farbmuster als zu konstant, um die Abhängigkeit der Ausbreitung von der Temperatur nachweisen zu können.

Im Einzelversuch mögen viele Aussenfaktoren interferieren, die den Ausbreitungsvorgang als schwer analysierbar erscheinen lassen. Über längere Zeiträume hinweg betrachtet dürften sich hingegen die Einflüsse ausgleichen. Die Ausbreitung ist wohl im ganzen gesehen ein ruhiger Prozess, der sich im Rahmen der normalen Tieraktivität abspielt. So haben DOBZHANSKY und WRIGHT (1947) berechnet, dass die Streuung bei *D. pseudoobscura* nach einem Jahr etwa 0,72 km beträgt, und dass sich im selben Zeitraum die Hälfte der Nachkommenschaft der untersuchten Population über einen Kreis von 0,85 km Radius, 99% über einen Kreis von 2,2 km Radius verteilt. Bei *D. subobscura* und *D. obscura* ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit etwa dreimal kleiner, so dass diese Arten in der gleichen Zeit auch über ein kleineres Gebiet ausschwärmen werden.

Die Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit war es, Unterschiede

in der Ausbreitungsleistung der beiden Arten *D. subobscura* und *D. obscura* aufzudecken. Bei fast allen Faktoren, die das Ausbreitungsgeschehen beeinflussen, wurden solche Unterschiede gefunden. Sie sind aber komplexer Natur und können deshalb nicht generell erfasst werden. Für das Verständnis des differenzierten artspezifischen Verhaltens bedarf es der Einsicht in morphologische und physiologische Artunterschiede.

Die beiden zur *obscura*-Gruppe gehörenden Arten zeigen eine grosse morphologische Ähnlichkeit. Die Weibchen von *D. obscura* sind im Durchschnitt etwa 0,1 mm, die Männchen etwa 0,2 mm länger als die gleichen Geschlechter von *D. subobscura*. Die Flügel der Weibchen von *D. obscura* sind aber gleich lang, diejenigen der Männchen von dieser Art nur 0,1 mm länger als die Flügel des entsprechenden Geschlechts von *D. subobscura*. Obschon also *D. subobscura* die kleinere Art ist, hat sie beinahe gleich lange Flügel wie *D. obscura*. REED et al. (1942) massen die Flügelschlagfrequenz bei amerikanischen *Drosophila*-arten und versuchten damit, physiologische Unterschiede zwischen Rassen und Arten aufzudecken. Als Index für die Frequenz nahmen sie den Quotienten Thoraxvolumen: Flügelfläche. Da nun *D. subobscura* im Verhältnis längere Flügel hat als *D. obscura*, müsste ihre Flügelschlagfrequenz entsprechend niedriger sein. Ob daraus eine geringere Ausbreitungsgeschwindigkeit resultiert, kann allerdings nicht gesagt werden. Tatsächlich stellten wir fest, dass *D. subobscura* unter ähnlichen ökologischen Bedingungen (Versuch „Wangenerwald“) unter Umständen weniger weit flog als *D. obscura*.

Die anhand unserer Versuche festgestellten physiologischen Unterschiede zwischen den beiden Arten seien im folgenden kurz zusammengefasst:

1. *D. obscura* ist empfindlicher auf niedrige Temperaturen (unter etwa 16° C); die Folge davon ist eine geringere Ausbreitungsgeschwindigkeit.
2. *D. subobscura* ist aktiver bei höherer relativer Luftfeuchtigkeit, *D. obscura* bei niedrigerer relativer Luftfeuchtigkeit. Wenn wir annehmen, dass optimale Bedingungen die Fliegen zur Trägheit veranlassen (Behaglichkeitsbedingungen), so erscheint *D. subobscura* als trockenadaptierte, *D. obscura* hingegen als feuchtadaptierte Art.

3. *D. subobscura* ist stärker positiv phototaktisch.
4. *D. obscura* ist witterungsanfälliger als *D. subobscura*.

Die unter 1. und 2. erwähnten artspezifischen Unterschiede sind im Laboratoriumsversuch bestätigt worden (KOCH und BURLA, 1962). Bei *D. subobscura* stimmen also die physiologischen Reaktionen mit der Tendenz überein, sich über das Freiland auszubreiten, wo grössere Schwankungen in den physikalischen Umweltbedingungen auftreten. Welche Reaktionen es der Art erlauben, unter den vermehrt sich ändernden Bedingungen des Freilandes auszukommen, ist nicht bekannt. TAYLOR und KALMUS (1954) glauben, dass sich bei *Drosophila* primär eine erhöhte Sehschärfe in der Dämmerung entwickelt hat. In der Folge verschob sich die Flugperiodizität, die bei tropischen Arten nicht vorhanden ist, gegen frühere und spätere Tageszeiten; erst sekundär soll sich eine grössere Trockenresistenz entwickelt haben. Unsere Beobachtungen stimmen hierhin überein, indem *D. subobscura* ausgedehntere Flüge in der Dämmerung aufs Freiland unternimmt und resistenter gegen Trockenheit zu sein scheint. Die grössere Toleranz von *D. subobscura* gegenüber klimatischen Extremwerten ist ein gutes Argument für die Erklärung der euryöken Verbreitung dieser Art.

Eine zusätzliche Information über artspezifische Verhaltensunterschiede gibt der Vergleich der Ausbreitungsrate aller in dieser Beziehung untersuchten *Drosophila*arten. Obschon die Berechnungsgrundlage dieselbe ist, beruht dieser Vergleich nur auf groben Schätzungen und muss zudem mit Vorsicht aufgefasst werden, da die Versuchsbedingungen nicht identisch waren und die tägliche Flugdauer bei Arten der gemässigten und tropischen Klimate verschieden ist. Die durchschnittlichen Varianzen betragen bei *D. pseudoobscura*, einer Art der gemässigten Zone, 1500—8000 m² pro Tag (DOBZHANSKY und WRIGHT 1943, 1947), bei *D. willistoni*, einer tropischen Art, 30—605 m² pro Tag (BURLA et al. 1950), bei *D. subobscura* 2100—2200 m² pro Tag und bei *D. obscura* 1600—3100 m² pro Tag. Die beiden letztgenannten Arten sind ebenfalls in der gemässigten Zone verbreitet. Der Vergleich zeigt zuerst einmal, dass die Ausbreitungsgeschwindigkeit von *D. subobscura* und *D. obscura* von der gleichen Grössenordnung ist wie diejenige von *D. pseudoobscura*. Die etwa dreimal grössere Geschwindigkeit von *D. pseudoobscura* mag davon herrühren, dass bei den

Versuchen mit dieser Art die Köderarme über einen Kilometer lang waren, d.h. etwa fünfmal länger als in unseren Versuchen. Die Individuen mit grosser Flugdistanz wurden deshalb besser erfasst. Im weiteren ist aus dem Vergleich ersichtlich, dass sich die Arten der gemässigten Klimate wesentlich schneller ausbreiten als diejenigen der Tropen. Auch die Ausbreitungsgeschwindigkeit von *D. melanogaster* ist etwa 20 mal kleiner als diejenige von *D. pseudoobscura* (DOBZHANSKY und WRIGHT, 1943). *D. melanogaster*, heute eine kosmopolitische Art, stammt auch aus den Tropen. Die Sessilität tropischer Arten beruht darauf, dass sie Nahrungsspezialisten sind. Nach DOBZHANSKY (1956) ist die Futterspezialisierung dort gross, wo mehr Futterarten und mehr Tierarten vorkommen. Die ökologische Plastizität ist deshalb eingeschränkt. Aus der Spezialisierung resultiert eine Ortstreue, die bei tropischen Arten weitgehend chemotaktischer Natur ist. Die bei *D. obscura* beobachtete Ortsgebundenheit an den Wald dürfte hingegen eher optisch bedingt sein.

Beim Vergleich von Ausbreitungsleistungen verschiedener Arten muss man sich auch fragen, ob die Köderfangmethode genügend objektive Resultate liefert. Es lässt sich denken, dass der rasch sich ändernde Köderzustand Streuungen im Fangergebnis bewirkte, wobei allerdings beide untersuchten Arten gleichsinnig auf diese Änderungen reagierten. Aus faunistischen Erhebungen geht hervor, dass *D. subobscura* und *D. obscura* relativ polyphag sind. Nach DOBZHANSKY et al. (1956) und BRITA DA CUNHA et al. (1957) fressen subtropische *Drosophila*-arten im Gegensatz zu den tropischen viele Hefearten; andererseits ziehen sie bestimmte Hefearten vor. Diese potentielle Polyphagie verleiht den subtropischen Arten eine grosse ökologische Plastizität. Der Befund dürfte auch für *D. subobscura* und *D. obscura* zutreffen. TAYLOR (1952) hat für den *Drosophila*-fang eine spezielle Saugmaschine konstruiert, die von Aussenfaktoren unabhängige Ergebnisse liefert. Für unsere ausgedehnten Versuche wurde jedoch aus mancherlei Gründen auf die Anwendung solcher Apparate verzichtet.

Neben dem Vergleich der Ausbreitungsleistung von *D. subobscura* und *D. obscura* ist auch das Orientierungsverhalten der beiden Arten einer näheren Betrachtung wert. Wenn nämlich während des Fluges eine Orientierung nach bestimmten Umweltfaktoren erfolgt, ist die Hypothese der zufallsmässigen Ausbreitung in

Frage gestellt. Flugfähige Insekten werden sich vor allem optisch und geruchlich orientieren. Ebenso können der Wind und das erdmagnetische Feld richtungsbestimmend wirken. Während über alle diese Orientierungsfaktoren bei einzelnen Insekten schon einiges bekannt ist, z. B. über die optische und geruchliche Orientierung bei Bienen und Schmetterlingen, oder über den Einfluss des Erdmagnetfeldes bei Flügen von Schmetterlingen und Mätkäfern (SCHNEIDER 1960), weiss man bei *Drosophila* wenig darüber. Einzig vom Licht kann gesagt werden, dass es offenbar bei *Drosophila* als Stimulans wirkt, indem es die Aktivität reguliert (DOBZHANSKY und EPLING 1944, KOCH und BURLA 1962). Unsere Versuche belegen einen wesentlichen, verhaltensbestimmenden Einfluss des Lichtes vor allem bei *D. subobscura*: Häufung am Waldrand, vermehrtes Aufsuchen von lichten Stellen im Waldinnern, morgendliches und abendliches Ausschwärmen aus dem Wald ins freie Feld hinaus, differenzierte Reaktion im Freiland auf sonnenbeschienene und dunkle Waldränder. Die Arenaversuche lassen deutlich erkennen, dass das optische Verhalten bei *D. subobscura* ausgeprägter ist als bei *D. obscura*, da sie auf den Waldrand, die Sonne und die Helligkeit des Himmels reagiert. Bei Ausbreitungsversuchen in heterogenem Gelände findet dieses unterschiedliche Orientierungsverhalten seinen Ausdruck in der verschiedenen Ausbreitungsleistung der beiden Arten.

Die differenzierteren sinnesphysiologischen Reaktionen sowie die grössere Toleranz gegenüber klimatischen Extremwerten bei *D. subobscura* machen es wahrscheinlich, dass diese Art ökologisch plastischer ist als *D. obscura*. Dieser Befund stimmt mit demjenigen von BURLA (1951) überein, wonach *D. subobscura* die grössere ökologische Valenz besitzt.

ZUSAMMENFASSUNG

Markierte Individuen von *D. subobscura* und *D. obscura* wurden in den Jahren 1957—1960 an sechs verschiedenen Plätzen im Kt. Zürich ausgesetzt und während der darauffolgenden Tage mittels Köder und Netz wieder eingefangen. Die Versuche sollten über die Ausbreitungsgeschwindigkeit der beiden Fliegenarten und deren Beeinflussung durch Umweltfaktoren sowie über die Art-

spezifität des Ausbreitungsverhaltens Aufschluss geben. Die Zahl der pro Versuch ausgesetzten Fliegen lag in der Regel zwischen 5000 und 10 000 je Art. Der Anteil der wieder eingefangenen Fliegen schwankte bei *D. subobscura* zwischen 7 und 13%, bei *D. obscura* zwischen 5 und 19%.

In einer ersten Versuchsreihe befand sich der Freilassungsort im Waldinnern. Die Varianz als Mass für die Ausbreitungsgeschwindigkeit stieg während vier Tagen bei *D. subobscura* auf 10 660 m², bei *D. obscura* auf 14 530 m². Diese Masszahlen sind etwa dreimal kleiner als die für die nordamerikanische Art *D. pseudoobscura* berechneten. In der gleichen Zeit legten die Fliegen von *D. subobscura* mittlere Distanzen bis zu 101 m, diejenigen von *D. obscura* solche bis zu 114 m zurück. Die Ausbreitung kann in den ersten vier Tagen nach dem Aussetzen bei beiden Arten vom Populationsdruck unabhängig und rein zufällig sein; später tritt eine Verzögerung ein. Statistische Prüfverfahren ergeben, dass sich *D. obscura* im Wald gleich schnell oder schneller ausbreitet als *D. subobscura*. Beide Arten halten sich auch im Kronendach der Bäume auf; im Waldinnern ist *D. obscura* in den Baumkronen die häufigere Art.

In einer zweiten Versuchsreihe wurde der Freilassungsort an den Waldrand verlegt. Die mittlere, während zweier Tage vom Waldrand ins freie Feld hinaus zurückgelegte Distanz mass bei *D. subobscura* 22 m, bei *D. obscura* 9 m. Vom Waldrand in den Wald hinein wurden von beiden Arten etwa 26 m zurückgelegt. Der statistische Vergleich dieser Zahlen zeigt, dass *D. subobscura* vom Waldrand sowohl ins freie Feld hinaus wie in den Wald hinein fliegt. *D. obscura* hingegen meidet das offene Feld und breitet sich fast ausschliesslich in den Wald hinein aus.

Einzelne Umweltfaktoren wirken verschieden stark auf die Ausbreitungsaktivität der beiden Arten. So verzögern schlechtes Wetter und niedere Temperaturen die Ausbreitungsgeschwindigkeit bei *D. obscura* in stärkerem Mass als bei *D. subobscura*. Eine direkte Abhängigkeit der Ausbreitungsleistung von der Temperatur, wie sie bei *D. pseudoobscura* und bei *D. willistoni* nachgewiesen wurde, tritt bei *D. obscura* nicht in Erscheinung. *D. subobscura* schwärmt weniger intensiv bei erhöhter Temperatur, während eine hohe relative Luftfeuchtigkeit aktivierend auf diese Art wirkt. *D. subobscura* ist auch stärker positiv phototaktisch.

Ein 60 m breiter Fluss wird von *D. subobscura* mit grösserer Leichtigkeit überquert als von *D. obscura*. Die Flüsse des schweizerischen Mittellandes bilden für die erstgenannte Art keine Ausbreitungsschranken.

Drei verschiedene, im Gelände aufgestellte Arenatypen dienen zur Prüfung des Orientierungsverhaltens. Beide Arten richten sich visuell nach dem Waldrand aus, wobei die Reaktionen bei *D. subobscura* viel ausgeprägter sind. Ausserdem beeinflussen bei dieser Art auch die Helligkeit des Himmels, die Bewölkung sowie die auf- und untergehende Sonne die Flugrichtung. Im freien Feld sind die Ortsveränderungen ungerichtet.

Auch im Freilandversuch zeigt sich, dass optische Eindrücke das Ausbreitungsverhalten bestimmen. Wenn die Fliegen inmitten einer Waldschneise ausgesetzt werden, fliegen sie mit verschiedener Häufigkeit die beiden Waldränder an. Diese Reaktion tritt wiederum bei *D. subobscura* deutlicher in Erscheinung.

In einem Austrocknungsversuch lebte *D. subobscura* bei 50% wie auch bei 25% relativer Feuchtigkeit durchschnittlich länger als *D. obscura*. Bei keiner der beiden Feuchtigkeiten sind aber die Unterschiede statistisch gesichert.

Die Ausbreitung ist bei den beiden untersuchten Arten ein komplexes Geschehen. Sie resultiert nicht nur aus einer zufälligen, ungerichteten Bewegung der Fliegen, sondern wird auch wesentlich durch physiologische Bedingungen, durch Umwelteinflüsse und durch ein Orientierungsverhalten bestimmt. Die aus faunistischen Erhebungen gewonnenen Erkenntnisse über die verschiedene ökologische Plastizität der beiden Arten werden bestätigt: zur grösseren ökologischen Valenz von *D. subobscura* kommt die grössere Ausbreitungspotenz im freien Feld und eine grössere Resistenz gegen extreme Witterungsbedingungen.

RÉSUMÉ

Pendant les années 1957 à 1960, des individus marqués des deux espèces *D. subobscura* et *D. obscura* ont été lâchés à diverses reprises en trois points du canton de Zürich et capturés les jours suivants grâce à des appâts et des filets, afin de déterminer leurs vitesses de dispersion respectives, l'influence des facteurs externes et les modalités spécifiques de leur comportement d'orientation.

Le nombre de mouches lâchées était dans la règle de 5 000 à 10 000 individus de chaque espèce par expérience, et la proportion des captures variait entre 7 et 13% pour *D. subobscura* et entre 5 et 19% pour *D. obscura*.

Dans une première série d'expériences, les mouches furent lâchées au milieu d'un bois. La variance, prise comme mesure de la vitesse de dispersion, s'éleva, au cours de 4 jours, à 10 660 m² pour *D. subobscura* et à 14 530 m² pour *D. obscura*, mesures qui sont environ trois fois plus petites que celles qui ont été calculées pour l'espèce nord-américaine *D. pseudoobscura*. Les distances absolues maximum couvertes furent de 101 m pour *D. subobscura* et de 114 m pour *D. obscura*. Pendant les quatre premiers jours, la dispersion, chez les deux espèces, peut être indépendante de la pression de population et purement fortuite; plus tard, il se produit un ralentissement. L'analyse statistique montre que, dans la forêt, *D. obscura* se disperse aussi rapidement ou plus rapidement que *D. subobscura*. Les deux espèces se trouvent aussi dans la couronne des arbres, où *D. obscura* est la plus fréquente.

Dans la deuxième série d'expériences, les mouches furent lâchées à la périphérie du bois. La distance moyenne parcourue en direction du terrain découvert fut de 22 m en deux jours pour *D. subobscura* et de 9 m en deux jours pour *D. obscura*. En direction de l'intérieur du bois, les deux espèces ont couvert en moyenne 26 m dans le même temps. Les comparaisons statistiques montrent que *D. subobscura* se répand indifféremment dans le bois ou à l'extérieur, tandis que *D. obscura* évite le terrain découvert et se répand presque exclusivement dans la forêt.

Les facteurs externes agissent différemment sur les deux espèces: le mauvais temps et une température basse ralentissent davantage la dispersion de *D. obscura* que celle de *D. subobscura*, mais il n'apparaît pas de corrélation directe entre la dispersion et la température telle que celle qui a été constatée chez *D. pseudoobscura* et *D. willistoni*. *D. subobscura* essaime moins par température élevée, tandis qu'une humidité de l'air élevée a une action stimulante sur cette espèce. Elle a aussi un plus fort phototropisme positif. *D. subobscura* franchit une rivière de 60 m de large plus facilement que *D. obscura*. Pour cette première espèce les cours d'eau du plateau suisse ne constituent pas un obstacle à la dispersion.

Le comportement d'orientation a été examiné à l'aide de trois types d'arènes disposées sur le terrain. Les deux espèces s'orientent visuellement d'après la lisière de la forêt et les réactions de *D. subobscura* sont beaucoup plus accentuées. Chez cette espèce la clarté du ciel, la nébulosité, la direction du soleil levant ou couchant influencent aussi la direction de vol. En terrain découvert, les déplacements ne sont pas orientés. Quand les mouches sont lâchées au milieu d'une coupure entre deux bois, elles se dirigent en nombre inégal vers les deux lisières. Cette réaction aussi est plus nette chez *D. subobscura*.

Dans des expériences de dessiccation à 50% et à 25%, *D. subobscura* a survécu en moyenne plus longtemps que *D. obscura*, mais les différences ne sont pas statistiquement significatives.

Chez les deux espèces en question la dispersion est donc un processus complexe, qui n'est pas simplement le résultat de déplacements fortuits et non dirigés, mais elle dépend essentiellement de conditions physiologiques, d'influences du milieu et du comportement spécifique d'orientation. La plus grande puissance de dispersion de *D. subobscura* en terrain découvert et sa moindre sensibilité aux conditions météorologiques extrêmes corroborent les constatations basées sur la faunistique, de plus grande plasticité écologique de cette espèce.

SUMMARY

D. subobscura and *D. obscura* are two closely related species which are both abundant in Swiss forests. In order to study their dispersal performance several release experiments were made using flies marked with an adhesive colouring powder. Of each species 5000-10 000 individuals were liberated and thereafter recaptured at intervals from 12 to 24 hours. The proportion of recaptures was 7-13% for *D. subobscura* and 5-19% for *D. obscura*.

Inside the woods the dispersal rates were either similar in both species or slightly larger for *D. obscura*. In some experiments the flies dispersed randomly; in others there was a tendency of both species to move at a higher rate in the first few days, pointing to a dependence of dispersal rate upon population density. Vertical movements were shown to be more pronounced in *D. obscura*. When released at the edge of a forest, *D. subobscura* moved equally

fast into the wood as out into open fields, whereas *D. obscura* appeared to avoid the open area. Environmental factors such as rain and low temperatures have a marked influence upon the magnitude of dispersal rates, especially evident in *D. obscura*. At high temperatures and low aerial humidities *D. subobscura* is the less active of the two.

When released on the bank of a river sixty meters wide, the majority of *D. obscura* remained on the bank of release, whereas *D. subobscura* crossed the river in appreciable numbers. This experiment as well as those made on edges of forests indicate that *D. subobscura* is able to navigate in the open country.

In order to test whether this ability depends upon visual orientation, flies were exposed in arenas to the contour of the edge of a forest. Whereas *D. obscura* behaved in an unpredictable manner, *D. subobscura* concentrated in the arena in a manner indicating orientation either towards or away from the wood. The movements especially in *D. subobscura* were also influenced by the sun's position.

On the whole, dispersal proved to be a complex phenomenon. Displacement is not due to chance but depends upon physiological conditions, environmental factors and on specific orientation behavior. The greater dispersal rate of *D. subobscura* on open land and its more marked independence towards extreme meteorological conditions thus corroborate what was already known of its much greater ecological plasticity.

LITERATURVERZEICHNIS

- ANDREWARTHA, H. G. and BIRCH, L. C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. Univ. of Chicago Press, 782 p.
- ARAGÃO, M. B., FROTA-PESSÔA, E. and MARGEM, N. 1952. *A new radioactive method for marking mosquitoes*. Notas de Física No. 4, Centro Brasileiro de pesquisas físicas, Rio de Janeiro.
- BENZ, G. 1956. *Der Trockenheitssinn bei Larven von Drosophila melanogaster*. *Experientia* 12 (8): 297-299.
- BURLA, H., BRITO DA CUNHA, A., CAVALCANTI, A. G. L., DOBZHANSKY, Th. and PAVAN, C. 1950. *Population density and dispersal rates in Brazilian Drosophila willistoni*. *Ecology* 31 (3): 393-404.
- 1951. *Systematik, Verbreitung und Oekologie der Drosophila-Arten der Schweiz*. *Rev. suisse Zool.* 58 (2): 23-175.

- BURLA, H. und GREUTER, M. 1959. *Vergleich des Migrationsverhaltens von Drosophila subobscura und Drosophila obscura*. Rev. suisse Zool. 66 (11): 272-279.
- und GREUTER, M. 1959. *Einige Komponenten des Ausbreitungsvorganges bei Drosophila*. Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. Zürich 104: 236-245.
- und GREUTER, M. 1960. *Orientierungsversuche mit Drosophila obscura und Drosophila subobscura*. XI. Internat. Kongress für Entomologie: 597-598.
- BRITO DA CUNHA, A., SHIHATA, A. M., EL TABEY, A. and DE OLIVEIRA, W. 1957. *A study of the diets and nutritional preferences of tropical species of Drosophila*. Ecology 38:98-106.
- DOBZHANSKY, Th. and WRIGHT, S. 1943. *Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in Drosophila pseudoobscura*. Genetics 28: 304-340.
- and EPLING, C. 1944. *Contributions to the Genetics, Taxonomy, and Ecology of Drosophila pseudoobscura and its Relatives*. Carn. Inst. of Washington Publ., Washington, 1-183.
- and WRIGHT, S. 1947. *Genetics of natural populations. XV. Rate of diffusion of a mutant gene through a population of Drosophila pseudoobscura*. Genetics 32: 303-324.
- , COOPER, D. M., PHAFF, H. J., KNAPP, E. P. and CARSON H. L. 1956. *Differential attraction of species of Drosophila to different species of yeasts*. Ecology 37 (3): 544-550.
- ELTON, C. 1956. *Animal ecology*. London, Sidgwick and Jackson Ltd., 209 p.
- FABRY, R. 1950. *Bodenuntersuchung im Gelände*. Carl Hauser Verlag, München, 141 p.
- FINSINGER, F. 1958. *Der Tagesgang der Flugaktivität von Drosophila und seine Abhängigkeit von Klimatelementen*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 33 (3/4): 53-57.
- HADORN, E., BURLA, H., GLOOR, H. und ERNST, F. 1952. *Beitrag zur Kenntnis der Drosophila-Fauna von Südwest-Europa*. Ztschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 84: 133-163.
- HERTING, B. 1955. *Untersuchungen über die Oekologie der wildlebenden Drosophilaarten Westfalens*. Z. Morph.- u. Oekol. Tiere, Bd. 44: 1-42.
- JACK, R. W. and WILLIAMS W. L. 1937. *The effect of temperature on the reaction of Glossina morsitans Westw. to light*. Bull. Entomol. Research 28: 499-503.
- JOYET, G. 1957. *La base expérimentale et la signification de la dose de rayonnement maximum admissible*. Ztschr. f. med. Isotopenforschung 1 (2): 1-26.
- KOCH, R. und BURLA, H. 1962. *Ausbreitungsleistungen von Drosophila subobscura und Drosophila obscura im Laboratoriumsversuch*. Rev. suisse Zool. 69 (2): 325-334.

- LINDER, A. 1960. *Statistische Methoden*. Birkhäuser Verlag, Basel. 484 p.
- MAC LEOD, J. and DONNELLY, J. 1957. *Individual and group marking methods for fly population studies*. Bull. of Entomol. Res. 48: 585-592.
- NIELSEN, E. T. 1961. *On the habits of the migratory butterfly *Ascia monuste* L.* Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk 23 (11): 1-81.
- PATTERSON, J. T. 1943. *The Drosophilidae of the Southwest*. Univ. Texas Publ. 4313: 7-216.
- PERTTUNEN, V. and SALMI, H. 1956. *The responses of *Drosophila melanogaster* to the relative humidity of the air*. Ann. Entomol. Fennici 22 (1): 36-45.
- REED, S. C., WILLIAMS, C. M. and CHADWICK, L. E. 1942. *Frequency of wing-beat as a character for separating species, races and geographic varieties of *Drosophila**. Genetics 27: 349-361.
- SAKAI, K., NARISE, T., HIRAIZUMI, Y. and IYAMA, S. 1958. *Experimental studies on migration in *Drosophila melanogaster**. Evolution 12: 93-101.
- SHIHATA, A. M. and EL TABEY, A. 1951. *The occurrence and distribution of yeast in *Drosophila**. Ph. D. Thesis. University of California. Berkeley.
- SNEDECOR, G. W. 1950. *Statistical Methods*. The Iowa State College Press, Ames, Iowa. 485 p.
- SCHNEIDER, F. 1958. *Sinnesphysiologische Untersuchungen im Dienste der landwirtschaftlichen Entomologie*. Mitt. schweiz. entomol. Ges. 31 (2): 146-154.
- 1960. *Beeinflussung der Aktivität des Maikäfers durch Veränderung der gegenseitigen Lage magnetischer und elektrischer Felder*. Mitt. schweiz. entomol. Ges. 33 (4): 223-237.
- STEINER, G. 1953. *Zur Duftorientierung fliegender Insekten*. Die Naturw. 40 (19): 514-515.
- 1954. *Über die Geruchs-Fernorientierung von *Drosophila melanogaster* in „ruhender“ Luft*. Die Naturw. 41 (12): 287-288.
- TAYLOR, L. R. and KALMUS, H. 1954. *Dawn and dusk flight of *Drosophila subobscura**. Nature 174: 221-223.
- TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W. and TIMOFEEFF-RESSOVSKY, E. A. 1940. *Populationsgenetische Versuche an *Drosophila**. Zeit. ind. Abst. Vererbl. 79: 28-49.
- VAN DER WAERDEN, B. L. 1957. *Mathematische Statistik*. Springer Verlag, 360 p.
- WELLINGTON, W. G. 1949. *The effects of temperature and moisture upon the behavior of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* Clemens*. Scientific Agriculture 29 (5): 201-229.
- , SULLIVAN, C. R. and GREEN, G. W. 1951. *Polarized light and body temperature level as orientation factors in the light reactions of some hymenopterous and lepidopterous larvae*. Can. J. Zool. 29: 339-351.

- WIGGLESWORTH, V. B. 1941. *The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanus corporis* De Geer.* Parasitol. 33: 67-109.
- WILDBOLZ, T. 1958. *Über die Orientierung des Apfelwicklers bei der Eiablage.* Mitt. schweiz. entomol. Ges. 31 (1): 25-34.
- und BAGGIOLINI, M. 1959. *Über das Mass der Ausbreitung des Apfelwicklers während der Eiablageperiode.* Mitt. schweiz. entomol. Ges. 32 (2, 3): 244-257.
- WILLIAMS, C. B. 1958. *Insect migration.* The New Naturalist, Collins, London, 235 p.
- WILSON, R. E. 1921. *Humidity control by means of sulfuric acid solutions, with critical compilation of vapor pressure data.* J. of Industr. and Engin. Chemistry 13 (4): 326.
-

TABLE

par ordre alphabétique d'auteurs,
des matières contenues dans les tomes 61 à 70

(1954-1963)

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

- AELLEN, V. Description d'un nouvel *Hipposideros* (*Chiroptera*) de la Côte d'Ivoire. Avec 2 figures dans le texte. T. 61 (1954), pp. 473-483.
 — Les Chiroptères africains du Musée zoologique de Strasbourg. T. 64 (1957), pp. 189-214.
 — Contribution à l'étude de la faune d'Afghanistan 9. Chiroptères. Avec 1 figure dans le texte. T. 66 (1959), pp. 353-386.
 — Contribution à l'étude de la faune d'Afghanistan 21. Diptères Pupipares parasites de Chiroptères. Avec 2 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 555-567.
- AELLEN, V. et STRINATI, P. Matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse. T. 63 (1956), pp. 183-202.
 — Nouveau matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse. T. 69 (1962), pp. 25-66.
- ALTNER, H. Über die Collembolenfauna des Mittelmeergebietes. I. Collembolen von der Insel Stromboli. Mit 8 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 265-272.
- ANDERS, G. L'effet pléiotrope de la mutation *lozenge* chez différentes espèces de Drosophiles. T. 63 (1956), pp. 312-317.
 — Papierchromatographischer Nachweis von höheren, nichtflüchtigen Fettsäuren bei *Drosophila melanogaster*. Mit 5 Textabbildungen. T. 67 (1960), pp. 171-183.
- ANDERS, G. und URSPRUNG, H. Bildung von Pigmentschollen im Auge von *Drosophila melanogaster* nach experimenteller Schädigung der Imaginationanlagen. Mit einer Textabbildung. T. 66 (1959), pp. 259-265.
- BADER, C. Das Darmsystem der Hydracarin. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Mit 40 Abbildungen. T. 61 (1954), pp. 505-549.
 — Das gestörte Geschlechtsverhältnis bei Hydracarin. Mit 3 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 266-271.
- BADONNEL, A. Un Psoque cavernicole du Moyen-Congo. Avec 8 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 761-764.
- BAER, J. G. Méaventure d'un parasitologiste. T. 61 (1954), p. 484.
 — Revision critique de la sous-famille *Idiogeninae* Fuhrmann 1907 (Cestodes: *Davaineidae*) et étude analytique de la distribution des espèces. Avec 33 figures dans le texte. T. 62 (1955), pp. 3-51. Fasc. suppl.
 — Trématodes et Cestodes récoltés en Côte d'Ivoire, avec remarques sur la famille des *Dicrocoeliidae* Odhner et sur les parasites des Damans. Avec 14 figures dans le texte. T. 64 (1957), pp. 547-575.

- BALLS, M. Spontaneous neoplasms in amphibians. Summary. T. 69 (1962), pp. 285-286.
- Xenoplastic implantation of amphibian lymphoid tumours. With 5 figures. T. 70 (1963), pp. 237-244.
 - Methylcholanthrene — induced lymphosarcomas in the anuran amphibian *Xenopus laevis*. With 7 text-figures. T. 70 (1963), pp. 595-610.
- BALTZER, F. und CHEN, P. S. Über das zytologische Verhalten und die Synthese der Nukleinsäuren bei den Seeigelbastarden *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂ und *Paracentrotus* ♀ × *Sphaerechinus* ♂. T. 67 (1960), pp. 183-194.
- BALTZER, F., HARDING, C., LEHMAN, H. E. und BOPP, P. Über die Entwicklungshemmungen der Seeigelbastarde *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂ und *Psammechinus* ♀ × *Arbacia* ♂. Mit 15 Textfiguren und 1 Tabelle. T. 61 (1954), pp. 402-416.
- BARIGOZZI, C. und PASQUALE, A. DI. Lokalisierte polygenische Systeme, die die Manifestierung von Pseudomelanomen bei *D. melanogaster* bestimmen. Mit 4 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 300-305.
- BEAUMONT, G. DE. Recherches sur la denture et la cavité orale d'*Alopias vulpinus* Bonat. (*Selachii*). Avec 15 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 387-410.
- BEAUMONT, J. DE. Remarques sur la systématique des *Nyssoninae* paléarctiques (*Hym. Sphecid.*) Avec 47 figures dans le texte. T. 61 (1954), pp. 283-322.
- La styloplisation chez les *Sphecidae*. Avec 13 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 51-72.
 - *Bembix turca* Dahlb. et *flavescens* Sm. (*Hym. Sphecid.*) T. 64 (1957), pp. 607-623.
 - La classification des *Ammophila* et la valeur taxonomique de l'armature génitale (*Hym. Sphecid.*). Avec 28 figures dans le texte. T. 65 (1958), pp. 287-293.
 - Le genre *Laphyragogus* Kohl (*Hym. Sphecid.*) Avec 16 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 723-734.
 - Les Ammophiles paléarctiques du groupe de *nasuta*. (*Hym. Sphecid.*). Avec 65 figures dans le texte. T. 70 (1963), pp. 1-24.
- BECKER, R. Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von *Megapodius freyei* reinw. und ihre Beziehung zu der Nestlingsdune der Hühnervögel. Mit 65 Textabbildungen und 4 Tafeln. T. 66 (1959), pp. 411-527.
- Bau und Funktion des Genitalsystems von *Bosellia mimetica* Trinchese. T. 67 (1960), pp. 194-201.
- BENGTSSON, B., ETIENNE, M., JACOBSON, D. and NÖRGREN, A. Effect of extrahypophysial gonadotrophins on the mammary glands of hypophysectomized rats injected with insulin T. 64 (1957), pp. 685-698.
- BENOIT, J. Radiations lumineuses et activité sexuelle du Canard. Histoire d'une recherche. T. 64 (1957), pp. 577-587.
- BENOIT, P. L. G. Le genre *Pseudogonatopus* à Madagascar (*Hym.-Dryinidae*). Avec 6 figures dans le texte. T. 70 (1963), pp. 337-342.
- BENZ, G. Zur Funktion einiger Sinnesorgane bei Larven von *Drosophila melanogaster*. Mit 2 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 305-313.
- Der Erbfaktor *Kugel* (*Kg*) bei *Drosophila melanogaster*. Mit 5 Textabbildungen. T. 63 (1956), pp. 208-216.
 - Regionale Verteilung der Kathepsinaktivität im Schwanz von gefütterten und hungernden *Xenopus*-Larven. T. 64 (1957), pp. 337-349.
 - Quantitative Verteilung der Gewebeproteinasen (Kathepsine) in verschiedenen Organen männlicher und weiblicher Ratten. T. 65 (1958), pp. 294-300.
- BERNASCONI, R. Über einige für die Schweiz neue oder seltene höhlenbewohnende Insekten, Crustaceen und Mollusken. T. 69 (1962), pp. 67-76.

- BESUCHET, C. Larves et nymphes de Psélaphides (Coléoptères). Avec 12 figures dans le texte. T. 63 (1956), pp. 697-705.
- *Coleoptera Pselaphidae et Scydmaenidae*. Avec 26 figures dans le texte. T. 65 (1958), pp. 891-919.
- Revision des *Claviger* ibériques (*Coleopt. Pselaphidae*). T. 68 (1961), pp. 443-460.
- BINDER, E. Mollusques nouveaux de Côte d'Ivoire. Prosobranches d'eau douce. Avec 18 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 73-82.
- Anatomie de *Gyraulus gibbonsi* Nelson de Côte d'Ivoire (*Moll. Gasterop.*). Avec 2 figures dans le texte. T. 65 (1958), pp. 301-304.
- Anatomie et systématique des Mélanien d'Afrique occidentale (*Moll. Gastropoda*). Avec 11 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 735-759.
- BISCHLER, V. Une forme particulière de surdimutité avec blépharophimose et dystopie des points lacrymaux inférieurs, synophris, albinisme partiel et hypoplasie du stroma irien (*Syndrome de Klein-Waardenburg*). Avec 6 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 83-93.
- BLACKLER, A. W. Transfer of Primordial Germ-Cells between two Subspecies of *Xenopus laevis*. Summary. T. 69 (1962), pp. 286-287.
- BLOCH, S., HEDIGER, H., MULLER, C. und STRAUSS, F. Probleme der Fortpflanzung des Feldhasen. T. 61 (1954), pp. 485-490.
- BLÜTHGEN, P. A. P. Fedtschenko's turkestanische Vespiden-Ausbeute (*Hym., Vespoidea, Eumenidae*). Mit 8 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 7-23.
- BÖGLI, B. Das tubo-uterine Ventil beim Goldhamster. Mit 18 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 211-227.
- BOPP, P. Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere. Mit 24 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 83.
- Zur Topographie der Murmeltierterritorien. Mit 9 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 374-380.
- Kolonialterritorien bei Murmeltieren. Mit 7 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 295-299.
- Zur Topographie eines Kolonialterritoriums bei Murmeltieren. Mit 3 Abbildungen. T. 63 (1956), pp. 255-261.
- Zur Frage der Hirschpopulation im Schweizerischen Nationalpark. T. 65 (1958), pp. 305-311.
- BOURLIÈRE, F. Symposium sur les déplacements saisonniers des animaux. T. 68 (1961), pp. 139-143.
- BOUVIER, G. und HÖRNING, B. Parasitologische Untersuchungen am Steinwild der Schweiz, unter besonderer Berücksichtigung der Kolonien am Mont Pleureur und am Piz Albris. T. 70 (1963), pp. 611-676.
- BOVET, D., BOVET-NITTI, F., CANTORE, G. P., CASINOVÌ, G. C., LONGO, V. G., MARINI BETTOLLO, G. B., RENZI, L. et ROGERS, E. F. Sur un nouveau principe contracturant isolé de la Méduse *Rhizostoma pulmo* L. Avec 2 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 94-101.
- BOVET, J. Quelques particularités de l'anatomie de *Diplozoon paradoxum* v. Nordmann 1832. T. 68 (1961), pp. 166-172.
- Mise en évidence d'un effet directionnel dans le retour au gîte des Rongeurs. Résumé. T. 69 (1962), pp. 287-288.
- Etude, par l'analyse du contenu de pelotes de Chouette Effraie (*Tyto alba*), de fluctuations dans les populations de Micromammifères. Avec une table et une figure dans le texte. T. 70 (1963), pp. 244-249.
- BRINCKMANN, A. Die Morphologie der Schmuckfeder von *Aix galericulata* L. Mit 72 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 485-608.
- BRUNOLD, E. Die Entwicklung des weiblichen Genitalapparates von *Solenobia triquetrella* während des Puppenstadiums. Mit 4 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 208-211.

- BUCHER, N. Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Keimzellen und somatischen Zellen im Ovar von *Drosophila melanogaster*. Mit 34 Textabbildungen und 4 Tabellen. T. 64 (1957), pp. 91-188.
- BURCKHARDT, D. Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker. Mit 46 Textabbildungen und 16 Tabellen. T. 61 (1954), pp. 551-633.
- Über Unterschiede in der Dunenzahl von Meisennestlingen aus England und aus der Schweiz. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen. T. 62 (1955), pp. 314-319.
- Kindliches Verhalten als Ausdrucksbewegung im Fortpflanzungszeremoniell einiger Wiederkäuer. Mit 1 Textabbildung. T. 65 (1958), pp. 311-316.
- BÜRGIN-WYSS, U. Die Rückenanhänge von *Trinchesia coerulea* (Montagu). Eine morphologische Studie über Farbmuster bei Nudibranchiern. Mit 49 Textabbildungen und einer Farbtafel. T. 68 (1961), pp. 461-582.
- BURLA, H. Zur Kenntnis der *Drosophiliden*. Französisch West-Africa. Mit 224 Textabbildungen und 5 Tabellen. Fas. suppl. T. 61 (1954), pp. 1-218.
- Jahreszeitliche Häufigkeitsänderungen bei einigen schweizerischen *Drosophila*-Arten. Mit 5 Tabellen. T. 68 (1961), pp. 173-182.
- BURLA, H. und GREUTER, M. Vergleich des Migrationsverhaltens von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura*. Mit 4 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 272-279.
- BURLA, H. und KÄLIN, A. Biometrischer Vergleich zweier Populationen von *Drosophila obscura*. T. 64 (1957), pp. 246-252.
- BURNS, R. K. and BURNS, L. M. Observations on the breeding of the American opossum in Florida. T. 64 (1957), pp. 595-605.
- BUZZATI-TRAVERSO, A. A. Genetische Probleme der marinen Biologie. Mit 3 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 461-484.
- CAMENZIND, R. Untersuchungen über die bisexuelle Fortpflanzung einer paedogenetischen Galmücke. Mit einer Textabbildung. T. 69 (1962), pp. 377-384.
- CHAROLLAIS, E., Les métabolites des androgènes (17-cétostéroïdes) au cours du cycle normal et après hypophysectomie du Cobaye femelle. T. 64 (1957), pp. 288-293.
- CHAROLLAIS, E., LIBERT, O., PERRET, M. et ROSENBUSCH-WEIHS, D. Contribution à l'étude de la surrénalectomie du Cobaye. T. 64 (1957), pp. 773-787.
- CHEN, P. S. Elektrophoretische Bestimmung des Proteingehaltes im Blut normaler und letaler (*ltr*) Larven von *Drosophila melanogaster*. Mit 5 Textabbildungen und 2 Tabellen. T. 63 (1956), pp. 216-229.
- Trennung der Blutproteine von *Drosophila*- und *Culex*-Larven mittels Stärke-Gel-Elektrophorese. Mit 4 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 280-289.
- Trennung der freien Aminosäuren und Peptide von Seeigeleiern mittels Ionen-Austauschchromatographie. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen. T. 69 (1962), pp. 288-296.
- CHEN, P. S. und HADORN, E. Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Haemolymphe von *Drosophila*, *Ephesia* und *Corethra*. Mit 2 Textabbildungen und 3 Tabellen. T. 61 (1954), pp. 437-451.
- Zur Stoffwechselfysiologie der Mutante *letal-meander* (*lme*) von *Drosophila melanogaster*. Mit 6 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 338-347.
- COURRIER, R. Greffes et reliquats hypophysaires. T. 64 (1957), pp. 589-593.
- DELLA SANTA, E. Revision du genre *Oochoristica* Lühe (Cestodes). Avec 3 figures dans le texte. T. 63 (1956), pp. 1-113.

- DEMANGE, J.-M. Sur quelques Myriapodes cavernicoles de France et de Suisse. Avec 12 figures dans le texte. T. 65 (1958), pp. 843-855.
- DOTTRENS, E. Eugène Penard, président d'honneur de la Société Suisse de Zoologie, 1855-1954. Avec 1 figure. T. 61 (1954), pp. 1-8.
- Acclimatation et hybridation de Corégones. Avec 3 figures et 2 tableaux dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 101-118.
 - Systématique des Corégones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique. Avec 12 figures et 16 tableaux dans le texte. T. 66 (1959), pp. 1-66.
- DROIN, A. Potentialités morphogènes dans la peau du Triton en régénération. Avec 48 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 641-709.
- DU BOIS, A.-M. Action de l'alloxane sur les cellules de von Kupffer du foie de Cobaye. Avec 2 figures dans le texte. T. 61 (1954), pp. 490-494.
- Altérations provoquées chez le fœtus de Cobaye par l'injection d'alloxane à la femelle gravide. T. 64 (1957), pp. 268-271.
 - L'intoxication alloxanique chez la femelle gravide de Cobaye. 3. Effets de l'alloxane sur le foie de la mère et du fœtus. T. 64 (1957), pp. 625-650.
- DU BOIS, A.-M. et DUCOMMUN, S. Développement et teneur en glycogène du placenta de cobaye. Avec 3 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 118-138.
- DU BOIS, A.-M. et GRIESSEN, F. L'activité athrocytaire chez le fœtus de rat et de cobaye. Avec une planche. T. 70 (1963), pp. 249-252.
- DUBOIS, G. Les Trématodes de Chiroptères de la collection Villy Aellen. Etude suivie d'une révision du sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus 1937 (*Lecithodendriinae* Lühe). Avec 10 figures. T. 62 (1955), pp. 469-506.
- Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Avec 2 figures. T. 63 (1956), pp. 683-695.
 - Révision des *Cyclocoelidae* Kossack 1911 (*Trematoda*). Avec 11 figures et 5 tableaux dans le texte. T. 66 (1959), pp. 67-147.
 - Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Révision du sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus 1931 et des genres *Lecithodendrium* Looss 1896 et *Pycnoporos* Looss 1899. Avec 9 figures dans le texte. T. 67 (1960), pp. 1-80.
 - Rectification de la clé de détermination des espèces du sous-genre *Lecithodendrium* Looss 1896 (*Trematodes*) T. 68 (1961), pp. 303-304.
 - Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Le genre *Acanthatrium* Faust 1919. Avec 10 figures dans le texte. T. 68 (1961), pp. 273-302.
 - Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Avec 8 figures dans le texte. T. 69 (1962), pp. 386-407.
 - Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Révision du genre *Allassogonoporos* Olivier 1938 et note additionnelle sur le sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus 1931. Avec 4 figures dans le texte. T. 70 (1963), pp. 103-125.
- DURRER, H. und VILLIGER, W. Schillerfarben der Nektarvögel (*Nectariniidae*). Eine elektronenmikroskopische Untersuchung an *Nectarinia sperata brasiliensis* (Gm)-Sumatra und *Nectarinia cuprea septentrionalis* (Vincent)-Luluabourg, Kasai, Kongo. Mit 4 Abbildungen, 3 Tabellen, 4 Tafeln. T. 69 (1962), pp. 801-814.
- ERNST, E. Beobachtungen beim Spritzakt der *Nasutitermes*-Soldaten. Mit 1 Textabbildung. T. 66 (1959), pp. 289-295.
- Fremde Termitenkolonien in *Cubitermes*-Nestern. Mit 1 Textabbildung. T. 67 (1960), pp. 201-206.
- EUZET, L. Divers modes d'attachement des Cestodes Tétraphyllides. Avec 12 figures dans le texte. T. 61 (1954), pp. 462-473.

- EUZET, L. et TRILLES, J.-P. Sur l'anatomie et la biologie de *Cyclocotyla bellones* (Otto 1821) (*Monogenea-Polyopisthocotylea*). Avec 6 figures dans le texte. T. 68 (1961), pp. 182-193.
- EYMANN, H. und ROTH, H. Über das Wachstum junger, xenoplastischer Neuralimplantate (*Triton alpestris* — *Bombinator pachypus*) und den Einfluss des Wirtes. Mit 4 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 381-387.
- FAIN, A. et AELLEN, V. Les acariens psoriques parasites des Chauves-souris. XX. Un cas d'hyperparasitisme par *Nycteridocoptes poppei*. Nouvelles observations sur l'évolution cyclique de la gale sarcoptique chez les Chiroptères. Avec 5 photos dans le texte. T. 68 (1961), pp. 305-309.
- FAULHABER, I. und TARDENT, P. Das Verhalten der freien Aminosäuren im Verlauf der normalen und gehemmten Regeneration bei *Tubularia*. Mit 3 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 295-308.
- FIEDLER, W. Über einige Fälle von Markierungsverhalten bei Säugetieren. Mit 5 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 230-240.
- FIORONI, P. Zur Pigment- und Muskelentwicklung bei Squamaten Reptilien. Mit 74 Textabbildungen und 8 Tabellen. T. 68 (1961), pp. 727-874.
- Die embryonale Entwicklung der Kölliker'schen Organe von *Octopus vulgaris* Lam. Mit 8 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 497-511.
- FLÜCKIGER, E. Der Elektrolytstoffwechsel des Diaphragma nach Adrenalectomie und seine Beeinflussung durch Corticosteroide. T. 64 (1957), pp. 651-663.
- FLÜCKIGER, E. und OPERSCHALL, P. Die funktionelle Reife der Neurohypophyse bei neonaten Nestflüchtern und Nesthockern. T. 69 (1962), pp. 297-301.
- GALLERA, J. Contribution expérimentale à l'étude de l'histogénèse du cerveau chez les Amphibiens. Développement déficient de la limitante gliale externe. Avec 5 figures dans le texte. T. 63 (1956), pp. 661-681.
- Dissociation expérimentale entre la morphogénèse et la différenciation de l'ébauche neurale chez les Amphibiens. Avec 6 figures dans le texte. T. 68 (1961), pp. 311-330.
- Culture *in vitro* des blastodermes de Poulet. Rapports entre les feuilletts embryonnaires et le milieu nutritif contenant de la gélose. Avec 2 figures dans le texte. T. 70 (1963), pp. 587-594.
- GALLERA, J. et CRAMER, B. Répartition des grains de vitellus dans le cerveau chez de jeunes larves d'Urodèles, en rapport avec la formation du septum ventral médian et l'allongement du plancher du tube neural. T. 62 (1955), pp. 659-679.
- GALLIEN, L. Hormones sexuelles et différenciation du sexe chez les Amphibiens. Conséquences génétiques. Avec 7 figures dans le texte. T. 61 (1954), pp. 349-374.
- La dissociation médullo-corticale dans l'organogénèse des glandes génitales des Amphibiens et le problème des gonades vestigiales chez certains vertébrés. T. 64 (1957), pp. 665-672.
- GALLIKER, P. Morphologie und Systematik der Präimaginalen Stadien der schweizerischen *Solenobia*-Arten (*Lep. Psychidae*). Mit 29 Textabbildungen und 8 Tafeln. T. 65 (1958), pp. 95-183.
- GANDER, R. Primär- und Sekundär-Fluoreszenz-Beobachtungen an *Aedes*-, *Culex*- und *Anopheles*-Larven. Mit 2 Abbildungen. T. 65 (1958), pp. 317-323.
- GEIER, P. Observations sur les parasites du Carpacapse (*Cydia pomonella* L.) près de Genève. Avec 19 figures dans le texte. T. 64 (1957), pp. 497-525.
- GEIGER, H. R. Untersuchungen über freie Aminosäuren während der Adultentwicklung von *Culex pipiens* und *Culex fatigans* und deren Einfluss auf die Eireifung. Mit 24 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 583-626.
- GEIGER, W. Elektronenoptische Untersuchungen am Salmonidensperma. Mit 4 Textabbildungen. T. 62. (1955), pp. 325-334.

- GEIGY, R. Observations sur les Phacochères du Tanganyika. Avec 22 figures en 11 planches. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 139-163.
- Beziehungen zwischen Erreger und Überträger in der Epidemiologie des Afrikanischen Rückfallfiebers. T. 63 (1956), pp. 341-351.
- GEIGY, R. und ENGELMANN, F. Beitrag zur Entwicklung und Metamorphose des Darmes bei *Xenopus laevis* Daud. Mit 17 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 335-347.
- GEIGY, R. und GROBE, D. Die ökologische Abhängigkeit des Metamorphose-Geschehens bei *Sialis lutaria* L. Mit 1 Textabbildung. T. 65 (1958), pp. 323-328.
- GEIGY, R. und SARASIN, G. *In vitro*-Haltung von Rückfallfieber-Spirochaeten zur Analyse ihrer Organotropie. Mit 1 Textabbildung. T. 65 (1958), pp. 329-334.
- GEIGY, R. und SUTER, P. Zur Copulation der Flöhe. T. 67 (1960), pp. 206-210.
- GIHR, M. Zur Entwicklung des Hechtes. Mit 63 Textfiguren. T. 64 (1957), pp. 355-474.
- GISIN, H. Recherches sur la relation entre la faune endogée de Collemboles et les qualités agrologiques de sols viticoles. T. 62 (1955), pp. 601-648.
- Sur la faune européenne des Collemboles I. Avec 13 figures dans le texte. T. 64 (1957), pp. 475-496.
- Sur la faune européenne des Collemboles II. Avec 7 figures dans le texte. T. 65 (1958), pp. 773-778.
- Collemboles cavernicoles de la Suisse, du Jura français, de la Haute-Savoie et de la Bourgogne. Avec 1 tableau et 4 figures dans le texte. T. 67 (1960), pp. 81-99.
- Sur la faune européenne des Collemboles III. Avec 14 figures dans le texte. T. 67 (1960), pp. 309-322.
- Sur la faune européenne des Collemboles IV. Avec 27 figures dans le texte. T. 69 (1962), pp. 1-23.
- Collemboles d'Europe. V. Avec 20 figures dans le texte. T. 70 (1963), pp. 77-101.
- GISIN, H. et DA GAMA, M. M. Les *Seira* des environs de Genève (*Insecta, Collembola*). Avec 7 figures dans le texte. T. 69 (1962), pp. 785-800.
- GLOOR, R. D. Untersuchungen über die Wirkung der Letalfaktoren *l* 52 und *l* 8 von *Drosophila melanogaster*. Mit 20 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 409-463.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. Zur Morphologie und Ontogenese von Schultergürtel, Sternum und Becken von *Struthio*, *Rhea* und *Dromiceius*. Mit 49 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 609-772.
- GÖSSWALD, K. Zur Kastenbestimmung bei Ameisen. T. 62 (1955), pp. 372-386.
- GREUTER, M. W. Vergleich der Ausbreitungsaktivitäten von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura*. Mit 27 Textabbildungen. T. 70 (1963), pp. 759-856.
- GROBE, D. Mehrjährige Untersuchungen am Zooplankton des Sempachersees. Mit 27 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 1-93.
- GUÉNIN, H.-A. Le complexe hétérochromosomique du *Caenoblaps nitida* Schüst (*Col. Tenebr. Blaptinae*). Avec 15 figures dans le texte. T. 63 (1956) pp. 298-303.
- Contribution à la connaissance cytologique des Scorpions: les chromosomes de *Pandinus imperator* Koch. Avec 9 figures dans le texte. T. 64 (1957), pp. 349-353.
- GUÉNIN, H.-A. et GAUTIER, A. Observations sur la structure submicroscopique des chromosomes du *Blaps mucronata* Latr. (*Col. Tenebr.*) Note préliminaire. Avec 1 figure dans le texte et 2 planches. T. 67 (1960), pp. 210-216.

- GUÉNIN, H.-A. et STOCKER, B. Quelques caractéristiques biologiques et cyto-
logiques de deux Diptères du genre *Musidora*: *M. lutea* Panz. et
M. furcata Fall., l'une bisexuée et l'autre parthénogénétique. Avec
5 figures dans le texte et 2 microphotographies. T. 68 (1961),
pp. 193-196.
- GUIGNOT, F. Biospéléologie de l'A.E.F.: Un nouveau *Copelatus* (*Coleopt.*
Dytiscidae) des grottes du Moyen-Congo. T. 65 (1958), pp. 277-278.
- GUILLEMIN, R. Sur le rôle de la dasopressine comme médiateur possible de
la décharge d'ACTH. T. 64 (1957), pp. 673-683.
- GUYÉNOT, E. L'évolution des nucléoles dans les ovocytes de Batraciens. Avec
5 figures dans le texte. T. 65 (1958), pp. 879-889.
- GUYÉNOT, E. et YANOVSKY, A. Régression et régénération des excroissances
nuptiales de *Bombina variegata* L. Avec 17 figures dans le texte.
T. 62 (1955), pp. 507-538.
- HADORN, E. Über die Bildung der roten Augenpigmente von *Drosophila*
melanogaster in Transplantaten. T. 64 (1957), pp. 317-325.
— Zur Autonomie und Phasenspezifität der Letalität von Bastarden
zwischen *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans*. Mit
einer Textabbildung. T. 68 (1961), pp. 197-207.
- HADORN, E. und BUCK, D. Über Entwicklungsleistungen transplantierter
Teilstücke von Flügel-Imaginalscheiben von *Drosophila melanogaster*
Mit 5 Abbildungen. T. 69 (1962), pp. 302-310.
- HADORN, E. und CHEN, P. S. Die Feldorganisation der Spermatheken-Anlage
bei *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbildungen und 2 Tabellen.
T. 63 (1956), pp. 268-277.
- HADORN, E., GRAF, G. E. und URSPRUNG, H. Der Isoxanthopterin Gehalt
transplantiert Hoden von *Drosophila melanogaster* als nicht-auto-
nomes Merkmal. Mit 1 Textabbildung. T. 65 (1958), pp. 335-342.
- HADORN, E. und WALKER, I. *Drosophila* und *Pseudeucoila*. I. Selektions-
versuche zur Steigerung der Abwehrreaktion des Wirtes gegen den
Parasiten. Mit 5 Textabbildungen. T. 67 (1960), pp. 216-225.
- HAEFELFINGER, H. R. Inkretorische Drüsenkomplexe im Gehirn decapoder
Cephalopoden. (Untersuchungen an *Illex coindetii*.) Mit 5 Text-
abbildungen. T. 61 (1954), pp. 153-162.
— Zur Ontogenese des Vorderhirns bei Vögeln. Mit 6 Textabbildungen.
T. 65 (1958), pp. 343-350.
— Remarques sur le développement du dessin de quelques Glossodoridiens
(Mollusques Opisthobranches). Avec 8 figures dans le texte. T. 66
(1959), pp. 309-315.
— Beobachtungen an *Polycera quadrilineata* Müller (Moll., Nudibr.).
Mit 11 Textfiguren. T. 67 (1960), pp. 101-117.
— Neue und wenig bekannte Opisthobranchier der Gattungen *Trapania*
und *Caloria* aus der Bucht von Villefranche-sur-Mer (A.-M.). Mit
8 Textabbildungen. T. 67 (1960), pp. 226-238.
— Catalogue des Opisthobranches de la Rade de Villefranche-sur-Mer
et ses environs (A.-M.). Avec 1 tableau et 2 cartes. T. 67 (1960),
pp. 323-351.
— *Hervia costai* (n. nom.), ein wieder entdeckter Opisthobranchier des
Mittelmeeres. Mit 6 Textabbildungen und 1 Tabelle. T. 68 (1961),
pp. 207-217.
— Beiträge zur Kenntnis von *Peltodoris atromaculata* Bergh 1880 (*Mollusca*,
Opisthobranchiata). Mit 9 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 331-343.
— Quelques faits concernant la nutrition chez *Favorinus branchialis*
(Rathke 1806) et *Stiliger vesiculosus* (Deshayes 1864), deux Mollus-
ques Opisthobranches. Avec 4 figures dans le texte. T. 69 (1962),
pp. 311-316.

- HAEFELFINGER, H. R., Remarques biologiques et systématiques au sujet de quelques *Trinoniidae* de la Méditerranée (*Moll. Opisthobranchia*). Avec 11 figures dans le texte. T. 70 (1963), pp. 61-76.
- Bedarf die marine Fauna der mediterranen Küstenzone eines Schutzes? T. 70 (1963), pp. 252-258.
- HANS, H. P. von und LEHMANN, F. E. Verschiedenartige synergistische Effekte zweier SH-substituierter Morphostatika (β -*Mercaptoethanol* und *5,7-Dimercaptothiazolo [5,4-d] pyrimidin*). Mit 3 Textabbildungen. T. 67 (1960), pp. 353-371.
- HALLER, G. DE. L'isolement du symbiote intracellulaire de la Blatte (*B. germanica*) (note préliminaire). Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 164-170.
- Etude des formations nucléolaires dans les ovocytes de Batraciens. Cytochimie des protéines et acides nucléiques et examen au microscope électronique. Avec 2 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 529-544.
- HANDSCHIN, E. Zur Revision süd-amerikanischer Mantispiden. Mit 10 Textabbildungen und 2 Tafeln. T. 67 (1960), pp. 523-558.
- HAUSCHTECK, E. Die Chromosomen von fünf Ameisenarten. Mit 5 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 218-223.
- HEDIGER, H. Tierpsychologische Beobachtungen aus dem Terrarium des Zürcher Zoos. Mit 5 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 317-324.
- HEGG, Analysen von Grosswildkot aus dem schweizerischen Nationalpark zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung. Mit einer Textabbildung und 2 Tabellen. T. 68 (1961), pp. 156-165.
- HEIM DE BALSAC, H. et AELLEN, V. Les *Soricidae* de basse Côte d'Ivoire. Avec 15 figures dans le texte. T. 65 (1958), pp. 921-956.
- HENZEN, W. Homoplastische und xenoplastische Experimente über die Determination der Hornbildungen des Mundbereichs bei der *Bombinator*-Larve. Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle. T. 61 (1954), pp. 388-394.
- HEUSSER, H. Zum Häutungsverhalten von Amphibien. Mit 11 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 793-823.
- Die Bedeutung der äusseren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. Mit 11 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 1-39.
- Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von *Bufo bufo* L. Mit einer Textabbildung und einer Tabelle. T. 70 (1963), pp. 735-758.
- HODLER, F. Untersuchungen über den Crowd-Effekt an Kaulquappen von *Rana temporaria* L. Mit 3 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 350-359.
- HOFFMAN, R. L. Studies on spiroboloid millipeds. IV. Systematic and nomenclatorial notes on the family *Pachybolidae*. With 20 text-figures. T. 69 (1962), pp. 759-783.
- HÖRNING, B. Zur Kenntnis der Endoparasitenfauna des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*) in der Schweiz. Mit 1 Textabbildung. T. 70 (1963), pp. 25-45.
- HOWSE, P. E. Zur Evolution der Erzeugung von Erschütterungen als Benachrichtigungsmittel bei Termiten. Mit 3 Textabbildungen. T. 70 (1963), pp. 258-267.
- HUBER, W. und SÄGESSER, H. Verkeilung und Wölbung der Frontalia beim Reh (*Capreolus capreolus*). Mit 7 Textabbildungen. T. 70 (1963), pp. 267-277.
- HUGGEL, H. J. La pression sanguine du système veineux autonome de l'aile de la Roussette *Eidolon helvum* Kerr (*Macrochiroptera*). Avec 2 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 315-321.
- Zur Morphologie der Herzbildung bei den *Salmoniden* und *Scyliorhiniden*. Mit 2 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 111-119.
- Beitrag zur Temperatur- und Altersabhängigkeit der Herzfrequenz des Embryonalherzens. Mit 4 Graphischen Darstellungen. T. 68 (1961), pp. 121-135.

- HUGGEL, H. J., KLEINHAUS, A., HAMZEHPOUR, M. Composition du sang de *Salmo gairdneri irideus* et *Squalius cephalus*. Avec 1 tableau dans le texte. T. 70 (1963), pp. 286-290.
- HUIS IN'T VELD, L. G. Influence de la fonction endocrine du testicule sur l'excrétion de 17-cétostéroïdes neutres dans l'urine chez l'Homme. T. 64 (1957), pp. 789-805.
- HYNES, H. B. N. Note sur les *Gammarus* de Suisse. T. 64 (1957), pp. 215-217.
- IMPEKOVEN, M. Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers (*Aerocephalus scirpaceus*). Eine Verhaltensstudie. T. 69 (1962), pp. 77-191.
- INHELDER, E. Über das Spielen mit Gegenständen bei Huftieren. Mit 6 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 240-250.
- JAYLE, M.-F., GENET, Ph., PUJOL, L., VANDEL, S. Pouvoir œstrogène et activité lutéotrophique de différents produits de synthèse. T. 64 (1957), pp. 699-707.
- JOBLING, B. *Streblidae* from the French Ivory Coast, with a Description of New Species (*Diptera*). Two figures. T. 63 (1956), pp. 377-384.
- JOST, A. Le problème des interrelations thyroïdohypophysaires chez le fœtus et l'action du propylthiouracile sur la thyroïde fœtale du Rat. T. 64 (1957), pp. 821-832.
- KÄLIN, J. Zur Stammesgeschichte der *Crocodylia*. Mit 6 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 347-356.
- KÄLIN, J. und RICKENMANN, E. Zur vergleichenden Morphologie des Beckens der höheren Primaten. T. 63 (1956), pp. 303-312.
- KEISER, F. Beitrag zur Kenntnis der Syrphidenfauna von Ceylon (Dipt.). Mit 7 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 185-239.
- KIORTSIS, V. Le territoire embryonnaire de la patte antérieure du *Triton* étudié par les greffes hétéroplastiques. Avec 8 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 171-189.
- Un Bombinator monophthalme. Avec 2 figures dans le texte. T. 63 (1956), pp. 236-241.
- Développement de la crête chez la femelle du *Triton*. (Actions endocrines et déviation du nerf.) Avec 1 tableau et 4 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 149-163.
- KIORTSIS, V. et KIORTSIS, M. Fractionnement par électrophorèse sur papier des protéines sériques de trois espèces du genre *Triturus*. Avec 2 figures dans le texte. T. 67 (1960), pp. 119-127.
- KOCH, R. und BURLA, H. Ausbreitungsleistungen von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura* im Laboratoriumsversuch. Mit 8 Abbildungen. T. 69 (1962), pp. 325-334.
- KRAMER, E. Zur Schlangenfauna des Puschlavs. T. 65 (1958), pp. 279-284.
- Variation, Sexualdimorphismus, Wachstum und Taxionomie von *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) und *Vipera haznakovi* Nikolskij, 1909. Mit 9 Textabbildungen und 3 Tafeln. T. 68 (1961), pp. 627-722.
- KRAMER, E. und SCHNURRENBERGER, N. Systematik, Verbreitung und Ökologie der Libyschen Schlangen. Mit 13 Textabbildungen und 4 Tafeln. T. 70 (1963), pp. 453.
- KUMMER, H. Rang-Kriterien bei Mantelpavianen. Der Rang adulter Weibchen im Sozialverhalten, den Individualdistanzen und im Schlaf. T. 63 (1956), pp. 288-297.
- KUNZ, Y. Die embryonale Harnblase von *Lebistes reticulatus* (Guppy). T. 70 (1963), pp. 291-297.
- LAWRENCE, R. F. A collection of cavernicolous Arachnida from French Equatorial Africa. With 3 text-figures. T. 65 (1958), pp. 857-866.
- LEHMANN, F. E. Totale Regenerationshemmung am Schwanz der *Xenopus*-Larve, bewirkt durch partiell histostatische Substanzpaare. Mit 3 Textabbildungen und 1 Tabelle. T. 61 (1954), pp. 428-437.

- LEHMANN, F. E., Die Schwanzregeneration der *Xenopus*-Larve unter dem Einfluss phasenspezifischer Hemmstoffe. Mit 2 Textabbildungen. T. 64 (1957), pp. 533-546.
- LEHMANN, F. E. und HENZEN, M. Zur Mikrocytologie der Meiose und Mitose von *Tubifex*. Mit 2 Textabbildungen und 2 Tafeln. T. 70 (1963), pp. 298-304.
- LEHMANN, F. E. und MANCUSO, V. Der fibrilläre Feinbau des Mitoseapparates von *Tubifex* nach Behandlung mit verschiedenen Fixiermitteln. Mit 5 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 360-374.
- LEHMANN, F. E., MANNI, E. und BAIRATI, A. Der Feinbau von Plasmalemma und kontraktiler Vakuole bei *Amoeba proteus* in Schnitt- und Fragmentpräparaten. T. 63 (1956), pp. 246-255.
- LENDER, Th. Mise en évidence et propriétés de l'organisme de la régénération des yeux chez la Planaire *Polycelis nigra*. T. 62 (1955), pp. 268-275.
- LIBERT, O., DOVAZ, R. et PERRET, M. M. Les métabolites de la progestérone (GBS) dans le cycle normal et après hypophysectomie chez le Cobaye. T. 64 (1957), pp. 281-287.
- LOVERIDGE, A. On *Amphibia Salientia* from the Ivory Coast collected by Dr. V. Aellen. With 2 figures in the text. T. 62 (1955), pp. 129-162.
- LÜSCHER, M. Hemmende und fördernde Faktoren bei der Entstehung der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termiten *Kaloterme flavicollis* Fabr. T. 63 (1956), pp. 261-267.
- Über die Entstehung der Soldaten bei Termiten. Mit 2 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 372-377.
- LÜSCHER, M. und ENGELMANN, F. Über die Steuerung der Corpora allata-Funktion bei der Schabe *Leucophaea maderae*. T. 62 (1955), pp. 649-657.
- LÜSCHER, M. und WALKER, I. Zur Frage der Wirkungsweise der Königinnenpheromone bei der Honigbiene. Mit 4 Textabbildungen. T. 70 (1963), pp. 304-311.
- MACKIEWICZ, J. S. Systematic position of *Caryiophyllaeus fuhrmanni* Szidat, 1937 and *Lytocestus alestesi* Lynsdale, 1956 (*Cestoidea: Caryophyllidae*). T. 69 (1962), pp. 729-735.
- MARTIN, R. Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (*Cavia cobaya* Schreb. und *Rattus norvegicus* Erxleben). Mit 19 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 617-727.
- MARTIN, R. und TARDENT, P. Kultur von Hydroiden-Zellen *in vitro*. Mit 2 Tafeln. T. 70 (1963), pp. 312-316.
- MATTER, H. Die formale Genese einer vererbten Wirbelsäulenmissbildung am Beispiel der Mutante Crooked-tail der Maus. T. 64 (1957), pp. 1-38.
- MATHEY, R. Les chromosomes de *Macroscelides rozeti* Duvernoy (*Mammalia-Insectivora*). Existe-t-il une série polyploïde chez les *Macroscelidae*? Avec 11 figures dans le texte. T. 61 (1954), pp. 669-677.
- Nouveaux documents sur les chromosomes des *Muridae*. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les *Microtinae*. Avec 114 figures dans le texte. T. 62 (1955), pp. 163-206.
- Les chromosomes de *Galago senegalensis* Geoffroy (*Prosimii — Loriidae — Galaginae*). Avec 8 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 190-197.
- Deux contributions de la cytologie à la systématique des Microtinés. T. 62 (1955), p. 357.
- Cytologie comparée, systématique et phylogénie des *Microtinae* (*Rodentia-Muridae*). Avec 49 figures dans le texte. T. 64 (1957), pp. 39-71.
- Cytologie comparée et Taxonomie des *Chamaeleontidae* (*Reptilia-Lacertilia*). Avec 30 figures dans le texte. T. 64 (1957), pp. 709-732.

- MATTHEY, R. La position des genres *Ellobius* Fischer et *Prometheomys* Satunin dans la systématique des Microtinés. Le point de vue chromosomique. Avec 7 figures dans le texte. T. 65 (1958), pp. 377-383.
- Formules chromosomiques de *Muridae* et de *Spalacidae*. La question du polymorphisme chromosomique chez les Mammifères. Avec 70 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 175-209.
- Contribution à la cytologie comparée des Caméléons. T. 67 (1960), pp. 244-245.
- Cytologie comparée des *Cricetinae* paléarctiques et américains. Avec 39 figures dans le texte. T. 68 (1961), pp. 41-61.
- Etudes de Cytogénétique chez les *Muridae*: *Reithrodontomys megalotis* Allen, *Hypogeomys antimena* Grandid. et *Neofiber alleni* True. Résumé. T. 68 (1961), pp. 263-264.
- Polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère *Leggada minutoides* Smith (*Rodentia-Muridae*). Avec 15 figures dans le texte. T. 70 (1963), pp. 173-190.
- MATTHEY, R. et VAN BRINK, J. M. Note préliminaire sur la cytologie chromosomique comparée des Caméléons. Avec 15 figures dans le texte. T. 63 (1956), pp. 241-246.
- MATTHEY, R. et MEYLAN, A. Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (*Mamm. Insectivora*). Etude de deux portées de 5 et 9 petits. Avec 5 figures et 1 tableau dans le texte. T. 68 (1961), pp. 223-227.
- MATTHEY, R. et ZIMMERMANN, K. La position systématique de *Microtus middendorffi* Poliakov. Taxonomie et Cytologie. Avec 8 figures dans le texte. T. 68 (1961), pp. 63-72.
- MAYR, E. Die denkmöglichen Formen der Artenstehung. T. 64 (1957), pp. 219-235.
- MERMOD, G. et BINDER, E. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants. V. Avec 34 figures dans le texte. T. 70 (1963), pp. 127-172.
- MESSIKOMMER, E. Zur Kenntnis der niederen Sumpf- und Wasserfauna der Gegend des Pfäffikersees (Kt. Zürich). Avec une carte. T. 61 (1954), pp. 635-656.
- MEYER-TAPLICK, T. et CHEN, P. S. Zur Histologie des Mitteldarms normaler und letaler (*lme*) Larven von *Drosophila melanogaster*. T. 67 (1960), pp. 245-257.
- MEYLAN, A. Contribution à l'étude du polymorphisme chromosomique chez *Sorex araneus* L. (*Mamm. Insectivora*). (Note préliminaire.) Avec 2 figures dans le texte. T. 67 (1960), pp. 258-261.
- Insectivores et Rongeurs dans la région de Bretolet. Résumé. T. 68 (1961), pp. 165-166.
- MISLIN, H. Über die zentralnervöse Brustflossenrhythmik der Jungforellen (*Salmo fario*) während der Dottersackperiode. (Erste Lokalisierungsversuche.) Mit 7 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 321-330.
- Zur Funktionsanalyse des lymphatischen Kaudalherzens beim Aal (*Anguilla anguilla* L.) T. 67 (1960), pp. 262-269.
- Zur Funktionsanalyse der Lymphgefässmotorik (*Cavia porcellus* L.) Mit 5 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 228-238.
- Zur Funktionsanalyse des Hilfsherzens (*Vena portae*) der weissen Maus (*Mus musculus* f. *alba*). Mit 9 Textabbildungen und 3 Tabellen. T. 70 (1963), pp. 317-331.
- MISLIN, H. und HELFER, H. Erregungsleitung in der Wand der Flughautvenen (Chiroptera-Dreiervenpräparat). Mit 3 Textabbildungen. T. 64 (1957), pp. 311-316.
- Vergleichende quantitativ-anatomische Untersuchungen an glatten Muskelzellen der Flughautgefäße (*Chiroptera*). Mit 3 Textabbildungen und 2 Tabellen. T. 65 (1958), pp. 384-389.

- MISLIN, H. und RATHENOW, D. Experimentelle Untersuchungen über die Bewegungskoordination der Lymphangione (*Cavia porcellus* L.). Mit 7 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 334-344.
- MORGENTHALER, H. Beobachtungen über die Eiablage von *Triton alpestris*. Mit 2 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 357-361.
- MOSIMANN, W. Systématisation des ramifications du nerf vague dans le plexus solaire chez le Rat blanc. Avec 3 figures dans le texte. T. 61 (1954), pp. 323-334.
- MOSTACHFI, P. Dimorphisme sexuel des glandes sous-maxillaires du Rat. Ses relations avec la thyroïde et l'action goitrigène du soja. Avec 2 figures dans le texte. T. 62 (1955), pp. 539-583.
- MOSZKOWSKA, A. L'antagonisme épiphysohypophysaire. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 198-213.
- MULLER, H. Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins (*Mustela erminea* L.) T. 61 (1954), pp. 451-453.
- NARBEL-HOFSTETTER, M. La cytologie de la parthénogénèse chez *Luffia ferschaultella* Stph. (Lépid. Psychide). Communication préliminaire. Avec 1 figure. T. 61 (1954), p. 416-419.
- La pseudogamie chez *Luffia lapidella* Goeze (Lépid., Psychide). Avec 1 figure et 2 tabelles. T. 62 (1955), pp. 224-229.
- La cytologie des *Luffia* (Lépid. Psych.): Le croisement de l'espèce parthénogénétique avec l'espèce bisexuée. Communication préliminaire, avec 4 figures. T. 63 (1956), pp. 203-208.
- La surmaturation des œufs de *Luffia* (Lépid. Psych.). Avec 5 figures et 3 photographies. T. 67 (1960), pp. 238-244.
- Le croisement des espèces parthénogénétique et bisexuée chez *Luffia* (Lépidoptère Psychide). Les élevages et leurs résultats. Avec 6 figures dans le texte. T. 69 (1962), pp. 465-479.
- NEF, W. Beobachtungen über den Bezug des Schlafplatzes beim Star (*Sturnus vulgaris* L.). Mit 3 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 319-325.
- NIEUWKOOP, P. D. Die neurale Induktion bei Amphibien. Autonomie und Abhängigkeit als Leitprinzipien. T. 62 (1955), pp. 367-374.
- NIKOLEI, E. Untersuchungen über den Generationswechsel pädogenetischer Gallmücken. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 2 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 390-396.
- NUESCH, H. Segmentierung und Muskelinnervation bei *Telea Polyphemus* (Lep.). Mit 5 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 420-428.
- Das thorakale Nervenmuskelsystem der Puppe von *Telea Polyphemus* (Lep.). Mit 4 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 211-218.
- Augenentwicklung und Schlüpftermin bei Hecht und Forelle. Mit 4 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 396-404.
- ORELLI, M. von. Über das Schlüpfen von *Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris*. Mit 8 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 330-351.
- Die Übertragung der Spermatoaphore von *Octopus vulgaris* und *Eledone* (Cephalopoda). Mit 1 Kunstdrucktafel und 1 Textabbildung. T. 69 (1962), pp. 193-202.
- ORTIZ, E., BROWN, E. and WILLEY, R. B. E. The relation of male hormone to phosphatase activity in the seminal vesicle of the guinea pig. T. 64 (1957), pp. 733-741.
- PERRET, J.-L. Découverte de la femelle de *Chamaeleo quadricornis* Tornier et note sur les Caméléons du Cameroun. Avec 2 figures dans le texte. T. 64 (1957), pp. 79-89.
- Un nouveau *Phrynobatrachus* du Cameroun. Avec 2 figures dans le texte. T. 64 (1957), pp. 527-531.
- Observations sur des Rainettes africaines du genre *Leptopelis* Günther. Avec 11 figures dans le texte. T. 65 (1958), pp. 259-275.
- Batraciens nouveaux du Cameroun. Avec 6 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 711-721.

- PERRET, J.-L. Une nouvelle et remarquable espèce d'*Atractaspis* (*Viperidae*) et quelques autres Serpents d'Afrique. Avec 4 figures dans le texte. T. 67 (1960), pp. 129-139.
- Les *Gekkonidae* du Cameroun, avec la description de deux sous-espèces nouvelles. Avec 5 figures dans le texte. T. 70 (1963), pp. 47-60.
- PERRET, J.-L. et AELLEN, V. Mammifères du Cameroun de la collection J.-L. Perret. T. 63 (1956), pp. 395-450.
- PERRET, J.-L. et MERTENS, R. Revision du matériel herpétologique du Cameroun, étudié par A. Monard. T. 64 (1957), pp. 73-78.
- PILLERI, G. Ontogenese und Cerebralisation beim Biber (*Castor canadensis* Kuhl). Mit 5 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 165-174.
- Zur Morphologie und postembryonalen Entwicklung des Gehirns von *Dasyprocta aguti* Lin. (*Rodentia, Hystricomorpha*). Mit 4 Textabbildungen T. 66 (1959), pp. 545-553.
- Über das Gehirn einiger *Dasyproctinae* (*Rodentia-Hystricomorpha, Dasyproctidae*). Mit 3 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 633-639.
- Das Gehirn von *Mustela vison* und *Mephitis mephitis* (*Carnivora, Mustelidae*). Mit 12 Textabbildungen. T. 67 (1960), pp. 141-158.
- Comparative Anatomical Investigations on the Central Nervous System of Rodents, and Relationships between Brain Form and Taxonomy. With 6 figures. T. 67 (1960), pp. 373-386.
- Bewegungstereotypien beim nordamerikanischen Opossum (*Didelphis virginiana, Marsupialia*). T. 67 (1960), pp. 519-521.
- Über das Gehirn von *Hypogeomys antimena* Grandidier 1869 (*Rodentia, Nesomyinae*). Mit 3 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 425-431.
- Das Gehirn der *Macrotarsomys* (*Rodentia, Nesomyinae*). Mit 4 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 433-442.
- Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Gehirn von *Lophiomyys, Tatera, Brachyuromys* und *Petromus* (*Mammalia, Rodentia*). Mit 6 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 481-496.
- Zur vergleichenden Morphologie und Rangordnung des Gehirns von *Delphinapterus (Beluga) leucas* Pallas (*Cetacea, Delphinapteridae*). Mit 5 Textabbildungen und 7 Tafeln. T. 70 (1963), pp. 569-586.
- PILLERI, G. und WANDELER, A. Zur Entwicklung der Körperform der *Cetacea* (*Mammalia*). Mit 15 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 737-758.
- PONSE, K., CHAROLLAIS, E., DOVAZ, R., JEANNERET, P., LIBERT, O., WEIHS, D. Virilisation de Cobayes femelles par l'antricitrine S et dosage des métabolites urinaires des androgènes et des lutéïoïdes. Avec une planche double. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 214-235.
- PORTMANN, A. La Métamorphose « abritée » de *Fusus* (*Gast. Prosobranches*). Avec 11 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 236-252.
- Über zwei wenig bekannte *Ascoglossa* des Mittelmeers (*Gastr., Opisthobranchia*). Mit 2 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 405-411.
- PORTMANN, A. et SANDMEIER, E. *Dondice banyulensis*, sp. nov., un Eolidien nouveau de la Méditerranée. Avec 6 figures dans le texte. T. 67 (1960), pp. 159-168.
- PRICE, D. and INGLE, D. J. Androgenic effects of autotransplants of adrenals in the accessory reproductive glands of adult castrated rats. T. 64 (1957), pp. 743-755.
- PUCHTA, O. und SEILER, J. Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von *Solenobia triquetrella* (*Lepid. Psychidae*). T. 62 (1955), pp. 334-337.
- QUARTIER, A.-A. Observations sur la fraie des Corégones du lac de Neuchâtel. Avec 1 figure dans le texte. T. 63 (1956), pp. 385-393.
- RAHM, U. Beobachtungen an den Schuppentieren *Manis tricuspis* und *Manis longicaudata* der Elfenbeinküste. Mit 2 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 361-367.

- RAHM, U. Wichtige Faktoren bei der Attraktion von Stechmücken durch den Menschen. T. 64 (1957), pp. 236-246.
- Die Funktion der Antennen, Palpen und Tarsen von *Aedes aegypti* L. beim Aufsuchen des Wirtes. Mit 3 Textabbildungen und 4 Tabellen. T. 65 (1958), pp. 779-792.
- Beobachtungen an der ersten in Gefangenschaft gehaltenen *Mesopotamogale ruwenzorii* (*Mammalia-Insectivora*). Mit 14 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 73-90.
- Biologie und Verbreitung des afrikanischen Quastenstachlers *Atherurus africanus* Gray (*Hystricomorpha*). Mit 12 Abbildungen. T. 69 (1962), pp. 344-359.
- Film sur *Micropotamogale ruwenzorii* (*Insectivora*). T. 69 (1962), p. 359.
- RAHMANI, T. M. Z. Conflit de potentialités morphogènes et duplication. Avec 60 figures dans le texte. T. 67 (1960), pp. 589-675.
- RAHMANI, T. et KIORTSIS, V. Le rôle de la peau et des tissus profonds dans la régénération de la patte. Avec 4 figures dans le texte. T. 68 (1961), pp. 91-102.
- RANZI, S. et CITTERIO, P. Le comportement des différentes fractions protéiques au cours du développement embryonnaire de *Rana esculenta*. Avec 2 figures dans le texte. T. 62 (1955), pp. 275-281.
- REIFF, M. Nachweis des fermentativen Abbaus der DDT-Wirksamkeit mit Fliegenextrakt im Papierchromatogramm. (Grundlagen zur Resistenzforschung, 2. Mitteilung.) Mit 3 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 218-224.
- Einige Befunde über die Selektionsprozesse bei der Entwicklung der Insektizidresistenz. Mit 6 Textabbildungen. T. 63 (1956), pp. 317-329.
- Über unspezifische Abwehrreaktionen bei polyvalent resistenten Fliegenstämmen. (Grundlagen zur Resistenzforschung, 9. Mittg.). Mit 2 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 411-418.
- REVILLIOD, P., directeur honoraire du Muséum d'histoire naturelle de Genève et de la *Revue Suisse de Zoologie*, 1883-1954. T. 62 (1955), pp. 1-6.
- RIBAUT, J.-P. Un nouveau moyen pour étudier la prédation dans les nichées: L'œuf postiche. Avec 2 photographies dans le texte. T. 68 (1961), pp. 238-241.
- ROSENBUSCH-WEIHS, D.-E. La masculinisation paradoxale de la femelle de Cobaye par les gonadotropines choriales. Avec 13 tableaux et 34 figures. T. 67 (1960), pp. 387-517.
- ROSENBUSCH-WEIHS, D. et PONSE, K. Actions rapides et lointaines de l'hypophysectomie chez le Cobaye. T. 64 (1957), pp. 271-280.
- RUBEN, L. N. Lucké carcinoma implants in regenerating and regressing urodele limbs. With 4 figures. T. 70 (1963), pp. 224-236.
- SAGER, E. Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad. Mit 6 Tabellen und 66 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 25-127.
- SÄGESSER, H. und HUBER, W. Die Verteilung der Frontalnaht beim Reh (*Capreolus capreolus*). Mit 6 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 360-369.
- Metrische Beziehungen der Rosenstöcke zum Geweih und zur Frontalnaht beim Reh (*Capreolus capreolus*). Mit 6 Textabbildungen. T. 70 (1963), pp. 277-286.
- SÄGESSER, H. und LÜSCHER, M. Über die Orientierung der Larve von *Rhadinoceraea micans* Kl. (Irisblattwespe). Mit 3 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 343-351.
- SAINT GIRONS, H. et KRAMER, E. Le cycle sexuel chez *Vipera berus* L. en montagne. T. 70 (1963), pp. 191-221.
- SALZMANN, R. C. Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie von *Meriones shawi* (*Mammalia, Rodentia*). Mit 17 Textabbildungen. T. 70 (1963), p. 343.

- SAUER, F. und SAUER, E. Zur Frage der nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken. Mit 6 Abbildungen. T. 62 (1955), pp. 250-259.
- SAUL 2nd, G. B. The Occurrence of Fluorescent Substances in the Parasitic Wasp *Mormoniella vitripennis* Walker. T. 67 (1960), pp. 270-281.
- SAUTER, W. Morphologie und Systematik der schweizerischen *Solenobia*-Arten (*Lep. Psychidae*). Mit 24 Abbildungen im Text und 5 Tafeln. T. 63 (1956), pp. 451-549.
- SCHERPPELTZ, O. Neue Staphyliniden aus Höhlen in Gabon und im Französischen Kongo (*Col.*). Mit 5 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 825-842.
- SCHELLER, U. Cave Symphyla from Switzerland. With 1 figure. T. 68 (1961), pp. 419-424.
- SCHIESS, L. R. Die Postembryonale Ausbildung der Körperproportionen bei Vögeln. (Unter besonders Berücksichtigung der Limicolen.) Mit 15 Textabbildungen, 7 Tabellen und 3 Tafeln. T. 70 (1963), pp. 689-734.
- SCHIFFERLI, A. Vogelzugbeobachtungen, Fang und Beringung auf dem Col de Bretolet ob Champéry, VS. T. 65 (1958), pp. 418-419.
- Vom Zug des Rotkehlchens, *Erithacus rubecula*, in der Schweiz. Beringungs- und Fangergebnisse. Zusammenfassung. T. 68 (1961), pp. 143-145.
- SCHLOETH, R. Einige Verhaltensweisen im Hirschrudel (Schweiz. Nationalpark). T. 68 (1961), pp. 241-247.
- SCHLOETH, R. und BURCKHARDT, D. Die Wanderungen des Rotwildes *Cervus elaphus* im Gebiet des Schweizerischen Nationalparks. Mit 1 Textabbildung. T. 68 (1961), pp. 145-156.
- SCHLOETH, R., KLINGLER, K. und BURCKHARDT, D. Markierung von Rotwild in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks. Mit 2 Abbildungen. T. 67 (1960), pp. 281-286.
- SCHMEKEL, L. Daten über das Gewicht des Vogeldottersackes vom Schlüpfstag bis zum Schwinden. Mit 2 graphischen Darstellungen. T. 68 (1961), pp. 103-110.
- Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel. Mit 20 Textabbildungen und 10 Tabellen. T. 69 (1962), pp. 559-615.
- Die embryonale Erythropoiese der Charadriiformes. Mit 4 Textabbildungen und 4 Tafeln. T. 70 (1963), pp. 677-688.
- SCHNITTER, M. Zur Genetik und Entwicklungsphysiologie des Faktors «*letal scheiben defekt*» (1 sd) bei *Drosophila melanogaster*. Mit 29 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 345-418.
- SCHOTTÉ, O. E. and BIERMAN, R. H. Effects of cortisone and allied adrenal steroids upon limb regeneration in hypophysectomized *Triturus viridescens*. 8 figures. T. 63 (1956), pp. 353-375.
- SCHOTTÉ, O. E. and CHAMBERLAIN, J. L. Effects of ACTH upon Limb Regeneration in Normal and in Hypophysectomized *Triturus viridescens*. With 11 figures in the text. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 253-279.
- SCHUBART, O. Über einige Höhlen-Diplopoden der Schweiz und Frankreichs. Mit 9 Textabbildungen und 1 Karte. T. 67 (1960), pp. 561-588.
- SCHWARTZKOPFF, J. Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren. Mit 17 Abbildungen. T. 69 (1962), pp. 256-284.
- SCHWOEBEL, J. *Lebertia (Hexalebertia) sefoeoides* n. spec., eine neue Quellmilbe aus den Alpen (*Hydracarina*). Mit 3 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 203-208.
- SELYE, H. Effect of sex hormones upon hypervitaminosis-A. T. 64 (1957), pp. 757-761.
- SHOHO, C. Sur l'identité des Filaires sous-cutanées du Blaireau (*Meles meles* L.) de Suisse. Avec 3 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 229-232.
- Die Setarien vom schweizerischen Reh, *Capreolus capreolus*. Mit 7 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 233-258.

- SMITH, S. G. and EDGAR, R. S. The Sex-Determining Mechanism in some North American *Cicindelidae* (Coleoptera). With 16 photomicrographs and 1 table. T. 61 (1954), pp. 657-667.
- SORACREPPA, B. Oekologische Beobachtungen an Schnecken im Sihltal. T. 69. (1962), pp. 370-376.
- STEINER, H. Gedanken zur Initialgestaltung der Chordaten. Mit 1 ganzseitigen Textfigur. T. 63 (1956), pp. 330-341.
- Nachweis der Diastataxie im Flügel von Emu und Kasuar. Ordnung *Casuarii* der Ratten. Mit 3 Abbildungen im Text. T. 65 (1958), pp. 420-427.
- STEINMANN, P. Über die Wirkung von Substanz F (Demecolcin) aus *Colchicum autumnale* auf den Regenerationsvorgang bei Planarien. T. 61 (1954), pp. 163-176.
- STENGEL, F. F. Untersuchungen am Kopf, besonders am Bänderapparat, des Sterlets (*Acipenser ruthenus*). Mit 17 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 513-557.
- STINGELIN, W. Studien am Vorderhirn von Waldkauz (*Strix aluco* L.) und Turmfalk (*Falco tinnunculus* L.). (Untersuchungen am Gehirn von Tag- und Nachtraubvögeln.) Mit 80 Textfiguren. T. 63 (1956), pp. 551-660.
- Differenzierung und Gestalt des Vorderhirns der Vögel. Mit 2 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 427-434.
- Grössenunterschiede des sensiblen Trigeminuskerns bei verschiedenen Vögeln. Mit 1 Textabbildung. T. 68 (1961), pp. 247-251.
- STRAUSS, F. Erfahrungen mit einer Feldhasenzucht. T. 65 (1958), pp. 434-441.
- STRAUSS, F. und BRACHER, F. Das Epoophoron des Goldhamsters. Mit 9 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 494-503.
- STRINATI, P. et AELLEN, V. Faune cavernicole de la région de Taza (Maroc). T. 66 (1959), pp. 765-777.
- SUTTER, E. Radar-Beobachtungen über den Verlauf des nächtlichen Vogelzuges. Mit 4 Abbildungen. T. 64 (1957), pp. 294-302.
- TABAN, C. Variations du poids dans les traitements de longue durée à la chlorpromazine. Avec 3 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 280-288.
- Quelques problèmes de régénération chez les Urodèles. Avec 60 figures dans le texte. T. 62 (1955), pp. 387-468.
- TAILLARD, W. Le rôle de l'hérédité en pathologie vertébrale. Avec 8 figures dans le texte. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 289-306.
- TARDENT, P. Zum Nachweis eines regenerationshemmenden Stoffes im Hydranth von *Tubularia*. Mit 2 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 289-294.
- Pfropf-Experimente zur Untersuchung des regenerationshemmenden Stoffes von *Tubularia*. Mit 2 Textabbildungen. T. 63 (1956), pp. 229-236.
- Capture d'un *Abudefduf saxatilis vaigiensis* Q. und G. (*Pisces, Pomacentridae*) dans le Golfe de Naples. Avec 2 figures dans le texte. T. 66 (1959), pp. 347-351.
- THÉLIN, L. Etude génétique de deux anomalies abdominales de *Drosophila repleta*. Avec 1 figure dans le texte. T. 61 (1954), pp. 453-461.
- Un nouveau protiste du genre *Dermocystidium*, parasite de la perche. Avec 3 figures et 2 tableaux dans le texte. T. 62 (1955), pp. 307-318.
- Deux Myxosporidies parasites de la Perche du lac Léman. Avec 4 figures dans le texte. T. 63 (1956), pp. 163-181.
- TILL, W. M. Five new species of Mites (Acarina: *Laelaptidae* and *Spinturnicidae*) parasitic on bats in the Ethiopian Region, with a key to the species of the genus *Periglischrus*. With 15 figures in the text. T. 65 (1958), pp. 241-258.
- TÖRNE, E. VON. Neue Collembolen aus Oesterreich. Mit 3 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 151-162.

- TSCHUMI, P. A. Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von *Xenopus* nach Behandlung mit einem Chloraethylamin. Mit 32 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 177-270.
- Versuche über die Wachstumsweise von Hinterbeinknospen von *Xenopus laevis* Daud. und die Bedeutung der Epidermis. Mit 4 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 281-288.
 - Die Bedeutung der Epidermisleiste für die Entwicklung der Beine von *Xenopus laevis* Daud. Mit 2 Textfiguren. T. 63 (1956), pp. 707-716.
 - Form- und Musterbildung bei der Tetrapodenextremität. Mit 7 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 239-254.
- UELINGER, V. Un nouveau cas de ségrégation anormale des nucléoles chez le batracien anoure *Xenopus laevis*. Avec 1 figure dans le texte. T. 70 (1963), pp. 331-335.
- ULRICH, H. Die mutagene Röntgenstrahlenwirkung auf das ungefurchte *Drosophila*-Ei und ihre Sauerstoffabhängigkeit. Mit 1 Textabbildung. T. 65 (1958), pp. 442-448.
- Die Beziehung zwischen Strahlendosis und Mutationsrate bei Röntgenbestrahlung von *Drosophila*-Zygoten. Mit 3 Textabbildungen. T. 67 (1960), pp. 287-295.
- URSPRUNG, H. Untersuchungen zum Anlagemuster der weiblichen Genitalscheibe von *Drosophila melanogaster* durch UV-Strahlenstich. T. 64 (1957), pp. 303-311.
- URSPRUNG, H., GRAF, G. E. und ANDERS, G. Experimentell ausgelöste Bildung von rotem Pigment in den Malpighischen Gefässen von *Drosophila melanogaster*. Mit 2 Textabbildungen. T. 65 (1958), pp. 449-460.
- VEYRAT, R. Infarctus subaiguus du tibia, chez un jeune chien. Avec 5 figures et 1 tableau. Fasc. suppl. T. 62 (1955), pp. 319-345.
- WACKERNAGEL, H. Der Schnabelwulst des Stars (*Sturnus vulgaris* L.). Mit 40 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 9-82.
- Versuch einer zeitgemässen Zootierernährung. T. 64 (1957), pp. 263-268.
- WAGNER, G. Über die Zahnbildung in xenoplastischen Neuralleistenchimären: Zahnanlagen aus *Triton*-Schmelzorgan und *Bombinator*-Mesektoderm in *Triton*-Wirten. Mit 5 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 395-402.
- WAGENEN, G. van and SIMPSON, M. E. Experimentally induced Ovulation in the Rhesus Monkey (*Macaca mulatta*). T. 64 (1957), pp. 807-819.
- WALKER, I. Die Abwehrreaktion des Wirtes *Drosophila melanogaster* gegen die zoophage Cynipide *Pseudeucoila bochei* Weld. Mit 16 Textabbildungen. T. 66 (1959), pp. 569-632.
- *Drosophila* und *Pseudeucoila* II. Schwierigkeiten beim Nachweis eines Selektionserfolges. Mit 3 Textabbildungen. T. 68 (1961), pp. 252-263.
 - *Drosophila* und *Pseudeucoila* III. Selektionsversuche zur Steigerung der Resistenz des Parasiten gegen die Abwehrreaktion des Wirtes. Mit 3 graphischen Darstellungen. T. 69 (1962), pp. 209-227.
- WEBER, R. Zur Verteilung der Mitochondrien in frühen Entwicklungsstadien von *Tubifex*. T. 63 (1956), pp. 277-288.
- Die Kathepsinaktivität im Schwanz von *Xenopus* Larven während Wachstum und Metamorphose. T. 64 (1957), pp. 326-336.
- WEBER, R. und BOELL, E. J. Über die Cytochromoxydaseaktivität der Mitochondrien von frühen Entwicklungsstadien des Krallenfrosches (*Xenopus laevis* Daud.). Mit 3 Textabbildungen. T. 62 (1955), pp. 260-268.
- WERNER, G.-H. Données récentes sur la virologie de la rougeole et de certains autres exanthèmes. T. 64 (1957), pp. 763-771.
- WILLIAMS, H. H. Some *Tetraphyllidea* (*Cestoda*) from the Liverpool School of Tropical Medicine. With 19 figures in the text. T. 65 (1958), pp. 867-878.
- WITTMER, W. Zur Kenntnis der *Cantharidae* und *Malachiidae* der Insel. Formosa. Mit 4 Textabbildungen. T. 61 (1954), pp. 271-282.

- WITTMER, W. Afghanistan Ausbeute von Herrn J. Klapperich, 1952/53. Mit 30 Textabbildungen. T. 63 (1956), pp. 115-161.
- 15. Beitrag zur Kenntnis der *Malacodermata* Afrikas (Col.). Mit 16 Textabbildungen. T. 69 (1962), pp. 229-237.
- WOKER, H. und WÜHRMANN, K. Die Reaktion der Bachfauna auf Gewässer-
vergiftungen. T. 64 (1957), pp. 253-262.
- WÜRGLER, F. E. Die Sauerstoffabhängigkeit der Abtötungs- und Mutations-
rate bei Röntgenbestrahlung von *Drosophila*-Zygoten. Mit 3 Text-
abbildungen. T. 67 (1960), pp. 295-302.
- WÜTHRICH, M. Contribution à l'étude des Corégones du lac de Neuchâtel.
(Œufs et alevins de Palée. Avec 7 graphiques et 2 planches. T. 62
(1955), pp. 585-599.
- ZALOKAR, M. Sur la nature d'un modificateur de Bar dans la Drosophile.
Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte. T. 62 (1955), pp. 346-355.
- ZELLER, C. Das periodische Eierlegen des Kletterfrosches *Rhacophorus leu-
comystax* Kuhl. Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen. T. 67 (1960),
pp. 303-308.
-

N° 17.	H. SÄGESSER und W. HUBER, Metrische Beziehungen der Rosenstöcke zum Geweih und zur Frontalnaht beim Reh (<i>Capreolus capreolus</i>). Mit 6 Textabbildungen	277
N° 18.	H. HUGGEL, A. KLEINHAUS, M. HAMZEHPOUR, Composition du sang de <i>Salmo gairdneri irideus</i> et <i>Squalius cephalus</i> . Avec un tableau dans le texte	286
N° 19.	Yvette KUNZ, Die embryonale Harnblase von <i>Lebistes reticulatus</i> (Guppy). Mit 7 Textabbildungen	291
N° 20.	F. E. LEHMANN und M. HENZEN, Zur Mikrocytologie der Meiose und Mitose von <i>Tubifex</i> . Mit 2 Textabbildungen und 2 Tafeln	298
N° 21.	M. LÜSCHER und I. WALKER, Zur Frage der Wirkungsweise der Königinnenpheromone bei der Honigbiene. Mit 4 Textabbildungen	304
N° 22.	R. MARTIN und P. TARDENT, Kultur von Hydroiden-Zellen in vitro. Mit 2 Tafeln	312
N° 23.	H. MISLIN, Zur Funktionsanalyse des Hilfsherzens (<i>Vena portae</i>) der weissen Maus (<i>Mus musculus</i> f. <i>alba</i>). Mit 9 Textabbildungen und 3 Tabellen	317
N° 24.	Verena UEHLINGER, Un nouveau cas de ségrégation anormale des nucléoles chez le Batracien anoure <i>Xenopus laevis</i> . Avec 1 figure dans le texte	331
N° 25.	P. L. G. BENOIT, Le genre <i>Pseudogonatopus</i> à Madagascar (<i>Hym.-Dryinidae</i>). Avec 6 figures dans le texte	337
N° 26.	R. C. SALZMANN, Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie von <i>Meriones shawi</i> (<i>Mammalia, Rodentia</i>). Mit 17 Text. Abbildungen	343
N° 27.	E. KRAMER und H. SCHNURRENBERGER, Systematik, Verbreitung und Ökologie der Libyschen Schlangen. Mit 13 Textabbildungen und 4 Tafeln	453
N° 28.	G. PILLERI, Zur vergleichenden Morphologie und Rangordnung des Gehirns von <i>Delphinapterus (Beluga) leucas</i> Pallas (<i>Cetacea, Delphinapteridae</i>). Mit 5 Textabbildungen und 7 Tafeln	569
N° 29.	J. GALLERA, Culture in vitro des blastodermes de Poulet — Rapports entre les feuillets embryonnaires et le milieu nutritif contenant de la gélose. Avec 2 figures dans le texte	587
N° 30.	Michael BALLS, Methylcholanthrene — induced lymphosarcomas in the anuran amphibian <i>Xenopus laevis</i> . With 7 text-figures	595
N° 31.	Georges BOUVIER und Bernd HÖRNING, Parasitologische Untersuchungen am Steinwild der Schweiz, unter besonderer Berücksichtigung der Kolonien am Mont Pleureur und am Piz Albris	611
N° 32.	Luise SCHMEKEL, Die embryonale Erythropoiese der Charadriiformes. Mit 4 Textabbildungen und 4 Tafeln	677
N° 33.	Lukas R. SCHIESS, Die postembryonale Ausbildung der Körperproportionen bei Vögeln (Unter besonderer Berücksichtigung der Limicolen). Mit 15 Textabbildungen, 7 Tabellen und 3 Tafeln	689
N° 34.	H. HEUSSER, Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von <i>Bufo bufo</i> L. Mit einer Tabelle	741
N° 35.	Mark Walter GREUTER, Vergleich der Ausbreitungsaktivitäten von <i>Drosophila subobscura</i> und <i>Drosophila obscura</i> . Mit 27 Textabbildungen	759



PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez **GEORG & Cie**, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1. SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
Fasc. 2. PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.—
Fasc. 3. ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 42.—
Fasc. 4. ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5. PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6. INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7. OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8. COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9. OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10. SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11. ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 38.—
Fasc. 12. DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13. ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14. GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15. AMPHIPODES par J. CARL	» 12.—
Fasc. 16. HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17. CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18. GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie. — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches.

Fr. 300.—

COLLEMOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen

Fr. 24.—