

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Volume 47, 1982

ISSN 0044-3468

Herausgeber / Editors

P. J. H. van Bree, Amsterdam – W. Fiedler, Wien – H. Frick, München – W. Herre, Kiel – H.-G. Klös, Berlin – H.-J. Kuhn, Göttingen – B. Lanza, Florenz – T. C. S. Morrison-Scott, London – J. Niethammer, Bonn – H. Reichstein, Kiel – M. Röhrs, Hannover – D. Starck, Frankfurt a. M. – F. Strauß, Bern – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung/Editorial Office

H. Schliemann, Hamburg – D. Kruska, Kiel

Mit 210 Abbildungen

Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin



Wissenschaftliche Autoren und Kopierrecht

Seit Jahren wird darüber diskutiert, ob die Entwicklung des Kopierens urheberrechtlich geschützter Texte eine Änderung der Kopierbestimmungen erforderlich macht. Auf Grund von Initiativen des Börsenvereins des Deutschen Buchhandels hat das Bundesjustizministerium im Oktober 1980 einen Referentenentwurf veröffentlicht, der die Zahlung angemessener Vergütungen für das Kopieren urheberrechtlich geschützter Werke durch die Betreiber von Vervielfältigungsgeräten vorsieht. Dagegen hat sich u. a. der Deutsche Bibliotheksverband gewandt, der die wissenschaftlichen Autoren in einem Offenen Brief aufgefordert hat, gegen die geplante Neuregelung zu protestieren. Im einzelnen wird darin behauptet, eine Gesetzesänderung sei rechtlich nicht geboten, das Kopieren beeinträchtigt nicht den Absatz wissenschaftlicher Literatur und die Vergütungspflicht werde eine Behinderung der wissenschaftlichen Arbeit zur Folge haben. Darum liege eine Gesetzesänderung nicht im Interesse der wissenschaftlichen Autoren.

Der Börsenverein des Deutschen Buchhandels sieht sich veranlaßt, diese irreführenden Behauptungen des Deutschen Bibliotheksverbandes richtigzustellen und deutlich zu machen, daß die Gesetzesänderung gerade auch im Interesse der wissenschaftlichen Autoren liegt, für die die Erhaltung der wissenschaftlichen Primärliteratur unverzichtbar ist.

1. Die Gesetzesänderung ist verfassungsrechtlich geboten

Nach ständiger Rechtsprechung des Bundesverfassungsgerichts und des Bundesgerichtshofs umfaßt die Eigentumsgarantie des Art. 14 GG auch das geistige Eigentum, also das Urheberrecht. § 15 UrhG räumt dem Autor das alleinige Vervielfältigungsrecht ein. Einschränkungen dieses Rechts sind nur zum Wohle der Allgemeinheit und auch dann nur gegen Entschädigung zulässig. Die erwähnten obersten Gerichte haben wiederholt festgestellt, daß Gesichtspunkte des Gemeinwohls (Informationsfreiheit) Vervielfältigungen zum persönlichen und eigenen Gebrauch auch ohne Zustimmung des Rechtsinhabers erforderlich machen können, daß dies aber nicht, wie bisher, vergütungsfrei erfolgen darf. Wenn nach Schätzungen und Hochrechnungen schon 1978 in der Bundesrepublik Deutschland ca. 5 Milliarden Kopien nach urheberrechtlich geschützten Texten hergestellt wurden, die sich angesichts der enormen Wachstumsraten in diesem

Bereich bis heute weiter erheblich erhöht haben, spricht der Referentenentwurf mit Recht von einer neuen Nutzungsart der Werke, an denen der Rechtsinhaber auf Grund der verfassungsrechtlichen Eigentumsgarantie angemessen zu beteiligen ist. Der Gesetzgeber will und muß mit seinem Entwurf diesen verfassungswidrigen Zustand beseitigen.

2. Die wissenschaftliche Literatur ist gefährdet

Die Auflagen wissenschaftlicher Zeitschriften und Monographien sind durch das Kopieren entscheidend zurückgegangen, wobei die öffentliche Hand diese Entwicklung durch Kürzung der Bibliotheksetats noch fördert. Zwar würde nicht jedes Buch und jede Zeitschrift, aus denen kopiert wird, gekauft, aber daß diese technischen Möglichkeiten den Absatz wissenschaftlicher Literatur beeinflussen, lag für den Bundesgerichtshof schon 1955 (!) „so klar zutage, daß dafür kein Beweis erbracht zu werden brauchte“ (BGHZ 18/44). Im übrigen gingen zwischen 1965 und 1976 bei mehr als der Hälfte der wissenschaftlichen Zeitschriften und Fachzeitschriften die Auflagen um 31% zurück, und das trotz der Vervielfachung des Leserpotentials in dieser Zeit. Der Auflagenrückgang führt zwangsläufig zu höheren Preisen, wodurch wiederum der Anreiz zum Kopieren noch größer wird.

Wenn diese Entwicklung nicht aufgehalten wird, haben viele wissenschaftliche Zeitschriften und Monographien keine Überlebenschance mehr. Die Wissenschaftler würden damit Publikationsmöglichkeiten, der wissenschaftliche Nachwuchs Informationsmöglichkeiten verlieren, auf die sie dringend angewiesen sind. Die nach dem Entwurf von den Gerätebetreibern zu zahlenden Vergütungen sollen darum den Rechtsinhabern einen gewissen Ausgleich für die Nutzung ihres geistigen Eigentums geben und dadurch die Voraussetzungen für die Erhaltung der wissenschaftlichen Primärliteratur schaffen.

3. Die Gesetzesänderung behindert nicht die wissenschaftliche Tätigkeit

Der Gesetzentwurf behält die bestehende Vervielfältigungsfreiheit im wesentlichen bei. Darum wird die wissenschaftliche Tätigkeit in keiner

Weise behindert. Soweit die Benutzer von den Gerätebetreibern mit geringfügigen Vergütungen belastet würden, müßte das auch für die wissenschaftlichen Autoren akzeptabel sein – in jedem Fall wäre dies das kleinere Übel gegenüber der jetzt bestehenden Gefährdung der wissenschaftlichen Literatur. Für das praktische Einzugsverfahren können und müssen zwischen den Verwertungsgesellschaften einerseits und den Bibliotheken und wissenschaftlichen Instituten andererseits Modalitäten vereinbart werden, die den Verwaltungsaufwand auf ein Minimum beschränken.

Die vom Deutschen Bibliotheksverband behauptete Divergenz der Interessen zwischen Verlegern und Autoren besteht nicht: Tatsächlich liegt die Novellierung des Urheberrechtsgesetzes genauso im Interesse der wissenschaftlichen Autoren wie der Verleger. Die Erhaltung der Primärliteratur ist für jeden Wissenschaftler und den wissenschaftlichen Nachwuchs unvergleichlich wichtiger als die Belastung mit minimalen Zahlungen für das Anfertigen der Kopien. Es wird ja auch widerspruchslos für die

technische Herstellung der Kopien sowie für alle anderen Arbeitsmittel, deren sich der Wissenschaftler bedient, bezahlt. Deshalb ist es nicht einzusehen, daß die Leistungen der Autoren und Verleger geringer bewertet werden sollen. Wie Wissenschaftler, die als Autoren und Herausgeber wissenschaftlicher Zeitschriften mit der angesprochenen Problematik vertraut sind, über diese Fragen denken, geht aus einem an den Deutschen Bibliotheksverband gerichteten Brief eines Lehrstuhlinhabers hervor, der sich u. a. wie folgt äußert:

„Als wissenschaftlicher Autor und als Herausgeber einer wissenschaftlichen Zeitschrift in Sorge um den Fortbestand unseres schriftlichen wissenschaftlichen Kommunikationswesens, lege ich größten Wert auf eine Einschränkung des Xerokopierens; lege ich größten Wert auf Erhöhung der Kosten all der Kopierverfahren. Ich lege ferner Wert darauf, daß – ähnlich wie bei Tonbändern und Tonbandgeräten – Verlage und Autoren aus den Kopierkosten Einnahmen erzielen.“

Dem ist nichts hinzuzufügen.

Frankfurt am Main, im März 1982

BÖRSENVEREIN DES DEUTSCHEN BUCHHANDELS E.V.

Wissenschaftliche Originalarbeiten

ADVANI, R.: Feeding ecology of <i>Tadarida aegyptiaca thomasi</i> in the Indian desert. – Nahrungsökologie von <i>Tadarida aegyptiaca thomasi</i> aus der indischen Wüste	18
BERNARD, R. T. F.: Female reproductive cycle of <i>Nycteris thebaica</i> (Microchiroptera) from Natal, South Africa. – Weiblicher Fortpflanzungszyklus von <i>Nycteris thebaica</i> (Microchiroptera) aus Natal, Südafrika	12
BETHGE, E.: Zyklische Bestandswechsel (Gradationen) bei der Feldmaus (<i>Microtus arvalis</i>), festgestellt durch Analyse von Eulen-Gewöllen. – Cyclic population changes of the common vole (<i>Microtus arvalis</i>) studied by analysis of owl pellets	215
BORN, E. W.; CLAUSEN, B.; HENRIKSEN, SV. AA.: <i>Trichinella spiralis</i> in walrusen from the Thule district, North Greenland, and possible routes of transmission. – <i>Trichinella spiralis</i> in Walrossen aus dem Thule-Gebiet, Nordgrönland, und mögliche Wege der Übertragung	246
BROEKHUIZEN, S.; MAASKAMP, F.: Movement, home range and clustering in the European hare (<i>Lepus europaeus</i> Pallas) in the Netherlands. – Ortsveränderungen, Aktionsräume und Gruppierungen beim Feldhasen (<i>Lepus europaeus</i> Pallas) in den Niederlanden	22
BÜTTNER, D.; WOLLNIK, FRANZISKA: Untersuchungen zur Kurzzeitperiodik beim Meer-schweinchen (<i>Cavia aperea</i> f. <i>porcellus</i>). Teil I. – Investigations on ultradian rhythms in the guinea pig (<i>Cavia aperea</i> f. <i>porcellus</i>). Part I.	370
DE JONG, W. W.; GOODMAN, M.: Mammalian phylogeny studied by sequence analysis of the eye lens protein α -crystallin. – Untersuchung der Stammesgeschichte der Säugetiere durch Sequenzanalysen des Augenlinsenproteins α -Kristallin	257
FEER, F.: Quelques observations ethologiques sur l'Hydropote de Chine, <i>Hydropotes inermis</i> (Swinhoe, 1870), en captivité. – Some ethological observations on <i>Hydropotes inermis</i> (Swinhoe, 1870) in captivity. – Einige ethologische Beobachtungen am chinesischen Wasser-reh, <i>Hydropotes inermis</i> (Swinhoe, 1870), in Gefangenschaft	175
FELDHAMER, G. A.; DIXON, K. R.; CHAPMAN, J. A.: Home range and movement of sika deer (<i>Cervus nippon</i>) in Maryland. – Reviergröße und Ortswechsel beim Sika-Hirsch (<i>Cervus nippon</i>) in Maryland	311
GAMPERL, ROSWITHA: Die Chromosomen von <i>Microtus arvalis</i> (Rodentia, Microtinae). – Chromosomal studies in <i>Microtus arvalis</i> (Rodentia, Microtinae)	356
GEMMEKE, H.; NIETHAMMER, J.: Zur Charakterisierung der Waldmäuse (<i>Apodemus</i>) Nepals. – On the characterisation of field mice (<i>Apodemus</i>) from Nepal	33
GIAGIA, EVA; SAVIĆ, I.; SOLDATOVIĆ, B.: Chromosomal forms of the mole rat <i>Microspalax</i> from Greece and Turkey. – Chromosomenformen von Blindmäusen (<i>Microspalax</i>) aus Griechen-land und der Türkei	231
JOHANNESON-GROSS, KRISTINA; GROSS, H.: Lernversuche mit Maulwürfen (<i>Talpa europaea</i> L.) unter Anwendung einer speziellen Labyrinthmethode. – Learning experiments with moles (<i>Talpa europaea</i> L.) applying a special maze method	277
KOLB, A.: Putzen und Putzverhalten bei <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> . – Cleaning and the conduct of cleaning in <i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	72
KÜRTELEN, L.; SCHMIDT, U.: Die Nasengruben der Vampirfledermaus <i>Desmodus rotundus</i> : Sinnesorgane zur Wahrnehmung von Wärmestrahlung. – The nose pits of the vampire bat <i>Desmodus rotundus</i> : sense organs for infrared reception	193
MAIER, W.; ALONSO, CARMEN; LANGGUTH, A.: Field observations on <i>Callithrix jacchus jacchus</i> L. – Feldbeobachtungen an <i>Callithrix jacchus jacchus</i> L.	334
MARTYS, M.: Gehegebeobachtungen zur Geburts- und Reproduktionsbiologie des Europäischen Wildschweines (<i>Sus scrofa</i> L.). – Observations on parturition and reproductive biology in captive European wild boars (<i>Sus scrofa</i> L.)	100
NADLER, C. F.; HOFFMANN, R. S.; VORONTSOV, N. N.; KOEPL, J. W.; DEUTSCH, L.; SUKERNIK, R. I.: Evolution in ground squirrels. Part II. – Evolution der Erdhörnchen. Teil II	198
NEAL, B. R.: Reproductive ecology of the Rufous elephant-shrew, <i>Elephantulus rufescens</i> (Macroscelididae), in Kenya. – Die Fortpflanzungsökologie der Elefantenspitzmaus, <i>Elephantulus rufescens</i> (Macroscelididae), in Kenia	65
NEAL, B. R.: Reproductive biology of three species of gerbils (Genus <i>Tatera</i>) in East Africa. – Fortpflanzungsbiologie von drei Gerbilliden-Arten (Gattung <i>Tatera</i>) in Ostafrika	287
NELSON, B. B.; CHAPMAN, J. A.: Age determination and population characteristics of red foxes from Maryland. – Altersbestimmung und Populationsmerkmale beim Rotfuchs in Maryland	296

PETERS, G.: A note on the vocal behaviour of the Giant panda, <i>Ailuropoda melanoleuca</i> (David, 1869). – Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Großen Panda, <i>Ailuropoda melanoleuca</i> (David, 1869)	236
PETERSEN, SUSANNE; BORN, E. W.: Age determination of the Atlantic walrus. <i>Odobenus rosmarus rosmarus</i> (Linnaeus), by means of mandibular growth layers. – Altersbestimmung beim Atlantischen Walroß, <i>Odobenus rosmarus rosmarus</i> (Linnaeus) durch Zuwachslinien der Kiefern	55
PULLIAINEN, E.: Scent-marking in the pine marten (<i>Martes martes</i> L.) in Finnish Forest Lapland in winter. – Duftmarkierung bei weiblichen Baumarders (<i>Martes martes</i> L.) im Wald-Lapland Finnlands im Winter	91
PULLIAINEN, E.: Habitat selection and fluctuations in numbers in a population of the arctic hare (<i>Lepus timidus</i>) on a subarctic fell in Finnish Forest Lapland. – Zur Selektion des Habitats und zur Fluktuation des Bestandes von Schneehasen (<i>Lepus timidus</i>) auf einem subarktischen Fjäll im Waldlapland Finnlands	168
RITTNER, M.; SCHMIDT, U.: The influence of the sexual cycle on the olfactory sensitivity of wild female house mice (<i>Mus musculus domesticus</i>). – Die Beeinflussung des Riechvermögens durch den Sexualzyklus bei weiblichen Hausmäusen (<i>Mus musculus domesticus</i>)	47
ROTHER, G.; SCHMIDT, U.: Der Einfluß visueller Information auf die Echoortung bei <i>Phyllostomus discolor</i> (Chiroptera). – The influence of visual information on echolocation in <i>Phyllostomus discolor</i> (Chiroptera)	324
ROWE-ROWE, D. T.; MEESTER, J.: Population dynamics of small mammals in the Drakensberg of Natal, South Africa. – Populationsdynamik kleiner Säugetiere in den Drakensbergen von Natal, Südafrika	347
SOROKER, VICTORIA; HELLWING, S.; TERKEL, J.: Parental behaviour in male and virgin white-toothed shrews <i>Crocidura russula monacha</i> (Soricidae, Insectivora). – Elterliches Verhalten von Männchen und Jungweibchen bei der Spitzmaus <i>Crocidura russula monacha</i> (Soricidae, Insectivora)	321
SCHÄFER, M. W.: Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus <i>Mus musculus domesticus</i> Rutty. Teil I. – Analysis of exploratory behaviour in different strains and generations of the house mouse (<i>Mus musculus domesticus</i> Rutty). Part I	149
SCHÄFER, M. W.: Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus (<i>Mus musculus domesticus</i> Rutty). Teil II. – Analysis of exploratory behaviour in different strains and generations of the house mouse (<i>Mus musculus domesticus</i> Rutty). Part II	220
SCHLIEMANN, H.: Nachweis wilder Meerschweinchen für Ecuador und Beschreibung von <i>Cavia aperea patzelti</i> subsp. nov. – A first record of Wild cavies for Ecuador and description of <i>Cavia aperea patzelti</i> subsp. nov.	79
SCHMIDT, CHRISTEL: Behavioural and neurophysiological studies of the olfactory sensitivity in the albino mouse. – Verhaltenspsychologische und elektrophysiologische Untersuchungen zur Riechfähigkeit von Albinomäusen	162
SCHMIDT, CHRISTEL; SCHMIDT, U.: Olfaction in pregnant and lactating albino mice. – Untersuchungen zur Riechfähigkeit trächtiger und laktierender Albinomäuse	50
SCHMIDT, U.; JOERMAN, G.; SCHMIDT, CHRISTEL: Struktur und Variabilität der Verlassenheitslaute juveniler Vampirfledermäuse (<i>Desmodus rotundus</i>). – Structure and variability of the isolation calls of juvenile vampire bats (<i>Desmodus rotundus</i>)	143
STARCK, D.; PODUSCHKA, W.: Über die Ventraldrüse von <i>Solenodon paradoxus</i> Brandt, 1833 (Mammalia: Insectivora). – On the ventral gland field of <i>Solenodon paradoxus</i> Brandt, 1833 (Mammalia: Insectivora)	1
STEPHAN, H.; DIETERLEN, F.: Relative brain size in Muridae with special reference to <i>Colomys goslingi</i> . – Relative Hirngröße bei Muriden mit besonderer Berücksichtigung von <i>Colomys goslingi</i>	38
STEPHAN, H.; KUHN, H.-J.: The brain of <i>Micropotamogale lamottei</i> Heim de Balsac, 1954. – Das Gehirn von <i>Micropotamogale lamottei</i> Heim de Balsac, 1954	129
VOSS, R. S.; SILVA L., J. L.; VALDES L., J. A.: Feeding behavior and diets of Neotropical water rats, genus <i>Ichthyomys</i> Thomas, 1893. – Ernährungsweise und Nahrung der neotropischen Wasserratte, Genus <i>Ichthyomys</i> Thomas, 1893	364
WENDLAND, V.: Häufigkeitsschwankungen der Rötelmaus (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780). – Fluctuations of Bank vole (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780)	283

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

BARTOŠ, L.: A note on the sexual behaviour in red deer hind. – Bemerkungen über das Sexualverhalten einer Rothirschkuh	185
GAMPERL, ROSWITHA: Tandem-Fusion als chromosomaler Evolutionsmechanismus bei <i>Microtus agrestis</i> (Rodentia, Microtinae). – Tandem fusion in chromosomal evolution of <i>Microtus agrestis</i> (Rodentia, Microtinae)	317
GERAETS, ADELHEID: Magendrüsenslänge und -dichte bei <i>Crocidura russula</i> und <i>Suncus etruscus</i> (Mammalia: Soricidae). – Length and density of stomach glands in <i>Crocidura russula</i> and <i>Suncus etruscus</i> (Mammalia: Soricidae)	113
KOCK, D.; KINZELBACH, R.: Der Dachs, <i>Meles meles</i> (Linnaeus, 1758), in NW-Syrien. – The badger, <i>Meles meles</i> (Linnaeus, 1758), in NW-Syria	316
MACEDO, H. DE: Note on Vicuna × Alpaca hybrids. – Bemerkung über Hybriden von Vicuna × Alpaca	117
NIETHAMMER, J.: Mausschläfer (<i>Myomimus</i> Ognev, 1924) in Afghanistan. – Mouse-tailed dormouse (<i>Myomimus</i> Ognev, 1924) in Afghanistan	187
ROOKMAAKER, L. C.: The type locality of the Javan rhinoceros (<i>Rhinoceros sondaicus</i> Desmarest, 1822). – Die Terra typica des Java-Nashorns (<i>Rhinoceros sondaicus</i> Desmarest, 1822)	381
SPITZENBERGER, FRIEDERIKE: Der Riesenabendsegler (<i>Nyctalus lasiopterus</i>) in Afrika nachgewiesen. – Giant Noctule (<i>Nyctalus lasiopterus</i>) found in Africa	115
SCHLOSSER-STURM, EVELYN: Zur Funktion und Bedeutung des sekundären Schultergelenks der Microchiropteren. – On the function and significance of the secondary articulation in the shoulder joint of Microchiroptera	253
SCHMIDT, CHRISTEL; SCHMIDT, U.: Der Einfluß der Domestikation auf die Riechleistung der Hausmaus (<i>Mus musculus</i>). – The influence of domestication on the olfactory performance of the house mouse (<i>Mus musculus</i>)	251
SCHMIDT, U.; MANSKE, U.: Thermopräferenz bei der Gemeinen Vampirfledermaus (<i>Desmodus rotundus</i>). – Thermopreference in the common vampire bat (<i>Desmodus rotundus</i>)	118

Bekanntmachungen

Seite	120, 383
-----------------	----------

Buchbesprechungen

Seiten	62, 121, 190, 256, 384
------------------	------------------------

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Abs. 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband Deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Wert von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. Anschriften: Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstraße 44-47, D-1000 Berlin 61. Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holstein

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA7 47 (1-6) 1-384 (1982)

Mammals

3487

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Bruck, D.; Poduschka, W.: Über die Ventraldrüse von <i>Solenodon paradoxus</i> Brandt, 1833 (Mammalia: Insectivora). – On the ventral gland field of <i>Solenodon paradoxus</i> Brandt, 1833 (Mammalia: Insectivora)	1
Ernard, R. T. F.: Female reproductive cycle of <i>Nycteris thebaica</i> (Microchiroptera) from Natal, South Africa. – Weiblicher Fortpflanzungszyklus von <i>Nycteris thebaica</i> (Microchiroptera) aus Natal, Südafrika	12
Govani, R.: Feeding ecology of <i>Tadarida aegyptiaca thomasi</i> in the Indian desert. – Nahrungsökologie von <i>Tadarida aegyptiaca thomasi</i> aus der indischen Wüste	18
de Kruif, S.; Maaskamp, F.: Movement, home range and clustering in the European hare (<i>Lepus europaeus</i> Pallas) in the Netherlands. – Ortsveränderungen, Aktionsräume und Gruppierungen beim Feldhasen (<i>Lepus europaeus</i> Pallas) in den Niederlanden	22
Grumme, H.; Niethammer, J.: Zur Charakterisierung der Waldmäuse (<i>Apodemus</i>) Nepals. – On the characterisation of field mice (<i>Apodemus</i>) from Nepal	33
Harper, H.; Dieterlen, F.: Relative brain size in Muridae with special reference to <i>Colomys goslingi</i> . – Relative Hirngröße bei Muriden mit besonderer Berücksichtigung von <i>Colomys goslingi</i>	38
Hilker, M.; Schmidt, U.: The influence of the sexual cycle on the olfactory sensitivity of wild female house mice (<i>Mus musculus domesticus</i>). – Die Beeinflussung des Riechvermögens durch den Sexualzyklus bei weiblichen Hausmäusen (<i>Mus musculus domesticus</i>)	47
Hilker, M.; Schmidt, U.: Olfaction in pregnant and lactating albino mice. – Untersuchungen zur Riechfähigkeit trächtiger und laktierender Albinomäuse	50
Hilker, M.; Born, E. W.: Age determination of the Atlantic walrus, <i>Odobenus rosmarus rosmarus</i> (Linnaeus), by means of mandibular growth layers. – Altersbestimmung beim Atlantischen Walroß, <i>Odobenus rosmarus rosmarus</i> (Linnaeus) durch Zuwachslinien der Kiefern	55
Reviews	62

Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin



HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam – W. FIEDLER, Wien – H. FRICK, München – W. HERRE, Kiel – H.-G. KLÖS, Berlin – H.-J. KUHN, Göttingen – B. LANZA, Florenz – T. C. S. MORRISON-SCOTT, London – J. NIETHAMMER, Bonn – H. REICHSTEIN, Kiel – M. RÖHRS, Hannover – D. STARCK, Frankfurt a. M. – F. STRAUSS, Bern – E. THENIUS, Wien – W. VERHEYEN, Antwerpen

SCHRIFTFLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. SCHLIEMANN, Hamburg – D. KRUSKA, Hannover

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Vorbehalt aller Rechte: Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA): The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distribution, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see "Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List" of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holst.

Z. Säugetierkunde 47 (1982) 1, 1–64
InterCode: ZSAEA 7 47 (1), 1–64 (1982)

Über die Ventraldrüse von *Solenodon paradoxus* Brandt, 1833 (Mammalia: Insectivora)¹

Von D. STARCK und W. PODUSCHKA

Eingang des Ms. 15. 10. 1981

Abstract

On the ventral gland field of Solenodon paradoxus Brandt, 1833 (Mammalia: Insectivora)

Studied was the ventral gland field in *Solenodon paradoxus*. The investigation yielded the following results:

A distinct sex dimorphism is evident. The gland field of the ♂♂ forms an extended unpaired ventral gland which cannot be homologized to the lateral glands of the Soricidae. The extension of the gland field shows individual variations in form and dimension. Females have a small gland field located cranially.

The histological investigation of an active ventral gland of a male showed tubular glands, the individual tubules are separated from each other by adipous tissue septa. These glands are typical apocrine glands with myoepithelium and plasmatic cell processes. In the gland field mentioned there is no increase in sebaceous glands. Contrary to MOHR's opinion, the secretion is not continuous, but indicates two activity phases during the annual rhythm (January to March and May to October). Earlier statements about colour and oily character of the secretion cannot be verified: The secretion is always serous, weak and nearly always colourless, of rather weak odour.

Continued observation of captive specimens indicated the involvement of the ventral gland field in contact and communication behaviour. Possible relations to reproductive behaviour need further investigation.

Einleitung

Hautdrüsen sind ein echtes Schlüsselmerkmal der Säugetiere. Sie haben bereits bei basalen Gruppen eine bedeutende Mannigfaltigkeit erfahren und spielen in verschiedenen Funktionskreisen (Territorial-, Sozial-, Sexual-, Abwehrverhalten, Kommunikation) eine erhebliche Rolle. Als Milchdrüsen gehören sie essentiell zur Organisationsform „Säugetier“. Die Ausbildung von Hautdrüsen ist an bestimmte Eigenschaften des Integuments gebunden. Die Haut ist weich, behaart, verschieblich und in der Regel mäßig verhornt. Offensichtlich sind die Hautdrüsen der Mammalia, die sich bei aller Vielgestaltigkeit auf wenige Grundformen zurückführen lassen, erst im Säugerstamm oder bei den unmittelbaren Ahnenformen entstanden. Eine Ableitung der Säuger-Hautdrüsen von ganz bestimmten Drüsenformen bei rezenten niederen Vertebraten kann heute nicht mehr ernstlich diskutiert werden.

Vorkommen und Differenzierung der Hautdrüsen bei rezenten Formen läßt darauf schließen, daß die Funktion als olfaktorische Signalegeber primär eine dominierende Rolle spielt. Ancestrale Säuger waren klein, mikrophthalm und lebten nocturn. Als Makrosomaten besitzen basale Säugetiere eine kennzeichnende Ausbildung der Nasenhöhle, die gegenüber Nichtsäugern progressiv ausgestaltet ist, und eine mächtige Entfaltung der dem Riechsinn zugeordneten zentralnervösen Strukturen (Riechhirn). Die stammesgeschichtliche Entfaltung von Hautdrüsenorganen (Duftdrüsen) muß im Zusammenhang mit der Differenzierung der Rezeptoren und des nervalen Zentrums gesehen werden (STARCK 1978, 1982).

¹ Herrn Direktor Dr. RICHARD FAUST als Dank für seinen Einsatz für *Solenodon paradoxus* herzlich zugeeignet.

Unter den rezenten Eutheria verdienen die Insectivora wegen ihrer basalen Stellung und ihrer Lebensweise als Makrosmaten mit Dominanz des Riechhirns besonderes Interesse. Leider sind aber gerade in dieser Ordnung im Vergleich mit anderen Eutheria unsere Kenntnisse noch sehr lückenhaft (Zusammenfassung siehe BRINKMANN 1912; SCHAFFER 1940). Erwähnt werden die Seitendrüsen der Soricidae, Analdrüsen bei *Potamogale*, *Solenodon*, Desmaninae, Echinisoricinae (WEBER), das Subcaudalorgan von *Desmana* (MECKEL, BRANDT), die Caudaldrüse von Macroscelididae (WAGNER-SCHREBER) und ventrale Drüsen bei *Suncus* (DRYDEN und CONAWAY 1967) und *Blarina* (EADIE 1938). Angaben über Sekretion von Hautdrüsen bei *Solenodon* liegen seit über 100 Jahren vor (POEY 1861). Die entsprechenden Angaben der Autoren aus der Folgezeit sind jedoch ebenso unpräzise und vielfach widersprechend. Insbesondere fehlen Feststellungen über die genaue Lokalisation der Drüsen und über ihre Struktur. Ziel dieser Arbeit ist es, diese offenen Fragen zu klären und über jahrelange Beobachtungen an lebenden Schlitzrüsslern zu berichten.

Material und Methode

Langfristige Beobachtungen über das Verhalten von *Solenodon* konnten an Zootieren durchgeführt werden (1.–3., W. P.). Es handelt sich um folgende Individuen:

1. zwei Individuen im Zoo Frankfurt a. M., 1971–1973 (PODUSCHKA 1975).
2. 1♂ im National Zoological Park Washington, das dort fast 11 Jahre lebte, wurde mehrfach untersucht.
3. Tiere im Parque Zoológico Nacional in Santo Domingo auf zwei Reisen nach Hispaniola 1976 und 1978².
4. Ab 30. 11. 1978 untersuchte PODUSCHKA im Rahmen eines Zuchtprogramms für bedrohte Insektivoren zwei Pärchen von *Solenodon paradoxus*. Es handelt sich um Wildfänge (Oktober 1978) aus der Dominikanischen Republik, von denen ein Paar als adult, das andere als subadult anzusehen war. Nach der Zitzengröße hatte das adulte Weibchen bereits mindestens einmal geworfen. Diese Tiere stehen seither laufend unter protokollierter Beobachtung. Die Ergebnisse werden zu gegebener Zeit veröffentlicht.

Zur Haltung der Tiere sei hier vorerst folgendes berichtet: Die Tiere werden in Anbetracht ihrer überaus empfindlichen Sohlenhaut (MOHR 1936–38; EISENBERG 1975; eigene Beobachtungen) paarweise auf weichem, nicht staubendem Torfmull gehalten und haben reichliche Möglichkeit zum Klettern und zum Scharren, wie sie es auch im natürlichen Habitat tun. Außerdem stehen ihnen Schlafkästen mit einer hochklappbaren Seitenwand über einer Glasplatte zur Verfügung. MOHRs Mitteilung (1937), daß die Tiere bei Haltung in Torfmull sehr schnell verschmutzen, kann absolut nicht bestätigt werden. Unsere Exemplare sind sehr sauber, das Fell ist glänzend, die Haut ist trocken und rosig.

Für die anatomische und histologische Untersuchung standen Hautstücke von drei Individuen zur Verfügung:

- a. adultes männliches Tier, das bis zum Tod lebhaft Sekretion der ventralen Körperhaut gezeigt hatte (PODUSCHKA: ♂ C., gestorben 6. 12. 1979 an Darmverschluss). Fic.: Formol-Alkohol-Eisessig.
- b. adultes Männchen (KR: 270, Schw: 170) Museum Hamburg (T 26), Alkohol. Loc.: Sabana de la mar, Hispaniola, 1939.
- c. adultes Weibchen. Altes Sammlungsmaterial. Alkohol.

Die mikroskopische Untersuchung der Hautdrüsen wurde im wesentlichen an Tier a durchgeführt. Ein ventrales Hautfeld von 10 cm cranio-caudaler Länge und 8 cm Breite wurde in der Längsrichtung halbiert. Die rechte Hälfte wurde in 6 Blöcke zerlegt, die alternierend in Celloidin und Paraffin eingebettet wurden. Die Schnittdicke betrug 10 und 15 µm. Färbung: Haematoxylin-Fosin, Azan, Resorcinfuchsin.

² Die beiden Reisen nach Hispaniola dienten der Untersuchung der noch lebenden Bestände dieser äußerst bedrohten Tierart. Über die Ergebnisse wochenlanger Freilandbeobachtungen (PODUSCHKA 1976) ist eine weitere, ausführliche Publikation in Vorbereitung.

Bisherige Angaben über Hautdrüsensekretion bei *Solenodon*

POEY (1861) erwähnt in seiner Arbeit über *Solenodon cubanus* (= *Atopogale cubana*) die Mitteilung eines Teniente D. RAFAEL ZENEA, der einige *Solenodones* kurze Zeit („poco tiempo“) lebend hielt, daß diese „aus dem Fell häufig eine ölige, rötliche, stark riechende Flüssigkeit abgesondert hätten“. Angaben über Geschlecht, Alter und Lokalisation der Sekretbildung fehlen. BREHM übernimmt diese Aussage in der 3. (1895) und 4. (1912) Auflage. ALLEN (1908) hat die vierfach vergrößerte Photographie einer „glandular surface of the left thigh“ veröffentlicht, diese aber im Text nicht erwähnt.

MOHR (1936) schreibt von „Seitendrüssen“ bei *Solenodon paradoxus*. Nach ihren Angaben wären Achselhöhlen und Bauchseiten der Tiere stets feucht und die Haare teilweise miteinander verbacken. Die Farbe des Sekretes soll olivgrün und von der des Urins (gelblich) sehr verschieden sein. Die ganze Bauchseite des Männchens sei ständig grün, schmiere und färbe stark ab. Bei den Weibchen sei die Sekretbildung deutlich schwächer als bei den Männchen, das Sekret zeige eine mehr bräunliche Farbe.

HERTER (1967) gibt für Schlitzrüssler diagnostisch an: „Seitendrüssen in Achsel- und Leistenegend.“ Im übrigen werden die Angaben von MOHR zitiert.

TIJSKENS (1967) berichtet über die *Solenodones*, die 1966–1968 im Zoo Antwerpen gehalten wurden und erwähnt „sur les hanches et aux aisselles apparaissent des glandes épidermiques dont la sécrétion répand une odeur musc“.

EISENBERG (1975) erwähnt ausgedehnte Drüsensfelder am Bauch, in den Achselhöhlen und an den Flanken, gibt aber keine weiteren eigenen Beobachtungen an.

Es ist erstaunlich, daß bisher keinerlei morphologische und histologische Untersuchungen der Hautdrüsen bei Schlitzrüsslern durchgeführt wurden, obgleich auf die intensive Sekretbildung mehrfach hingewiesen wurde und diese basalen Reliktformen mit Recht biologisch und morphologisch großes Interesse beanspruchen dürfen. Aus der Zusammenstellung der Angaben im Schrifttum ergeben sich Unstimmigkeiten und Widersprüche. Diese betreffen zum ersten die Färbung des Sekretes. Nach POEY (1961, Beobachtung von ZENEA) soll das Sekret rötlich (rojizo) sein. MOHR (1936) beschreibt das Sekret auf Grund eigener Beobachtungen als „olivgrün“ (RIDGEWAY 1912 „yellowish Oil Green“). Diese Unterschiede können artspezifisch sein, denn POEY berichtet über kubanische, MOHR über dominikanische Schlitzrüssler. Nachprüfung an kubanischen Tieren ist kaum zu erwarten, da die Art, die lange Zeit überhaupt als erloschen galt, kaum zur Beobachtung kommt.

Zum zweiten bestehen Unstimmigkeiten über die Lokalisation der Drüsen. POEY schreibt nur generell von Durchfeuchtung des Felles („de su piel“). MOHR spricht einerseits von „Seitendrüssen“, andererseits wenige Zeilen weiter von Sekret an Achselhöhlen und Bauchseite. Da anatomische Untersuchungen nicht durchgeführt wurden, dürfte die Autorin in Hinblick auf die mehrfach beschriebenen Seitendrüssen bei Soriciden terminologisch einen Analogieschluß gezogen haben.

Sehr bemerkenswert sind indessen MOHRs Verhaltensbeobachtungen, nach denen das Männchen bei der Werbung, seltener auch das Weibchen (!), sich mit den Vorderfüßen weiterstehend, auf dem Bauch um den Partner herumrutschte oder neben ihm entlangrutschte. Beide Tiere zeigten bei der Kontaktaufnahme mit dem Partner durch Unter- oder Überkriechen ein Verhalten, das auch wir häufig beobachten konnten. GOULD (1969) beschreibt das gleiche von *Blarina brevicauda*. EISENBERG (1975) berichtet von *Solenodon*: „An adult ♂ will generally explore and scent mark by dragging the anogenital area (!) over protuberances in the cage.“ Ob es sich hier um eine Markierung gehandelt hat, ist schwer zu entscheiden. An eine Beteiligung der Ventraldrüsen ist jedenfalls in diesem Zusammenhang zu denken. Ein intensives Gleiten mit der Pectoralregion – möglicherweise auch mit der Bauchregion – haben wir bei Tenrecinae (*Setifer setosus* und *Echinops telfairi*) unter bestimmten Voraussetzungen beobachten können (PODUSCHKA, unveröffentlicht).

Ergebnisse

Eigene Beobachtungen über die Sekretion an der Bauchseite bei ♂♂ von *Solenodon paradoxus*

Ab Anfang Januar 1979 zeigten sich bei beiden ♂♂ scharf abgegrenzte, etwa oval geformte Sekretionsfelder (10 zu 8 cm) im Bauch (Abb. 1a, b), die dadurch besonders deutlich sichtbar sind, daß die Tiere auf sehr weichem Torfmull gehalten werden, der sich mit der reichlich austretenden farblosen Flüssigkeit vermischt und an den Bauchhaaren haften bleibt. Dadurch wird beim hochgehobenen Tier die Ausdehnung des Drüsenfeldes gut sichtbar. Form und Ausdehnung des Drüsenfeldes zeigen gewisse individuelle Unterschiede (Abb. 1a, b). Bei Berührung mit dem Finger spürt man eine dünnflüssige, keineswegs ölige Nässe. Die abgestrichene Flüssigkeit ist wasserhell. Ein einziges Mal (am 17./18. 1. 1980) erschien das Sekret leicht grünlich. Die Prüfung auf den pH-Wert mit Universal-Indikatorpapier (MERCK) ergab einen Wert von 5–6 (dieser Wert kann durch Säure des Torfmulls beeinflusst sein).



Abb. 1. Ausdehnung des sezernierenden, ventralen Drüsenfeldes bei 2 männlichen *Solenodon paradoxus*. Links: Männchen „Domingo“, rechts: Männchen „Chico“. Beachte die individuelle Variabilität in Form und Ausdehnung des Drüsenfeldes

In den ersten Januartagen war die Sekretion bei dem jüngeren ♂ C (= Chico) besonders intensiv, doch schwankte auch bei diesem Tier sowohl die Intensität als auch die zeitliche Verteilung der Sekretion. Im Laufe der Monate wurde von dem älteren ♂ D die gleiche Intensität erreicht. Abb. 2 demonstriert das zeitliche Auftreten der Sekretion, deren Höhepunkte durch ein schwarzes Hoch-Rechteck markiert sind.

♂♂ wirken während der Phase starker Sekretion auffallend aktiver und lebhafter als in den Zwischenphasen. Außerdem trinken sie in dieser Zeit besonders reichlich, wobei das Wasser in ungewöhnlicher Weise um die Trinkschüssel verspritzt wird.

Umstände halber war es leider nicht möglich, die tägliche Feststellung der Sekretion und ihre Intensität während des gesamten Beobachtungszeitraumes von ihrem ersten Auftreten Anfang Januar 1979 bis Sommer 1981 ganz lückenlos durchzuführen. Es wird aber



Abb. 2. Saisonale Schwankungen der Sekretionsaktivität bei zwei Männchen und zwei Weibchen von *Solenodon paradoxus* im Jahresablauf. Phasen hoher Aktivität sind durch hohe, schwarze Rechtecke markiert

deutlich, daß die Tiere keineswegs immer feucht sind, wie dies MOHR (1936) angibt. Weiter ist bedauerlich, daß durch den Tod des jüngeren ♂ C die vergleichende Gegenüberstellung beider Tiere nur bis Anfang September 1979 möglich war.

Abbildung 2 ergibt aber deutlich, daß bei beiden Tieren zwei Sekretions-Zyklen vorkamen, die für beide Individuen annähernd zeitlich zusammenfallen, wenn auch geringfügige individuelle Verschiebungen und Intensitätsunterschiede festzustellen sind. Die eine stärkere Sekretionsphase fällt in den Zeitraum von Mai bis Oktober, die zweite Phase reicht von Januar bis März. Ruhephasen lagen im November–Dezember und im April. Höhepunkte der Sekretionsaktivität scheinen jeweils gegen Ende der Sekretionsperiode, also im Oktober und März vorzukommen.

Wenn auch diese Arbeit sich zunächst mit den Hautdrüsen der männlichen Schlitzrüssler befaßt, sei doch vermerkt, daß jeweils im Frühherbst auch bei beiden ♀♀ (M = Madrecita und N = Niña) eine, wenn auch sehr viel schwächere Sekretion als bei den ♂♂ festzustellen war. Dies bestätigt die Angabe von MOHR (1936). Bei beiden ♀♀ ist das Sekretionsareal auf ein kleines, dreieckiges Feld an der Vorderbrust konzentriert, die dort – wahrscheinlich durch die Sekretabsonderung – etwas rotbraun verfärbt erscheint. Saisonbedingte Schwankungen in der Ausbildung von Hautdrüsen und deren Sekretionsaktivität

sind bei Säugern weit verbreitet und deuten auf eine Beziehung zum Sexualzyklus hin. Da bisher keine zuverlässigen Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie, besonders über Paarungszeiten und Graviditätsperiode von *Solenodon* vorliegen, sollen Aussagen zur biologischen Bedeutung der Sekretion zunächst vermieden werden.

Morphologische Untersuchung der Hautdrüsen von *Solenodon*

Die folgenden Ausführungen beziehen sich ausschließlich auf das Tier a (= C), da der gesamte Körper zur Verfügung stand und sich als ausgezeichnet fixiert erwies. Proben aus der Haut der Tiere b und c ergaben keine eindeutigen Resultate, Hautdrüsenkomplexe konnten im ventralen Rumpfbereich bei b und c nicht aufgefunden werden (Inaktivität, Kachexie?). Hingegen ergab die Untersuchung der ventralen Körperhaut von Tier a, das kurz vor seinem Tod noch Sekretionsaktivität gezeigt hatte, einen eindeutigen Befund, der die Aufklärung der Frage nach der Lokalisation, nach der Struktur und der morphologischen Wertung der Drüsen und damit nach der Herkunft der seit langem bekannten Sekretionserscheinungen von *Solenodon* erlaubte.

Die Dermis der Bauchregion ist außerordentlich derb und zäh. Beim Abpräparieren liegt ihr im Bereich des großen Sekretionsfeldes, das am lebenden Tier zu erkennen ist, eine kompakte, etwa 3–5 mm dicke gelbliche Schicht an, die eine lappige Struktur zeigt und am fixierten Material wie eine relativ feste Fettgewebsschicht aussieht. Gegen die lockere Subcutis mit dem Panniculus carnosus kann die Schicht leicht abgetrennt werden. Sie besteht (Abb. 3) aus zahlreichen, vielfach gewunden verlaufenden Schläuchen von eindeuti-

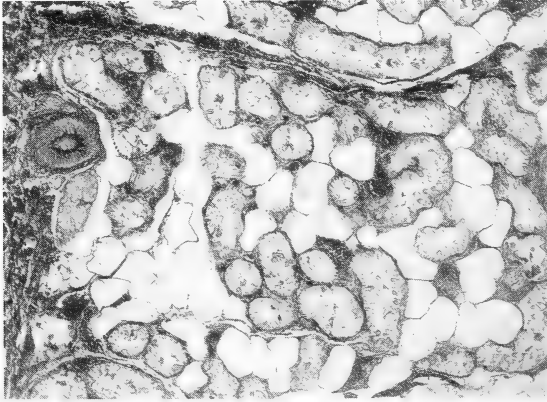


Abb. 3. Übersichtsbild, Ventraldrüse. Am linken Bildrand kleine Talgdrüse unter dem Haarbalg

gen a-Drüsen, die voneinander durch Fettgewebe getrennt bleiben. Diese Zwischenschicht zwischen den Drüsenschläuchen hat eine Dicke von durchschnittlich 5 großen Fettzellen. Nach den Randbezirken zu treten die Drüsenschläuche allmählich zurück, bis schließlich nur cutanes Fettgewebe übrigbleibt. Das Drüsenlager wird gegen die Subcutis durch eine sehr dünne, fascienartige Membran abgegrenzt, geht aber an der Peripherie ohne scharfe Grenzen ins cutane Fettgewebe über. Der ganze Drüsenkomplex besitzt also keine deutliche Kapsel, wie sie bei Soricidae an der Seitendrüse vorkommt (eigene Beobachtungen an *Crocidura russula*) und hat einen mehr diffusen Charakter. Die Seitendrüse der Spitzmause ist ein kompaktes, organartiges Gebilde, das zumindest in der Aktivitätsphase leicht makroskopisch präpariert werden kann. Der Drüsenkomplex von *Solenodon* muß als Ventraldrüse bezeichnet werden und ist keinesfalls der Seitendrüse bei Spitzmäusen oder Microtinae homolog. Beide Drüsentypen können auch genetisch kaum voneinander abgeleitet werden, sondern sind als gruppenspezifische Differenzierungen in verschiedenen Stammeslinien aufzufassen. Die Drüsen von *Solenodon* können nicht als Argument für die

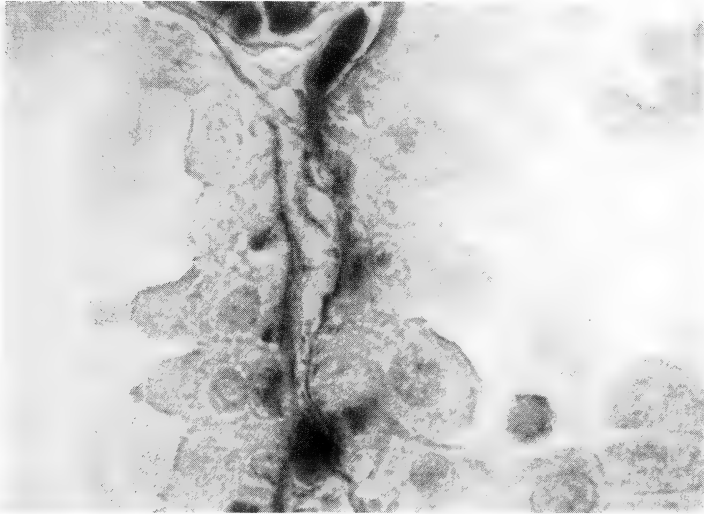


Abb. 4. Apokrine Zellkuppen in den Schläuchen der Ventraldrüse

engere Verwandtschaft der Solenodontidae mit den Soricoida, wie sie von McDOWELL (1958) angenommen wurde, angeführt werden. Seitendrüsen von Soricidae – und parallele Strukturen bei anderen Eutheria, z. B. Microtinae – sind abgekapselte, paarige, an den Flanken gelegene Organe. Der Drüsenkomplex von *Solenodon* ist unpaar und diffus. Das schließt nicht aus, daß strukturell identische Elemente in verschiedenen lokalisierten Drüsenorganen vorkommen, denn alle Hautdrüsen bei Mammalia lassen sich auf wenige Grundtypen (poly- und monotypche Drüsen) zurückführen.

Während Hautdrüsenorgane bei Säugetieren sehr häufig aus einer Kombination verschiedener Drüsentypen bestehen (Flankendrüsen der Soricidae, Antorbitaldrüsen der Antilopen, Temporaldrüse der Elefanten), besteht das eigentliche Drüsenorgan der Solenodontidae aus einer einzigen Drüsenart, und zwar aus a-Drüsen. Deren kennzeichnende Merkmale sind im Bereich des ganzen Drüsenfeldes erkennbar. Es handelt sich um monotypche (einschichtige) Drüsen, die weitlumige, etwas gewundene Schläuche bilden und deutliche Kennzeichen (Zellkuppen, Abb. 4) apokriner Sekretabgabe zeigen.

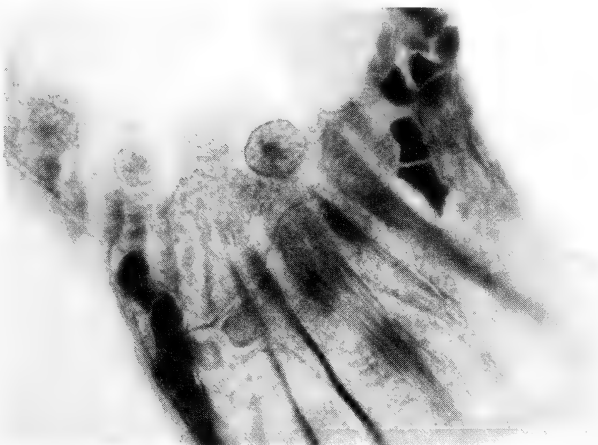


Abb. 5. Myoepithelien am Tangentialschnitt durch Drüsenschlauch

Die Wand des ganzen Drüsenschlauches ist, mit Ausnahme der letzten Strecke vor der Ausmündung, mit typischen Myoepithelzellen (Abb. 5) besetzt. Bemerkenswert ist das Vorkommen von zweikernigen Epithelzellen im Bereich des sezernierenden Abschnittes der a-Drüsen (Abb. 6). Die Ausmündung erfolgt stets in den Haarbalg, und zwar distal von der Mündung der entsprechenden Talgdrüsen (Abb. 7). Während bei vie-

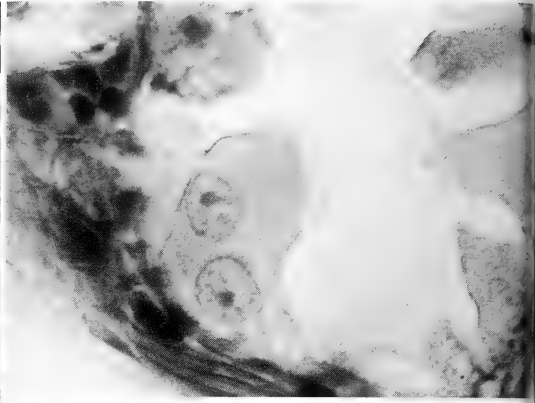
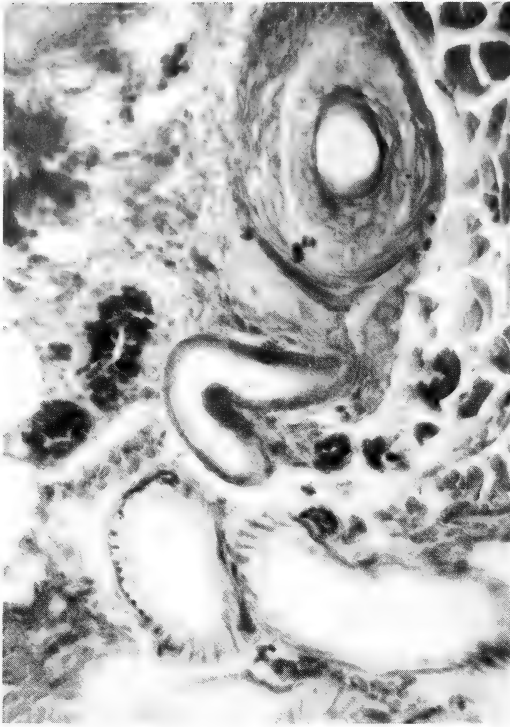


Abb. 6. Zweikernige Epithelzelle in a-Drüse

Abb. 7 (links). Endstück einer a-Drüse mit indifferenten Epithelauskleidung unmittelbar vor der Mündung in einen Haarbalg

len Säugetieren Talgdrüsen in Form dicker Pakete am Aufbau kombinierter Hautdrüsen beteiligt sind, finden sich bei *Solenodon* nur sehr spärliche Talgdrüsen (Abb. 3), die unmittelbar an den Haarbälgen liegen und in deren tiefen Abschnitt einmünden. Sie nehmen am Aufbau des Drüsenkomplexes selbst kaum teil. Ihr Anteil an der Sekretbildung kann nur minimal sein. Melanocytenansammlungen in der Drüse, wie sie bei Antorbitaldrüsen von Antilopen, in der Schnauzendrüse der Lagomorpha und in Scrotaldrüsen von *Cebuella* vorkommen, fehlen bei *Solenodon*.

Diskussion

Die Bedeutung der Hautdrüsen in Biologie und Stammesgeschichte der Säuger war eingangs hervorgehoben worden. Sie kommen in allen Säugerordnungen vor (sekundäre Rückbildung bei Cetacea, Sirenia, Pholidota, Bradypodidae). Ihr hohes phylogenetisches Alter ergibt sich aus der Tatsache, daß Drüsen gleichen Typs bei Proto-, Meta- und Eutheria gefunden werden. Sie erfüllen zweifellos sehr verschiedene Aufgaben in unterschiedlichen Funktionskreisen und Lebensräumen. Keinesfalls ist es zulässig, ihre Bedeutung nur im Dienste einer Spezialaufgabe zu sehen (Territoriumsmarkierung oder Aggression, RALLS 1971). Die Bedeutung olfaktorischer Kommunikationssysteme (Pheromone), die zu differenzierten Leistungen befähigt sind, ist vielfach hervorgehoben worden (SCHULTZE-WESTRUM 1965; EISENBERG und KLEIMAN 1975).

Eine systematische Ordnung der Drüsenorgane aufgrund der Feinstruktur (Form der sezernierenden Anteile, Art der Sekretausstoßung) reicht für eine morphologische und funktionelle Wertung allein nicht aus, da die Drüsenorgane oft verschiedene Grundbauelemente enthalten. Histochemie der Drüsen und Biochemie der Sekrete sind noch unzurei-

chend erforscht. Eine grobe Vergleichsbasis ergibt sich nach dem Ort der Entstehung, nach der Lokalisation. Für die biologische Wertung ist die ethologische Untersuchung entscheidend.

Die folgende Übersicht beschränkt sich auf Angaben über das Vorkommen von Ventraldrüsen im pectoralen und abdominalen Bereich bei Insectivora und einigen basalen Gruppen. Viele Angaben im Schrifttum beruhen auf Lebendbeobachtungen, die im Analogieschluß bestimmten Drüsen zugeordnet werden, ohne daß deren anatomischer Nachweis geführt wurde. Natürlich ergibt die Beobachtung des Verhaltens Hinweise auf das Vorkommen von Drüsen, doch sollte auf den präzisen, morphologischen Nachweis und auf die Aufklärung der Struktur nicht verzichtet werden.

Marsupialia: *Petaurus breviceps papuanus*: Nachweis, auch histologisch, von Sternaldrüsen neben Frontal- und Analdrüsen. Differenzierung von Individual-, Sippen- und Artgeruch. Die Ventraldrüse von *Trichosurus* (juv. Männchen) wird durch Testosteron aktiviert und nach Kastration rückgebildet (BOLLIGER 1944). Vorkommen von Ventraldrüsen wird für *Myrmecobius*, *Didelphis*, *Dendrolagus* und *Macropus* (GANSLOSSER 1979b) angegeben.

Insectivora: Flankendrüsen (Seitendrüsen) sind bei Soricidae histologisch gut untersucht: *Neomys fodiens*, *Sorex araneus*, *Crocidura russula* (SCHAFFER), *Suncus murinus* (DRYDEN, CONAWAY). Über Funktion und hormonale Abhängigkeit ist wenig bekannt. Der intensive Moschusduft von *Suncus* bleibt nach Exstirpation der Seitendrüsen erhalten und wird von a-Drüsen der Retroauricular- und Kehlgregion verursacht. *Blarina brevicauda* besitzt neben Seitendrüsen (a-Drüsen und Talgdrüsen) ein unpaares ventrales Drüsenfeld (midventral gland), das vorwiegend aus Talgdrüsen bestehen soll (EADIE 1938; PEARSON 1946). Dieses ist bei Weibchen erheblich kleiner als bei Männchen.

Im Verhalten der Tenrecinae konnten von uns (W. P.) Situationen beobachtet werden, die auf das Vorkommen sternal-abdominaler Drüsenfelder hindeuten (histolog. Untersuchung noch nicht abgeschlossen). *Setifer setosus* (ähnlich auch *Echinops telfairi*) zeigen folgendes Verhalten: Beim Versetzen in ein von Artgenossen bewohntes Areal oder bei der Attacke gegen einen solchen werden gelegentlich die Vorderbeine weggestreckt, so daß Hals- und Brustregion dem Substrat aufliegen. Gleichzeitig schiebt sich das Tier durch kräftige Bewegungen der Hinterbeine auf den Gegner zu. Beide Arten sind im Freiland nicht territorial. Das Verhalten dürfte der Selbstbehauptung dienen. Möglicherweise liegt in diesem „Rutschen“ eine Parallele zu dem von MOHR und EISENBERG bei *Solenodon* beschriebenen Verhalten vor.

Über ein ventrales Drüsenfeld bei Tupaiidae, das von der Kinn- bis zur Sternalgegend reicht, liegen morphologische und ethologische Untersuchungen in größerer Zahl vor, auf die hier verwiesen sei (SPRANKEL 1961; v. HOLST und BUEGEL-GOODWIN 1975; v. HOLST und LESK 1975; RICHARZ und SPRANKEL 1978; SORENSON und CONAWAY 1966). Eine Zusammenstellung über das Vorkommen von Kehldrüsen bei Halbaffen bringt SCHILLING (1979). Der anatomische Nachweis gelang erst bei wenigen Arten.

Unter den Simiiae erwähnt EPPLE (1967) Drüsenfelder für zahlreiche Callitrichidae und *Callimico*, doch liegen bisher keine anatomischen Nachprüfungen vor. Das Integument der Affen gilt im allgemeinen, von den hier nicht zu erörternden e-Drüsen abgesehen, als drüsenarm. Komplexe Duftdrüsenorgane kommen gelegentlich vor (Circumgenitaldrüsen, Axillarorgan bei *Pan*, *Gorilla*, *Homo*). Hier sei auf das Vorkommen von Sternaldrüsen bei *Ateles* (WISLOCKI und SCHULTZ 1925; SCHWARZ 1937; KLEIN 1971; KLEIN und KLEIN 1972; EISENBERG 1976), *Hylobates* und *Pongo* (A. H. SCHULTZ) verwiesen. Vermerkt sei, daß die Sternaldrüse von *Ateles* paarig ist. Der Versuch von SCHWARZ, das Organ als Ergebnis eines Konzentrationsprozesses in die Nähe der Milchdrüse zu rücken, bedarf keiner Erörterung, da es sich um ein hochspezialisiertes Organ bei evolvierten Formen handelt.

Die mehrfach beschriebene Sekretion an Brust und Bauch bei *Solenodon* stammt aus

einem großen, unpaaren, ventralen Drüsenfeld. Dieses unterscheidet sich durch die medioventrale Lage, den Mangel einer scharfen Begrenzung und einige histologische Besonderheiten deutlich von den Seitendrüsen der Soricidae, Microtinae und Cricetinae. Nach Massenentfaltung und Intensität der Sekretion bestehen klare Sexualunterschiede, wie sie vielfach vorkommen (Soricidae, Tupaiidae), aber nicht allgemein für Hautdrüsen gelten (Retroauriculardrüse von *Suncus*, Kehldrüse von *Ateles*). Unterschiedliche Angaben über die Beschaffenheit des Sekretes im Schrifttum dürften auf verschiedene Haltungsbedingungen zurückzuführen sein. Das Sekret ist nach unseren Beobachtungen an Tieren in verschiedenen Zoos, an den selbst gehaltenen Tieren und in freier Wildbahn praktisch geruchlos. Der Beobachter (W. P.) verbrachte mehrfach die Nächte inmitten größerer Gruppen (6–10 Tiere) im natürlichen Lebensraum. Die Angabe von E. MOHR, daß von den Tieren ein übler Geruch ausgehe, bedarf der Korrektur.

Spekulative Deutungen über Funktion und Aufgabe im Verhaltensinventar sollen vorerst vermieden werden, da die Anzahl der untersuchten Individuen zu gering ist und experimentelle Studien wegen der Seltenheit und Kostbarkeit der Tiere unmöglich sind. Zur Klärung noch offener Fragen bleiben Untersuchungen zu den Beziehungen zwischen Drüsenaktivität und Fortpflanzungszyklus und umfassendere Studien zum Kommunikationsverhalten abzuwarten. Vor allem aber fehlt im morphologischen wie im ethologischen Bereich eine genügend breite Vergleichsbasis, die alle Insectivoren umfassen sollte, denn diese basale Gruppe der Eutheria verdient besondere Beachtung.

Das Vorkommen von Hautdrüsen in anderen Körpergegenden von *Solenodon* bedarf der Überprüfung. Entsprechende Untersuchungen sind im Gange. Für die Analregion von *Solenodon* gibt ORTMANN (1960) das Vorkommen von Proctodealdrüsen, Talgdrüsen und a-Drüsen an. Qualitätsunterschiede der Sekrete verschiedener Drüsen und deren spezielle Bedeutung im Kommunikationsverhalten bedürfen weiterer Prüfung. Auf die phylogenetisch bedeutsame Korrelation zwischen Ausbildung der Hautdrüsenorgane, des Geruchsorgans und des Riechhirns bei Makrosmaten wird verwiesen. In diesem Zusammenhang sei vermerkt, daß das Organon vomeronasale bei *Solenodon* nach MENZEL (1979) eine nur mäßige Ausbildung hat.

Danksagung

Beobachtungen und Untersuchungen an *Solenodon* waren nur möglich dank der Hilfe und Unterstützung zahlreicher Personen und Institutionen. Wir haben Dank zu sagen Herrn Direktor Dr. RICHARD FAUST, Zoologischer Garten Frankfurt a. M., für dauerndes Interesse an unserer Arbeit und für deren Unterstützung. SIR PETER SCOTT, IUCN/Survival Service Commission, hat das Projekt durch persönlichen Einsatz gefördert. In der Dominikanischen Republik unterstützten uns aktiv Dr. JAIME VINAS ROMAN, Direktor des Zoos Santo Domingo, und Lic. JOSÉ ALBERTO OTTENWALDER. FRAU CHRISTL PODUSCHKA verdient unseren besonderen Dank für die aufopfernde Pflege der Tiere und deren tägliche Beobachtung. Herrn Prof. Dr. H. SCHLIEMANN, Hamburg, danken wir für Überlassung von Hautstücken aus dem Hamburger Museum sowie Frau Dipl.-Biol. G. KLAUER für die Anfertigung der Photos der histologischen Schnitte.

Zusammenfassung

Die Untersuchung des ventralen Drüsenfeldes von *Solenodon paradoxus* ergab folgendes: Es besteht ein deutlicher Sexualdimorphismus. Das Drüsenfeld der ♂♂ bildet eine große, unpaare Ventraldrüse, die nicht den Flankendrüsen (Seitendrüsen) der Soricidae homolog ist. Die Ausdehnung der Drüse zeigt individuelle Differenzen nach Form und Dimension. ♀♀ besitzen ein kleines, cranial gelegenes Drüsenfeld. Histologisch besteht die aktive Ventraldrüse der ♂♂ aus Schlauchdrüsen, deren einzelne Schläuche durch Fettgewerbssepten getrennt sind. Diese Drüsen sind typische apokrine Drüsen mit Myoepithel und Zellkuppen. Talgdrüsen sind im Bereich des Drüsenfeldes nicht vermehrt. Die Sekretion erfolgt nicht – wie MOHR annahm – dauernd, sondern zeigt zwei Aktivitätsphasen im Jahreszyklus (Januar–März und Mai–Oktober). Angaben über Färbung und öligen Charakter des Sekretes können nicht bestätigt werden. Das Sekret ist in allen Phasen wasserklar, fast immer farblos und dünnflüssig, von sehr schwachem Geruch. Beobachtung der gehaltenen Tiere weist darauf hin, daß die Ventraldrüse eine Rolle bei der Kontaktaufnahme und im Kommunikationsverhalten spielt. Beziehungen zum Fortpflanzungsverhalten bedürfen weiterer Untersuchung.

Literatur

- ALLEN, J. A. (1908): Notes on *Solenodon paradoxus* Brandt. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **34**, 505–517.
- BOLLINGER, A. (1944): The response of the sternal integument of *Trichosurus vulpecula* to castration and to sex hormones. J. Proc. Roy. N. S. Wales **78**, 234–238.
- BREHM, A. (1893, 1912): Brehms Tierleben, 3. und 4. Aufl., Leipzig und Wien.
- BRINKMANN, A. (1912): Die Hautdrüsen der Säugetiere (Bau und Sekretionsverhältnisse). Erg. Anat. Entwgesch. **20**, 1173–1231.
- DRYDEN, G. L.; CONAWAY, H. C. (1967): The origin and hormonal control of scent production in *Suncus murinus*. J. Mammalogy **48**, 420–428.
- EADIE, W. R. (1938): The dermal glands of shrews. J. Mammalogy **19**, 171–174.
- EISENBERG, J. F. (1975): Tenrecs and solenodons in captivity. Int. Zoo Yearb. **15**, 6–12.
- (1976): Communication mechanisms and social integration in the black spider monkey, *Ateles fusciceps robustus*, and related species. Smithson. Contr. Zool. **213**, 1–108.
- EISENBERG, J. F.; KLEIMAN, D. G. (1972): Olfactory Communication in Mammals. Ann. Rev. Ecol. System. **3**, 1–32.
- EPPEL, G. (1967): Vergleichende Untersuchungen über Sexual- und Sozialverhalten der Krallenaffen (Hapalidae). Folia primat. **7**, 37–65.
- (1973): Social communication by olfactory signals in marmosets. Int. Zoo Yearb. **13**, 36–42.
- GANSLOSSER, U. (1979a): Soziale Interaktionen des Doria-Baumkänguruhs (*Dendrolagus dorianus* Ramsay, 1833). Z. Säugetierkunde **44**, 1–18.
- (1979b): Soziale Kommunikation, Gruppenleben, Spiel und Jugendverhalten des Doria-Baumkänguruhs (*Dendrolagus dorianus* Ramsay, 1833). Z. Säugetierkunde **44**, 137–153.
- GOULD, E. (1969): Communication in three genera of Shrews (Soricidae): *Suncus*, *Blarina* and *Cryptotis*. Comm. Behav. Biol., Part A, **3**, 263–313.
- HERTER, K. (1967): Die Insektenesser. Grzimeks Tierleben. Zürich: Kindler-Verlag. **10**, 183–263.
- HOLST, D. v.; BUERTEL-GOODWIN, U. (1975a): The Influence of Sex-hormones on Chinning by Male *Tupaia belangeri*. J. Comp. Physiol. **103**, 123–151.
- (1975b): Chinning by Male *Tupaia belangeri*: The Effects of Scent Marking of Conspecific and Other Species. J. Comp. Physiol. **103**, 153–171.
- HOLST, D. v.; LESK, S. (1975): Über den Informationsgehalt des Sternaldrüsensekretes männlicher und weiblicher *Tupaia belangeri*. J. Comp. Physiol. **103**, 173–188.
- KLEIN, L. L. (1971): Observations on Copulation and Seasonal Reproduction of two Species of Spider Monkeys, *Ateles belzebuth* and *At. geoffroyi*. Folia primat. **15**, 233–248.
- KLEIN, L. L.; KLEIN, D. (1972): Aspects of social behaviour in a colony of Spider Monkeys at San Francisco Zoo. Int. Zoo Yearb. **2**, 175–181.
- MCDOWELL jr., S. B. (1958): The greater Antillean Insectivores. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **115**, 113–214.
- MENZEL, K. H. (1979): Morphologische Untersuchungen an der vorderen Nasenregion von *Solenodon paradoxus* (Insectivora). Med. dent. Diss., Frankfurt M., 1–51.
- MOHR, E. (1936–38): Biologische Beobachtungen an *Solenodon paradoxus* in Gefangenschaft. I–IV. Zool. Anz. **113**, 177–188; **116**, 65–76; **117**, 233–241; **122**, 132–143.
- ORTMANN, R. (1960): Die Analregion der Säugetiere. Handbuch der Zoologie. Ed. by J. G. HELMCKE, H. VON LENGERKEN, D. STARCK, Berlin: De Gruyter. **8**, Lfg. 26, 1–68.
- PEARSON, O. P. (1946): Scent glands of the Short-tailed Shrew. Anat. Rec. **94**, 615–629.
- PODUSCHKA, W. (1975): *Solenodon* Story. Wildlife, London, **17**, 108–111.
- (1976): Die Überlebenschancen des Schlitzrüsslers. Z. Theriophylaxe **5**, 3–9.
- (1977): Insectivore Communication. In: How Animals Communicate. Ed. by T. A. SEBEOK. Bloomington: Indiana University Press. 600–633.
- POEY, F. (1861): Memorias sobre la historia natural de la isla de Cuba. Havana. Vol. **1**, 23–41, 433–435.
- RALLS, K. (1971): Mammalian Scent Marking. Science **171**, 443–449.
- RICHARZ, K.; SPRANKEL, H. (1978): Daten zum Territorial-, Sexual- und Sozialverhalten von *Tupaia glis* Diard, 1820. Z. Säugetierkunde **43**, 336–356.
- RIDGEWAY, R. (1912): Color Standards and Color Nomenclature. Washington: Selbstverlag.
- SAUER, E. G. F. (1974): Zur Biologie der Zwerg- und Riesengalagos. Z. Kölner Zoo **17**, 233–248.
- SCHAFFER, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. Berlin und Wien: Urban und Schwarzenberg.
- SCHILLING, A. (1977): Olfactory Communication in Prosimians. In: The Study of Prosimian Behavior. London, New York: Academic Press 461–542.
- SCHULTZE-WESTRUM, T. (1965): Innerartliche Verständigung durch Dürfte beim Gleitbeutler *Petaurus breviceps papuanus* Thomas (Marsupialia, Phalangeridae). Z. vgl. Physiol. **50**, 151–220.
- SCHWARZ, W. (1937): Die Sternaldrüse bei den Klammeraffen, *Ateles*. Morph. Jb. **79**, 600–633.
- SORENSON, M. W.; CONAWAY, C. H. (1966): Observations on the Social Behavior of Tree Shrews in Captivity. Folia primat. **4**, 124–145.

- SPRANKEL, H. (1961): Histologie und biologische Bedeutung eines jugulo-sternalen Duftdrüsenfeldes bei *Tupaia glis* (Diard, 1820). Verh. D. Zool. Ges. Saarbrücken, 198–206.
- STARCK, D. (1978): Das evolutive Plateau Säugetier. Sonderbd. Naturwiss. Verein Hamburg 3, 7–33.
- (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere 3. Berlin, Heidelberg, New York: Springer (im Druck).
- TIJSKENS, J. (1967): *Solenodon paradoxus* Brandt. Zoo Antwerp. Soc. Roy. de Zool. d'Anvers, 142–144.
- WISLOCKI, G. B.; SCHULTZ, A. H. (1925): On the nature of modifications of the skin in the sternal region of certain Primates J. Mammalogy 6, 236–244.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. Dr. h. c. DIETRICH STARCK, Balduinstraße 88, D-6000 Frankfurt a. M. 70; Dr. WALTER PODUSCHKA, Rettichgasse 12, A-1140 Wien, Österreich

Female reproductive cycle of *Nycteris thebaica* (Microchiroptera) from Natal, South Africa

By R. T. F. BERNARD

Department of Zoology, University of Natal, Pietermaritzburg, South Africa

Receipt of Ms. 23. 6. 1981

Abstract

Investigated monthly changes in the female reproductive organs and the reproductive cycle of *Nycteris thebaica*. Monthly changes in ovarian and vaginal activity were characterized by two peaks. The first, between April and early June, culminated in estrus, while the second, occurred between July and August during pregnancy and is thought to be a relict from polyestrous ancestors. The reproductive cycle was characterized by copulation and fertilization in early June, a five month gestation with parturition in early November, approximately two months of lactation, and a period of anestrus between termination of lactation and onset of proestrus in April.

Introduction

The family Nycteridae includes a single genus of about ten species that occurs in Africa south of the Sahara and in Egypt, Israel, Arabia, and on Madagascar. One species, *N. javanica*, occurs in Malayasia (HAYMAN and HILL 1971). Perhaps as a result of all but one species of this family occurring in Africa, a continent on which study of chiropteran biology has been limited, it has received little attention.

No aspect of the estrous cycle or associated changes in the female reproductive tract have been described although the reproductive cycles of tropical members have been reported. The tropical reproductive cycle is characterized by monotocy, polyestry with post-partum estrus between pregnancies, and a gestation of between two-and-a-half and three-and-a-half months.

In the present study area *N. thebaica* was present at coastal localities throughout the year but at inland areas occurred only during winter, between April and September. Migration did not occur between known coastal and inland localities and the summer roosts of the inland populations were not found.

In the present study area it has been shown that hibernation occurs in *Rhinolophus clivus* (LAYCOCK 1976), *Miniopterus schreibersi* and *M. fraterculus* (BERNARD 1980a) and

Hipposideros caffer (BERNARD 1980b). The reproductive cycles of *Rhinolophus clivosus* (LAYCOCK 1976) and *Myotis tricolor* (BERNARD 1980b) include a period of sperm storage and delayed ovulation during winter, those of the two *Miniopterus* species include a period of delayed implantation during winter (BERNARD 1980a) while that of *Hipposideros caffer* includes a period of retarded embryonic development during winter (BERNARD 1980b).

Nycteris thebaica did not hibernate in the present study area during winter and the aim of this study is to describe the estrous and reproductive cycles of this species and to see if and how they have been modified when compared with the tropical reproductive cycle.

Materials and methods

63 specimens of *N. thebaica* were collected from four roosts (caves and disused mines) in Natal (c. 29° S) during 1977 and 1979.

Specimens were killed by asphyxiation with carbon dioxide and the female reproductive tract removed under a dissecting microscope. Tissues were fixed in Bouin's fixative and stored in 70 per cent alcohol. After routine embedding sections were cut at 5 μm and routinely stained with Ehrlich's haematoxylin and eosin.

Description of the estrous and reproductive cycle has been based on an histological examination of monthly changes in the ovaries, uterine horns, and vaginas. All microscopic measurements were made with an optical micrometer. Follicular diameter was calculated from two measurements taken at right angles to each other, so that one measurement always included the greatest diameter. Mean thickness of the uterine horn wall, endometrium, and vaginal epithelium were calculated from about ten measurements per specimen.

Where sample size was more than ten, mean values have been given plus or minus two standard deviations. Where sample size was less than ten, the mean alone has been given.

Results

Monthly changes in the ovaries

Monthly changes in ovarian activity were quantified by measuring the diameters of all secondary and Graafian follicles and plotting mean monthly diameters (Fig. 1). In *N. thebaica* there was a marked difference in mean monthly follicular diameters from the two ovaries and for this reason they have been treated separately. In *N. thebaica*, which was monotocous and monestrous, there were two periods of Graafian follicle development.

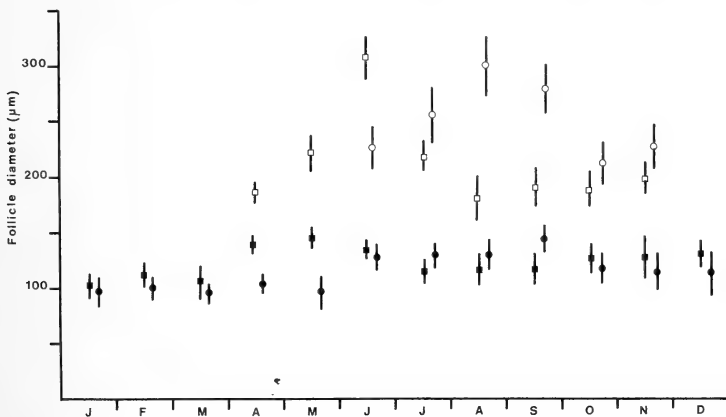


Fig. 1. Monthly changes in secondary and Graafian follicle diameter. Open symbols indicate mean monthly Graafian follicle diameter and closed symbols mean monthly secondary follicle diameter. Square symbols are measurements from the right ovary, circles from the left. Vertical lines represent $\bar{X} \pm 2SD$

The first, between April and June, occurred in the right ovary and resulted in an ovulation in early June, while the second period occurred in the left ovary between July and August and did not result in an ovulation.

The corpus luteum of *N. thebaica*, which was at least partially extruded from the ovary, was seen in one specimen collected in early June and four in July, but was absent from specimens collected during the remainder of the gestation. The diameter of the corpus luteum increased between early June and early July and decreased between early and late July (see Table). The corpus luteum comprised one type of luteal cell which was characterized by a large, faintly stained nucleus and prominent nucleolus. The mean diameter of the luteal cells decreased slightly between early June and early July, although their appearance remained constant, and decreased markedly between early and late July (see Table).

Table

Changes in mean corpus luteum and luteal cell diameters in micrometres

Showing increasing corpus luteum diameter between early June and early July and decreasing diameter between early and late July

Date	No.	Mean corpus luteum diameter	Mean luteal cell diameter
6-6-'79	1	390,0 μm	13,7 μm
2-7-'79	3	516,3 μm	13,0 μm
7-7-'79			
24-7-'79	1	390,0 μm	9,7 μm

There was very little interstitial gland tissue in the ovaries of *N. thebaica* and its cells, which were small with prominent nuclei, underwent no noticeable change in size or appearance during the year.

Monthly changes in the vagina

Monthly changes in the vagina were quantified by measuring thickness of the vaginal epithelium and plotting mean monthly thickness (Fig. 2).

In *N. thebaica* there were two periods of epithelial development, both of which coincided with development of Graafian follicles in the ovaries. Between October and March there were no cell divisions in the stratum germinativum and the epithelium

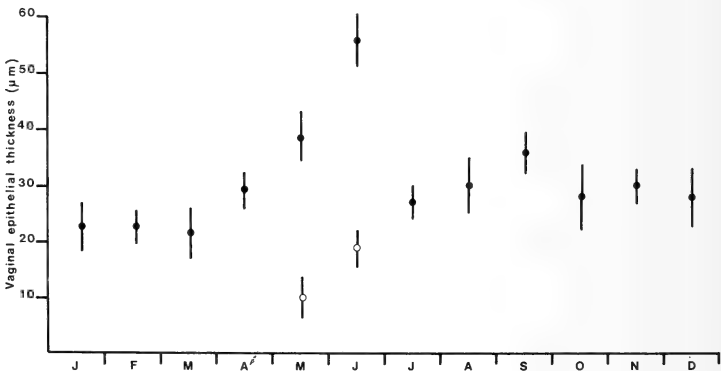


Fig. 2. Monthly changes in thickness of the vaginal epithelium. Closed circles represent mean monthly thickness of vaginal epithelium and open circles mean monthly thickness of cornified layer. Vertical lines represent $\bar{X} \pm 2SD$

maintained a more or less constant thickness. During this period the epithelium comprised between five and nine layers of nucleated cells.

Between April and early June the epithelium underwent a period of development. During April the outer layers of nucleated cells were fusiform in shape and during May the first superficial layers of cornified cells were present. In early June the cornified layer had reached a maximum thickness of 25,0 μm . Delamination of the cornified layers and some of the underlying nucleated layers occurred during mid- and late June and in July the epithelium comprised approximately eight layers of nucleated cuboidal cells. Between April and late June leucocytes were present in the epithelium.

During August and September there was a second increase in monthly epithelial thickness (Fig. 2). During this period there was no development of a cornified layer and the epithelium comprised nucleated cells only. During late September and early October there was a second period of epithelial delamination.

The contents of the vaginal lumen changed with changes in the epithelium. Nucleated cells were present throughout the year but were abundant during the two periods of delamination. Cornified cells and leucocytes were present during the first period of delamination in June. Spermatozoa were seen in the vagina of one specimen collected on 6 June, prior to ovulation.

Monthly changes in the uterine horns

Monthly changes in the uterine horns have been quantified by measuring thickness of the uterine horn wall and endometrium and plotting mean monthly thickness (Fig. 3).

Between December and March the endometrium maintained a more or less constant thickness and the uterine glands were short, straight and few in number.

Between April and June the thickness of the right uterine horn wall increased greatly while that of the left horn was less marked. These increases were the result of hypertrophy and hyperplasia of the endometrial cells and increased thickness of the myometrium. During this period the uterine glands increased in number and length.

Between fertilization in early June, and early August, after which removal of the fetus and placenta prevented measurement of the endometrium, there was an increase in myometrial thickness. Although thickness of the myometrium was not measured an

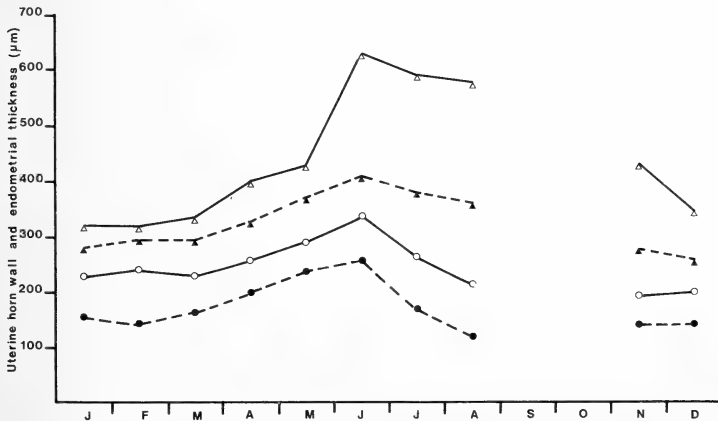


Fig. 3. Monthly changes in thickness of uterine horn wall and endometrium. Triangular symbols indicate mean monthly thickness of the uterine horn wall and circular symbols mean monthly thickness of endometrium. Open symbols are measurements from the right uterine horn, closed symbols from the left

estimate of its thickness can be obtained by comparing changes in the proportion of the uterine horn wall thickness that the endometrium comprised.

After parturition, which occurred in early November, the lumina of the uterine horns were filled with cellular debris, erythrocytes, and leucocytes.

Estrous cycle

In *N. thebaica* the proestrous condition occurred during April and May and was characterized by the presence of developing Graafian follicles in the ovaries and development of the vaginal epithelium and uterine endometrium. Estrus occurred in early June and was characterized by the presence of a single preovulatory Graafian follicle in the right ovary, sexual receptivity, as indicated by spermatozoa in the vagina, and the presence of a layer of cornified cells on the vaginal epithelium.

Estrus was followed by a short period of metestrus in mid- and late June when delamination of the vaginal epithelium occurred and the right oviduct of one specimen contained a morula. Pregnancy lasted for about five months, from early June to early November, and was followed by a two month period of lactation/anestrus. Although lactation had ceased by mid-January the anestrus condition lasted until the onset of proestrus in April. Anestrus was characterized by the absence of Graafian follicles from the ovaries and undeveloped vaginal epithelium and uterine endometrium.

Gestation period of *N. thebaica*

The length of the gestation period has been estimated from specimens collected at Umdoni (30°24'S, 30°42'E) during 1979. Of two specimens collected on 6 June one had a preovulatory Graafian follicle in the right ovary while in the other fertilization had recently occurred and there was a morula in the right oviduct. Of three specimens collected on 5 November, two were lactating and one was still pregnant. This is a period of approximately 152 days.

Discussion

With the exception of the second period of follicular development, the significance of which will be discussed later, monthly changes in the reproductive organs of *N. thebaica* were typically mammalian.

The corpus luteum of *N. thebaica* disappeared within two months of ovulation, a phenomenon that has been described in *N. luteola* (MATTHEWS 1941) and *Hipposideros caffer* (BERNARD 1980b). It is interesting to note that in both *H. caffer* and *Nycteris thebaica* the corpus luteum is at least partially extruded from the ovary, suggesting that its early degeneration may be associated with extrusion from the ovary.

Members of the family Nycteridae are basically African in distribution with one species, *N. javanica*, occurring in Malaysia (WALKER 1964). There has been no previous complete study of the reproductive cycle of a member of this family, although two authors have reported on some aspects of reproductive cycles of tropical nycterids. MATTHEWS (1941) reported that at c. 3°S in Tanzania *N. hispida* and *N. luteola* are monotocous and polyestrous, with at least two gestations separated by a post-partum estrus. However, Matthews was unable to give an estimate of gestation length or whether polyestry was seasonal or continuous.

ANCIAUX DE FAVEAUX (1978) has summarized all available reproductive data for members of this family and has suggested reproductive cycles that are in many cases based on limited data but which reveal several trends common to tropical species. *N. aethiopica* from tropical latitudes north and south of the equator is monotocous and polyestrous, with

about three pregnancies per year and a gestation length of approximately three-and-a-half months. *N. macrotis* (= *N. aethiopica*, ADAM and HUBERT 1976) at c. 1°S (Rwanda) is monotocous and seasonally polyestrous with at least two pregnancies per year separated by a post-partum estrus. The gestation period is about two-and-a-half months. *N. thebaica* from 11°S (Katanga) is monotocous and seasonally polyestrous with two or more pregnancies per year, separated by a post-partum estrus. The gestation period is approximately three months.

To summarize these data, it would appear that the reproductive cycles of tropical members of this family are characterized by monotocy, polyestry which may be seasonal or continuous, the occurrence of a post-partum estrus, and a gestation period of between two-and-a-half and three-and-a-half months.

The reproductive cycle of *N. thebaica* from c. 29°S (present study) differs from the tropical pattern in two significant ways. Firstly, *N. thebaica* is monestrous and secondly, the gestation period is approximately five months. Both these changes are exactly what should be expected with the move from tropical into subtropical and temperate latitudes where the season suitable for reproduction is too short to allow polyestry. PEARSON et al. (1952) and RACEY (1973) have shown that, in *Plecotus townsendii* and *Pipistrellus pipistrellus* respectively, the gestation period can be experimentally lengthened by decreasing ambient temperature and/or food supply. Although *Nycteris thebaica* did not hibernate, it is believed that the relatively long gestation in the present study is caused by one or both of these factors.

The second period of Graafian follicle development that occurred during pregnancy in the left ovary of *N. thebaica* is probably a relict from its polyestrous ancestors. Maximum Graafian follicle diameter in the left ovary was reached two-and-a-half to three months after ovulation, a period that corresponds with the length of the tropical gestation period.

BERNARD (1976) described parts of the male reproductive cycle of *N. thebaica* from specimens collected in the present study area. Spermatogenesis begins in March and spermatozoa are released to the epididymides in late May, indicating that the male and female reproductive cycles are synchronized.

The estrous cycle of *N. thebaica* at c. 29°S was characterized by a five month pregnancy/luteal stage and a three month period of anestrus. Although the estrous cycle of a tropical member of this family has not been described it can be assumed that the pregnancy/luteal stage will be shorter and that, where polyestry is continuous, there will be no period of anestrus.

Acknowledgements

I would like to thank the following: Professor J. MEESTER for supervising this research and critically reading this manuscript; Mrs. N. COOK for typing this manuscript and the C.S.I.R. and University of Natal Research Fund from whom financial assistance was received.

Zusammenfassung

Weiblicher Fortpflanzungszyklus von Nycteris thebaica (Microchiroptera) aus Natal, Südafrika

Der Fortpflanzungszyklus weiblicher *Nycteris thebaica* aus Südafrika wird auf Grund histologischer Untersuchungen an Ovar und Genitaltrakt beschrieben. Die Dicke des Vaginalepithels und die Durchmesser der Graafschen Follikel erreichen im Jahreslauf zwei Maxima. Das erste zwischen April und Anfang Juni entspricht dem Oestrus. Das zweite Maximum, bei dem es nicht zur Eibildung kommt, scheint ein Rest polyoestrischer Fortpflanzung zu sein, wie sie bei *N. thebaica* in den Tropen vorkommt. Das Corpus luteum ist – zum Teil durch Ausstoßung aus dem Ovar – zwei Monate nach der Ovulation verschwunden. Begattung und Befruchtung erfolgen Anfang Juni. Die Tragzeit beträgt fünf Monate, und die Jungen werden zwei Monate lang gesäugt. Der Anoestrus dauert anschließend bis zum Einsetzen des Prooestrus im April.

References

- ADAM, F.; HUBERT, B. (1976): Les Nycteridae (Chiroptera) du Sénégal: Distribution, biométrie, et dimorphisme sexuel. *Mammalia* **40**, 597–613.
- ANCIAX DE FAVEAUX, M. (1978): Chez le Chiroptères cavernicoles du Shaba (S-E Zaire) et du Rwanda. *Mammalia* **42**, 453–490.
- BERNARD, R. T. F. (1976): Some aspects of the dynamics of a bat population in Natal, South Africa. Honours thesis, University of Natal, South Africa.
- (1980a): Reproductive cycles of *Miniopterus schreibersi natalensis* (A. Smith, 1834) and *Miniopterus fraterculus* (Thomas and Schwann, 1906) *Ann. Transv. Mus.* **32**, 55–64.
- (1980b): Female reproduction in five species of Natal cave-dwelling Microchiroptera. Ph. D. thesis, University of Natal, South Africa.
- HAYMAN, R. W.; HILL, J. E. (1971): Chiroptera. In: *The Mammals of Africa; an identification manual*. Ed. by MEESTER, J.; SETZER, H. W. Washington D. C.: Smithsonian Institution.
- LAYCOCK, P. A. (1976): A study of cave-dwelling Microchiroptera in the Natal Midlands. M. Sc. thesis, University of Natal, Pietermaritzburg, South Africa.
- MATTHEWS, L. H. (1941): Notes on the genitalia and reproduction of some African bats. *Proc. Zool. Soc., Lond. B* **111**, 289–342.
- PEARSON, O.; KOFORD, M.; PEARSON, A. (1952): Reproduction in the lump-nosed bat (*Corynorhinus rafinesqui*) in California. *J. Mammal.* **33**, 273–320.
- RACEY, P. A. (1973): Environmental factors affecting the length of gestation in heterothermic bats. *J. Reprod. Fert.* **19**, 175–189.
- WALKER, E. P. (1964): *Mammals of the World*. Baltimore: John Hopkins.
- Author's address:* RICHARD T. F. BERNARD, Department of Zoology and Entomology, Rhodes University, P. O. Box 94, Grahamstown 6140, Republic of South Africa

Feeding ecology of *Tadarida aegyptiaca thomasi* in the Indian desert

By R. ADVANI

Central Arid Zone Research Institute, Jodhpur, India

Receipt of Ms. 15. 6. 1981

Abstract

Studied the Egyptian free-tailed bat, *Tadarida aegyptiaca thomasi*, collected from various districts of Rajasthan. It is primarily an insectivorous species. Coleoptera, Lepidoptera, Orthoptera, Hymenoptera and Diptera are preferred in all main four seasons, while termites are consumed in all except winter season. Occurrence of ground dwelling insects, caterpillars, spiders, larger bodied insects and water beetles in stomachs have been discussed in light of morpho-ethological adaptations of species. Presence of bat's own fur in stomach coincides with the breeding season of the species. Presence of various polyphagous insect pest species of crops in feeding menu of bats show that this species can play a promising role in biological management of harmful insects.

Introduction

The Egyptian free-tailed bat or Wrinkle-lipped bat, *Tadarida aegyptiaca thomasi* Wroughton (Chiroptera, Molossidae) is one of the most abundant species in Rajasthan which is part of the Great Indian Thar Desert (24.5–30.5° N : 60–70° E). Associated with warmer arid and semi-arid regions, of which it is well adapted both ecologically as well as

physiologically, this species is not found in mountainous nor well-wooded regions. In its diurnal roost it is highly selective, favouring natural rock fissures or crevices in human settlement environment.

In spite of the occurrence of this species in abundance, except some reports (ADVANI and VAZIRANI 1981; SINHA and ADVANI 1976), little is known about the ecology, biology and ethology of this species. To fill up this gap, the present studies were undertaken to investigate the food composition and seasonal variation in the feeding pattern of this species as this aspect has been dealt in detail in respect of temperate bats but little is known regarding tropical species and particularly the Indian ones.

Methods

The bats were collected during various periodical faunistic surveys conducted by Desert Regional Station, Zoological Survey of India, Jodhpur from 1975 to 1977. Collections were made mainly from nine districts – Jodhpur, Boondi, Dungarpur, Jhalawar, Sawai Madhopur, Tonk, Ajmer, Banswara and Kota, well distributed in the arid and semi-arid parts of Rajasthan. In all 156 individuals were collected and examined. For each season, the break up of the sample size (N) is shown in the Table. After anaesthesia bats were dissected and their alimentary canals were cut open. The stomach contents were taken out with the help of brush and small forceps and then dried on filter paper at room temperature. After sorting, stomach items (insects etc.) were identified to the lowest taxonomic level feasible (Order-Family), through aid of microscope and later weighed on the balance to calculate their percent occurrence in the stomach contents, following MURTON et al. (1964).

The seasonal fluctuations in the feeding pattern were determined by pooling data among four main seasons occurring in the Indian desert.

Results

The examination and analysis of the stomach contents reveal that the Egyptian free-tailed or Wrinkle-lipped bat, *T. aegyptiaca thomasi* is a primarily insectivorous species though some traces of plant material were also observed during monsoon and postmonsoon seasons (see table). Fur (tuft of hairs) of the same bat species occurred in larger proportions during summer and monsoon, whereas, it was present in traces during postmonsoon and winter. There were no remains of other animals except insects and some spiders in the stomachs, to be considered as food items.

In the winter season, December to February in the desert, when the temperature goes down to even -5°C , this species mainly banks upon Coleoptera (34.7 percent) followed by Orthoptera, Hymenoptera and Diptera in about equal proportions (see Table). Araneida (spiders) also record their occurrence in stomachs in moderate numbers in winter.

In the summer season, when the air temperature shoots up to even 50°C , there is an increase in coleopteran diet by about 5.5 percent from winter to summer. However, percent frequency of Hymenoptera and Diptera decreases significantly. The bats devour upon an equal diet of Orthoptera (grasshoppers, crickets) during this season. Isoptera (termites) and Odonata (dragon and damselflies) also feature in the diet composition, though in low percent frequency.

During monsoon rainy months, there is sudden rise in the consumption of winged termites (*Microtermes obesii*, *Odontotermes obessus*, *Anacanthotermes* sp.) about four times (24.5 percent) to that of preceding summer season. Proportion of beetles declines to about half, while that of Hymenoptera and Lepidoptera increases in varied percentages. Dependence of Orthopteran diet is also lowered during monsoon.

The post monsoon season witnesses decrease in consumption of termites from 24.5 to 5.2 percent of the total diet. Other orders like Odonata and Dictyoptera again record their occurrence in stomachs, while there is three fold increase in the dipteran diet. Preference

for Coleoptera almost remains at a same frequency of the monsoon season, whereas, moths are consumed in lower proportions.

Discussion

The Egyptian free tailed bat, *T. a. thomasi* is an anthrophilic species, being found in the close vicinity or in the midst of human environment at a tune of 100 percent of its total collection in western desert biome (ADVANI 1981a) and 91.3 percent in the southern parts of Rajasthan (ADVANI 1981b). Its roosting habitat has certainly an impact on its feeding behaviour particularly in deciding composition and relative occurrence of various insect

Table

Stomach contents of Egyptian free-tailed bat during four main seasons in Rajasthan desert
(expressed in per cent of total mass)

Stomach item	Seasons			
	Winter (Dec.-Feb.) N=32	Summer (Mar.-June) N=41	Monsoon (rainy) (Jul.-Sept.) N=40	Post-monsoon (Oct.-Nov.) N=43
Coleoptera				
Scarabaeidae	11.2	6.4	8.5	6.1
Carabidae	13.4	10.2	—	12.5
Curculionidae	6.8	10.2	1.2	—
Bostrichidae	2.1	6.8	7.0	—
Dytiscidae	—	2.4	—	3.0
Unidentified	1.2	4.2	3.2	5.9
Lepidoptera				
Noctuidae	2.3	4.4	6.2	4.4
Arctiidae	6.6	9.3	7.8	7.2
Hymenoptera				
Formicidae	10.2	5.3	8.8	4.2
Vespidae	3.8	—	8.9	16.7
Neuroptera				
Mantispidae	4.5	—	1.2	2.2
Diptera				
Chironomidae	4.3	—	—	1.1
Culicidae	6.2	1.2	2.1	4.2
Unidentified	2.9	3.3	—	1.2
Orthoptera				
Gryllidae	14.0	16.2	3.9	7.9
Acrididae	3.2	1.2	5.3	3.8
Isoptera				
Termitidae	—	6.5	24.5	5.2
Odonata				
Libellulidae	—	1.2	—	6.4
Dictyoptera	2.2	4.0	—	3.9
Caterpillars of Lepidoptera (unidentified)	—	—	2.0	—
Araneida	4.0	—	—	1.0
Plant parts	—	—	1.3	1.0
Bat's own fur (tuft of hairs)	1.1	7.2	8.1	2.1

orders, like Diptera, Coleoptera, Dictyoptera and Hymenoptera in its stomach contents (see Table) in sufficient proportions. However, it appears that feeding habits of this species are also probably a combination of opportunism and selective predation, varying with local conditions such as the relative abundance of different kinds of insect preys. Occurrence of traces of plant parts in the stomachs of bats during monsoon and post monsoon is perhaps due to the remains of the undigested gut contents of insects eaten by bats. The presence of orthopterans, caterpillars of Lepidoptera, spiders and some ground beetles suggests that this species fed by picking these items from the ground or other surfaces rather than by aerial pursuit of prey. Moreover, its predation upon the larger sized insects like carabids, gryllids and dictyopterans is also an unique feature of the feeding habits of this species. These findings are in accordance with the general morphology of *Tadarida* bats, of having the wrinkled lips to facilitate a wider gap, broad wings and strong hind legs in comparison to other insectivorous bat species.

Feeding habits of *T. aegyptiaca* markedly differ from those of the Indian false vampire, *Megaderma lyra lyra* which depends upon an equal proportion of insect as well as the vertebrate animal diet (ADVANI 1981c) on an annual basis.

Seasonwise, during winter when the temperature slides down to about -5°C in desert, and the bats are relatively inactive, they thrive upon insects available in their near vicinity or home ranges, like mosquitoes, flies, house crickets, cockroaches, small beetles etc. In this season bats can also subsist upon their own fat reserves which they accumulate after the monsoon season. During summer and monsoon months preference for termites is quite obvious, as this period coincides with emergence of winged, soft bodied termites after first few showers (from mid June onwards) in the desert, likewise, in postmonsoon season occurrence of winged ants and wasps, dipteran flies, dragon flies determine the diet composition of this species.

The occurrence of bats' own fur (tuft of hairs) in stomachs in highest percent frequency during summer and then in monsoon in the stomachs, is explainable on the grounds that the peak of the breeding season of *T. aegyptiaca* occurs from June to September (SINHA and ADVANI 1976) in the Rajasthan desert, when the inter and intra sexual fights and other interactions like allogrooming are quite expected.

Acknowledgements

I wish to thank the Director, Zoological Survey of India, Calcutta for providing facilities of undertaking faunistic surveys to very distant parts of State. Thanks are also due to Dr. T. G. VAZIRANI, Senior Entomologist, Commonwealth Institute of Entomology, British Museum Natural History, London for identification of insects. Thanks to Dr. ISHWAR PRAKASH, Principal Animal Ecologist, C.A.Z.R.I., Jodhpur for encouragement to start work on bat ecology as doctoral problem.

Zusammenfassung

Nahrungsökologie von Tadarida aegyptiaca thomasi aus der indischen Wüste

Fledermäuse der Art *Tadarida aegyptiaca thomasi* wurden zu unterschiedlichen Jahreszeiten und in verschiedenen Bezirken von Rajasthan (NW-Indien) gefangen. Untersuchungen der Mageninhalte ergaben, daß die Tiere sich in allen vier Jahreszeiten hauptsächlich von Coleopteren, Lepidopteren, Orthopteren, Hymenopteren und Dipteren ernähren. Termiten werden nur während der Wintermonate nicht aufgenommen. Der Nachweis von bodenlebenden Insekten, Raupen, Spinnen und Wasserkäfern in den Mägen der Fledermäuse deutet darauf hin, daß *T. a. thomasi* Nahrung nicht nur im freien Flug erbeutet. Ferner machten im Sommer und Monsum Fledermaushaare einen relativ großen Anteil am Mageninhalt aus. Dieses stimmt überein mit der Zeit der Paarung und Jungenaufzucht von Juni bis September.

Die polyphage Ernährungsweise von *Tadarida aegyptiaca thomasi* unterstreicht die Bedeutung dieser Art für die Regulation von Schadinsektenpopulationen in landwirtschaftlichen Kulturen.

References

- ADVANI, R. (1981a): Bioecological evaluation of Chiroptera fauna of desert biome of Rajasthan. *Z. Angew. Zool.* (in press).
- (1981b): Ecological evaluation of the Chiroptera populations of south and southeastern biome of Rajasthan. *Z. Angew. Zool.* (in press).
- (1981c): Seasonal fluctuations in the feeding ecology of the Indian false vampire. *Megaderma lyra lyra* (Chiroptera: Megadermatidae) in Rajasthan. *Z. Säugetierkunde* **46**, 90–93.
- ADVANI, R.; VAZIRANI, T. G. (1981): Studies on ectoparasites of bats of Rajasthan and Gujarat. *Rec. Zool. Surv. India*, Occasional paper No. **22**, 1–155.
- MURTON, R.; WESTWOOD, M.; ISAACSON, A. J. (1964): Feeding habits of the Wood pigeon *Columba palambus*, Stockdove, *Columba oenas* and Turtle dove, *Streptopelia turtur*. *Ibis* **106**, 177–188.
- SINHA, Y. P.; ADVANI, R. (1976): Notes on food and reproduction of some Rajasthan bats. *Geobios* **3**, 37–40.
- Author's address:* Dr. RANJAN ADVANI, Central Arid Zone Research Institute, All India Rodent Research Project, Jodhpur, India

Movement, home range and clustering in the European hare (*Lepus europaeus* Pallas) in The Netherlands

By S. BROEKHUIZEN and F. MAASKAMP

Research Institute for Nature Management, Arnhem, The Netherlands

Receipt of Ms. 10. 6. 1981

Abstract

To examine aspects of dispersion in hares, data about movements and home range were collected from recoveries of tagged individuals as well as from radio-tracked animals. Most hares moved less than 500 m from the capture place, even the sucklings, and the mean home range size observed was 29 ha, showing a sedentary way of life. Displaced hares mostly could establish themselves near the place of release, and a low degree of agonistic behaviour to an introduced tame conspecific was observed.

Home ranges overlapped considerably, and at night clustering was observed. While in the twilight hares grazing gregariously showed less attentive interruptions compared with hares grazing solitarily, anti-predation behaviour was thought a function of clustering.

As from literature is known that under circumstances with poor food supply, such as in desert and in areas with deep snow cover, hares become more territorial during the reproduction season and more migratory in the winter, the results suggest that in our study areas food was not in short supply, presumably due to a high hunting pressure in autumn.

Introduction

Although in South-East Europe, after periods with heavy snow, groups of hundreds of roaming hares have been observed (ANGERMANN 1973), roaming over large distances seems the exception in this species. Data collected by ANDERSEN (1951), RIECK (1953, 1955), SZEDERJEI (1959), DOUGLAS (1970) and PIELOWSKI (1972) showed that about 80 percent of tagged animals released on their capture place, were recovered within a distance of 3 km, and less than 10 percent were found more than 5 km away. RIECK (1953) calculated from his recoveries of tagged hares that the home range rarely exceeded 500 ha. PIELOWSKI (1972) recovered tagged individuals in areas of about 350 ha, while he concluded from observations of the movements of hares being pursued, that hares are familiar with an area

of about the same size. However, he also pointed out that a distinction should be made between the larger area covered by the hare's movements during its life time, and the several clearly defined areas, far smaller in size and occupied temporarily and periodically, situated within the boundaries of that total home range. By repeatedly shifting its area of activity, a hare would be kept informed of the situation within the total home range. The area in which PIELOWSKI observed a hare during one day was on average 20 ha.

MERZ (1976), following hares during a three month period of radio-tracking, and SCHNEIDER (1978), who collected data over periods of 0.5 to 1.5 years by direct observation, found total areas of activity of about the same size as the areas of daily activity observed by PIELOWSKI (1972). Their data clearly point to a non-migratory way of life, from which one might expect territoriality. Indeed, RIMATHÉ (1977) and SCHNEIDER (1978) found indications that the movements observed in subadults were not only due to an urge to explore, but were also caused by intolerant behaviour from adults, possibly their own parents. On the other hand, DOUGLAS (1970) and SZEDERJEI (1959) found that most of the leverets were able to establish themselves in the area they were born in, and even within the home range of the parents. Also contrary to territorial animals, resident hares are often observed in groups, by day as well as at night. Although several authors showed an influence of field conditions on the distribution of hares (a. o. BRÜLL 1973; FIECHTER 1975; FRYLESTAM 1976; JEZERSKI 1968; MERZ 1976; PIELOWSKI 1966; RIMATHÉ 1977), MERZ (1973, 1976) observed clustering at night which he could not explain by a preference for certain vegetation, but in his opinion could have a social function. The same was suggested by PIELOWSKI (1966) and JEZERSKI (1968) dealing with clustering in the day-time.

Since literature about spacing out and social clustering does not conform, we collected additional data about the size and changeability of the home range, the movements of adult and juvenile hares, the behaviour after introduction to unknown area and about clustering and its possible function.

Material and methods

Capturing, tagging and recoveries

Size and changeability of the home range were examined from recoveries of tagged individuals, as well as by direct observation in the field. For both methods animals had to be captured. Leverets, unless they were found by accident, were located by searching meadows about three quarters of an hour after sunset, using a binocular provided with a spotlight. At that time the leverets left their hiding places in order to gather for nursing (BROEKHUIZEN and MAASKAMP 1980). Attempts were made to capture the leverets by using a hoopnet after they had been nursed and the doe had withdrawn. In total 99 leverets were tagged with a numbered aluminium chicken wingmark. Beside the number, the name and phone-number of the institute were also punched on the tag, to facilitate the notification of recovery. Leverets were aged by means of body weight and length of the hind foot (BROEKHUIZEN and MAASKAMP 1979). After tagging they were released on the same spot where they were captured.

Adult hares were captured by chasing them into vertically placed long nets. No drugs were treated for handling. Nearly five percent of the animals captured were lost through shock and accidents. Apart from the wing tag in the ear already mentioned, a numbered plastic tag of the "Dalton-rototag" type was connected to the other ear. During the years 1968-1978 637 adult hares were captured and tagged at ten different locations, 132 of which were released at the spot they were captured, and 505 were released on fields 10 to 90 km away from their capture place. Capturing took place in the second half of December and the first half of January, just at the beginning of the reproduction season.

Hares were considered as adult, when they were aged as six months or older from the stage of ossification of the distal epiphyseal cartilage knob of their ulna (BROEKHUIZEN and MAASKAMP 1979). Recoveries from our own field work were neglected, in view of the biased chance of notification.

Measuring of the home range by direct observation

Home ranges of 13 hares (8 females and 5 males) were determined by radio-tracking. Technical data on radio-transmitters, their connection to the animal and the receiving units used were described earlier

(BROEKHUIZEN *et al.* 1979). For these hares the ear tags and the radio-collar were plastered with reflecting "Scotchlite" tape, to facilitate observation at night using the spotlight.

Since it was almost impossible to track hares during the whole night, it was done either from dusk till midnight or from midnight till morning. Generally one hare was tracked intensively. We attempted to locate it by triangulating the radio or by spotlight view every quarter of an hour. The location of other radio-collared hares in the vicinity was determined at the beginning and at the end of the observations, and in the time in between as far as possible.

Home range was defined according to BURT (1943): "that area which is traversed by the animal (male) in all its activities as gathering food, resting, mating, caring for young. It excludes occasional sallies outside that area and shall be calculated for a specific period of time". The size of the home range was determined according to the minimum observation area method of ODUM and KÜNZLER (1955), connecting the outermost observations to the smallest convex figure in which all the other observations are located.

The periods in which the home ranges of the various hares were determined, are given in table 1. The hares numbered as 1-6 and 10-13 lived in the area "Cortenoever" about 4 km south of Zutphen, a town in the valley of the river Yssel (52.06 N; 06.13 E). This area was mainly used for dairy. The hares 7-9 lived in the "Noordoostpolder" (52.45 N; 05.13 E), mainly used for arable farming.

Behaviour after introduction in unknown areas

Besides the recoveries of hares that had been moved, the behaviour after introduction in an unknown area was also studied from a female hare raised in captivity, which was released in September, at the end of the reproduction season, in the area "Cortenoever". The animal was radio-collared for swift locating, and since it was familiar with human presence and activity, it could easily be observed from a car. Special attention was given as to whether the introduction induced agonistic behaviour in the established hares which finally resulted in the introduced hare being chased away.

During the first three days after introduction, the animal was observed continuously, and afterwards from 5.00-10.00 p.m. In the 14th night after introduction, the introduced hare was predated by a polecat.

Determination of clustering

As clustering can also be the result of nonuniformity of the habitat, we studied the distribution of hares on very uniform, cultivated meadows. During May and June 1977, ten meadows in the area "Cortenoever" were observed twelve times between 6.00 p.m. and 7.00 a.m. This was done from a car, using binoculars with a spotlight. The meadows, the location of which is indicated in fig. 2, were selected for their appropriately low vegetation. In these meadows several points were marked with reflection-tape to facilitate the location of the hares observed. The spots on which they were first observed, were marked on a map. The distances between the marked hares observed per meadow area were compared with random distributions of the same number of hares on the same area.

Influence of clustering on alertness

The influence of clustering on the alertness of the hares was quantified by measuring the frequency of attentive interruptions during grazing, i.e. when hares stopped grazing to look around briefly. Observations were made between two hours before and one hour after sunset, and between one hour before and two hours after sunrise, from a car and without using a spotlight so as to prevent any disturbance of the hares' behaviour. Protocols were recorded on tape, for being worked out afterwards. Grazing bouts shorter than four minutes were not taken into account.

The observations were made on the same meadows used for studying clustering, as far as the grass was short enough to observe grazing and attentive behaviour in detail. The observations were restricted to hares located 50-100 m from the road, to enable making detailed observations without influence by road-traffic.

Results

Size and changeability of the home range

The size of the home ranges of the 13 radio-tracked hares during the total periods of observation are shown in table 1. The mean size was found to be 29 ha. The relation between the length of the observation period and the size of the home range turned out to be insignificant ($r = 0.29$; $n = 13$; $p = 0.05$), and the individual differences are distinct.

Table 1

Observation periods and home ranges of 13 radio-collared hares

C = Cortenoever, N = Noordoostpolder

hare	sex	area	observation period	period of intensive observations	number of observation-nights		home range (ha)
					'intensive'	'incidental'	
1	♀	C	31 July '73 - 30 Aug. '73	1 Aug. '73 - 30 Aug. '73	15	17	25.5
2	♂	C	31 July '73 - 4 Oct. '73 19 Jan. '74 - 15 Feb. '74	1 Aug. '73 - 4 Oct. '73 19 Jan. '74 - 15 Feb. '74	31 13	15	59.5
3	♂	C	25 Aug. '73 - 8 Feb. '74	25 Aug. '73 - 20 Sep. '73	16	43	12
4	♀	C	25 Aug. '73 - 4 Dec. '73	25 Aug. '73 - 27 Nov. '73	45	20	16
5	♂	C	18 Oct. '73 - 6 Dec. '74	18 Oct. '73 - 6 Dec. '73	25	21	13.5
6	♀	C	19 Jan. '74 - 15 Feb. '74	19 Jan. '74 - 15 Feb. '74	13	2	7.5
7	♀	N	15 Jan. '75 - 7 Feb. '75	20 Jan. '75 - 5 Feb. '75	4	9	13.5
8	♂	N	15 Jan. '75 - 3 Apr. '75	20 Jan. '75 - 21 Mar. '75	19	12	30
9	♂	N	15 Jan. '75 - 16 May '75	20 Jan. '75 - 15 May '75	27	9	72
10	♀	C	15 July '75 - 31 Oct. '75	22 July '75 - 10 Aug. '75	16	23	23
11	♀	C	24 Jan. '76 - 16 Apr. '76	2 Feb. '76 - 9 Apr. '76	10	14	57
12	♀	C	14 Jan. '76 - 16 Apr. '76	2 Feb. '76 - 9 Apr. '76	10	15	13
13	♀	C	14 Jan. '76 - 16 Apr. '76	2 Feb. '76 - 9 Apr. '76	11	14	30

Mean: 29

The cumulative increase of the home ranges of the hares numbered 1-6 in table 1 is shown in fig. 1^A, while for the same animals fig. 1^B shows the area size which would be used till the end of the observations. For reasons of comparison, for both graphs only data obtained from nights during which the animals were tracked intensively were used. The figures show an increase of the total home range due to utilisation of areas not previously in use, and a decrease of the area which was observed to be used after that. This indicates shifts of the activity area which involves abandoning parts of the area. Such shifts may be gradual as well as abrupt. Not only new areas are involved, but also areas occupied earlier can be taken in use again.

Home ranges of hares tracked simultaneously sometimes showed an extensive overlap, as is illustrated in fig. 2 for hares studied near "Cortenoever". Hares with overlapping home ranges were repeatedly observed close together, also when they were of the same sex.

Movements in adults and young

Fig. 3 shows the distances between the places of release and recovery of individually tagged hares, in relation to the time involved. The location of the place of recovery was not always exactly known, especially when the hare was shot during a drive. Of the hares recovered within one kilometer from the place of release, those for which it was certain that the distance was less than 500 m, are indicated separately.

From 132 adult hares released on the spot where they had been captured, 24 (18 %) were recovered (fig. 3^A), of which 58 % were shot and 4 % killed by traffic. Nearly all the recoveries concerned animals which moved less than 1 km from their place of release, and for 58 % that distance was certainly less than 500 m. From the data it can be concluded that movement does not increase with age.

From 99 leverets, estimated at 5 weeks old maximum age and supposedly still being nursed, 23 were recovered (fig. 3^B), of which 56 % were shot. No traffic victims were reported. Nearly all the movements found were less than 1 km, and for two third certainly less than 500 m.

The data indicate that also in young hares movement does not increase when they grow older. Movement of the young does not seem to differ from adults.

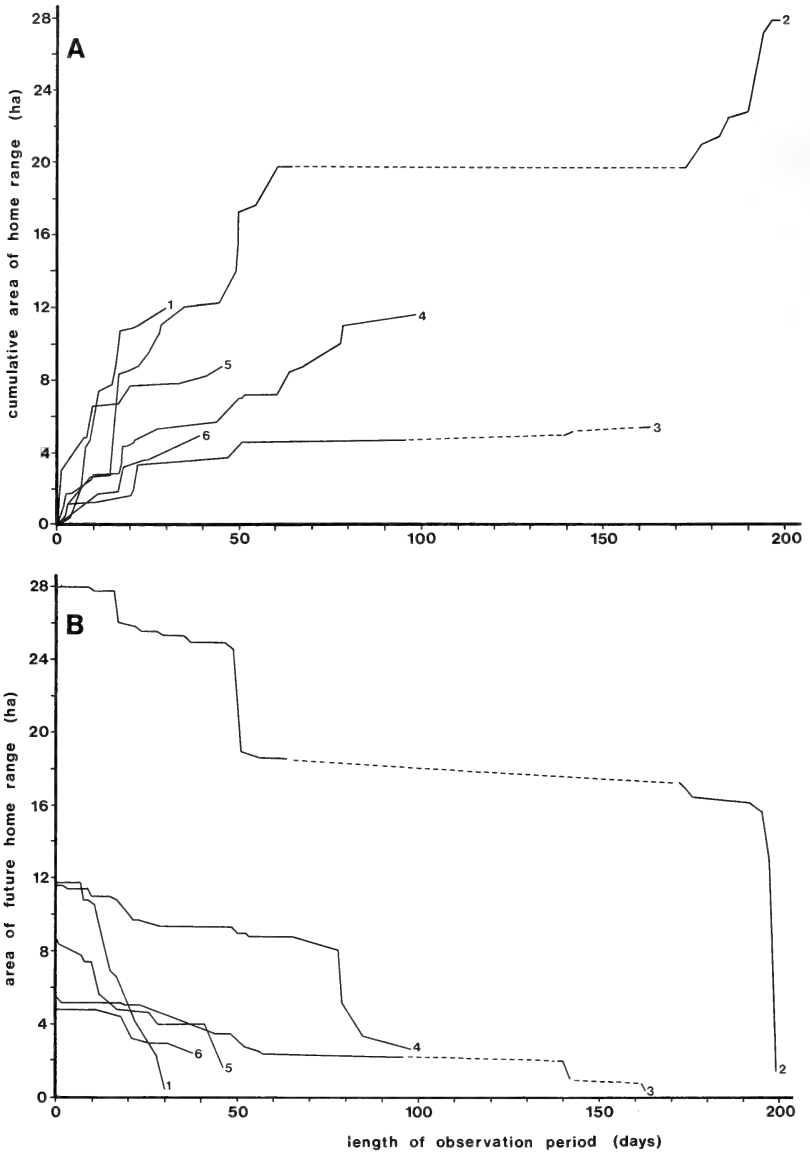


Fig. 1. Areas of realized (A) and future (B) home range in the course of the observation periods of the radio-tracked hares 1-6 from table 1, based on data from nights of intensive observation

Movements among introduced hares

From 505 introduced adult hares, 90 (18 %) were recovered (fig. 3^C), of which 70 % were shot and 19 % killed by traffic. Only 54 % of the recovered animals moved over more than 1 km and 9 % over more than 3 km. The data indicate that movement does not increase with time, so it is likely that the added movements in introduced hares mainly occurred just after releasing. The relatively high percentage of traffic victims also indicated movement before the animals were settled.



Fig. 2. Home ranges of radio-tracked hares in the area "Cortenoever", numbered as in table 1. The pastures from which clustering data were collected (table 3) are shaded

In fig. 4, the bearings indicate the direction and distance of migration related to the direction of the place of origin. A tendency of migration into the direction of the place of origin cannot be observed.

Interactions between an introduced and indigenous hares

Table 2 summarizes the observations of encounters between a released hare raised in captivity and indigenous hares during a fortnight just after releasing. Apart from this, we observed the hares 13 times passing by within 7 m of each other, without any obvious interaction.

From table 2, no distinct difference in behaviour between the introduced hare and the indigenous ones can be concluded. No chasing away of the introduced hare occurred, and the hare stayed in the area in which it was released.

Clustering

The comparison between observed distributions of hares on the meadows in the "Cortenoever" area and simulated random distributions is summarized in table 3. Out of 81 observations the observed distances were smaller than the simulated ones on 59 occasions, and they were larger 22 times. Since the difference is significant (sign test on observations and Monte Carlo simulations: $T = 37$; $n = 81$; $p < 0.01$) it may be concluded that hares at

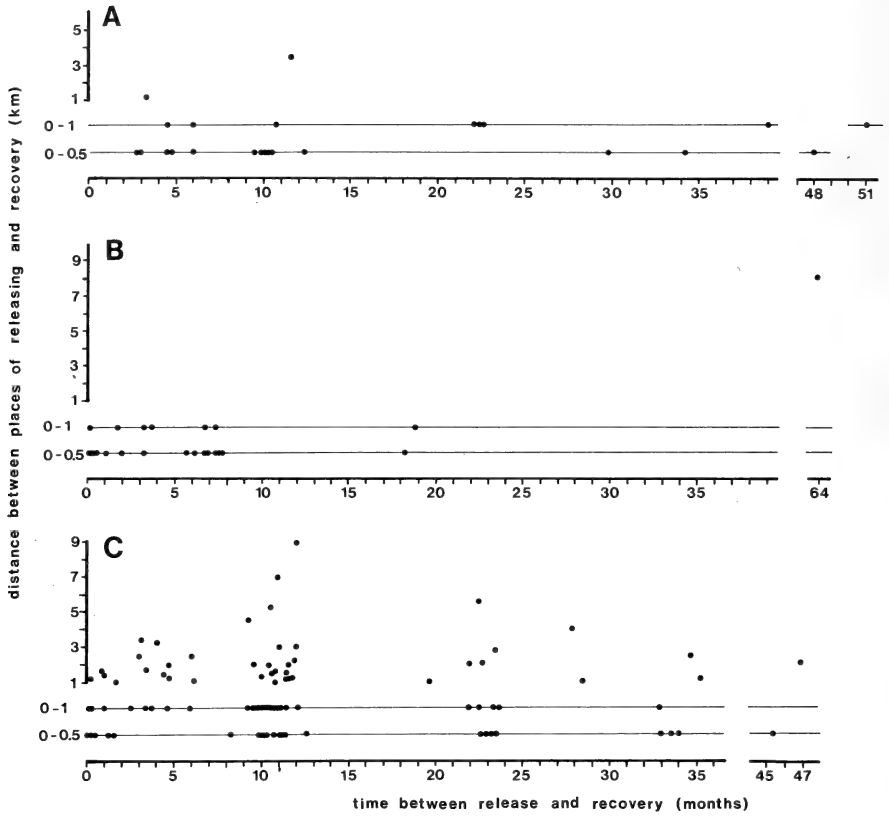


Fig. 3. Distances between the places of release and recovery of tagged hares, related to the time passed between release and recovery. A: tagged as adult, B: leverets tagged in their suckling phase, C: tagged as adult and released in a strange area

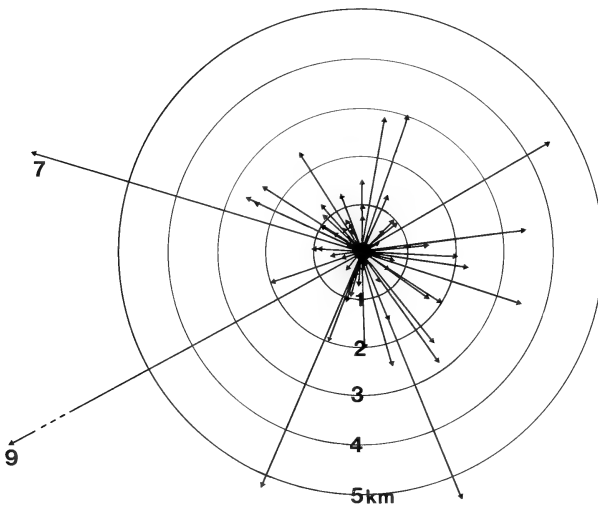


Fig. 4. Distance between release points (centre) and place of recovery (point of arrow) in displaced hares, with the bearings of migration related to the direction of the place of origin (arrow right)

Table 2

Behaviour in 19 encounters between a female hare released from captivity and conspecifics living in the wild

behaviour	hare released from captivity	'wild' hares
contact sought	9	10
sniffing at the conspecific	2	4
following each other	8	10
encircling the other one without approaching	6	3
leaping	0	2
aggressive behaviour (boxing, kicking, biting)	3	3
breaking off the meeting by going away	7	10
breaking off the meeting by flight	1	1

Table 3

Observed distribution of hares on pastures near Cortenoever (Fig. 4), compared with simulated random distributions

field (a)	number of observations (b)	total number of hares (c)	mean sum of distances to the nearest neighbour per observation simulated (d) observed (e)		numbers of positive (f) and negative (g) difference between (d) and (e) (f) (g)	
a	12	94	485.8	246.4	10	2
b	6	15	290.5	208.9	4	2
c	4	17	305.3	241.5	3	1
d	8	30	277.2	160.9	7	1
e	6	21	290.7	194.9	4	2
f	7	29	289.0	299.3	5	2
g	7	25	393.9	200.8	6	1
h	11	54	246.2	214.0	5	6
i	11	73	376.4	264.1	7	4
j	9	50	221.3	156.9	8	1
Total	81				59	22

night are more clustered than could be expected from a random distribution. During the observations, no indications were obtained that clustering was bound to a particular condition or usage of the meadows, such as height of the grass or the presence of cattle. Only within 10 m from the road relatively few hares were observed.

Frequency of attentive interruptions during grazing

For describing the distance between two grazing hares, three categories were distinguished, viz. 0–7 m: hares grazing gregariously; 8–30 m: hares grazing in open clusters; more than 30 m: hares grazing solitarily. The observed frequencies of attentive interruptions within these categories are shown in fig. 5. A distribution is made between observations made around sunset and those made around sunrise. From the figure it can be concluded that solitarily grazing hares showed a higher frequency of attentive interruption than grazing hares in open clusters, whilst in the latter category the frequency exceeded that of hares grazing gregariously. Also at dawn the solitarily grazing hares showed the highest frequency of looking up. Differences between hares grazing in open clusters and those grazing gregariously were not observed, due to increased alert behaviour in the gregarious hares. It is likely that this increase is connected with a higher rate of sexual interactions in the morning, as found by F. OOMEN-KALSBEK and K. NOORDAM (unpubl. data).

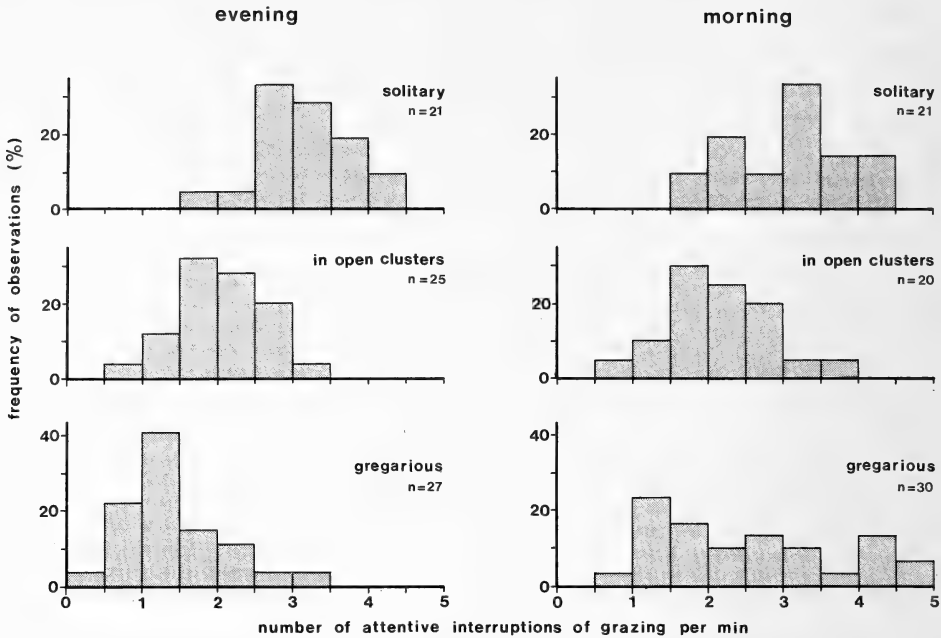


Fig. 5. Distribution of the number of attentive interruption of grazing per min in hares grazing solitarily, in open clusters and gregariously. *Left:* observations from two hours before till one hour after sunset; *right:* observations from one hour before till two hours after sunrise

Discussion

The collected data clearly indicate that in The Netherlands hares are very sedentary, even though their home range is not a fixed area. Occasionally the activity area is shifted. This, however, does not result in a continuous extension of the total home range, which is in agreement with the idea of PIELOWSKI (1972), that the home range "contains several clearly defined areas, far smaller in size and occupied periodically, situated within the boundaries of the whole home range". However, the size of the home ranges we observed was on average about ten times smaller than that mentioned by PIELOWSKI (29 ha versus 300 ha), and more in agreement with the home ranges observed by MERZ (1976) and SCHNEIDER (1978).

From fig. 1^A it is likely that, where the observation periods varied from a few weeks to several months, the home ranges had not reached their ultimate size in all cases. Nevertheless we found no significant correlation between the total home range size and the length of the observation period, indicating that in most of the home ranges a large part of the ultimate size had been covered within a few weeks. This is in agreement with the recoveries of tagged hares, which also show that over longer periods and in other areas, most hares do not move more than 500 m and migration over more than 1 km is exceptional. This also holds for juveniles and sub-adults. Observations on dispersion of leverets after being nursed show that their radius of action can be several hundreds of meters at the end of the suckling phase (BROEKHUIZEN and MAASKAMP 1980). This indicates that the ultimate home range can already be reached during the suckling phase, and that generally juvenile hares do not need to migrate to become residents.

Home ranges of neighbouring hares, also when they are of the same sex, can greatly overlap (fig. 2). This, and the low degree of agonistic behaviour, even towards newly

introduced hares, indicates a high degree of tolerance within the home range area. Therefore, the greater tendency to leave the place of release in introduced hares (fig. 3) is unlikely to be caused by antagonistic behaviour of indigenous conspecifics, or by 'homing', as was found in some introduced hares by JEZIERSKI (1968) (fig. 4). As the greater moving distances in the former mainly occurred immediately after release, they are more likely to be a response to being caught and transported, or, as PIELOWSKI (1972) expressed it, to be caused by shock.

The distribution of hares on meadows in the "Cortenoever" area showed an underdispersed clustered pattern. This may reduce the risk of predation, because it enables the perception of signals from conspecifics during twilight and in the dark, when spotting of potential predators is most difficult. The function of the clustering behaviour was not studied, but the lower frequency of attentive interruptions during grazing in the presence of conspecifics indicates a decreased need for attention.

The combination of a non-migratory way of life, a low degree of intolerance, and a tendency to cluster does not always occur in hares. ANGERMANN (1973) mentioned roaming groups of hares in South-East Europe during periods of heavy snowfall outside the reproduction period. LINDLÖF (1978) observed aggressive dominance ranks in hares feeding from a hay stack when snow cover was deep. In *Lepus americanus* it was shown that when food was short, juveniles were expelled by adults and that immigrating adults more successfully settled than juveniles when the food supply was artificially increased (WINDBERG and KEITH 1976). These studies all indicate that the food supply determines behaviour and spatial distribution.

The behaviour and spatial distribution of the hares we studied suggest that food shortage was not involved. This may hold for most of The Netherlands, because nearly all hare populations are hunted. Consequently, before winter starts and before the reproduction season a substantial part of the populations will be eliminated. Besides, in The Netherlands long periods with thick snow cover were exceptional in the last decade. Hence, the food supply is unlikely to be the limiting factor in population regulation.

Acknowledgements

We are greatly indebted to the following students for their assistance: FRANÇOISE OOMEN-KALSBECK, KARIN NOORDAM, TON KNIJFF, JAAP VAN EGMOND, AUKE PETTEN, RUUD CRUL and WIM VAN KRAAIJ. They all contributed to our knowledge of home range use in hares.

Zusammenfassung

Ortsveränderungen, Aktionsräume und Gruppierungen beim Feldhasen (Lepus europaeus Pallas) in den Niederlanden

Zur Untersuchung verschiedener Aspekte der Verbreitung des Feldhasen wurden Ortsveränderungs- und Lebensraumdaten gesammelt an Hand von Rückmeldungen markierter Individuen sowie durch Verfolgung der Bewegung von Hasen, die mit Sendern versehen waren.

Die meisten Hasen, auch Säuglinge, wanderten weniger als 500 m vom Markierungsplatz. Die mittlere beobachtete Lebensraumgröße war 29 ha. Dies deutet auf eine gewisse Standortstreuung der Tiere hin.

Versetzte Hasen siedelten sich meistens in der Nähe der Aussetzungsstelle an. Nur selten wurde aggressives Verhalten ortsansässiger Hasen diesen ausgesetzten Tieren gegenüber beobachtet.

Die Lebensräume verschiedener Individuen überschneiden sich bedeutend. Nachts wurden Gruppierungen beobachtet. Da während der Dämmerung gesellig äsende Hasen weniger Aufmerksamkeitsunterbrechungen zeigten als allein äsende Tiere, wird vermutet, daß diese Vergesellschaftung teilweise als Feindvermeidungsverhalten anzusehen ist.

In der Literatur wird beschrieben, daß in Gebieten mit schlechten Nahrungsverhältnissen – wie in der Wüste oder in schneereichen Gebieten – Hasen während der Fortpflanzungszeit territorial sind und im Winter mehr wanderlustig werden. Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen hingegen eine bleibende Standortstreuung der Tiere. Diese läßt vermuten, daß in den von uns untersuchten Gebieten kein Futtermangel auftritt. Möglicherweise spielt dabei der hohe Jagddruck im Herbst eine Rolle.

References

- ANDERSEN, J. (1951): Hvor meget vandrer haren? (On the movements of marked European hares [*Lepus europaeus*] in Denmark). *Vildbiol. St. Kalö. medd.* 5.
- ANGERMANN, R. (1973): De Haasachtigen. In: *Het Leven der Dieren*. Ed. by GRZIMEK, B. Utrecht: Het Spectrum, 486–540.
- BROEKHUIZEN, S. (1971): Gemerkte haas 70 km verder teruggemeldt. *De Ned. Jager* 76, 23, 824.
- (1979): Survival in adult European hares. *Acta theriol.* 24, 34, 465–473.
- BROEKHUIZEN, S.; VAN 't HOFF, C. A.; JANSEN, M. B.; NIEWOLD, F. J. J. (1980): Application of radio tracking in wildlife research in The Netherlands. In: *A handbook on biotelemetry and radio tracking*. Ed. by C. J. AMLANER and D. W. MACDONALD. Oxford: Pergamon Press, 65–84.
- BROEKHUIZEN, S.; MAASKAMP, F. (1976): Behavior and maternal relations of young European hares during the nursing period. In: *Ecology and management of European hare populations*. Ed. by Z. PIELOWSKI and Z. PUCEK. Warszawa: Pol. Hunt. Ass., 59–67.
- BROEKHUIZEN, S.; MAASKAMP, F. (1979): Age determination in the European hare (*Lepus europaeus* Pallas) in The Netherlands. *Z. Säugetierkunde* 44, 3, 162–175.
- (1980): Behaviour of does and leverets of the European hare (*Lepus europaeus*) whilst nursing. *J. Zool. (London)* 191, 487–501.
- (1981): Annual production of young in European hares in the Netherlands. *J. Zool. (London)* 193, 499–516.
- BRÜLL, U. (1973): Wildfutterpflanzengesellschaften und Futterwert der von Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas) genutzten Pflanzen. Diss. Hamburg, 162 p.
- BURT, W. H. (1943): Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammalogy* 24, 346–352.
- DOUGLAS, M. J. W. (1970): Movements of hares *Lepus europaeus* Pallas, in high country in New Zealand. *N. Z. J. Sci.* 13, 287–305.
- FIECHTER, A. (1975): Radiotelemetrie: Feldtechnik und Anwendung bei Reh und Feldhase. *Zool. Inst. Univ. Zürich, Diplomarbeit*. 39 pp.
- FRYLESTAM, B. (1976): Effects of cattle-grazing and harvesting of hay on density and distribution of an European hare population. In: *Ecology and management of European hare population*. Ed. by Z. PIELOWSKI and Z. PUCEK. Warszawa: Pol. Hunt. Ass. 199–203.
- JEZIERSKI, W. (1967): Four cases of "home instinct" in the European hare. *Acta theriol.* 12, 173–175.
- (1968): Some ecological aspects of introduction of the European hare. *Acta theriol.* 13, 1–30.
- KOENEN, F. (1956): *Der Feldhase*. Wittenberg-Lutherstadt: Ziemsen Verlag.
- LINDLÖF, B. (1978): Aggressive dominance rank in relation to feeding by European hare. *Viltrevy* 10, 145–158.
- MERZ, H. (1973): Die Gruppierungstendenz beim Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas) in Abhängigkeit der Nachtzeit im Juli/August 1973. *Zool. Inst. Univ. Zürich, Semesterarbeit*. 16 pp.
- (1976): Nächtliche Standplatzwahl individuell gekennzeichnete Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas) innerhalb ihrer Aktionsräume. *Zool. Inst. Univ. Zürich, Diplomarbeit*. 39 pp.
- ODUM, E. P.; KÜNZLER, E. J. (1955): Measurement of territory and home range in birds. *The Auk* 72, 128–137.
- PIELOWSKI, Z. (1966): Forschungen über den Feldhasen. XII. Die Raumstruktur der Population. *Acta theriol.* 11, 449–484.
- (1972): Home range and degree of residence of the European hare. *Acta theriol.* 17, 93–103.
- RIECK, W. (1953): *Der Feldhase*. Merkblätter des Niederwildausschusses des DJV 4. München: Mayer Verlag.
- (1955): *Feldhasen und Wildkaninchen*. In: *Jagd und Hege in aller Welt*. Ed. by Deutscher Jagdschutzverband. Düsseldorf: Kölnig Verlag, 180–184.
- RIMATHÉ, R. (1977): Zur saisonalen Abundanzdynamik des Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas) im Schweizerischen Mittelland. Diss. Zürich, 126 pp.
- SCHNEIDER, E. (1978): *Der Feldhase*. München: BLV Verlag.
- SZEDERJEI, A. (1959): Beobachtungen über den Feldhasen in Ungarn. *Z. Jagdwiss.* 5, 81–94.
- WINDBERG, L. A.; KEITH, L. B. (1976): Experimental analyses of dispersal in Snowshoe hare populations. *Can. J. Zool.* 12, 2061–2081.

Authors' address: SIM BROEKHUIZEN and FRANS MAASKAMP, Research Institute for Nature Management (R.I.N.), Kemperbergerweg 67, NL-6816 RM Arnhem, The Netherlands

Zur Charakterisierung der Waldmäuse (*Apodemus*) Nepals

Von H. GEMMEKE und J. NIETHAMMER¹

Eingang des Ms. 10. 8. 1981

Abstract

*On the characterisation of field mice (*Apodemus*) from Nepal*

Investigated the chromosomes of *Apodemus sylvaticus* and *Alsomys gurkha* from Nepal (Fig. 1 and 2) and some proteins of *A. sylvaticus* from that country (Tab. 1 and 2). The karyotypes are consistent with the membership of *A. sylvaticus* in the subgenus *Sylvaemus* and of *A. gurkha* with the subgenus *Alsomys*. The proteins of Nepalese *A. sylvaticus* show clear differences to those of European *sylvaticus* but are the same as those of long-tailed field mice from Iran. According to their proteins it is questionable whether Nepalese "sylvaticus" really represent that species.

Einleitung

In Nepal sind zwei Waldmausarten der Gattung *Apodemus* bekannt: *Apodemus sylvaticus*, der in der Westpaläarktis verbreiteten Untergattung *Sylvaemus* angehörend, und *A. gurkha*, eine Art der ostpaläarktischen Untergattung *Alsomys* (MARTENS und NIETHAMMER 1972). Diese Zuordnung stützte sich im Anschluß an ZIMMERMANN (1962) auf übliche morphologische Merkmale.

Inzwischen sind für mehrere Arten aus beiden Untergattungen Karyogramme veröffentlicht worden (4 Arten von *Sylvaemus*: SOLDATOVIĆ et al. 1975; 4 Arten von *Alsomys*: VORONTSOV et al. 1977), die hier gewisse Unterschiede zwischen beiden Gruppen erkennen lassen. *Sylvaemus* besitzt stets $2n = 48$ Chromosomen, die fast immer akrozentrisch sind. Nur *A. mystacinus* hat in dieser Gruppe zwei kleinste, metazentrische Autosomenpaare. Bei *Alsomys* ist $2n$ 48 oder 46. Meist sind bei ihnen 2 oder 4 kleine Autosomenpaare metazentrisch. Die Kenntnis der Karyogramme der beiden Arten aus Nepal schien daher zur Überprüfung der morphologisch getroffenen Zuordnung wünschenswert. Sie wurde uns durch die Überlassung lebender Tiere beider Arten durch Prof. Dr. MARTENS und Dr. BECK, beide Mainz, ermöglicht. Wir möchten ihnen auch an dieser Stelle dafür danken.

Die Einordnung der „*A. sylvaticus*“ aus Nepal erschien wieder fragwürdig, als Dr. BECK zwar *A. sylvaticus* aus Deutschland und „*A. sylvaticus*“ aus Nepal im Laboratorium züchtete, es ihm aber nicht gelang, beide zu kreuzen. Da sich die *Apodemus*-Arten in Europa anhand ihrer Isoproteine recht gut unterscheiden lassen (GEMMEKE 1980), bot sich die Möglichkeit, die Artzugehörigkeit von „*A. sylvaticus*“ aus Nepal durch Bestimmung ihrer Isoproteinstreifenmuster zu klären.

Material und Methoden

Für die Untersuchungen der Karyogramme standen 2 ♂♂ und 1 ♀ von *Apodemus gurkha* und 3 ♀♀ von *A. sylvaticus* zur Verfügung. (Nachfolgend wird angenommen, daß die Waldmäuse aus Nepal *A. sylvaticus* sind). Die Tiere hat Prof. MARTENS 1975 aus Nepal mitgebracht. Nach Haltung und Zucht in Mainz wurden sie uns von Dr. BECK zur Verfügung gestellt.

¹ Ergebnisse der Himalaya-Expeditionen von J. MARTENS, Nr. 83 – Nr. 82: J. Orn. 122, 403–427 (1981). – Mit Unterstützung des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (J.M.) und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (J.M., J.N.).

Die Karyogramme wurden aus Mitose-Metaphasen von Knochenmarkszellen nach einem gängigen Verfahren gewonnen (z. B. WIKING und NIETHAMMER 1970). Es wurde nicht versucht, die Geschlechtschromosomen zu ermitteln. Für die Herstellung danken wir Frau G. SCHEBEN. Bei den 3 schon genannten *A. sylvaticus* untersuchten wir elektrophoretisch die folgenden Proteine: Malat (NADP)-Dehydrogenase (MDH[NADP]), Malat(NAD)-Dehydrogenase (MDH[NAD]), Indophenol-Oxidase (IPO), NADP-Isocitrat-Dehydrogenase₁₊₂ (IDH₁₊₂), α -Glycerophosphat-Dehydrogenase (α -GPD), Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (GOT), Laktat-Dehydrogenase₁₊₂ (LDH₁₊₂), 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD), Albumin (Al), Transferrin (Tf). Dabei wurde die bei GEMMEKE (1980) angegebene Methode befolgt.

Ergebnisse

Karyogramme

Apodemus sylvaticus (Abb. 1): $2n = 48$. Alle Chromosomen sind akrozentrisch. Damit entspricht das Karyogramm der Waldmaus (*A. sylvaticus*) aus Nepal zumindest in seiner groben Struktur demjenigen, das auch von *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis* und *A. microps* aus Europa bekannt ist.

Apodemus gurkha (Abb. 2): $2n = 48$. Mindestens 2 kleine Paare sind metazentrisch, 1 oder 2 weitere ebenfalls meta- oder submetazentrisch. Die 5 längsten Paare sind subtelozentrisch. Bei dem isolierten, nicht subtelozentrischen, langen Element dürfte es sich um das X-Chromosom handeln. Unklar ist die Natur des Y-Chromosoms. Ferner könnten noch weitere nicht völlig akrozentrische Elemente vorhanden sein.

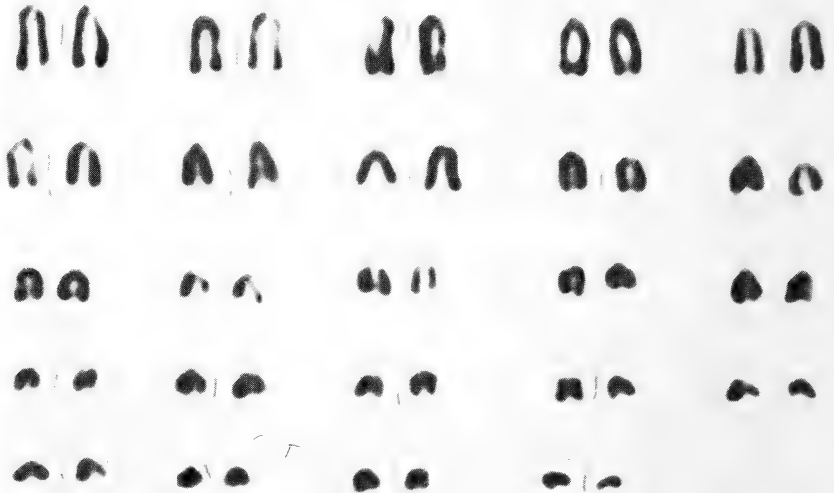


Abb. 1. Karyogramm eines ♀ von *Apodemus sylvaticus* aus Nepal. Geschlechtschromosomen nicht hervorgehoben



Abb. 2. Karyogramm eines ♂ von *Apodemus gurkha* aus Nepal. Die Identifikation der Geschlechtschromosomen (rechts unten) ist unsicher

Isoproteine

Der Vergleich der 12 untersuchten Proteine zwischen *Apodemus sylvaticus* aus Europa, *A. sylvaticus* aus Nepal und *A. flavicollis* ergab: Die 3 folgenden Proteine stimmen in den drei Gruppen überein und sind monomorph: GOT, LDH₁ und MDH(NAD). Die 8 übrigen Proteine (Tab. 1) sind polymorph. Von ihnen stimmen 3 in ihren häufigsten Allelen zwischen den drei Gruppen überein: α -GPD, 6-PGD und LDH₂. Übereinstimmungen in den übrigen 5 Proteinen zeigt Tab. 2. Von ihnen gleichen 2 denen von *A. sylvaticus* in Europa, unterscheiden sich aber von *A. flavicollis*: MDH(NADP) und AI. Umgekehrt sind zwei weitere dieselben wie bei *A. flavicollis*, aber andere als bei europäischen *A. sylvaticus*: IDH₁ und IPO. Tf schließlich liegt in allen drei Gruppen in verschiedener Form vor.

A. sylvaticus aus Nepal stimmt also nicht völlig mit *A. sylvaticus* aus Europa überein, sondern unterscheidet sich in 3 von 12 Proteinen. Der gleiche Abstand besteht zu *A. flavicollis*. Nach diesen Proteinen ist also nicht zu entscheiden, welcher der beiden Arten in Europa die Waldmäuse aus Nepal näher stehen.

Diskussion

Die Karyogramme stützen die Zuordnung von *A. gurkha* zu *Alsomys* und von *A. sylvaticus* aus Nepal zu *Sylvaemus*. Wie schon erwähnt, sind 2–4 kleine, metazentrische Chromosomenpaare bei *Alsomys* üblich, und *A. gurkha* paßt mit mindestens 2 kleinen, metazentri-

Tabelle 1

Allelfrequenz 8 polymorpher Proteine in verschiedenen Populationen von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis*

Arten	n	MDH(NADP) Allele			IDH ₁ Allele			IPO Allele			α-GPD Allele			AI Allele			6-PGD Allele			LDH ₂ Allele			Tf Allele					
		a	b	c	d	e	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	d	e	f	
<i>A. sylvaticus</i> (Europa)	176	0,99	0,01		0,17	0,83	0,99	0,01	0,05	0,94	0,01	1,00	0,01	0,99	0,01	0,99	0,01	0,01	0,99	0,01	0,01	0,99	0,01	0,01	0,76	0,04	0,17	0,02
<i>A. sylvaticus</i> (Nepal)	3	1,00			1,00			1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00					1,00
<i>A. flavicollis</i> (Bonn)	22		0,81	0,13	0,06	1,00			1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,75	0,25	1,00						0,82	0,09	0,09		

Tabelle 2

Übereinstimmende Allele bei 3 Arten der Untergattung *Sylvaemus* und einer *Waldmauspopulation* aus Nepal und Iran

Allele der europäischen Populationen übernommen von GEMMEKE (1980), der *Waldmauspopulation* aus Iran von DARVICHE et al. (1979)

	<i>A. sylvaticus</i>		<i>A. flavicollis</i>		<i>A. mystacinus</i>	
	Europa	Nepal	Europa	Iran	Europa	Europa
MDH(NADP) _a	+	+		+		+
AI _{1a}	+	+		?		
Tf _b	+	+		+	+	
IDH _{1a}	+	+		+		+
IPO _c		+		+	+	

schen Paaren dazu. Submetazentrische Autosomen, nämlich 1 bzw. 11 Paare wurden bei *Alsomys* bisher nur in 2 Untersuchungen über *A. speciosus* (= *A. navigator*) von Hondo angegeben (VORONTSOV et al. 1977). Das Karyogramm von *A. sylvaticus* aus Nepal stimmt völlig mit dem von *A. sylvaticus*, *A. flavicollis* und *A. microps* aus Europa überein (SOLDATOVIĆ et al. 1975).

Das Ergebnis der Isoproteinuntersuchungen führte zu unerwarteten Schwierigkeiten. Danach ist offen, ob *A. sylvaticus* aus Nepal zu *A. sylvaticus*, zu *A. flavicollis* oder einer eigenen Art gehört. Alle drei Möglichkeiten haben gleiche Wahrscheinlichkeit. Als positiver Befund ist vorerst nur hervorzuheben, daß offensichtlich der Abstand zwischen den Waldmäusen aus Nepal und solchen aus Europa wesentlich größer ist als zwischen allen bisher untersuchten Populationen von *A. sylvaticus* in Europa (vgl. GEMMEKE 1980).

Für die weitere Erörterung setzen wir voraus, der morphologische Befund sei richtig, wonach *A. sylvaticus* aus Europa und *A. sylvaticus* aus Nepal enger verwandt sind als jeder von ihnen mit *A. flavicollis*. Dann müßte die Form von IDH₁ und IPO bei *A. sylvaticus* in Europa abgeleitet (apomorph), die bei *A. flavicollis* und *A. sylvaticus* in Nepal ursprünglich (plesiomorph) sein (Abb. 3a). Weniger wahrscheinlich ist die Möglichkeit, die beiden Proteine seien bei *A. flavicollis* und *A. sylvaticus* in Nepal zwar unterschiedlich, aber elektrophoretisch nicht unterscheidbar.

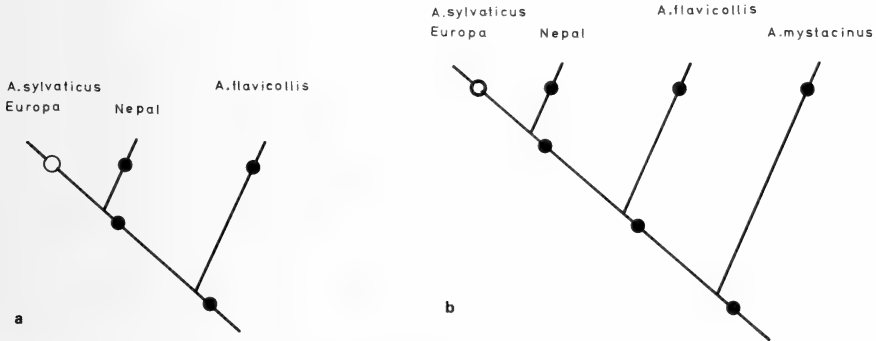


Abb. 3. Dendrogramm für (a) 3 und (b) 4 *Sylvaemus*-Formen. Durch ○ und ● ist die Verteilung von IDH₁ und IPO (a) und IPO (b) markiert. In (a) ist zu vermuten, in (b) sehr wahrscheinlich, daß Form ○ apomorph, ● plesiomorph ist

Welche Form von zwei Allelen apo- bzw. plesiomorph ist, kann durch Einbeziehung weiterer Verwandter geklärt werden. Wir haben daher in Tab. 2 auch *Apodemus* (*Sylvaemus*) *mystacinus* aufgenommen. Er stimmt in IPO mit *A. flavicollis* und *A. sylvaticus* aus Nepal überein. Danach wäre das IPO-Allel bei europäischen Waldmäusen apomorph. Die Albumine von *A. sylvaticus* aus Europa, *A. sylvaticus* aus Nepal und *A. mystacinus* sind gleich. Das abweichende Albumin von *A. flavicollis* dürfte apomorph sein (Abb. 3b).

Von Bedeutung für die Einordnung der Nepal-Waldmäuse sind Proteinuntersuchungen an Waldmäusen aus dem Iran durch DARVICHE et al. (1979). Diese gleichen in IDH₁, IPO und AI den Waldmäusen aus Nepal. Tf haben DARVICHE et al. (1979) nicht untersucht und im MDH(NADP) keinen Unterschied zwischen *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* in Europa gefunden. Dafür geben sie an, daß LDH₂ zwischen *A. flavicollis* und *A. sylvaticus* im Iran übereinstimmt, beide aber von *A. sylvaticus* in Europa darin abweichen. Dagegen hat GEMMEKE (1980) diesen Unterschied – vielleicht methodisch bedingt – zwischen *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* in Europa nicht finden können.

Soweit sich die Befunde von DARVICHE et al. bewerten lassen, zeigen sie völlige Übereinstimmung zwischen Waldmäusen aus dem Iran und aus Nepal sowie einen deutlichen Abstand zu europäischen Waldmäusen.

Die folgende Beobachtung verringert wieder den Abstand zwischen *A. sylvaticus* aus Europa und *A. sylvaticus* aus Asien. Der Unterschied zwischen beiden im IPO-Allel ist hier nicht absolut. In einer *A. sylvaticus*-Population aus den Nordalpen wurde inzwischen einmal auch das für *A. flavicollis* typische Allel entdeckt (GEMMEKE unpubl.). Damit ist gezeigt, daß die ursprüngliche Form auch bei *A. sylvaticus* in Europa noch nicht völlig eliminiert ist.

Zusammenfassung

Eine Untersuchung der Karyogramme der *Apodemus*-Arten aus Nepal (Abb. 1 und 2) stützt die Annahme, daß *Apodemus sylvaticus* von dort in die Untergattung *Sylvaemus*, *A. gurkha* aber in die Untergattung *Alsomys* gehört.

Ein proteinelektrophoretischer Vergleich der Waldmäuse *A. sylvaticus* aus Nepal ergab deutliche Unterschiede zu *A. sylvaticus* aus Europa, aber Übereinstimmung mit *A. sylvaticus* aus dem Iran (Tab. 1 und 2). Ob die Waldmäuse aus Nepal wirklich zu *A. sylvaticus* gehören, muß danach vorerst offen bleiben.

Literatur

- DARVICHE, D.; BENMEHDI, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J.; THALER, L. (1979): Données préliminaires sur la systématique biochimique des genres *Mus* et *Apodemus* en Iran. *Mammalia* **43**, 427–430.
- GEMMEKE, H. (1980): Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). *Z. Säugetierkunde* **45**, 348–365.
- MARTENS, J.; NIETHAMMER, J. (1972): Die Waldmäuse (*Apodemus*) Nepals. *Z. Säugetierkunde* **37**, 144–154.
- SOLDATOVIĆ, B.; Savić, I.; SETH, P.; REICHSTEIN, H.; TOLKSDORF, M. (1975): Comparative karyological study of the genus *Apodemus* (Kaup, 1829). *Acta Veterinaria* (Beograd) **25**, 1–10.
- VORONTOV, N. N.; BEKASOVA, T. S.; KRÁL, B.; KOROBITSINA, K. V.; IVANITSKAYA, E. YU. (1977): On specific status of Asian wood mice of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) from Siberia and Far East. *Zool. Ž. (Moskva)* **56**, 437–449 (russ. mit engl. Zusfg.).
- WINKING, H.; NIETHAMMER, J. (1970): Der Karyotyp der beiden kleinen, iberischen *Pitymys*-Arten (Mammalia, Rodentia). *Bonn. zool. Beitr.* **21**, 284–289.
- ZIMMERMANN, K. (1962): Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. *Bonn. zool. Beitr.* **13**, 198–208.

Anschrift der Verfasser: Dr. HUBERT GEMMEKE und Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMMER, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Relative brain size in Muridae with special reference to *Colomys goslingi*

By H. STEPHAN and F. DIETERLEN

Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neurobiologische Abteilung, Frankfurt a. M. and Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Receipt of Ms. 10. 8. 1981

Abstract

Calculated the brain size in 18 species of Muridae either directly from brain weights (12 species) or indirectly from cranial capacity measurements (12 species incl. *Colomys goslingi*). In six species data from both sets are presented. In *Colomys* (a predator in limnetic ecosystems) relative brain size (encephalization) and foramen magnum size are larger than in terrestrial Muridae of equal body weight. The differences are similar to those found when comparing water adapted with terrestrial Insectivora. Comparative brain studies are in preparation.

Introduction

Colomys goslingi, the african velvet or forest brook rat, is evidently a predator in limnetic ecosystems, as DIETERLEN and STATZNER (1981) have shown recently. Species with similar habits are found in the Insectivora families Tenrecidae (*Limnogale mergulus*; Potamogalinae: *Micropotamogale lamottei*, *M. ruwenzorii* and *Potamogale velox*), Soricidae (e.g. *Neomys fodiens*) and Talpidae (*Desmana moschata*, *Galemys pyrenaicus*). All of these species have large brains when compared with their purely or mainly terrestrial relatives. Within their brains there is a reduction in size of the structures of the olfactory system and an enlargement of the medulla oblongata, both of which are especially pronounced in *Potamogale*. As a consequence of the large medulla oblongata the foramen magnum also was found to be relatively large.

The enlargement of the medulla oblongata in *Potamogale* is due to a marked development of the trigeminal system, especially of the nucleus of the spinal trigeminal tract. The trigeminal nerves, which also are extremely thick, innervate the strongly developed vibrissae of the muzzle. The vibrissae are considered to be vibration receptors adapted for detecting prey under water. In *Colomys* they seem to be "the only sense organ used in detecting the prey" in waters (DIETERLEN and STATZNER 1981). In predators in limnetic ecosystems the trigeminal system is thought to replace the olfactory system and to become the main sensory system used in the search for food in water (STEPHAN and SPATZ 1962; STEPHAN 1967; BAUCHOT and STEPHAN 1967, 1968, 1970).

Since we do not have well preserved brains of *Colomys* we cannot make exact measurements for comparative quantitative studies. However, an indication of the size of the brain can be obtained from cranial capacity measurements, and the size of the medulla oblongata can be inferred from the cross sectional area of the foramen magnum. By comparing these data with those of terrestrial Muridae we are able to evaluate, whether *Colomys* shows differences from other Muridae similar to those shown by the water adapted Insectivora from other Insectivora.

Material and methods

The cranial capacities (CrC) and foramen magnum areas (FMA) were measured in 10 skulls of *Colomys goslingi* and compared with corresponding measurements in other murid species with similar body weights (*Hybomys univittatus*, *Lemniscomys striatus*, *Praomys natalensis*). The average data and the standard error of the mean (SEM) are given in Table 1. In order to make well founded allometric comparisons similar measurements were made on skulls of especially small-bodied (*Micromys minutus*, *Leggada minutoides*) and large-bodied murids (*Thamnomys venustus*, *Oenomys hypoxanthus*, *Dasymys incomtus*, *Pelomys fallax*, *Rattus norvegicus*, *Malacomys longipes*), and brain weight and body weight data were collected from 12 species (Table 2).

For CrC and FMA measurements skulls, which came from specimens close to the average body weight of the given species, were selected. Average body weights were calculated from the large collections of the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. The CrC measurements were made by introducing fine dust shot into the cranial cavity through the foramen magnum, weighing the skull before and after introducing the dust shot, and by dividing the weight difference by 5.6121, which was found to be the weight in grams per cubic centimeter dust shot. The FMA measurements were made from enlarged photos of the foramen magnum by planimetry and/or by cutting out and weighing the photographic paper (STEPHAN et al. 1981).

Table 1

Data on body weights, cranial capacities, and foramen magnum areas in *Colomys goslingi* and three terrestrial species of African Muridae of similar body weight

	Sex	n	Body weight (BoW) g	SEM g	%	Cranial capacity (CrC) mm ³	SEM mm ³	%	Foramen magnum area (FMA) mm ²	SEM mm ²	%
<i>Colomys goslingi</i>	mm	5	58.8	2.4	4.1	1299	40.6	3.1	23.1	1.1	4.9
	ff	5	57.6	9.9	17.1	1349	67.1	5.0	22.9	1.7	7.3
	mm+ff	10	58.2	6.8	11.7	1324	58.5	4.4	23.0	1.3	5.8
<i>Lemniscomys striatus</i>	mm	5	58.0	3.2	5.5	1012	52.4	5.2	16.2	1.0	6.2
	ff	5	49.0	5.2	10.6	932	46.6	5.0	16.2	0.7	4.4
	mm+ff	10	53.5 (-8.1%)	6.2	11.7	972 (-26.6%)	62.9	6.5	16.2 (-29.6%)	0.8	5.1
<i>Hybomys univittatus</i>	mm	5	54.4	5.6	10.2	1092	71.9	6.6	18.6	0.7	3.7
	ff	5	59.2	4.6	7.8	1126	39.9	3.5	18.8	0.9	4.9
	mm+ff	10	56.8 (-2.4%)	5.4	9.6	1109 (-16.2%)	57.7	5.2	18.7 (-18.7%)	0.8	4.1
<i>Praomys natalensis</i>	mm	5	71.6	8.8	12.2	900	26.9	3.0	15.6	1.1	6.7
	ff	5	54.4	4.6	8.4	848	71.9	8.5	16.6	1.5	9.2
	mm+ff	10	63.0 (+8.2%)	11.2	17.8	874 (-34.0%)	58.2	6.7	16.1 (-30.0%)	1.3	8.2

Body weights, brain weights and foramen magnum areas, expected values on the regression lines, indices, and percentage deviation of the indices from *Colomys*

When individuals with unknown body weights are included, the average body weights are set in brackets. * brain weights converted from cranial capacities; + values combined from brain weights and converted cranial capacities

Species	n	Body weight (BoW) g (2)	Brain weight (BrW) mg (3)	Expected brain weight (EBrW) mg (4)	Br.W. EBrW · 100 (EI) (5)	Percentage deviation from <i>Colomys</i> (6)	Foramen magnum area (FMA) mm ² (7)	Expected foramen magnum (EFMA) mm ² (8)	FMA EFMA · 100 (FI) (9)	Percentage deviation from <i>Colomys</i> (10)	FMA CrC mm ² /cm ³ (11)
1 <i>Colomys goslingi</i>	10 ¹	58.2	1372*	1041	131.9	0	23.0	18.1	127.2	0	17.4
2 <i>Micromys minutus</i>	3	5.5	267	251	106.4	-19.3					
	10 ²	6.1	282*	267	105.6	-19.9	8.7	9.0	96.8	-23.9	32.0
3 <i>Apodemus flavicollis</i>	13	5.95	278+	263	105.7	-19.9					
4 <i>Apodemus sylvaticus</i>	10	30	750	698	107.5	-18.5					
5 <i>Thomomys venustus</i>	282 ³	19.4	590	536	110.0	-16.6					
	1	(82.5)	1350	1284	105.1	-20.3					
	8 ¹	82.5	1284*	1284	100.0	-24.2					
	9	(82.5)	1291+	1284	100.5	-23.8	20.9	20.1	103.8	-18.4	16.9
6 <i>Oenomys hypoxanthus</i>	3	(92)	1150	1371	83.9	-36.4					
	8 ¹	92	1166*	1371	85.0	-35.6	18.9	20.8	90.7	-28.7	16.8
	11	(92)	1162+	1371	84.7	-35.8					
7 <i>Dasymys incommis</i>	8 ¹	102.5	1574*	1464	107.5	-18.5	22.8	21.5	105.8	-16.8	15.0
8 <i>Pelomys fallax</i>	1	121	1464	1618	90.2	-31.6					
	8 ¹	110	1406*	1527	92.1	-30.2	17.9	22.0	81.3	-36.1	13.2
	9	111	1412+	1536	91.9	-30.3					
9 <i>Lemmiscomys striatus</i>	2	53	1050	983	106.8	-19.0					
	10 ¹	53.5	1007*	989	101.8	-22.8	16.2	17.6	92.0	-27.7	16.7
	12	53.4	1014+	988	102.6	-22.2					
10 <i>Hybomys univittatus</i>	10 ¹	56.8	1149*	1025	112.1	-15.0	18.7	17.9	104.2	-18.1	16.9
11 <i>Mus musculus</i>	312 ⁴	18	430	513	83.9	-36.4					
12 <i>Leggada</i> sp.?	5	7.7	288	307	93.7	-29.0					
13 <i>Leggada minutoides</i>	8 ¹	10.4	327*	368	88.8	-32.7	10.4	10.6	98.1	-22.9	32.9
14 <i>Rattus norvegicus</i>	354 ⁵	291	2270	2746	82.7	-37.3	28.0	29.8	94.0	-26.1	12.9
	(291)		2248*	2746	81.9	-37.9					
	359	(291)	2270+	2746	82.7	-37.3					
15 <i>Praomys natalensis</i>	10 ¹	63.0	906*	1091	83.0	-37.1	16.1	18.5	86.9	-31.7	18.4
16 <i>Malacomys longipes</i>	9 ¹	98	1825*	1425	128.1	-2.9	26.9	21.2	126.6	-0.5	15.3
17 <i>Lophuromys sikapusi</i>	5	63.5	1200	1097	109.4	-17.1					
18 <i>Acomys dimidiatus</i>	28 ⁶	50.5	884	955	92.5	-29.9					

¹ skulls from Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. - ² skulls from Senckenberg Museum, Frankfurt. - ³ data of 241 individuals are from KLEMMT (1960). - ⁴ data of 2 individuals are from WEBER (1896), 3 from WELCKER and BRANDT (1903), 6 from HRDLICKA (1905), and 298 from NORD (1963). - ⁵ data of 266 individuals are from DONALDSON and HATAI (1911), 50 from EBINGER (1972), 22 from GOLDBECKER (1972), and 6 from KRUSKA (1975). - ⁶ all data are from KRETSCHMANN (1966); animals are bred under laboratory conditions.

Results

Cranial capacity and/or brain weight

When the three terrestrial species of approximately the same body weight as *Colomys* are compared with *Colomys* there is a deficit in the cranial capacity of -16.2% in *Hybomys*, -26.6% in *Lemniscomys* and -34.0% in *Praomys* (Table 1). Since, however, the average body weights in *Hybomys* and *Lemniscomys* are somewhat lower (-2.4% and -8.1%) and in *Praomys* somewhat higher ($+8.2\%$) a regression line analysis is appropriate, and based on it, an allometric comparison. To get a stable reference line it is necessary to include more (and especially smaller and larger) species of Muridae into the comparison. Such a broader basis would not only stabilize the slope of the regression line, but would also give information about the relative position of the four species under consideration and especially of *Colomys* within the Muridae. Firstly, we plotted log *brain weights* against log body weights of 12 species of Muridae from which we have data (laboratory mice and rats excluded). The calculated regression line has the formula:

$$\log \text{ brain weight} = 1.998 + 0.567 \cdot \log \text{ body weight}$$

The coefficient of correlation is 0.987.

Secondly, we plotted log *cranial capacities* (CrC) of the 12 species (so far measured) against log body weights. The calculated regression line has the formula:

$$\log \text{ cranial capacity} = 1.971 + 0.585 \cdot \log \text{ body weight}$$

The coefficient of correlation is 0.968.

Finally we combined both data sets by multiplying the CrC-values with 1.036 (specific

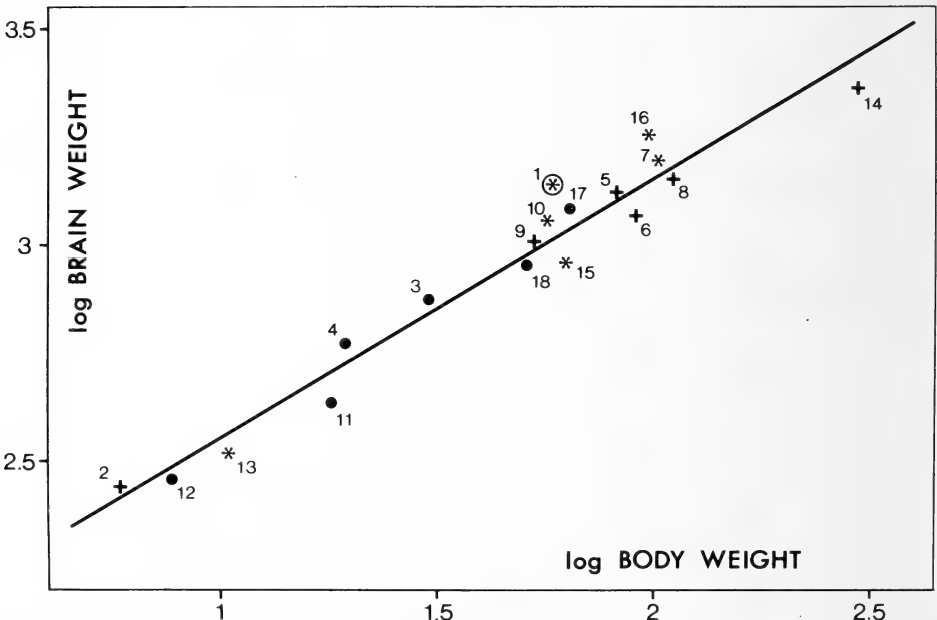


Fig. 1. Plot of log body weight and log brain weight for 18 species of Muridae. The regression line has the formula $\log \text{ brain weight} = 1.953 + 0.603 \cdot \log \text{ body weight}$. The coefficient of correlation is 0.975. * = species with brain weights converted from cranial capacities; ⊗ = *Colomys goslingi*; + = species with brain weights combined from measured brain weights and converted cranial capacities. (Numbers as in Table 2)

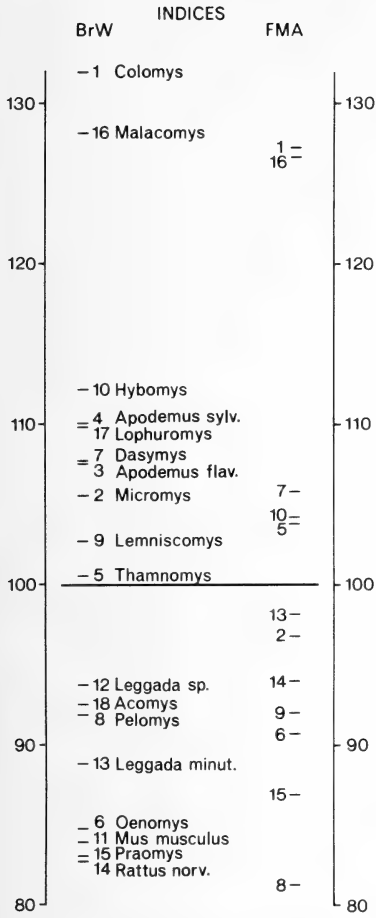


Fig. 2. Diagrammatic representation of the encephalization indices (EI) of 18 murid species (left hand scale) and foramen magnum indices (FI) of 12 murid species (right hand scale). The indices are percentage deviations from the regression lines, all points of which represent 100%. (Numbers as in Table 2)

the species and would not exist if all species had exactly the same body weights. The differences are largest in *Praomys* and *Lemniscomys*, where the average body weights are 8.2 % higher and 8.1 % lower than that of *Colomys* (see Table 1).

Foramen magnum area

When the terrestrial species of about the same body weight as *Colomys* are compared with *Colomys* there is a deficit in the foramen magnum area (FMA) of -18.7 % in *Hybomys*, -29.6 % in *Lemniscomys* and -30.0 % in *Praomys* (Table 1). For the regression line analysis the four species were supplemented by eight species with clearly differing body weights (see column 7 in Table 2).

gravity of the brain) to convert them into brain weights. Brain weights obtained in this way correspond well with the actual brain weights, as was found by STEPHAN et al. (1981) for 83 species of Chiroptera and by us in this study for 6 species of Muridae from which we have both brain weights and cranial capacities (+ in column 3 of Table 2 and in Fig. 1). However, this correlation between brain weight and cranial capacity may be confined to the relatively small-sized animals (e.g. bats and murids) and may not be valid for large species with large brains (e.g. ungulates). The regression line resulting from all 18 species has the formula:

$$\log \text{ brain weight} = 1.953 + 0.603 \cdot \log \text{ body weight}$$

The coefficient of correlation is 0.975.

All three regression lines are relatively similar both in slope and y-intercept. For the following analyses we have used the common regression line of the combined material (Fig. 1). For the following comparisons this line is given a value of 100. The relative distances of the various species from this line (= encephalization indices, EI; see column 5 in Table 2 and Fig. 2) and their percentage deviation from *Colomys* (column 6 in Table 2) are given for all 18 species which were used to construct the common regression line of the Muridae.

Only *Malacomys* is close to *Colomys*. All other species have distinctly lower EI values than *Colomys* and the percentage deficits (column 6 in Table 2) are distributed between -15.0 % in *Hybomys* and -37.3 % in *Rattus*. When comparing the deficits of *Hybomys*, *Lemniscomys* and *Praomys* with those of the direct comparison of the cranial capacities (see above) they are in *Hybomys* -15.0 % (versus -16.2 %), in *Lemniscomys* -22.2 % (versus -26.6 %), and in *Praomys* -37.3 % (versus -34.0 %). The differences are due to the differences in the body weights between

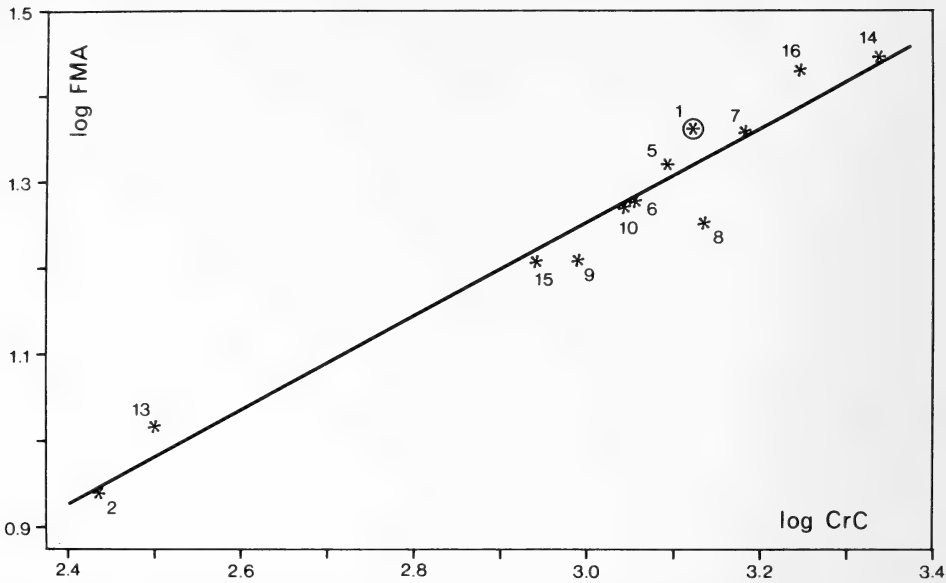


Fig. 3. Plot of log cranial capacity (CrC in mm^3) and log foramen magnum area (FMA in mm^2) for 12 species of Muridae. The regression line has the formula $\log \text{FMA} = -0.372 + 0.542 \cdot \log \text{CrC}$. The coefficient of correlation is 0.976. \otimes = *Colomys goslingi*. (Numbers as in Table 2)

The formula of the regression line of these 12 species is:

$$\log \text{foramen magnum area} = 0.710 + 0.310 \cdot \log \text{body weight}$$

The coefficient of correlation is 0.921.

The relative distance of each species from this line (= foramen magnum index, FI) is given in column 9 of Table 2 and in Figure 2, and the percentage deviation from *Colomys* in column 10 of Table 2. Again only *Malacomys* is close to *Colomys*. All other species have lower FI values than *Colomys* and the percentage deficits (column 10 in Table 2) are distributed between -16.8% in *Dasymys* and -36.1% in *Pelomys*. When comparing the deficits of *Hybomys*, *Lemniscomys* and *Praomys* with those obtained from the direct FMA comparison (see above), they are in *Hybomys* -18.1% (versus -18.7%), in *Lemniscomys* -27.7% (versus -29.6%) and in *Praomys* -31.7% (versus -30.0%). Again the differences are due to differences in the body weights.

In general, the distances of *Malacomys* and *Colomys* from the other species appear to be similar in the foramen magnum indices and in the encephalization indices (compare both parts of Figure 2). In order to investigate whether or not *Colomys* has an disproportionately large FMA in relation to its brain size, we plotted FMA against CrC in a double logarithmic scale and made a regression analysis (Fig. 3). The coefficient of correlation is 0.952. The slope is 0.542 or, when plotting FMA against $\text{CrC}^{2/3}$ (thus equalizing the dimensions of both axes) it is 0.813. According to this slope, which is distinctly smaller than 1, the FMA in species with small brains is relatively larger than in those with large brains. The same results are obtained when FMA is compared with CrC size in each of the investigated species (column 11 in Table 2). The two species with the lowest body and brain size (*Micromys minutus* and *Leggada minutoides*) have the highest values (32.0 and $32.9 \text{ mm}^2/\text{cm}^3$) whereas the species with the largest body and brain size (*Rattus norvegicus*) has the lowest value ($12.9 \text{ mm}^2/\text{cm}^3$).

When the regression line in Figure 3 is given a value of 100 the highest positive deviations are found in *Malacomys* (110.1), *Colomys* (110.0), and *Leggada minutoides*

(108.1), whereas the highest negative deviations are found in *Pelomys* (84.4) and *Lemniscomys* (91.6). All other species are close to 100. Thus, in *Colomys*, the FMA is relatively large when related to brain size. This relatively large FMA is, however, not exceptional as several other species such as *Malacomys* and *Leggada* also have relatively large FMA's.

Discussion

The brain weight of *Colomys* was indirectly inferred from cranial capacities. The validity of such a procedure was checked in 83 species of bats (STEPHAN et al. 1981) and is verified in the present paper by data on 6 species of Muridae, from which both brain weights and cranial capacities are available. In four of the six species the converted brain weights are slightly lower than the measured ones (*Thamnomys*, -4.9 %; *Lemniscomys*, -4.1 %; *Pelomys*, -3.7 %; *Rattus*, -1.0 %), whereas in the other two (*Micromys*, +5.6 %; *Oenomys*, +1.4 %) they are slightly higher. As in the 83 bat species, the 6 murid species had similar values for measured brain weights and for those converted from cranial capacities.

All these species are, however, either aerial or purely terrestrial and the question arises, whether or not such a direct correspondence also exists for water adapted forms. According to investigations on *Potamogale velox* the conversion factor from cranial capacity to brain weight is 1.113 instead of 1.036 (specific gravity of the brain) as found in bats and terrestrial rodents. In *Potamogale* this difference is expected to be the consequence of the large size of the medulla oblongata and of the proximal parts of the spinal cord (caused by the extremely developed spinal trigeminal nucleus; STEPHAN and SPATZ 1962). The spinal cord is always cut so that the part attached to the brain forms a square (seen from below). The extracranial caudal parts of the medulla oblongata and the proximal parts of the spinal cord left with the brain are in *Potamogale*, and may be in other water adapted species, of a larger percentage of the total brain than in terrestrial and aerial species. Thus, cranial capacity measurements of water adapted species may underestimate brain size since relatively larger parts of the total brain (as recorded by brain weight) may be outside of the skull.

According to our investigations on Insectivora the adaptation to predatory life in limnetic ecosystems is always accompanied by an enlargement of the medulla oblongata. Therefore, it can be expected, that *Colomys* also has a large medulla oblongata. The results of our FMA measurements are compatible with such an expectation, but not conclusive. A final decision only can be obtained from comparative investigations on the brain composition.

If we accept a relatively large medulla oblongata in *Colomys*, it can be expected, that in *Colomys* (1) the brain weight is larger than that resulting from a conversion factor of 1.036, and (2) the EI is somewhat higher than given in Table 2. When the conversion factor of *Potamogale* ($1.113; = 1.036 \cdot 1.074$) is used, the brain weight of *Colomys* would be 1474 mg ($1372 \cdot 1.074$) instead of 1372 mg as given in Table 2, and the EI 141.7 instead of 131.9. However, *Potamogale* seems to be more strongly adapted to water than is *Colomys* and, therefore, we expect the average brain weight of *Colomys* to be anywhere between 1372 and 1474 mg, and the EI between 131.9 and 141.7.

The similarly high position of *Malacomys* both in cranial capacity and foramen magnum size needs further attention. It is of interest that *Malacomys* also is found near waters and in swamps (WALKER 1964) and its diet is at least in part animal food. "Termites, crickets, slugs, snails, caterpillars, crabs and a toad are recorded animal foods" (KINGDON 1974). However, according to DIETERLEN *Malacomys* may be found also far away from water, and its hunting strategies in water are clearly different from those of *Colomys*. Not the vibrissae but the hands seem to be used by *Malacomys* in detecting prey in shallow water.

With reference to these differences a comparative investigation of the composition of the brains (nearly equal in relative size, see Fig. 2) would be of great interest.

In conclusion, there are good indications that *Colomys*, which is a predator in limnetic ecosystems, has a larger brain and may have a larger medulla oblongata than do terrestrial species of Muridae. A final confirmation as well as an answer to the question, whether or not there is also a reduction of the olfactory structures, as is generally found in water adapted mammals, can only be obtained from investigations of brain components. Brain collection and quantitative investigations are in preparation.

Acknowledgements

We would like to thank Dr. D. KOCK from the Senckenberg Museum, Frankfurt, for freely making available skulls of *Micromys* and *Rattus*. The valuable help of HELGA GROBECKER (photography) and HELMA LEHMANN (typing) is gratefully acknowledged. Thanks are due to JOHN NELSON, Melbourne, for checking the English text.

Zusammenfassung

Relative Hirngröße bei Muriden mit besonderer Berücksichtigung von Colomys goslingi

Die Hirngröße von 18 Arten von Muriden wurde teils direkt aus Hirngewichten (12 Arten) oder indirekt aus Messungen der Hirnschädelkapazität (12 Arten inkl. *Colomys goslingi*) erschlossen. 6 Arten waren mit Daten in beiden Gruppen vertreten. Bei *Colomys* (einer im Süßwasser jagenden Art) sind relative Hirngröße (Encephalisation) und Foramen magnum größer als bei terrestrischen Muriden gleichen Körpergewichts. Die Unterschiede ähneln jenen, wie man sie beim Vergleich an das Wasserleben angepasster Insectivora mit terrestrischen Insectivora findet. Vergleichende Hirnuntersuchungen sind in Vorbereitung.

References

- BAUCHOT, R.; STEPHAN, H. (1967): Encéphales et moulage endocraniens de quelques Insectivores et Primates actuels. In: Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, **163**, Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés), Paris, 1967, 575–587.
- (1968): Etude des modifications encéphaliques observées chez les insectivores adaptés à la recherche de nourriture en milieu aquatique. *Mammalia* **32**, 228–275.
- (1970): Morphologie comparée de l'encéphale des insectivores Tenrecidae. *Mammalia* **34**, 514–541.
- DIETERLEN, F.; STATZNER, B. (1981): The african rodent *Colomys goslingi* Thomas and Wroughton, 1907 (Rodentia: Muridae) – a predator in limnetic ecosystems. *Z. Säugetierkunde* **46**, 369–383.
- DONALDSON, H. H.; HATAI, S. (1911): A comparison of the norway rat with the albino rat in respect to body length, brain weight, spinal cord weight and the percentage of water in both the brain and the spinal cord. *J. comp. Neurol.* **21**, 417–458.
- EBINGER, P. (1972): Vergleichend-quantitative Untersuchungen an Wild- und Laborratten. *Z. Tierzucht u. Züchtungsbiologie* **89**, 34–57.
- GOLDBECKER, J. (1972): Acetylcholinesterase im Gehirn der Wanderratte und der Laborratte. Staatsexamensarbeit, Inst. Zoologie, Hannover, 1972.
- HRDLICKA, A. (1905): Brain weight in vertebrates. *Proc. Smithsonian. Misc. Coll.* **48**, 89–112.
- KINGDON, J. (1974): East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. Vol. II., Part B: Hares and Rodents. London and New York: Academic Press.
- KLEMMT, L. (1960): Quantitative Untersuchungen an *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758). *Zool. Anz.* **165**, 249–275.
- KRETSCHMANN, H.-J. (1966): Über die Cerebralisation eines Nestflüchters (*Acomys cahirinus dimidiatus* [Cretzschmar, 1826]) im Vergleich mit Nesthockern (Albinomaus, *Apodemus sylvaticus* [Linnaeus, 1758] und Albinoratte), I. Teil: Morphologie und Allometrie. *Morph. Jb.* **109**, 376–410.
- KRUSKA, D. (1975): Vergleichend-quantitative Untersuchungen an den Gehirnen von Wander- und Laborratten. I. Volumenvergleich des Gesamthirns und der klassischen Hirnteile. *J. Hirnforsch.* **16**, 469–483.
- NORD, H. J. (1963): Quantitative Untersuchungen an *Mus musculus* dom. Ratty, 1772. *Zool. Anz.* **170**, 311–355.
- STEPHAN, H.; (1967): Zur Entwicklungshöhe der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der „Basalen Insektivoren“. *Zool. Anz.* **179**, 177–199.
- STEPHAN, H.; FRAHM, H.; BARON, G. (1981): New and revised data of volumes of brain structures in insectivores and primates. *Folia primatol.* **35**, 1–29.
- STEPHAN, H.; NELSON, J. E.; FRAHM, H. D. (1981): Brain size comparison in Chiroptera. *Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch.* **19**, 195–222.
- STEPHAN, H.; SPATZ, H. (1962): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen.

IV. Gehirne afrikanischer Insektivoren. Versuch einer Zuordnung von Hirnbau und Lebensweise. Morph. Jb. 103, 108–174.

WALKER, E. P. (1964): Mammals of the world. Vol. II. Baltimore: Johns Hopkins Press.

WEBER, M. (1896): Vorstudien über das Hirngewicht der Säugethiere. Festschrift f. Gegenbaur 3, 105–123.

WELCKER, H.; BRANDT, A. (1903): Gewichtswerthe der Körperorgane bei dem Menschen und den Thieren. Arch. Anthropol. 28, 1–89.

Authors' addresses: Dr. HEINZ STEPHAN, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neurobiologische Abt., Deutschordenstr. 46, D-6000 Frankfurt/Main 71; Dr. FRITZ DIETERLEN, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein, D-7000 Stuttgart

The influence of the sexual cycle on the olfactory sensitivity of wild female house mice (*Mus musculus domesticus*)

By M. RITTNER and U. SCHMIDT

Zoological Institute, University of Bonn

Receipt of Ms. 10. 8. 1981

Abstract

Studied was the influence of the sexual cycle of the olfactory sensitivity of wild female house mice (*Mus musculus domesticus*), using a two-choice training apparatus. Large fluctuations in olfactory sensitivity related to the sexual cycle were shown with the odourant geraniol (C₁₀H₁₇OH). During proestrus the mice recognized a concentration of 5×10^8 molecules geraniol/cm³ air, while in metestrus they did not even respond to a concentration of 5×10^{11} molecules/cm³.

Introduction

The sense of smell plays a major role in social behaviour of house mice. For example, the sexual cycle of female mice may be accelerated when exposed to a male odour (WHITTEN 1958). Olfactory contact with strange males can even lead to a depression of gravidity (BRUCE 1959, 1962; DOMINIC 1966).

While olfactory sensitivity in males is constant over a long period of time, the females' varies in relation to the sexual cycle (SCHMIDT 1979). The results from these electrophysiological experiments and behavioral studies with rats (PIETRAS and MOULTON; PHILLIPS 1974 and VALLOWE 1975) differ greatly. Thus, studies with trained wild mice need to be conducted to determine wheater these differences are a result of methods employed.

Material and methods

Nine female mice, approximately four months old, whose parents were caught in the wild, were used in this experiment. A two-choice training apparatus consisting of transparent plexiglass half-tubes was used. The gaseous odour was pumped via a nozzle into one of the tunnels, while filtered air entered the other tube. The location of the olfactory stimulus was randomly distributed. Three experimental animals were trained to reject the odour while the other six were trained to choose the olfactory marked side. The animals were punished with an electric shock each time they responded incorrectly. Each correct response was rewarded with food (for details of this method, see SCHMIDT 1979). Vaginal smears were done every day after the mice completed 30 trials in order to determine the stage of the sexual cycle of each mouse (ALLEN 1922; ZONDECK and ASCHHEIM 1926).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4701-0047 \$ 02.50/0

Z. Säugetierkunde 47 (1982) 47–50

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

The training odour used was geraniol ($C_{10}H_{17}OH$), a flowery smelling scent found in a number of flower oils. Even in high concentrations this essence has no damaging effects.

Because extremely high concentrations of geraniol were rejected by all mice, the only reliable results were achieved with mice trained to avoid the olfactory stimulus. Therefore only the data of these three mice were analysed.

Results

For pretraining a geraniol concentration of 10^{13} molecules geraniol/cm³ air was used. To determine the threshold the concentration was reduced by the factor 10 from 5×10^{11} to 5×10^7 molecules geraniol/cm³ air (each concentration level was maintained seven days). The reduced odour intensity was only applied during runs 1–20 (the first four trials were not included in the analysis). The last ten runs were done at the highest level of concentration (10^{13} molecules/cm³). These ten runs served as a control and to retrain the animals.

The influence of the sexual cycle on the percentage of correct choices could already be observed at a concentration of 5×10^{11} molecules geraniol/cm³ air. 80–100 % correct responses were recorded during proestrus, while only 50–70 % correct responses were achieved during the metestrus. Responses made during estrus and diestrus lie between these two extremes. The correct responses in diestrus, proestrus and estrus were statistically significant (t-test, $p < 0.01$) up to a concentration of 5×10^8 molecules geraniol/cm³ air. Test animals in all stages of their cycles no longer reacted to the essence when concentration reached 5×10^7 molecules geraniol/cm³ air. Figure 1 illustrates the per cent of positive responses of the three animals in all four cyclic stages.

Proestrus is significantly different (z-test, $p < 0.01$) from the other three stages; estrus and diestrus can also be differentiated from metestrus. The daily control- and retraining-runs at a geraniol concentration of 2 volume % ($\approx 10^{13}$ molecules geraniol/cm³ air) showed only little fluctuation and kept within the highly significant positive response level. This indicates that the differences in olfactory capacity were not due to chance and were not a result of training insecurity (fig. 2).

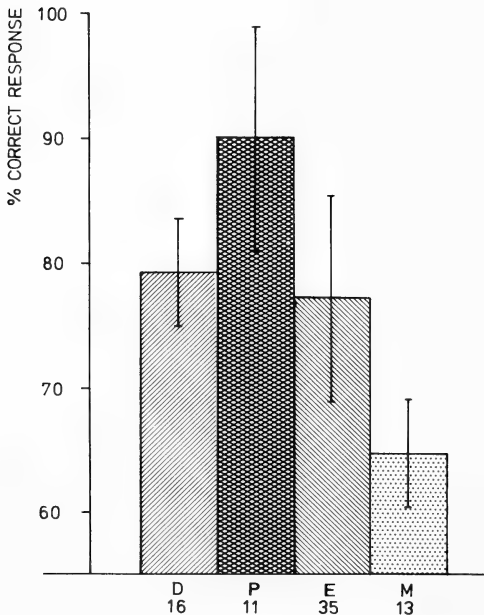


Fig. 1. Percentage of correct responses of the three test animals during diestrus (D), proestrus (P), estrus (E) and metestrus (M) at all above threshold concentrations of geraniol. The vertical bars indicate the standard deviation, the numbers under the columns the number of the days investigated

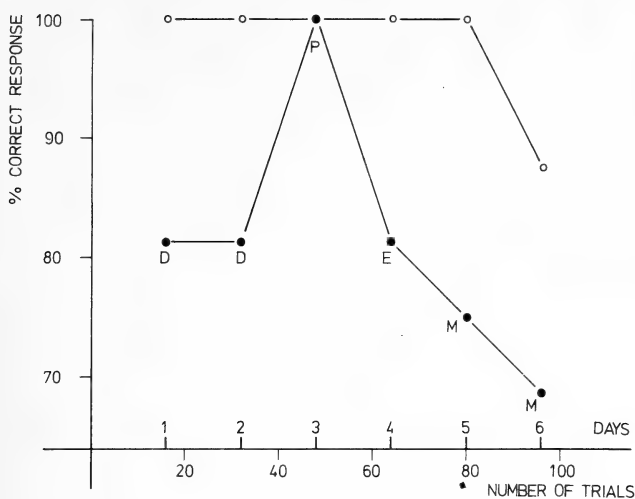


Fig. 2. Training performance of a female house mouse during six consecutive days at an odour concentration of 5×10^8 molecules geraniol/cm³ air – (filled circles) and at retraining with 5×10^{13} molecules geraniol/cm³ air – (open circles). D = diestrus; P = proestrus; E = estrus; M = metestrus

Discussion

The results of this investigation correspond with those of C. SCHMIDT (1978, 1979) in which electrophysiological methods were used to examine the olfactory capacity of white laboratory mice. The odour substances used in SCHMIDT's experiment were geraniol, butyric acid and butyric methyl ester. In all three test substances the typical fluctuations in olfactory ability were observed, indicating that these variations are independent of the odour offered. Neural thresholds also showed a maximal olfactory sensitivity in proestrus.

Experiments studying olfactory sensitivity in female rats (PIETRAS and MOULTON 1974; PHILLIPS and VALLOWE 1975; MOULTON 1978) showed the highest sensitivity in the estrus stage and a minimum of olfactory performance in metestrus and diestrus. Although these differences between mice and rats may be due to variations within these two species, it most probably was caused by the different methods of training used in each experiment. Each rat did ten trial runs per day at a medium odour concentration. Due to the relatively few runs, the performance level may have changed during sexual cycle. The security of response decreased during metestrus because of a decline in olfactory ability. During diestrus and proestrus the animals might have successfully relearned the problem – which lead to a maximal surety of training in the following estrus. The continual pattern of training and detraining could be eliminated from present investigation through daily training with a high odour concentration so that the response level remained consistent.

Cyclic fluctuations in olfactory sensitivity which are expressed on the peripheral level as well as in perceptual level has not yet been attributable to any biological function. Behavioral studies need to be done to show whether female mice have gained an evolutionary advantage through it.

Zusammenfassung

Die Beeinflussung des Riechvermögens durch den Sexualzyklus bei weiblichen Hausmäusen (Mus musculus domesticus)

Bei wilden ♀♀ Hausmäusen (*Mus musculus domesticus*) wurde mit Hilfe einer Zweifach-Wahl-Dressur die Beeinflussung des Riechvermögens durch den Sexualzyklus untersucht. Für den Duftstoff

Geraniol ($C_{10}H_{17}OH$) ließen sich starke zyklusabhängige Schwankungen der olfaktorischen Sensitivität nachweisen.

Während im Proöstrus noch 5×10^8 Moleküle Geraniol/cm³ Luft erkannt wurden, wählten die Mäuse im Metöstrus selbst bei einer Konzentration von 5×10^{11} Molekülen Geraniol/cm³ Luft nicht mehr signifikant positiv.

References

- ALLEN, E. (1922): The oestrus cycle in the mouse. *Am. J. Anat.* **30**, 297–371.
- BRUCE, H. M. (1959): An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature (London)* **184**, 105.
- DOMINIC, C. J. (1966): Block of pseudopregnancy in mice caused by exposure to male urine. *Experientia* **22**, 590–598.
- MOULTON, T. H. (1978): Olfactory sensitivity during the menstrual cycle. *Sens. Proc.* **2**, 90–98.
- PHILLIPS, P. D.; VALLOWE, H. H. (1975): Cyclic fluctuations in odor detection by female rats and the temporal influences of exogenous steroids on ovariectomized rats. *Proc. Penn. Acad. Sci.* **49**, 160–164.
- PIETRAS, R. J.; MOULTON, D. G. (1974): Hormonal influences on odor detection in rats: Changes associated with the estrus cycle, pseudopregnancy, ovariectomy and administration of testosterone propionate. *Physiol. Behav.* **12**, 475–491.
- SCHMIDT, C. (1978): Olfactory threshold and its dependence on the sexual status in the female laboratory mouse. *Naturwissenschaften* **65**, 601.
- SCHMIDT, C. (1979): Elektrophysiologische und verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Riechvermögen der weißen Labormaus (*Mus musculus*). Diss. Bonn.
- WHITTEN, W. K. (1958): Modification of the oestrus cycle of the mouse by external stimuli associated with the male. Changes in the oestrus cycle determined by vaginal smears. *J. Endocrinol.* **17**, 307–313.
- ZONDECK, B.; ASCHHEIM, S. (1926): Der Scheidenzyklus der weißen Maus als Testobjekt zum Nachweis des Ovarialhormons. *Klin. Wschr.* **22**, 979–985.
- Authors' address:* M. RITTNER and Prof. Dr. U. SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Olfaction in pregnant and lactating albino mice

By CHRISTEL SCHMIDT and U. SCHMIDT¹

Zoological Institute, University of Bonn

Receipt of Ms. 2. 10. 1981

Abstract

Studied were the alterations of the neural olfactory threshold during pregnancy and lactation in albino mice (NMRI-strain) by means of evoked potential measurements from the Bulbus olfactorius. After copulation the threshold to geraniol is raised from the low proestrus level to a medium level that remains stable during most of the gestation period. Two to three days before parturition the olfactory acuity increases, till immediately after giving birth a sensitivity peak is reached. In the presence of a male this hyperosmia lasts a maximum of 4 days, in isolated females up to 8 days. The biological significance of this effect is discussed.

Introduction

During the sexual cycle of females, the olfactory sensitivity changes to a very high degree. This has been found in humans (LE MAGNEN 1952; KÖSTER 1965; VIERLING and ROCK 1967; DOTY et al. 1981), as well as in rats (PIETRAS and MOULTON 1974; PHILLIPS and

¹ The authors thank the Deutsche Forschungsgemeinschaft for financial support.

VALLOWE 1975) and in mice (SCHMIDT and SCHMIDT 1980; RITTNER and SCHMIDT in press). In humans the span between lowest and highest sensitivity was up to the factor 10^5 , in laboratory mice the neural olfactory thresholds in metestrus were up to factor 10^6 higher than in proestrus. Only very few observations indicate alterations of the olfactory acuity during pregnancy and in the post-partum-period in humans (HANSEN and GLAS 1936; LUVARA and MOURIZI 1961; GUERRIER 1964; GOOD et al. 1976); in animals no investigations have been found in the literature.

Material and methods

The experiments were carried out with 21 ♀♀ albino mice (NMRI-strain), 4 to 5 months old, all of them experienced mothers. An isolated tungsten electrode ($50 \mu\text{m } \varnothing$) was permanently implanted into one of the olfactory bulbs under anesthesia; the electrical activity of the olfactory bulb was recorded from the waking animals (for details see SCHMIDT 1978). The electrodes remained in function between 5 days and 5 weeks. Each day the neural olfactory threshold for geraniol ($\text{C}_{10}\text{H}_{17}\text{OH}$) was established by means of evoked potential measurements. The intensity of the stimulus was graduated in steps of factor 10.

The mice, which were kept in individual cages, were divided into three groups: Group 1 was isolated before the experiments; two days after the operation a male was placed into the cage. In this group the days before copulation and the first days of pregnancy were investigated. In group 2 each female was constantly kept with a male. The operation was performed at the second half of gestation or shortly after parturition. The females of group 3 were isolated after copulation (olfactory contact to males, who lived in the same room, was maintained); all of them were operated the day after giving birth.

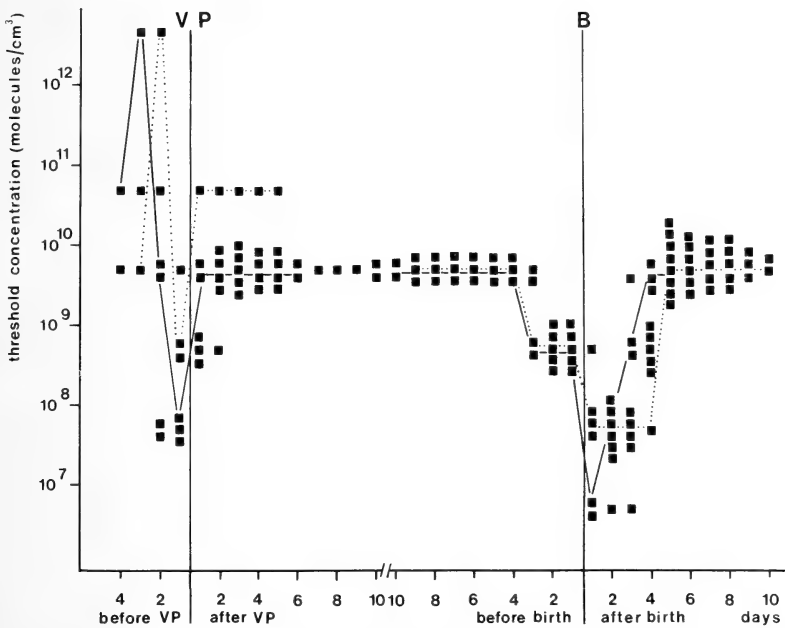


Fig. 1. Olfactory thresholds for geraniol of female mice before and after copulation (group 1, left half) resp. before and after parturition (group 2, right half). Each square represents the threshold value of one animal at a given day; in both groups the values of two mice are connected. Ordinate: threshold concentration (molecules/cm³ air); the concentrations investigated differ at the factor 10 (always 10^n molecules/cm³). To indicate the number of females with the same threshold value, the squares are arranged vertically at each concentration. Abszissa: days before or after vaginal plug (VP) resp. birth (B)

Results

Olfactory thresholds of the females kept constantly with a male

Before copulation the females of group 1 showed the normal cycling alterations in their olfactory sensitivity with a high threshold in metestrus (up to $5 \cdot 10^{12}$ molecules geraniol/cm³ air) and a low threshold in proestrus ($5 \cdot 10^7 - 5 \cdot 10^8$ molecules/cm³). As soon as the vaginal plug was observed the threshold values remained at a medium level, in most of the cases $5 \cdot 10^9$ molecules/cm³. This level persisted during most of the time of pregnancy. Only two to three days before parturition the sensitivity increased slightly (factor 10). In fig. 1 the data of group 1 and 2 are combined.

A considerable improvement of olfactory acuity was reached immediately after giving birth. The threshold values of all females decreased at a factor of 100 to 1000 compared with the long lasting gestation level. This sensitivity peak only lasted for up to 4 days. Then copulation occurred and all animals regained the constant level typical for pregnancy. 6 out of the 8 females of group 2 got their next litter 25 to 28 days after the first parturition. In two females the next birth took place not until 42 resp. 43 days. Nevertheless they showed

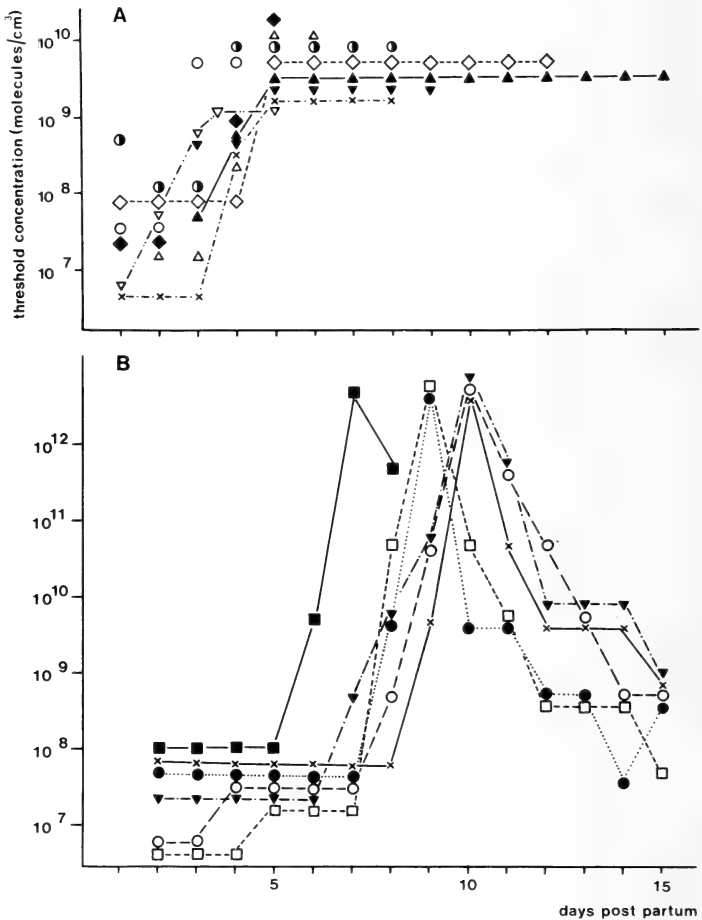


Fig. 2. Olfactory thresholds for geraniol during the post-partum-period. A: lactating females which were kept together with a male (group 2); B: isolated lactating females (group 3)

the same pattern of sensitivity changes as the other ones. It was not possible to determine when the first estrus occurred, as after parturition the vaginal smears do not show the typical composition (GREENWALD 1958).

Olfactory sensitivity during the post-partum-period of isolated females

As the females of group 3 were operated the day after giving birth, the post-partum-day 2 was the first one investigated. The minimal threshold values reached after birth were the same as in group 2, but the sensitivity peak remained for about double the time as in females kept together with males (fig. 2). In group 2 the decrease of sensitivity started between post-partum-day 3 to 5, in the isolated females the olfactory sensitivity was diminished in most of the cases not until day 7 or 8. The animal in which a decline occurred already at day 6 (fig. 2, squares), had a very small litter of only 5 pups, whereas the other females had 8 to 12 juveniles.

Latest at day 10 extremely high threshold values were found in all animals. The geraniol concentration needed to register an olfactory evoked potential was 10^5 to 10^6 times higher than after birth. The vaginal smears showed that at this time the females reached the metestrus phase. In the following days sensitivity increased again, consistent with normal cycling.

Discussion

In the course of the different sexual phases, female house mice experience a tremendous change of their olfactory ability. Whereas in males the olfactory thresholds differ maximal at the factor 10^2 (C. SCHMIDT 1979), in the freely cycling females the difference between the

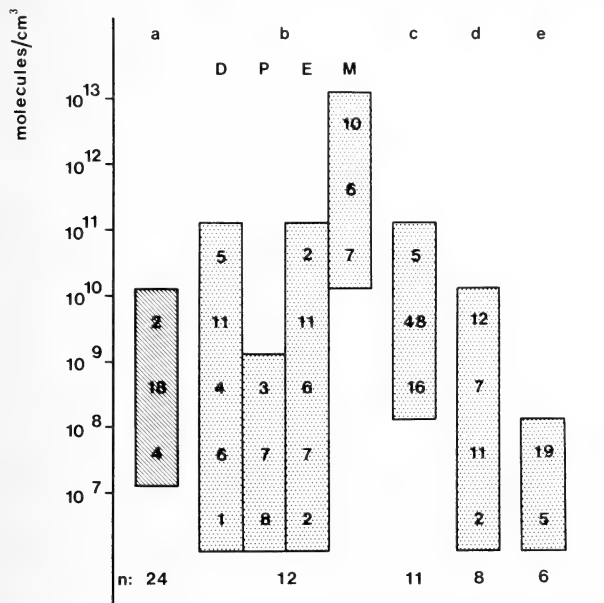


Fig. 3. Comparison of threshold values for geraniol in male mice (hatched column, a) and females at different reproductive stages (punctuated columns). b: freely cycling females (D diestrus, P proestrus, E estrus, M metestrus); c: gravid animals; d: post-partum-day 2 to 5 in lactating females kept with males; e: post-partum-day 2 to 5 in isolated lactating females. The figures in the columns show the number of days a given threshold value was obtained; n gives the number of animals investigated in each group

lowest threshold values in proestrus and the highest in metestrus amounts up to the factor 10^6 . During gestation olfactory sensitivity is most of the time slightly less than in the males (fig. 3, columns a and c); only shortly before parturition takes place male and female threshold values match. Irrespective of the presence of a male, the females reach very low thresholds after giving birth. At this time the olfactory acuity in females is on the average 10 times better than in males. In the isolated females this keen sense of smell remains for several days, the presence of a male reduces this sensitivity peak to 4 days at the maximum.

What are the biological implications of these changes in olfactory acuity? Regarding the extremes in the cycling female, only the sensitivity peak during proestrus seems to be advantageous. During this time the female has to find a suitable partner which may be aided by olfactory stimuli. The extremely low sensitivity during metestrus, whereby the animal must be nearly anosmatic, should be of disadvantage to the mouse.

Of course these results were obtained with females artificially retained from males. Under natural conditions males should always be available to the female. This situation is imitated in group 1 and 2 of the present study. Here it becomes evident that in the presence of a male the female does not reach the low metestrus level. The period of hyperosmia on the other hand falls in a time where olfactory guided behaviour seems to be most important. After parturition the female has to recognize her own pups and, as receptivity commences quickly, is engaged in sexual behaviour. If a male is not available at once, as in group 3, the hyperosmia is considerably prolonged. The improvement of olfaction during a time, when the sense of smell is especially needed, should be of great value to the female mouse.

Zusammenfassung

Untersuchungen zur Riechfähigkeit trächtiger und laktierender Albinomäuse

Mit Hilfe von evoked-potential-Messungen vom Bulbus olfactorius wurden die Veränderungen der neuralen Riechschwelle für Geraniol während Gestation und Laktation bei Albinomäusen untersucht. Nach der Kopulation stieg die Riechschwelle vom niedrigen Proöstrus-Niveau auf ein mittleres Niveau an, das fast die gesamte Tragzeit konstant blieb. Erst 2 bis 3 Tage vor der Geburt erhöhte sich die Riechschärfe und erreichte direkt nach der Geburt ein Maximum. Diese Hyperosmie dauerte bei Anwesenheit eines Männchens maximal 4 Tage, bei isolierten Weibchen jedoch bis zu 8 Tage. Die biologische Bedeutung der Riechschwellenänderungen wird diskutiert.

References

- DOTY, R. L.; SYNDER, P. J.; HUGGINS, G. R.; LOWRY, L. D. (1981): Endocrine, cardiovascular, and psychological correlates of olfactory sensitivity changes during the human menstrual cycle. *J. comp. Physiol. Psychol.* **95**, 45–60.
- GOOD, P. R.; GEARY, N.; ENGEN, T. (1976): The effect of estrogen on odor detection. *Chem. Sens. Flavour* **2**, 45–50.
- GREENWALD, G. S. (1958): A histological study of the reproductive tract of the lactating mouse. *J. Endocrinol.* **17**, 17–28.
- GUERRIER, Y. (1964): Odorat et glandes génitales. *Clin. otorhinolaring.* **16**, 386–396.
- HANSEN, R.; GLASS, L. (1936): Über den Geruchssinn in der Schwangerschaft. *Klin. Wochenschrift* **25**, 891–894.
- KÖSTER, E. P. (1965): Olfactory sensitivity and menstrual cycle. *Intern. Rhinol.* **3**, 57–64.
- LE MAGNEN, J. (1952): Les phénomènes olfacto-sexuels chez l'homme. *Arch. Sci. Physiol.* **6**, 125–160.
- LUVARA, A.; MOURIZI, M. (1961): Ricerche di olfactometria in gravidanza. *Boll. d. mal. d. orrechie, d. gola, d. naso* **79**, 367–375.
- PHILLIPS, P. D.; VALLOWE, H. H. (1975): Cyclic fluctuations in odor detection by female rats and the temporal influences of exogenous steroids on ovariectomized rats. *Proc. Pennsylvania Acad. Sci.* **49**, 160–164.
- PIETRAS, R. J.; MOULTON, D. G. (1974): Hormonal influences on odor detection in rats: Changes associated with the estrus cycle, pseudopregnancy, ovariectomy, and administration of testosterone propionate. *Physiol. and Behav.* **12**, 475–491.
- RITTNER, M.; SCHMIDT, U. (1982): The influence of the sexual cycle on the olfactory sensitivity of wild female house mice (*Mus musculus domesticus*). *Z. Säugetierkunde* **47**, 47–50.
- SCHMIDT, C. (1979): Elektrophysiologische und verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Riechvermögen der weißen Labormaus (*Mus musculus*). Diss. Bonn.

- SCHMIDT, C.; SCHMIDT, U. (1980): Changes of the olfactory sensitivity during the estrus cycle in female laboratory mice. *Chem. Sens.* **5**, 359–365.
- SCHMIDT, U. (1978): Evoked potential measurement of olfactory thresholds of laboratory mice (*Mus musculus*) to carboxylic acids. *Chem. Sens. Flavour* **3**, 177–182.
- VIERLING, J. S.; ROCK, J. (1967): Variations in olfactory sensitivity to Exaltolide during the menstrual cycle. *J. appl. Physiol.* **22**, 311–315.

Authors' address: Dr. CHRISTEL SCHMIDT, Prof. Dr. UWE SCHMIDT, Zoological Institute, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Age determination of the Atlantic walrus, *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus), by means of mandibular growth layers

By SUSANNE PETERSEN and E. W. BORN

Institute of Comparative Anatomy and Zoological Museum, University of Copenhagen, Denmark

Receipt of Ms. 6. 7. 1981

Abstract

Examined the growth layers in 112 walrus mandibles (*Odobenus rosmarus* Linnaeus) to determine their applicability in age determination. Growth layers are formed in the lateral portion of the ramus mandibularis in both males and females, from the first year of life until at least the 27th year. The number of mandibular growth layers was found to correspond with the number of annual growth layers in the cementum of the cheek teeth in the ratio of 1 : 1. It is concluded that readings of both mandibular and cheek teeth growth layers should be made when determining the age in the walrus.

Introduction

Dental growth layers are widely used in age determination of seals (e. g. SCHEFFER 1950; LAWS 1952, 1953, 1962; KLEVEZAL and KLEINENBERG 1967; JONSGÅRD, 1969; MORRIS 1972).

MOHR (1952) called attention to the possibility of using the layering in the tooth cementum in age determination of the walrus (*Odobenus rosmarus* L.). Subsequently, age determination of the walrus has largely been based upon interpretation of cementum growth layers (BROOKS 1954; FAY 1955, 1982; MANSFIELD 1958; BURNS 1965; KRYLOV 1965; BORN and KRISTENSEN 1980). Although it is generally accepted that this method is usable, age determination in some individuals is often impeded by indistinctness of cementum growth layers. This is particularly marked in subadult walruses of both sexes and in females of all ages (FAY 1955; MANSFIELD 1958; BORN and KRISTENSEN 1980). Furthermore, attrition of the cheek teeth may impede age determination in older walruses (BURNS 1965; BORN and KRISTENSEN 1980).

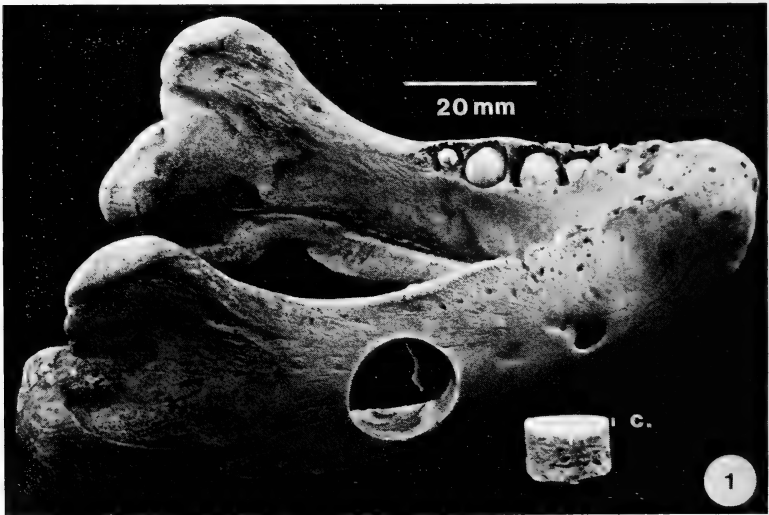
CHAPSKII (1952) observed growth layers in the mandible of the walrus (*Odobenus rosmarus*) and the harp seal (*Pagophilus groenlandicus*). He demonstrated that in the harp seal the number of mandibular growth layers is correlated with estimates of age based on other criteria and suggested that the mandibular growth layers are formed annually. However, CHAPSKII (1952) neither gave a detailed description of the layering in the walrus mandible, nor did he use the layering in age determination of the walrus. Therefore we

decided to study the mandibular layering in the walrus and compare it with the growth layers in the cementum of the cheek teeth in order to determine the applicability of the mandibular growth layers in routine age determination.

Materials and methods

Mandibles of 88 (47 males and 41 females) Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus* Linnaeus) from the Thule district, North Greenland, were collected in 1977 and 1978 in connection with an investigation of the exploitation of the walrus in Thule (BORN and KRISTENSEN 1980). Of 79 walrus with information on date of kill 50 animals were taken in October 1977 and 29 in the period March–June 1978 in the Thule district. Furthermore, four mandibles (two males and two females) were collected near Disko Island, Central West Greenland, in the period February–March 1978. The mandibles with some soft parts attached were kept frozen until cleaned in the laboratory in September 1978. General cleaning procedure was maceration in water (40 °C) until the soft parts could be removed by lightly rubbing under running tap water. After drying, a five to ten mm thick transverse section was cut on a rotating diamond saw used for preparation of rock samples through the region of the last cheek tooth. The surface of the section were polished with fine-grained sandpaper and studied in a dissection microscope in reflected light at a magnification of 10 ×.

In order to determine the formation of the initial growth layers two foetuses and 20 immature walrus (24 days to about four years old) from the collection of the Zoological Museum of Copenhagen were included in the analysis. Four of the immature animals were Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens* Illiger) from Wrangell Island (U.S.S.R.) and sixteen were Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus* L.) from Greenland. To avoid too much damage to the Museum specimens a drilling core, 12 mm in diameter, was taken from the lateral wall of the right ramus mandibularis below the last cheek tooth, instead of a transverse section (Fig. 1). For determination of age by means of growth layers in the tooth cementum the method described by BORN and KRISTENSEN (1980) was followed. This method, essentially similar to that of MANSFIELD (1958), is based on counts of growth layers in root cementum in transverse section of six cheek teeth from each animal. The undecalcified sections are studied under reflected light and the age in years is assessed as the mean number of growth layers in all sections.



Results

The combination of a broad zone of bone tissue succeeded laterally by a narrow, primary incremental line will constitute a "growth layer" in the description of mandibular growth. A corresponding annual growth layer in the tooth cementum comprises a broad opaque zone followed by a narrow translucent band.

In the mandibles of two foetuses (age: about two months and 24 days prepartum, respectively) only spongy bone tissue had been formed. In seven neonates (age: from 24 days until about four months postpartum) a 1–2 mm thick zone of homogeneous compact bone tissue had been formed on the lateral surface of the ramus, while the lingual portion of the mandible consisted of spongy tissue (Fig. 1). In three one-year-old calves (age: 10 to 14 months) one fully-formed growth layer was found in the mandible as well as in the tooth cementum. One of these calves lived in captivity in the Copenhagen Zoo from October 1975 until 24 July 1976 and was reported to be 14 months old by death.

When two to three growth layers have been formed the mandible consists almost exclusively of compact bone tissue.

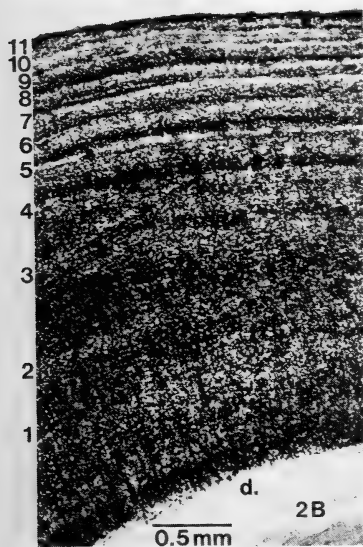
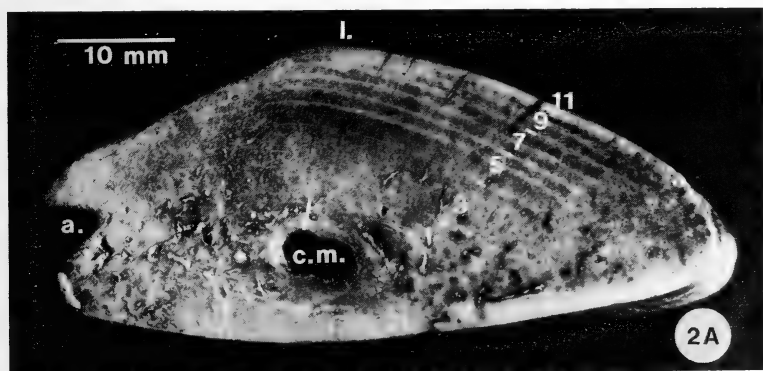


Fig. 2. Transverse sections of the mandible and the tooth cementum of a male walrus with eleven growth layers (Thule; October 1977)

A: Transverse section of the right ramus mandibularis (Reflected light). 1: Laterally; a: Alveole of the last premolar; c. m.: Canalis mandibularis. – The bar indicates where the first growth layer was measured. (Photo: G. BROVAD. Z. M.)

B: Transverse section of the cementum of the lower p. m. 2. (Transmitted light). d: Dentine. – Note that the initial growth layers in the mandible and the tooth cementum are more indistinct than the following layers. (Photo: G. BROVAD. Z. M.)

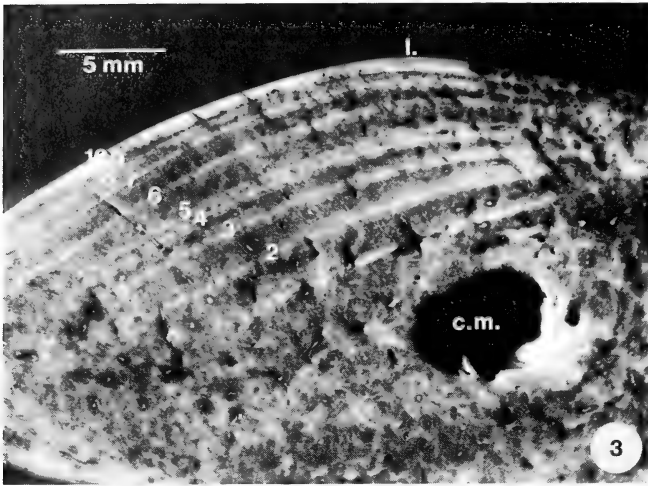


Fig. 3. Transverse section of the right ramus mandibularis of a female with ten growth layers (Thule; May 1978); (Reflected light). l: Laterally; c. m.: Canalis mandibularis. – Some of the primary incremental lines appear as double lines. (Photo: G. BROVAD. Z. M.)

In 20 subadults and five adults series of transverse section with five to ten mm intervals were cut along the whole length of the right ramus mandibularis. Growth layers were seen in all sections but were most distinct in the region of the last cheek tooth. New growth layers are formed on the lateral surface of the ramus in both males and females and are often particularly distinct in the portion lateral to the canalis mandibularis (Figs. 2A, 3, 4).

It can thus be concluded that the first growth layer is formed after birth during the first year of life, in the mandible as well as in the tooth cementum.

A neonatal line in the mandible of the sperm whale (*Physeter catodon* L.) was described by NISHIWAKI et al. (1961). No such line or zone separating the prenatal and the postnatal portion of the mandible was found in the walrus. Hence, the first-formed growth layer in

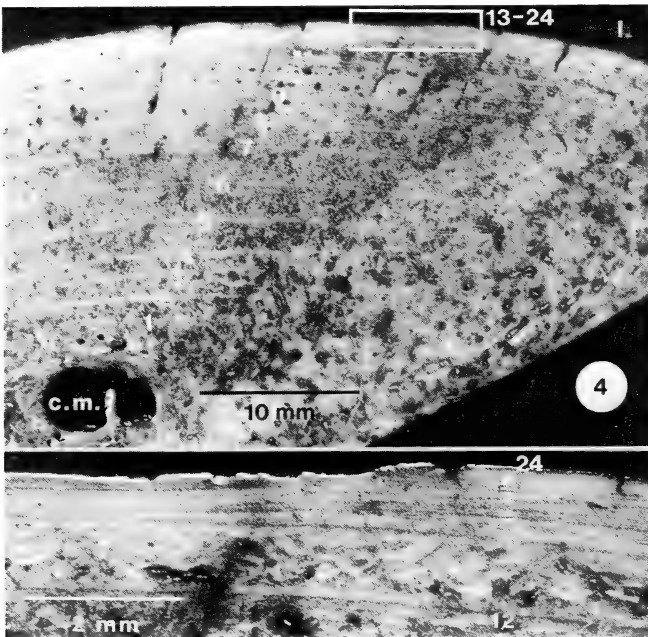


Fig. 4. Transverse section of the right ramus mandibularis of a male walrus with about 24 growth layers (Disko Island, May 1978); (Reflected light). l: Laterally; c. m.: Canalis mandibularis. – The first incremental line is partially resorbed. (Photo: G. BROVAD. Z. M.)

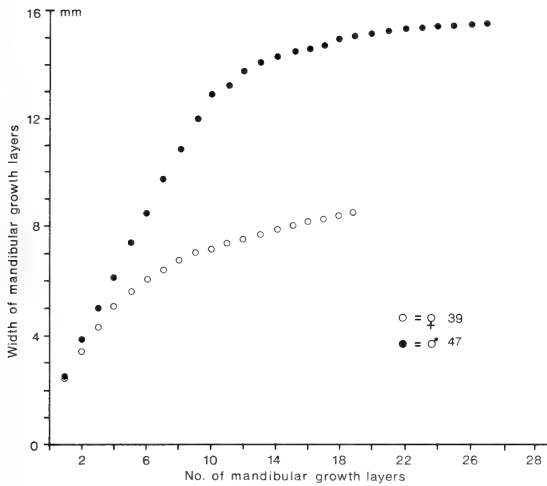


Fig. 5. Accumulated average widths of mandibular growth layers in the walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus* L.) from the Thule district, North Greenland. Note that the width of the first growth layer includes bone formed prenatally (see text for explanation)

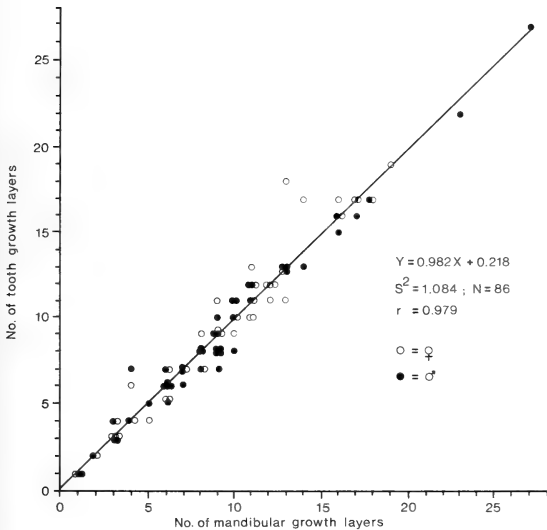


Fig. 6. The relationship between the numbers of growth layers in the tooth cementum and the mandible of the walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus* L.) from the Thule district, North Greenland

the walrus mandible was measured from the lateral edge of the canalis mandibularis to the lateral edge of the first incremental line and includes the prenatal tissue (Fig. 2A).

In many specimens the initial two to four mandibular growth layers are more indistinct than the following layers. This we attribute to the accelerated growth in the premature life of the walrus as reported by FAY (1955, 1982), MANSFIELD (1958), KRYLOV (1965) and BORN and KRISTENSEN (1980). When about six to ten growth layers have been formed in the male mandible, and about four to eight layers in the female, there is a decrease in the average thickness of the mandibular growth layers (Fig. 5). A similar deceleration in the growth rate is also observed in the layering of the tooth cementum (MANSFIELD 1958; BORN and KRISTENSEN 1980) and, presumably, reflects a decrease in overall body growth at attainment of sexual maturity.

The relationship between the numbers of mandibular growth layers and growth layers in the tooth cementum is shown in Figs. 2 and 6. The slope of the regression line (Fig. 6)

does not differ from 1.0 ($t = 0.824$, $P > 0.10$, d. f. = 84) and the intercept of the line does not differ from 0.0 (95 % conf. int. for \bar{Y} corresponding to $X = 0.0$: - 1.82 to 2.26). Thus, there is a synchrony in the formation of growth layers in the mandible and in the tooth cementum. The number of growth layers in the two tissues corresponds on a ratio of 1 : 1. Differences in the numbers of growth layers found in the two tissues reflect the uncertainty in interpretation of growth layers, rather than real differences in rate of formation. The 95 % confidence intervals of the regression line (Fig. 6) are ± 2.04 . In the few individuals where the difference between the number of mandibular and tooth cementum growth layers exceeds the 95 % confidence interval more layers were counted in the tooth cementum. These animals are an immature male and female (four mandibular layers) and two mature females (14 and 15 mandibular layers, respectively), Fig. 6. Indistinctness of the first-formed growth layers and counting of secondary lines in the tooth cementum explain these variations.

The nature of the peripheral layer in the mandible and in the tooth cementum is shown in the Table. In the majority of individuals from all months there is a zone of bone tissue at the periphery and there is a tendency that this zone becomes broader in the period March–October. In the tooth cementum a translucent zone was found at the periphery in most animals in the period March–July, while 60 % of the specimens had a broad opaque zone at the periphery in October. Our presumption, that the formation of the narrow incremental line in the mandible is synchronous with the formation of a narrow translucent zone in the tooth cementum is not readily supported by the Table. However, in both tissues the nature of the narrow peripheral layers are difficult to perceive and we suppose, that in many cases the peripheral incremental line may have been removed from the mandible during preparation. In the minke whale (*Balaenoptera acutorostrata* Lacépède) parts of the newly-formed bone tissue are removed from the periosteum in bulla tympanicum during preparation (CHRISTENSEN 1980).

Resorption of the initial growth layers occurs at a variable age, but in none of our specimens had resorption progressed so far that the initial layers were not partially represented among the Haversian canals (Figs. 3 and 4).

The oldest of our specimens (15 October 1977) had 27 growth layers in both mandible and tooth cementum. However, at only one site along the lateral surface of the mandibular transverse section were the 16 outermost growth layers present. These 16 growth layers

Table

The season of formation of the layering in the mandible and the tooth cementum in the walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus* [L.]) from the Thule district, North Greenland

	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	-	Oct.
<i>Mandibles</i>							
Nature of bone under formation							
Narrow incremental line	0 %	20 %	20 %	20 %	-	--	10 %
Narrow zone of bone tissue	86 %	60 %	60 %	30 %	-	--	28 %
Broad zone of bone tissue	14 %	20 %	20 %	50 %			62 %
No. of animals	7	5	5	10			50
<i>Tooth cementum</i>							
Nature of zone under formation							
Narrow translucent zone	86 %	33 %	95 %	100 %	96 %	--	40 %
Broad opaque zone	14 %	67 %	5 %	0 %	4 %	--	60 %
No. of animals	7	3	20	8	34	--	43

totalled 1.5 mm in thickness. MANSFIELD (1958) found walruses up to 28 years of age in Hudson Bay and BURNS (1965) reported a 33-year-old walrus in an Alaskan sample. The finding of mandibular growth layers in a 27-year-old walrus indicates that age determination from mandibular layering offers a useful tool in age determination even of very old walruses.

Secondary lines were seen in the mandible of some animals. In the broad zone of bone tissue in the one-year-old calves an indistinct secondary line was observed. A similar line was present in the opaque zone of the initial growth layer in the tooth cementum of some animals. The reason for this secondary line is obscure, but the long period of suckling in the walrus (approximately two years; MANSFIELD 1958; FAY 1982) may influence on the regularity of the initial growth layers. In older walruses secondary lines may be present in the broad zone of the mandibular growth layer. The secondary lines appear irregularly in the normal growth layer sequence and are generally less distinct than the true primary incremental lines. Thus, we consider the chance of confusing secondary lines with primary incremental lines in age determination as low. Primary incremental lines may appear as closely-situated double or triple lines that fuse ventrally and dorsally (Fig. 3).

Conclusions

In the walrus one mandibular growth layer corresponds to one annual growth layer in the cementum of the cheek teeth.

Mandibular growth layers are easier to distinguish than tooth cementum growth layers. Because mandibular layers are thicker, more sharply defined, and not influenced by eliminating processes they are more suitable in age determination than tooth cementum growth layers.

The preparation of transverse sections of walrus mandibles is a quick and simple process.

We therefore recommend that the counting of mandibular growth layers should be included with counting of growth layers in the tooth cementum in routine age determination of the walrus.

Acknowledgements

This study was supported by funds from the Danish Natural Science Research Council and the Commission for Scientific Research in Greenland.

We wish to thank Dr. T. KRISTENSEN, Zoological Museum of Copenhagen, who collected and prepared some of the material. We also wish to thank Professor K. G. WINGSTRAND and Dr. H. GRUE, Institute of Comparative Anatomy, Copenhagen, and Dr. E. PLATTS, Department of Zoology, Queens University, Belfast, for reviewing the draft and offering useful criticism.

Zusammenfassung

*Altersbestimmung beim Atlantischen Walroß, *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus) durch Zuwachslinien der Kiefern*

Die Zuwachslinien wurden in 112 Walroßkiefern, *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus) studiert, um über ihre Verwendbarkeit zur Altersbestimmung zu entscheiden. Im lateralen Teil des Ramus mandibularis werden bei beiden Geschlechtern Zuwachslinien vom 1. bis wenigstens zum 27. Lebensjahr gebildet. Die Zahl der Zuwachslinien im Kiefer stimmt mit der Zahl der Zuwachslinien im Zement der Backenzähne überein, im Verhältnis 1 : 1. Eine Zuwachslinie wird jährlich gebildet. Zählung von Zuwachslinien im Kiefer sollten daher zusätzlich zur Zählung von Zuwachslinien des Backenzahnezementes für die Altersbestimmung des Walrosses durchgeführt werden.

References

BORN, E. W.; KRISTENSEN, T. (1980): Biology and exploitation of the Atlantic walrus, *Odobenus rosmarus rosmarus* (L.), in the Thule district, North Greenland. Meddr. Grønland (in press).

- BROOKS, J. W. (1954): A contribution to the life history and ecology of the Pacific walrus. Special Report No. 1, Alaska Cooperative Wildlife Research Unit, 103 pp.
- BURNS, J. J. (1965): The walrus in Alaska; its ecology and management. Alaska Dep. Fish Game, Juneau, Alaska, Annu. Proj. Segm. Rep., 5. Fed. Aid Wildl. Restor. Proj. W-6-R-5, Work Plan GA. 48 pp.
- CHAPSKII, K. K. (1952): (Determination of the age of some mammals from the microstructure of the bones.) Estestv. Nauchn. Inst. P. F. Lesgrafa, Akad. Pedagog. Nauk RSFSR., IZV. 25, 47-67. (In Russian.)
- CHRISTENSEN, I. (1980): Age determination of minke whales, *Balaenoptera acutorostrata*, from laminated structures in the tympanic bullae. Rep. int. Whal. Commn. Paper SC/32/Mi 5, 21 pp.
- FAY, F. H. (1955): The Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*), spatial ecology, life history and population. Ph. Thesis. University of British Columbia. 171 pp.
- FAY, F. H. (1982): Ecology and biology of the Pacific walrus *Odobenus rosmarus divergens* Illiger. U.S. Dep. Int. Fish Wildl. Serv. North American Fauna No XX; Washington D. C. (in press).
- JONSGÅRD, Å. (1969): Age determination of marine mammals, in: The biology of marine mammals, H. T. ANDERSON (Ed.). New York and London: Acad. Press, 1-30.
- KLEVEZAL, G. A.; KLEINENBERG, S. E. (1967): Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones. Israels Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1969. 128 pp.
- KRYLOV, V. I. (1965): Determination of age, rate of growth and analysis of age structure of the Pacific walrus catch. J. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. No 1004 (1968), 12 pp.
- LAWS, R. M. (1952): A new method of age determination for mammals. Nature 169, 972-973.
- LAWS, R. M. (1953): A new method of age determination in mammals with special reference to the elephant seal. Scient. Rep. Falkland Isl. Depend. Surv. 2, 1-11.
- LAWS, R. M. (1962): Age determination of Pinnipeds with special reference to growth layers in the teeth. Z. Säugetierkunde 27, 129-146.
- MANSFIELD, A. W. (1958): The biology of the Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus* L.), in Eastern Canadian Arctic. J. Fish. Res. Bd. Can. Manscr. Rep. Ser. Biol. 653, 145 pp.
- MOHR, E. (1952): Die Robben der europäischen Gewässer. Monographien der Wildsäugetiere, Band XII. Frankfurt/Main: Dr. Paul Schöps, 284 pp.
- MORRIS, P. (1972): A review of mammalian age determination methods. Mammal. Review 4, 69-104.
- NISHIWAKI, M.; OSHUMI, S.; KASUYA, T. (1961): Age characteristics in the sperm whale mandible. Norsk hvalfangstt. 50, 499-507.
- SCHAEFFER, V. B. (1950): Growth layers in the teeth of Pinnipedia as an indicator of age. Science 122, 309-311.

Authors' addresses: SUSANNE PETERSEN, Institute of Comparative Anatomy, and E. W. BORN, Zoological Museum, Universitetsparken 15, DK-2100 Copenhagen, Denmark

BUCHBESPRECHUNGEN

STEPHENSON, W. K.: **Grundlagen der Zellbiologie.** Struktur – Moleküle – Stoffwechsel. Ein Lernprogramm. Übers. u. bearb. von L. HAFNER. Berlin und Hamburg: Paul Parey, 1980. 235 S., mehr als 200 Abb., Karte zum Abdecken der Musterantworten, Bal., DM 30,-. ISBN 3-489-60634-5.

Das vorliegende Buch wendet sich an Teilnehmer von Einführungskursen der Zellbiologie für Botaniker, Zoologen und Mediziner und ist zum Selbststudium geeignet. Es unterscheidet sich von ähnlichen Werken durch die didaktische Konzeption, denn es vereinigt gleichzeitig knapp und prägnant gefaßte Einleitungstexte zu den einzelnen Kapiteln nach Art eines Lehrbuches mit einem gut durchdachten Lernprogramm mit Fragen und Musterantworten. Jeweils nach einigen Kapiteln ist für die einzelnen Lerneinheiten ein Lösungsschema eingeschaltet, an das sich Tests zur Selbstüberprüfung anschließen.

Das Buch berücksichtigt die Strukturlehre, die biochemischen und physikalisch-chemischen Grundlagen und die Grundlagen des Zellstoffwechsels. Es dürfte als Unterrichtshilfe von großem Wert sein.

D. STARCK, Frankfurt/M.

AUSTIN, C. R.; SHORT, R. V.: **Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere**. Bd. 4. Spezielle Aspekte der Fortpflanzung. Pareys Studentexte Nr. 9. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1981. 141 S., 57 Abb., 10 Tab. DM 30,-.

Mit dem Erscheinen des vorliegenden Bandes wird die fünfbändige Serie „Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere“ abgeschlossen. Damit liegt eine wertvolle Informationsquelle vor, die in gelungener Weise Ergebnisse vieler Einzeldisziplinen (Embryologie, Endokrinologie, Immunbiologie, Verhaltensphysiologie etc.) in einer Synthese zusammenfaßt. Das Gesamtwerk ist hervorragend geeignet, auch dem Nichtspezialisten eine rasche und zuverlässige Übersicht über das praktisch und theoretisch gleich bedeutsame Gebiet zu vermitteln, zumal eine didaktisch geschickte Auswahl und Anordnung des Stoffes und eine klare und verständliche Sprache die Einführung auch in komplizierte Teilgebiete (Immunbiologie) leicht machen. Von besonderem Wert für den Mammalogen dürften im vorliegenden Bd. 4 die Beiträge von R. V. SHORT über spezialisierte Sonderfälle in der Fortpflanzungsbiologie der Säuger (Beuteltiere, Elefanten, Equiden) sein.

D. STARCK, Frankfurt/M.

SEWING, R. (Hrsg.): **Lehrbuch der Zoologie**. Bd. 1: Allgemeine Zoologie. 3., völlig Neubearb. Aufl. Stuttgart–New York: G. Fischer 1980. 910 S., 723 Abb., 49 Tab., DM 98,-.

In der vorliegenden 3. Auflage zeigt der frühere „Wurmbach“ eine völlig neue Konzeption. Als Herausgeber stellt SEWING ein Lehrbuch der allgemeinen Zoologie vor, welches in mancher Hinsicht von anderen Lehrbüchern gleicher Thematik abweicht. In diesem Zusammenhang ist auf das Anliegen im Vorwort hinzuweisen. Demzufolge wird dem Bestreben ausdrücklich entgegengewirkt, ein kurzes und gestrafftes, in ausgewählten Beispielen allzu exemplarisch darstellendes und stark schematisierendes Lehrbuch zu schaffen. Statt dessen wird es vorgezogen, die große Mannigfaltigkeit tierischen Lebens und seiner Phänomene auf dem heutigen Wissensstand in kurzer und prägnanter Form aufzuzeigen. Es liegt somit in erster Linie ein studienbegleitendes Lehrbuch vor, das durch einen starken Umfang von 910 Seiten auffällt.

Das Buch wird von 25 namhaften Autoren in folgenden Teilen und Abschnitten dargeboten: 1. Entstehung des Lebens auf der Erde (Biogenese); 2. Die Grundbausteine der Tiere: Zelle und Gewebe (Zelle, Besonderheiten der Protozoenzelle, Zellstoffwechsel, Bioelektrizität, Biologie der Gewebe); 3. Arterhaltung und Vererbung (Fortpflanzung, Embryologie, Genetik); 4. Der tierische Organismus (Sinne, Bewegung, Ernährung, Respiration, Kreislaufsysteme, Exkretion, Osmo- und Ionenregulation, Steuerung); 5. Das Tier in seiner Umwelt (Verhalten, Ökologie); 6. Das Tier, ein geschichtlicher Organismus (Evolution). Der größte Umfang entfällt auf die Teile 4 und 5, SEWING selbst hat die Kapitel über Embryologie und Evolution bearbeitet. Die Darstellungen sind in allen Kapiteln klar und deutlich und auch für Studienanfänger verständlich. Besonders hervorzuheben sind weiterhin die sehr zahlreichen Abbildungen von hoher Qualität.

Das Erscheinen dieses Buches ist in seinem Anliegen und in der Ausführung sehr zu begrüßen und kann jedem Studenten der Zoologie empfohlen werden. Aber auch die Lehrenden an Universitäten und Hochschulen werden auf diesen zusammenfassenden Band häufig zurückgreifen. Er stellt eine willkommene Bereicherung im deutschsprachigen zoologischen Lehrbuchangebot dar.

D. KRUSKA, Hannover

JOLLY, A.: **A world like our own**. Man and nature in Madagascar. New Haven, London: Yale University Press 1980. 272 S., zahlreiche Photos. £ 18,90.

Die frühe Isolierung Madagaskars vom Kontinentalblock und die Sonderentwicklung seiner Flora und Fauna haben seit langem das Interesse der Biogeographen und Evolutionsforscher erregt und eine beachtliche Literatur entstehen lassen. Die gerade am Beispiel Madagaskars so überaus prekäre ökologische Situation findet, wenn auch spät, zunehmend Aufmerksamkeit. Dennoch füllt das vorliegende Buch eine Lücke aus.

Die Autorin, durch langjährigen Aufenthalt in den so verschiedenen Regionen des Subkontinentes und durch ihre Forschungen an freilebenden Lemuren aufs beste ausgewiesen, hat ein Buch geschrieben, das in allgemein verständlicher Sprache und an zahlreichen Beispielen aus der persönlichen Erfahrung und den eigenen Erlebnissen bei voller Beachtung der wissenschaftlichen Qualität eine großartige Synthese aus Vegetationskunde und Fauna, Landeskunde und Volkskunde unter steter Einbeziehung der sozialen und ökonomischen Situation der Landesbewohner bringt. Die Gliederung

des Buches entspricht der für Madagaskar überaus deutlichen Aufteilung in Unterregionen, die sehr verschiedenen Lebensräumen entsprechen (Feuchtgebiete im Osten, Regenwald, Bergwald, Nebeninseln Nosibé, Nosimangabé, depravierte Hochlandsavanne, Didiereaceenbusch des Südwestens, laubabwerfender Trockenwald im Westen). Das Buch enthält eine Fülle von Details, auch zur Geschichte, Wirtschaft etc. Eine große Fülle von Photos, darunter ausgezeichnete Bilder von Tieren und Pflanzen (phot. RUSS KINNE) erhöht den Wert des Buches, das jedem Säugetierkundler, darüber hinaus aber allen, die an Landeskunde und Fragen der Rettung der letzten Reste ursprünglicher Natur interessiert sind, wirklich empfohlen werden kann. Die ausgewogene Stellungnahme bei der Diskussion der Forderungen der Naturschützer und der Lebensnotwendigkeiten für den Menschen unter den derzeitigen Verhältnissen verdient besondere Anerkennung. D. STARCK, Frankfurt/M.

MERKEL, F. W.: **Orientierung im Tierreich**. Grundbegriffe der modernen Biologie 15. Unter Mitarbeit von M. W. SCHÄFER. Stuttgart, New York: G. Fischer 1980. 279 S., 63 Abb., 5 Tab. Kart. DM 48,-.

Je mehr Beobachtungen und Experimente über die Orientierung der Tiere bekannt wurden, umso schwerer fällt die Orientierung auf diesem Gebiet. Bei den Tieren tragen zur Orientierung Sinnesorgane bei, deren Leistungen der Mensch kaum nachempfinden kann, aber auch Fähigkeiten wie die der Zeitmessung oder der Magnetfeldperzeption, für die wir nicht einmal ein Organ kennen. Gründlich und vielseitig untersuchte Arten wie die Brieftaube sollen nach verschiedenen Versuchen die Sonne, Landmarken, das Erdmagnetfeld oder Düfte nutzen, wobei es zu den gleichen Fähigkeiten auch zahlreiche negativ verlaufene Experimente gibt.

Das vorliegende Buch versucht, das Gebiet nach allgemeinen Gesichtspunkten wie der Richtungsbestimmung, der Entfernungsbestimmung und der Lokalisation zu gliedern und schildert jeweils die wichtigsten Versuche. Der Autor, der vor allem über die Zugorientierung der Vögel gearbeitet und – zunächst gegen große Widerstände – auf eine Magnetfeldorientierung geschlossen hat, bemüht sich um eine allgemein verständliche Darstellung, die auch „biologisch Interessierte vom Imker, Sport- und Berufsfischer bis zum Reisetaubenliebhaber“ informieren möchte. Die verschiedenen Tiergruppen werden gleichrangig behandelt. Bei den Säugetieren stehen die Echoorientierung der Fledermäuse und die Heimkehrleistung im Vordergrund. Gewöhnlich, so bei Lachs und Aal, reichen die vielseitig ausgewählten, anschaulich wiedergegebenen und kritisch kommentierten Beispiele bis in die neueste Zeit. Bei den Fledermauswanderungen ist ausnahmsweise die neuere Literatur nicht mehr berücksichtigt.

In der Form ist ein Zwischending zwischen einem Referat über den derzeitigen Wissensstand und einem Lehrbuch entstanden. Wer klare Antworten sucht, wird enttäuscht sein, was der Autor aber offenbar beabsichtigt. Anscheinend orientieren sich selbst Tiere derselben Art mit mehreren verschiedenen Mitteln, deren Anteil situationsbedingt wechselt.

Der lebhafteste und anschaulichste Text wird durch eine Reihe instruktiver Abbildungen glücklich ergänzt. J. NIETHAMMER, Bonn

REMANE, A.; STORCH, V.; WELSCH, U.: **Kurzes Lehrbuch der Zoologie**. 4., neubearb. Aufl. Stuttgart–New York: Gustav Fischer 1981. 537 S., 236 Abb. Gzl. DM 54,-, kart. DM 42,-.

Studienhilfe Zoologie. Arbeitsbuch zu „Kurzes Lehrbuch der Zoologie“. 4., neubearb. Aufl. Stuttgart–New York: Gustav Fischer 1981. 122 S., 1001 Fragen und Antworten, DM 16,80.

Drei Jahre nach Erscheinen der 3. Auflage liegt das „Kurze Lehrbuch der Zoologie“ in 4. Neubearbeitung vor. Im Vergleich zur vorigen Auflage sind Aufbau und Gliederung im wesentlichen unverändert geblieben (Teil A: Allgemeine Zoologie, Teil B: Systematische Zoologie). In einer Reihe von Kapiteln sind Text und Abbildungen überarbeitet und dem aktuellen Kenntnisstand angepaßt sowie neue Abschnitte (Genmanipulation, Evolution der Eucyte) eingefügt worden, ohne daß dadurch der Gesamtumfang angewachsen ist.

Die Autoren sind ihrem Vorsatz treu geblieben, eine kurze Gesamtübersicht über die Zoologie zu vermitteln. Dabei standen didaktische Überlegungen hinsichtlich der Verwendbarkeit des Buches für Studienanfänger im Vordergrund. Dieses Ziel ist in beachtenswerter Weise erreicht worden.

Die „Studienhilfe Zoologie“, die eine Lern- und Orientierungshilfe darstellt, ist den Änderungen der 4. Lehrbuchausgabe angepaßt worden. R. LÖHMER, Hannover

Ökologie der Tiere

Ein Lehr- und Handbuch in drei Teilen
Von Professor Dr. Fritz Schwerdtfeger

Band I: Autökologie

Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. 2., neubearbeitete Auflage. 1977. 460 Seiten mit 268 Abbildungen und 55 Übersichten. Leinen 120,- DM

Der erste Band behandelt die Beziehungen des Tieres als Individuum oder Repräsentant seiner Art zu den Gegebenheiten der Umwelt. Vorangestellt ist eine kurze Erörterung der Grundlagen der Ökologie, insbesondere ihrer Grundbegriffe. Der eingehenden Schilderung der Tier-Umwelt-Beziehungen ist die Gliederung der Umweltkomponenten in abiotische, trophische und biotische Faktoren zugrunde gelegt. Die Einflüsse der einzelnen Faktoren, beispielsweise des Lichtes, der Nahrungsmenge oder der Parasiten, auf den Bau, die Leistungen und das Verhalten des Tieres werden unter dem Gesichtspunkt vorgeführt, die Relationen eindeutig zahlen- und kurvenmäßig zu erfassen.

Band II: Demökologie

Struktur und Dynamik tierischer Populationen. 2., neubearbeitete Auflage. 1979. 450 Seiten mit 249 Abbildungen und 55 Übersichten. Leinen 120,- DM

Der zweite Band behandelt nach einer Einführung zum Wesen der Demökologie und der Population in statistischer Sicht die Struktur der Populationen, ihre Zusammensetzung aus Elementen wie Dichte, Verteilung oder Altersaufbau sowie deren Beeinflussung durch Um- und Mitweltkomponenten. Die zu ihrer Erfassung tauglichen Methoden werden jeweils kurz vorgeführt. Gegenstand des zweiten Hauptteils ist die Dynamik der Populationen, die zeitliche Veränderung ihrer Strukturelemente; dabei werden die Wandlungen der beiden Grundelemente Verteilung und Dichte, also die Dispersions- und Abundanzdynamik, besonders eingehend behandelt.

Band III: Synökologie

Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften. Mit einem Anhang: Mensch und Tiergemeinschaft. 1975. 451 Seiten mit 118 Abbildungen und 125 Übersichten. Leinen 98,- DM

Der Autor erläutert im dritten Band einführend das Wesen der Synökologie im allgemeinen sowie speziell das der Synökologie der Tiere. Ihr sind drei Hauptabschnitte gewidmet. Der erste befaßt sich mit der Struktur der Tiergemeinschaften, mit ihrer Entstehung, ihren Grundformen, Merkmalen und Kennzeichnungen sowie mit ihrer Dynamik. Thema des zweiten Abschnitts ist die Funktion der Tiergemeinschaften, ihr Inbetriebsein mit den dafür notwendigen Voraussetzungen und Vorgängen, die in einem Funktionsplan analysiert und in der Schilderung des realen Funktionsgeschehens vorgeführt und gewertet werden. Der dritte Teil handelt von der in jüngster Zeit in den Vordergrund des Interesses gerückten Produktivität der Tiergemeinschaften, namentlich von den Komponenten ihres Stoff- und Energiehaushalts, wie z. B. Konsumtion, Assimilation, Produktion und Respiration; den Abschluß bildet der Versuch einer Stoff- und Energiebilanz der Tiergemeinschaften.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 232,- DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 43,- DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

CANADIAN JOURNAL OF PLANT SCIENCE CANADIAN JOURNAL OF ANIMAL SCIENCE CANADIAN JOURNAL OF SOIL SCIENCE

Each of the three journals is published quarterly by the Agricultural Institute of Canada. The journals contain papers in English and French presenting original research findings relating to crops, soils and farm animals and their products. Papers are written by scientists from Canada and abroad and are reviewed for publication by respected members of the Canadian agricultural research community. The journals are distributed in more than fifty countries of the world.

Canadian Journal of Plant Science

Approximately 1500 pages annually. Published quarterly. Size 16.5 cm X 24.5 cm. Annual subscription rate for individuals Can\$19.00. Institutions Can\$33.00.

Canadian Journal of Animal Science

Approximately 1100 pages annually. Published quarterly. Size 16.5 X 24.5 cm. Annual subscription rate for individuals Can\$19.00. Institutions Can\$33.00.

Canadian Journal of Soil Science

Approximately 800 pages annually. Published quarterly. Size 16.5 cm X 24.5 cm. Annual subscription rate for individuals Can\$19.00. Institutions Can\$33.00.

Please enter my subscription for the journal(s) indicated below.

- Canadian Journal of Plant Science
- Canadian Journal of Animal Science
- Canadian Journal of Soil Science

All subscriptions are on a full calendar year basis. You will receive all issues published in the calendar year in which you subscribe.

NAME _____

ORGANIZATION _____

ADDRESS _____

CITY _____ PROVINCE/STATE _____

POSTAL CODE _____ COUNTRY _____

Please include a check or money order in Canadian funds for the full amount and mail to: Agricultural Institute of Canada, Journals Subscriptions, Suite 907, 151 Slater Street, Ottawa, Ontario, K1P 5H4, Canada.

Past issues of all three journals are available in microfilm from: University Microfilms International, 400 North Zeeb Road, Ann Arbor, Michigan 48106 USA.

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

In unsere Leser – To our Readers

Neal, B. R.: Reproductive ecology of the Rufous elephant-shrew, <i>Elephantulus rufescens</i> (Macroscelididae), in Kenya. – Die Fortpflanzungsökologie der Elefantenspitzmaus, <i>Elephantulus rufescens</i> (Macroscelididae), in Kenia	65
Polb, A.: Putzen und Putzverhalten bei <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> . – Cleaning and the conduct of cleaning in <i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	72
Schliemann, H.: Nachweis wilder Meerschweinchen für Ecuador und Beschreibung von <i>Cavia aperea patzelti</i> subsp. nov. – A first record of Wild cavies for Ecuador and description of <i>Cavia aperea patzelti</i> subsp. nov.	79
Silliniainen, E.: Scent-marking in the pine marten (<i>Martes martes</i>) in Finnish Forest Lapland in winter. – Duftmarkierung des Baummarters (<i>Martes martes</i> L.) im Wald-Lappland Finnlands im Winter	91
Starys, M.: Gehegebeobachtungen zur Geburts- und Reproduktionsbiologie des Europäischen Wildschweines (<i>Sus scrofa</i> L.). – Observations on parturition and reproductive biology in captive European wild boars (<i>Sus scrofa</i> L.)	100
Wissenschaftliche Kurzmitteilungen	
Verhaeghe, Adelheid: Magendrüsenlänge und -dichte bei <i>Crocidura russula</i> and <i>Suncus etruscus</i> (Mammalia: Soricidae). – Length and density of stomach glands in <i>Crocidura russula</i> and <i>Suncus etruscus</i> (Mammalia: Soricidae)	113
Witzinger, Friederike: Der Riesenabendsegler (<i>Nyctalus lasiopterus</i>) in Afrika nachgewiesen. – Giant Noctule (<i>Nyctalus lasiopterus</i>) found in Africa	115
Zacarias, H. de: Note on Vicuna × Alpaca hybrids. – Bemerkung über Hybriden von Vicuna × Alpaka	117
Schmidt, U.; Manske, U.: Thermopräferenz bei der Gemeinen Vampirfledermaus (<i>Desmodus rotundus</i>). – Thermopreference in the common vampire bat, (<i>Desmodus rotundus</i>)	118
Lehrer, R.: Kurztipp	120
Buchbesprechungen	121

Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin



HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam – W. FIEDLER, Wien – H. FRICK, München – W. HERRE, Kiel – H.-G. KLÖS, Berlin – H.-J. KUHN, Göttingen – B. LANZA, Florenz – T. C. S. MORRISON-SCOTT, London – J. NIETHAMMER, Bonn – H. REICHSTEIN, Kiel – M. RÖHRS, Hannover – D. STARCK, Frankfurt a. M. – F. STRAUSS, Bern – E. THENIUS, Wien – W. VERHEYEN, Antwerpen

SCHRIFTFLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. SCHLIEMANN, Hamburg – D. KRUSKA, Hannover

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmittelungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmittelungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Vorbehalt aller Rechte: Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e.V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e.V., dem Bundesverband deutscher Banken e.V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e.V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA): The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distribution, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see "Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List" of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holst.

Z. Säugetierkunde 47 (1982) 2, 65–128
InterCode: ZSAEA 7 47 (2), 65–128 (1982)

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey

An die Leser der Zeitschrift für Säugetierkunde

Aufgrund der weltweiten Rezession der Wirtschaft sind die Anschaffungs-Etats vieler wissenschaftlicher Bibliotheken im Jahre 1982 deutlich gekürzt worden. Die Zahl der von der jeweiligen Bibliothek abonnierten wissenschaftlichen Forschungszeitschriften wird reduziert werden. Damit sinkt die Verkaufsauflage der einzelnen Zeitschrift, die von Abbestellungen betroffen ist. Bei sinkender Verkaufsauflage steigen die Einzelstückkosten der Zeitschrift und damit die Preise – weitere Abbestellungen und damit der wirtschaftliche Zusammenbruch der Zeitschrift können die Folge sein.

Der einzelne Leser hat diese Situation bisher kaum erkannt, da er in vielen Fällen schon heute nicht die Original-Zeitschrift benutzt, sondern von seiner Bibliothek anstelle des Original-Exemplars Xerokopien erhält.

Man muß sich aber bewußt machen, daß die wissenschaftliche Forschungszeitschrift als das zentrale Medium für Befund-Dokumentation und internationalen Informationsaustausch weder heute noch in absehbarer Zukunft durch andere Medien ersetzbar ist. Weder Mikrofilm-Archive noch elektronische Non Print-Media sind gute Alternative.

Wenn Sie unserer Argumentation soweit gefolgt sind, werden Sie uns zustimmen, daß auch die ökonomischen Voraussetzungen für ein Überleben der wissenschaftlichen Forschungszeitschriften geschaffen werden müssen. Dies läßt sich am einfachsten erreichen, wenn – wie erläutert – verhindert wird, daß Zeitschriften außer Bilanz verschliffen werden.

Unser heutiger Auftrag ist es, ganz persönlich mit Ihnen und mit Sie am liebsten bildl mit Ihrem Bibliothekarsprechen und dem ebenfalls vorliegenden, die finanzielle Verfügbarkeit der Zeitschrift innerhalb Ihrer Bibliothek als Faktor für Ihre Forschung, Arbeit sowie für die Ausbildung des wissenschaftlichen Nachwuchses voranzutreiben. Die Bedeutung ist.

Wir hoffen auf einen Erfolg unserer gemeinsamen Bemühungen.

Dr. Heide Sauer

To the Readers of the International Journal of Mammalian Biology

Because of worldwide recession, the acquisition budget of many scientific libraries decreases considerably in 1982. The number of scientific research journals, subscribed by libraries, will be reduced, thereby also the edition run of the individual journals affected by the cancellation. By decreasing edition runs, the cost per copy increases and consequently the retail price – more cancellations and finally the economic failure will follow.

The individual reader has not yet recognized the situation because in many cases, he does not use the original journal but gets a photostat of the original copy from the library.

We have to realize, however, that the scientific research journal is the central medium

for documentation of research results and international exchange of information cannot be replaced today or in the near future by any other medium. Neither micro-film archives nor electronic non-print media are alternatives.

If you have followed our line of reasoning thus far, you have to agree that in order for our title research journals to survive, economic basic requirements must be organized. The easiest way would be, as we have explained, when libraries can be prevented from cancelling their subscriptions.

Our appeal today to you personally is to the effect that you go to your librarian as soon as possible and explain to him or her that the availability of the journal at your library is essential for the efficacy of your research work.

We do hope that our joint efforts will be successful.

THE EDITORS

Reproductive ecology of the Rufous elephant-shrew, *Elephantulus rufescens* (Macroscelididae), in Kenya

By B. R. NEAL

Department of Biology, University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada

Receipt of Ms. 25. 11. 1981

Abstract

The reproductive ecology of *Elephantulus rufescens* was studied in Meru National Park, Kenya during the period August 1974 to June 1975. 174 animals were collected and dissected. The body weights, condition of the reproductive organs, and extent of tooth wear provided information on seasonal changes in breeding activity, litter size, and age structure.

The climate was very seasonal. Rainfall was confined to two periods, from November to December and mid-April to mid-May. Temperature increased during the dry seasons and decreased during the rains. However, no seasonal changes were detected in adult body mass, breeding activity, litter size, or age structure.

Approximately three quarters of the adult females carried implanted embryos. The average interval between litters was estimated to be 62 d, so that adults had the capacity to produce just under 6 litters each year. The average litter size was 1.41 ± 0.07 (range 1–2), and was positively correlated with maternal body mass. The potential annual production of young per adult female was estimated to be 8.3

The reproductive strategy of elephant-shrews is briefly discussed.

Introduction

The specific classification of elephant-shrews can be considered to be nearly definitive (CORBET and HANKS 1968; CORBET 1971). The family Macroscelididae, which includes four genera and fifteen species, is an extremely well defined taxon endemic to Africa. There is general agreement that the elephant-shrews are a monophyletic group not closely related to any other group of living mammals. Their affinity with the Insectivora and Primates is highly debatable (CORBET and HANKS 1968; RATHBUN 1979).

The literature on the breeding biology of elephant-shrews has been reviewed by ASDELL (1964), BROWN (1964), RATHBUN (1979), and TRIPP (1971, 1972). Elephant-shrews are monogamous (RATHBUN 1979) and spontaneous ovulators (VAN DER HORST 1954). Little is known about the length of the breeding season in most species. Breeding is confined to six months of the year in *Elephantulus myurus* in South Africa, and both males and females are in anoestrus during the remainder of the year (STOCH 1954; VAN DER HORST 1946, 1954). Breeding occurs throughout the year in *E. rufescens* and *Rhynchocyon chrysopygus* in Kenya (RATHBUN 1979), and is thought to be continuous in *E. rupestris* in Namibia (WITHERS 1979). However, samples were too small to determine seasonal changes in the breeding rate of these species. After a gestation period of 42 to 56 d (RATHBUN 1979; TRIPP 1972; VAN DER HORST 1946) females give birth to a litter of 1–2 precocial young (RATHBUN 1979). Further development of the young is rapid (RATHBUN 1979; RATHBUN and REDFORD 1981) and breeding can occur at an early age in some species (VAN DER HORST 1946, 1954; TRIPP 1972).

This paper describes the breeding biology of a large sample of *E. rufescens* collected in the Meru National Park, Kenya. It complements the work of RATHBUN (1979) which was

based on visual observations of a small group of *E. rufescens* in a similar habitat approximately 250 km south of my study area. I investigated seasonal changes in breeding activity and discuss the reproductive strategy of elephant-shrews.

Material and methods

A total of 174 animals were collected from a 2 km² area immediately south of Rainkombe (0° 07' N, 38° 12' E) during the period August 1974 to June 1975. Approximately half of the animals were collected using standard trap lines of Reporter break-back traps, and the remainder collected using Sherman live traps.

Animals were measured, weighed and dissected soon after collection. An eviscerated weight was obtained by removing the gut, from the lower oesophagus to the rectum, and also the uterus and embryos of pregnant females.

The female reproductive tract was examined macroscopically, with the aid of a dissecting microscope where necessary. Animals were classified as immature if no placental scars or corpora lutea were observed. Corpora lutea are particularly easy to observe in elephant-shrews because they are everted from the surface of the ovary (TRIPP 1971). Mature females were classed as either 1. reproductively active, if visibly pregnant (i.e. with implanted embryos) or corpora lutea were observed; or 2. reproductively inactive, if no corpora lutea were visible. Embryos were counted, measured and weighed after fixation. A representative sample was also weighed before fixation to correct for the loss in weight due to the fixation process.

A sperm smear was taken from the epididymides of each male. Individuals were classed as immature if no sperm were present, and as adults if sperm were abundant. The testes were weighed after fixation.

The relative age of individuals was estimated using the eruption and subsequent wear of the upper molars and premolars as a criterion.

Conception dates were estimated by ageing litters by the method of HUGGETT and WIDDAS (1951), assuming a birth mass equal to that of the heaviest embryo, a gestation period of 50 d (RATHBUN 1979; RATHBUN and REDFORD 1981), and that embryos attained a measurable body mass on the seventh day of gestation.

The average interval between litters, and potential annual production of young per adult female were estimated by the method described by NEAL (1981). In this method the ratio of adult females with implanted embryos (N_v) to adult females not visibly pregnant ($N_o + N_i$) is assumed to equal the ratio of the duration of the post-implantation period of gestation (p_v) to the sum of the pre-implantation period (p_i) and the period between pregnancies (p_o). In *E. rufescens* the equation is solved for p_o by assuming that the length of the gestation period ($p_i + p_v$) is 50 d (RATHBUN 1979) and the pre-implantation period (p_i) is 4 d. The mean interval between litters ($p_o + p_i + p_v$) can be easily calculated, and the production of young is then estimated using the average litter size.

Results

Habitat and habits

Elephant-shrews were confined to the area of deciduous *Acacia/Commiphora* bushland in the southern half of Meru National Park. The vegetation mainly consisted of a wide variety of tall *Acacia* and *Commiphora* bushes, and in some areas there was a thicker understory of *Bauhinia taitensis*, *Grewia villosa*, *Combretum aculeatum* and other species of bushes (AMENT 1975). There were a few scattered *Acacia* spp, *Terminalia* spp, *Sterculia africana*, *Delonix elata* and *Adansonia digitata* trees. There was no herbaceous layer for most of the year, and much of the ground was badly eroded. During the dry seasons (i.e. for 8–9 months of the year) the bushes were leafless and the whole area appeared dry and dead. However, during the rains (Fig. 1D) the bushes came into leaf, sparse patches of various annual grasses and dicotyledons appeared, and the whole area looked lush and green.

The presence of *E. rufescens* was obvious because of their network of trails. My observations of their habits are consistent with those of RATHBUN (1979). Adults occurred in pairs with either one or two young. They remained above ground and their movements, which were extremely rapid when disturbed, were almost entirely restricted to their trail

system. They seemed oblivious to objects placed on their trails, running repeatedly into closed traps before moving off the trail to avoid the obstruction. Only occasionally would they take refuge in a hollow log or hole in the ground. The distribution of territories was very clumped. There were usually three or four families living more or less adjacent to one another, with large gaps of 100 m or more between groups. There seemed to be no association between their distribution and the vegetation, so their absence from most of the available habitat may be due to the presence of spiny mice (*Acomys* spp) which are very abundant in the area (NEAL in press). WITHERS (1979) has shown that *E. rupestris* in Namibia is poorly correlated in distribution with any plant, and appears to avoid *Aethomys namaquensis*.

Body size

The mass of the heaviest embryo of a litter with a single embryo was 10.4 g; that of a litter of two embryos was 7.8 g. The lightest juveniles collected had a body mass of 14–15 g. DELANY (1964) records a female carrying a single embryo of 16 g in Uganda, and WALKER (1955) records the body mass within 3 d of birth to be just less than 12 g. The birth mass of *E. intufi* is recorded as 10 g (range 8.5–10.5 g) and of *E. myurus* as 8.1 ± 0.6 g (TRIPP 1972).

Both sexes matured at a body mass of 32–35 g and apparently at an early age. All animals in which the last upper molar was partly or wholly erupted (age class II or older) were mature, as were 2 of 27 animals in which the last upper molar had still not emerged through the surface of the jaw (age class I). Adult females usually attained a body mass of 45–65 g, and males a body mass of 35–55 g. Adult body mass was similar to that recorded for *E. intufi*, *E. rozeti* and *E. brachyrhynchus*, and a little less than *E. myurus* (SMITHERS 1971; TRIPP 1972).

Breeding season

E. rufescens bred throughout the year (Fig. 1B), and there was no significant seasonal variation in the testes mass of adults (Fig. 1A). Pregnancy rates in the wet and dry seasons were independent of season ($\chi^2 = 1.11$; $P = 0.3$) when tested by chi-squared analysis of a 2×2 contingency table (SOKAL and ROHLF 1969).

RATHBUN (1979) also found that *E. rufescens* bred throughout the year in Kenya, and VAN DER HORST (1954) reports that HOOGSTRAAL found this species breeding throughout the year in the southern Sudan. The suggestion by BROWN (1964) and KINGDON (1974) that breeding is seasonal in *E. rufescens* is based on inadequate data. *E. myurus* breeds during a six month period, from August to January, in the Transvaal (VAN DER HORST 1946, 1954). Its breeding season appears to be extended in Botswana because pregnancies have been recorded in September, March and April (SMITHERS 1971). SMITHERS (1971) also suggests that *E. intufi* breeds during the warmer, wetter months of the year, from August to February, in Botswana; and *E. rupestris* is thought to breed throughout the year in Namibia (WITHERS 1979).

Litter size

The mean number of embryos of 46 pregnancies was 1.41 ± 0.07 (range 1–2). Two of these females also appeared to have a second resorbing embryo at an early stage of gestation. Variation in litter size was analysed in relation to the eviscerated maternal body mass and season of conception by analysis of covariance (SNEDECOR and COCHRAN 1967). The sample was divided into those litters conceived during the rains and immediately after (November to early January, mid-April to early June), and those litters conceived during the dry seasons. Litter size was not significantly different in the wet and dry seasons ($F_{1,43} = 0.0002$; $P > 0.75$), but increased significantly with increase in maternal body mass ($F_{1,43} = 7.34$; $P = 0.01$). Females with an eviscerated body mass of less than 40 g all carried

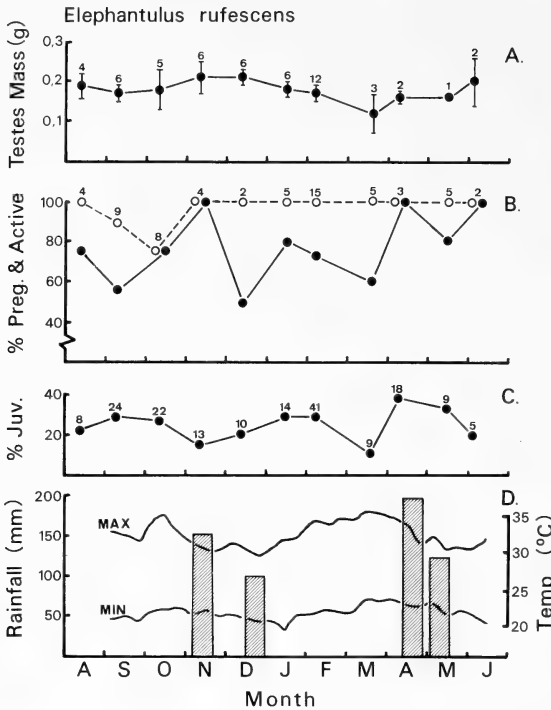


Fig. 1. Seasonal changes in reproductive activity of *E. rufescens*. Numbers in Figs. A–C indicate sample sizes. A: Testes mass of males in age class V or older. Data points represent means $\pm 2 \times$ S.E. B: Percentage of adult females reproductively active (\circ — \circ), and visibly pregnant (\bullet — \bullet). C: Percentage of animals in first age class. D: Maximum and minimum daily temperature, and rainfall (histogram)

single embryos ($n = 9$), whereas those over 40 g had a mean litter size of 1.51 ± 0.08 ($n = 37$).

Estimates of the mean litter size of *E. rufescens*, based on small samples, range from 1.0 to 1.5 (BROWN 1964; DELANY 1964; RATHBUN 1979; RATHBUN and REDFORD 1981; TRIPP 1971), and give a combined estimate of 1.35 ± 0.08 ($n = 34$). RATHBUN (1979) also noted that litter size increased as the mothers increased in age. The mean numbers of embryos in various species for which large samples are available are as follows: In 36 *E. rozeti* from northwest Africa, 2.42 ± 0.11 , range 1–4 (TRIPP 1971); in 26 *E. intufi* from the Transvaal, Botswana and Namibia, 1.62 ± 0.11 , range 1–3 (SHORTRIDGE 1934; SMITHERS 1971; TRIPP 1971, 1972); in 20 *E. brachyrhynchus* from East Africa, Zambia and Botswana, 1.60 ± 0.11 , range 1–2 (BROWN 1964; SHORTRIDGE 1934; SMITHERS 1971; TRIPP 1971); and in 27 *E. myurus* from the Transvaal and Botswana, 1.85 ± 0.07 , range 1–2 (SMITHERS 1971; TRIPP 1971, 1972). VAN DER HORST (1944) reports that only 1 percent of *E. myurus* from the Transvaal carried single embryos. The maximum litter size appears to be restricted to two young in most species because implantation is restricted to a single implantation site in each horn of the uterus (TRIPP 1971).

Breeding rates and production of young

There was no seasonal variation in either the breeding rate (see Breeding season) or litter size (see Litter size). Consequently, it is inferred that there was no seasonal variation in the number of young entering the population. The percentage of animals in age class I varied irregularly (Fig. 1C) and showed no seasonal trend. The proportion of young in the wet and dry seasons was independent of season ($\chi^2 = 0.48$; $P = 0.49$) when tested by chi-squared analysis of a 2×2 contingency table (SOKAL and ROHLF 1969).

Approximately three quarters (46 of 62) of adult females were visibly pregnant. The

average interval between litters was calculated to be approximately 62 d, so that adults had the capacity to produce just under six litters each year. Assuming an average litter size of 1.41 (see Litter size) the potential annual production of young per adult female was approximately 8.3.

RATHBUN (1979) observed a mean interval of 61 ± 1.23 d (range 56–65 d) between 7 consecutive litters of this species in an area 250 km south of my study area. The potential production of young per adult female was very similar to my estimate because the average litter size was not significantly different in the two areas. VAN DER HORST (1954) estimated that *E. myurus* gave birth to three litters during its six month breeding season in South Africa. This translates to an average interval of approximately 61 d between litters and a potential annual production of young per adult female of just under 6. Finally, RATHBUN (1979) observed an average interval of 81 d between 11 consecutive litters of *Rhynchocyon chrysopygus* in Kenya. There was only one offspring per litter, and so the potential annual production of young was 4.5 per adult female.

Table

Comparison of life history characteristics of the four genera of elephant-shrews

(Data summarized from BROWN [1964], CORBET and HANKS [1968], RATHBUN [1979], VAN DER HORST [1954] and this paper)

Habitat	<i>Rhynchocyon</i> Lowland/montane forest. Thick riverine bush	<i>Petrodromus</i> Forest, thickets, dense savanna woodland	<i>Elephantulus</i> Open savanna woodland, steppe, subdesert	<i>Macroscelides</i> Subdesert
Climate	Moist ←————→			V. dry
Environmental stability	High ←————→			Low
Body size (mass)	c. 400 g	c. 200 g	35–90 g	< 50 g
Longevity	3–4 yr	?	1–2 yr	?
Age 1st reprod.	Late	Late?	Early	Early?
Breeding season	All year	All year?	6 months – all year	?
Interval between litters	82 d	?	61–62 d	?
Litter size	1–2	usually 1	1–2	1–2
Prod. young/female/year	4.5	?	6–8.3	?

Discussion

The key to understanding the reproductive strategy of *Elephantulus*, and perhaps all elephant-shrews, seems to lie in their ability to give birth to precocial young. This ability appears to be a secondary evolutionary development in mammals (CASE 1978; LILLEGRAVEN 1975), and so it is interesting to speculate on the reasons for this development. Elephant-shrews live above ground and most species do not build nests (RATHBUN 1979). They also avoid predation, in part, by running away (RATHBUN 1979) so that neonates must be well developed. These habits are probably associated with the evolution of precocial young. It is interesting to note that in *Rhynchocyon*, which is the only genus of elephant-shrews that builds nests, the neonates are not as advanced as those of the other three genera (RATHBUN 1979).

The long gestation period of 42–56 d (RATHBUN 1979; TRIPP 1972; VAN DER HORST 1946) and small litter size (usually 1–2) are probably associated with the development of precocial young (SACHER and STAFFELDT 1974). One consequence of this developmental strategy is that the rate of production of young per adult female is very low (less than 10 per year) compared to most other small mammals (FRENCH et al. 1975).

To compensate for this low birth rate elephant-shrews generally breed continuously and have an extended period of reproductive life. The latter is achieved by increasing adult survivorship and decreasing the age of first reproduction (Table). The available evidence suggests there is an interaction of longevity and age of first reproduction with body size.

The life history characteristics of the different genera (Table) agree with conventional ideas on r- and K-selection (PIANKA 1970; STEARNS 1976), although the meaning of the concept used here may be more appropriately called birth and death rate selection (PARRY 1981). Species inhabiting moister, less seasonal environments appear to be more K-selected (i.e. have lower birth and death rates) than those inhabiting arid, more seasonal environments. I have noted a similar set of relationships in the unstriped grass rat, *Arvicanthis* (NEAL 1981).

The reproductive characteristics of precocial young, long gestation period, small litter size, continuous breeding, and early maturation are also exhibited by the spiny mice, *Acomys* (NEAL in press), and the laminate-toothed or vlei rats, *Otomys* (DAVIS and MEESTER 1981; PERIN 1980). These genera either do not build nests, or their nests are very rudimentary (KINGDON 1974). Thus, these species and elephant-shrews may have evolved their reproductive strategy for similar reasons.

Acknowledgements

The field work in Kenya was carried out during a sabbatical leave from the University of Saskatchewan. I wish to thank the former Director and Trustees of the Kenya National Parks (now a sub-department in the Ministry of Tourism and Wildlife of Kenya) for permission to study in Meru National Park, the Park staff for their help and cooperation, and Prof. F. MUTERE of Kenyatta University College for making my stay in Kenya possible. It is a pleasure to thank the Park Warden, Mr. P. JENKINS, for providing excellent facilities and help for the field and initial laboratory work; the Park Rangers, JOSEPH NAMERIO and THOMAS NTOBURI, for their help with the field work; and my wife, JENNY, for help with the field and laboratory work and critically reading an earlier draft of this paper. Finally, it is a pleasure to thank Drs. C. RALPH and B. WUNDER of the Department of Zoology and Entomology, Colorado State University, for the use of the facilities of the Department during the completion of this work.

Zusammenfassung

Die Fortpflanzungsökologie der Elefantenspitzmaus, Elephantulus rufescens (Macroscelididae), in Kenia

Die Fortpflanzungsökologie von *Elephantulus rufescens* wurde im Meru-Nationalpark in Kenia im Zeitraum von August 1974 bis Juni 1975 untersucht. Insgesamt 174 Tiere wurden gefangen und seziert. Körpergewicht, Status der Fortpflanzungsorgane, und der Grad der Zahnabnutzung lieferten Informationen über Fortpflanzungsaktivität, Wurfgröße und Altersstruktur.

Das Klima schwankte je nach Jahreszeit erheblich. Die Niederschläge beschränkten sich auf 2 Perioden, von November bis Dezember und von Mitte April bis Mitte Mai. Die Umgebungstemperaturen stiegen während der Trockenzeiten an und fielen in den Regenzeiten. Es konnten jedoch keine jahreszeitlichen Veränderungen in bezug auf das Körpergewicht der adulten Tiere, die Fortpflanzungsaktivität, Wurfgröße oder Altersstruktur festgestellt werden.

Annähernd Dreiviertel der adulten Weibchen trugen implantierte Embryonen. Der Zeitraum zwischen den Würfen wurde auf durchschnittlich 62 Tage geschätzt, so daß die adulten Tiere eine Kapazität von knapp 6 Würfen pro Jahr hatten. Die durchschnittliche Wurfgröße war $1,41 \pm 0,07$ (Bereich 1–2) und korrelierte positiv mit dem Körpergewicht des Muttertieres. Die mögliche jährliche Anzahl von Jungen pro adultem Weibchen wurde auf 8,3 geschätzt.

Die Fortpflanzungsstrategie der Elefantenspitzmaus wird kurz diskutiert.

References

- AMENT, J. G. (1975): The vascular plants of Meru National Park, Kenya. *J. E. Afr. Nat. Hist. Soc.* **154**, 1–33.
- ASDELL, S. A. (1964): *Patterns of Mammalian Reproduction*. 2nd Ed. Ithaca: Cornell University Press.
- BROWN, J. C. (1964): Observations on the elephant-shrews (Macroscelididae) of equatorial Africa. *Proc. zool. Soc. Lond.* **143**, 103–119.
- CASE, T. J. (1978): Endothermy and parental care in the terrestrial vertebrates. *Am. Nat.* **112**, 861–874.

- CORBET, G. B. (1971): Family Macroscelididae. In: The mammals of Africa: an identification manual. Ed. by J. MEESTER, H. W. SETZER. Washington: Smithsonian Institution.
- CORBET, G. B.; HANKS, J. (1968): A revision of the elephant-shrews, family Macroscelididae. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.) **16**, 45–111.
- DAVIS, R. M.; MEESTER, J. (1981): Reproduction and postnatal development in the Vlei rat, *Otomys irroratus*, on the van Riebeeck Nature Reserve, Pretoria. Mammalia **45**, 99–116.
- DELANY, M. J. (1964): A study of the ecology and breeding of small mammals in Uganda. Proc. zool. Soc. Lond. **142**, 347–370.
- FRENCH, N. R.; STODDART, D. M.; BOBEK, B. (1975): Patterns of demography in small mammal populations. In: Small mammals: their productivity and population dynamics. Ed. by GOLLEY, F. B.; PETRUSEWICZ, K.; RYSZKOWSKI, L. Cambridge: Cambridge University Press.
- HORST, C. J. VAN DER (1944): Remarks on the systematics of *Elephantulus*. J. Mammalogy **25**, 77–92.
- (1946): Some remarks on the biology of reproduction in the female of *Elephantulus*, the holy animal of Set. Trans. Roy. Soc. S. Afr. **31**, 181–199.
- (1954): *Elephantulus* going into anoestrous; menstruation and abortion. Phil. Trans. **238B**, 27–61.
- HUGGETT, A. St. G.; WIDDAS, W. F. (1951): The relationship between mammalian foetal weight and conception age. J. Physiol. **114**, 306–317.
- KINGDON, J. (1974): East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa. Vol. II, part A: Insectivores and Bats. London: Academic Press.
- LILLEGRAVEN, J. A. (1975): Biological considerations of the marsupial-placental dichotomy. Evolution **29**, 707–722.
- NEAL, B. R. (1981): Reproductive biology of the unstriped grass rat, *Arvicanthis*, in East Africa. Z. Säugetierkunde **46**, 174–189.
- (1982): The breeding pattern of two species of spiny mice, *Acomys* (Muridae: Rodentia), in central Kenya. Mammalia (in press).
- PARRY, G. D. (1981): The Meanings of r- and K-Selection. Oecologia **48**, 260–264.
- PERRIN, M. R. (1980): The feeding habits of two coexisting rodents, *Rhabdomys pumilio* and *Otomys irroratus*, in relation to rainfall and reproduction. Acta Oecol. Oecol. Gen. **1**, 71–90.
- PIANKA, E. R. (1970): On r- and K-selection. Am. Nat. **104**, 592–597.
- RATHBUN, G. B. (1979): The social structure and ecology of elephant-shrews. Z. Tierpsychol. Suppl. **20**, 1–76.
- RATHBUN, G. B.; REDFORD, K. (1981): Pedal scent marking in the Rufous Elephant-Shrew, *Elephantulus rufescens*. J. Mammalogy **62**, 635–637.
- SACHER, G. A.; STAFFELDT, E. F. (1974): Relation of gestation time to brain weight for placental mammals: Implications for the theory of vertebrate growth. Am. Nat. **108**, 593–615.
- SHORTRIDGE, G. C. (1934): The mammals of South West Africa. London: Heinemann.
- SMITHERS, H. N. (1971): The mammals of Botswana. Salisbury: Nat. Mus. Rhodesia.
- SNEDECOR, G. W.; COCHRAN, W. G. (1967): Statistical Methods. 6th Ed. Ames: Iowa State University Press.
- SOKAL, R. R.; ROHLF, F. S. (1969): Biometry. San Francisco: W. H. Freeman & Co.
- STEARNS, S. C. (1976): Life history tactics: a review of the ideas. Q. Rev. Biol. **51**, 3–47.
- STOCH, Z. G. (1954): The male genital system and reproductive cycle of *Elephantulus myurus jamesoni* (Chubb). Phil. Trans. **238B**, 99–126.
- TRIPP, H. R. H. (1971): Reproduction in Elephant-Shrews (Macroscelididae) with special reference to ovulation and implantation. J. Reprod. Fert. **26**, 149–159.
- (1972): Capture, laboratory care and breeding of Elephant-Shrews (Macroscelididae). Lab. Anim. **6**, 213–224.
- WALKER, E. P. (1955): African elephant shrews. Nature Magazine **48**, 295–297, 332.
- WITHERS, P. C. (1979): Ecology of a small mammal community on a rocky outcrop in the Namib desert, South-West Africa. Madoqua **11**, 229–246.

Author's address: Prof. Dr. B. R. NEAL, Department of Biology, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada S7N 0W0

Putzen und Putzverhalten bei *Rhinolophus ferrumequinum*

Von A. KOLB

Lehrstuhl für Biologie, Universität Bamberg

Eingang des Ms. 10. 8. 1981

Abstract

*Cleaning and the conduct of cleaning in *Rhinolophus ferrumequinum**

The procedure and process of cleaning were observed in two females. The mouth with tongue, teeth and labium, as well as the claws of the hind limbs, not the claw of the thumbs, serve as cleaning instruments.

Hanging by one leg, a bat combs the skin of the body-side opposite to that leg with the claws of the free leg, the claws being pulled through the mouth several times. When the bat cleans the other side of the body, the hanging leg is changed. The patagium and the delicate body parts, sometimes however also the pelt, are cleaned with the tongue. By rubbing the patagium against the facial region, sebum is transferred onto the patagium and if necessary, is spread over other body parts.

The cleaning of single body parts takes different periods of time, most of the time being spent in turn in the cleaning of the patagium and mouth. The act of cleaning the part of the body where the bat begins, its duration and the sequence of cleaning of individual body parts as well as the sequence of redoing them are governed by the nervous system in responds to the intensity of itching of the body parts and not by an inherited cleaning scheme.

Einleitung

Das Putzen ist eine auffallende und häufig zu beobachtende Beschäftigung aller Säugetiere, insbesondere auch der Fledermäuse. Hufeisennasen führen diese Tätigkeit mit besonderer Intensität und Akribie durch. Hier sollen Einzelheiten der Putzhandlungen von *Rhinolophus ferrumequinum* näher beobachtet, der Zeitpunkt und die Häufigkeit dieser Handlungen festgestellt sowie die zum Putzen benutzten Organe aufgezeigt werden. Außerdem soll untersucht werden, ob ggf. eine spezielle Putzordnung nachzuweisen ist.

Material und Methode

In den vergangenen Jahren wurde gelegentlich anderer Untersuchungen auch das Putzverhalten an zwei Weibchen von *Rhin. f.* genauer beobachtet. Dabei wurden die Tiere in einen Glasschrank (2,40 × 0,75 × 0,75 m), der an einer Seite einen Gazestreifen (0,29 × 0,30 m) aufwies, untergebracht. Sie konnten fast täglich auch im Raum (5,60 × 4,80 m) frei fliegen und kehrten anschließend freiwillig in den Versuchsschrank zurück.

Die Putzhandlungen wurden anfangs zur Übersicht erst allgemein beobachtet, dann Einzelhandlungen genauer betrachtet, ihre Dauer mit einer Stoppuhr festgehalten und eine Reihe von Stellungen der Tiere fotografiert.

Beobachtungen und Ergebnisse

Beinstellung

In Ruhe (Abb. 1), zur Nahrungs- und Wasseraufnahme, soweit diese nicht im Flug erfolgte, sowie zur Kot- (Abb. 2) und Urinabgabe (Abb. 3) hing *Rhin. f.* meistens an beiden Beinen; bei Putzhandlungen dagegen immer nur an einem Bein, und dies selbst

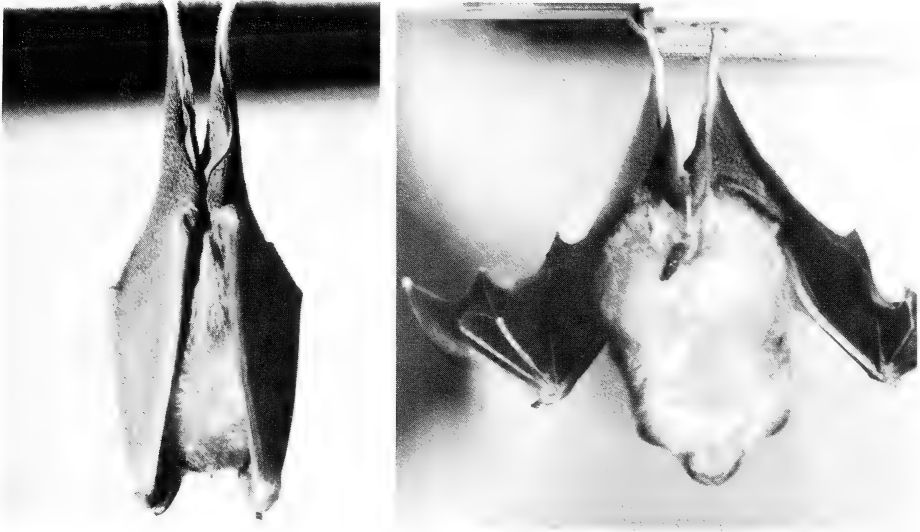


Abb. 1 (links). *Rhinolophus ferrumequinum* in Schlaf- bzw. Ruhestellung, Rückenansicht. – Abb. 2 (rechts). Kotabgabe

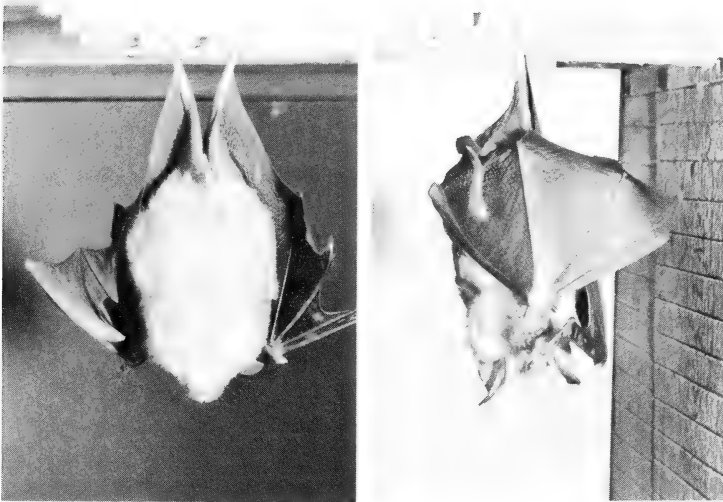


Abb. 3 (links). Urinabgabe; ein Tropfen tritt gerade aus, ein zweiter ist in der Halsgegend des Tieres sichtbar. – Abb. 4 (rechts). Daumen und Handgelenk wird beleckt, das Putzbein liegt dem Flügel auf

dann, wenn das andere, das Putzbein, für Putzhandlungen gar nicht benötigt wurde. In diesem Fall ließ es das unbeschäftigte Bein frei hängen (Abb. 4) oder legte es einem Körperteil auf bzw. kralte sich dort fest. Der Fuß wurde dabei senkrecht gehalten. In der Regel fand während eines längeren Putzens mehrmals ein Beinwechsel statt, wobei die Häufigkeit und Größe der Intervalle des Wechsels sehr stark variierten. Welches Bein mit dem Putzen begann, schien zufällig zu sein.

Tätigkeit des Putzbeines bzw. -fußes

Mit den Krallen des Putzfußes kratzte bzw. durchkämmte das Tier hauptsächlich das Fell derjenigen Körperseite, an der der Fuß inseriert war. So bearbeitete es mit dem rechten Fuß neben der Maul- und der Hufeisenregion der Nase fast ausschließlich die rechte Hälfte der Kopfregion sowie die rechte Rücken-, Flanken- und Bauchseite. Mitunter wurden diese Grenzen auch etwas überschritten. Die Strichrichtung beim Durchkämmen der Rumpregion führte bevorzugt von kranial nach kaudal, bisweilen auch zirkulär (Abb. 5). Besonders auffällig waren schnelle klopfartige Bewegungen des Beines beim Putzen des Kopfbereiches. Mit den Krallen des Fußes betrillerte es die betreffende Stelle mit so hoher Geschwindigkeit, daß man die einzelnen Bewegungen mit freiem Auge nicht mehr wahrnehmen konnte. Diese Bewegungen dauerten jeweils nur 2 bis 5 sec, wurden jedoch in der Regel mindestens 10mal, im Extremfall bis zu 43mal wiederholt. Sie verringerten mitunter gegen Ende ihre Geschwindigkeit und liefen mit Kammbewegungen aus.

Putzen verschiedener Körperteile mit der Zunge

Mit der Zunge, als dem Universalputzorgan, reinigten die Hufeisennasen nicht nur alle unbehaarten und damit zarthäutigen Körperteile, sondern auch behaarte Körperpartien und die Krallen des Putzbeines. Diese Krallen wurden im ständigen Wechsel mit den Putzhandlungen durch das Maul gezogen, beknabbert, beleckt (Abb. 6) und so von Haaren, Schuppen, Parasiten und dgl. befreit, wobei auch die Lippen mitwirkten. Putzbein bzw. -fuß verhielten sich immer ruhig, wenn sie selbst geputzt wurden. Auch die Genitalregion wurde ausschließlich durch Belecken gereinigt. Dies nahm zwar meist nur kurze Zeit in Anspruch, wurde dafür aber sehr oft wiederholt.

Pflege der Flügel und Flughäute

Die gesamte Flughaut wurde als zarthäutiges Organ fast ausschließlich durch Belecken geputzt. Nur in vier von 121 Fällen konnte auch ein kurzes diffuses Kratzen mit den Zehen an Flügeln festgestellt werden. Außerdem wurde bei den beobachteten Fällen zu 69 % derjenige Flügel zuerst geputzt, der zur Körperseite des jeweiligen Putzfußes gehörte. *Rhin. f.* konzentrierte sich in der Regel zuerst auf den einen, dann auf den anderen Flügel, doch war damit nicht immer ein Wechsel des Putzbeines verbunden. Besonders naheliegende Teile der Flügel, vor allem auch beide Daumen, wurden fast regelmäßig ohne Wechsel des Putzbeines gereinigt.

Beim Putzen der einzelnen Flügelregionen (Abb. 7) konnte nur eine lockere Ordnung festgestellt werden. Doch wurden auch durch den unsystematischen Wechsel der Putzregion nach und nach alle Teile des Körpers und der Flügel von oben und unten erfaßt. Eine gewisse Ordnung lag auch dem Belecken der oberen basalen Teile der Fingerflughaut insofern zugrunde, als dieses sich meist in Richtung des Daumens erstreckte und mit dem Belecken desselben endete. Die Daumen und ihre Krallen waren bevorzugte Putzobjekte, die mitunter minutenlang beleckt wurden, obwohl sie selbst nie als Putzwerkzeuge fungierten.

Bei der Pflege der Flughäute nahmen die Tiere z. T. recht akrobatische Stellungen ein. So wurde häufig ein Flügel mit einer Seite an den Kopf gelegt oder der Körper bei gleichzeitiger Torsion des Flügels hochgezogen, so daß er einen Winkel bis zu 60° zur Vertikalen bildete, und die Zunge dadurch auch entfernte Teile des Flügels erreichen konnte. Mitunter wurden die Flughäute stark ausgebeult, da der zu putzende Flügel hierbei von oben nach unten, der Kopf von unten nach oben drückte, so daß eine kräftige Beule entstand.

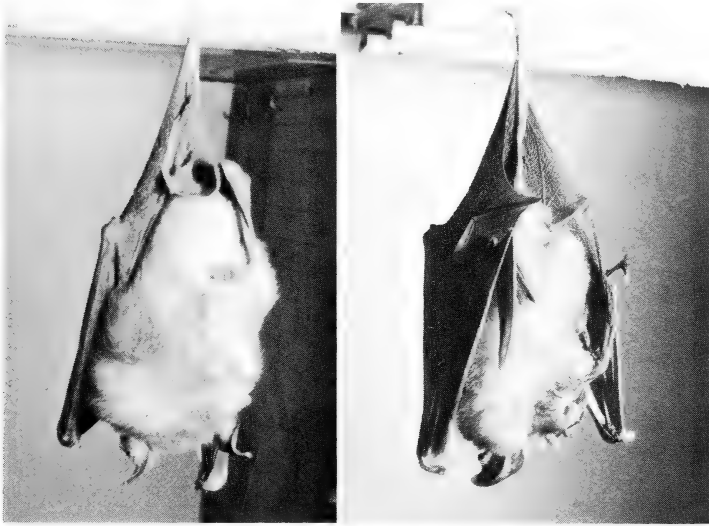


Abb. 5 (links). Putzen des Rückens mit rechtwinkelig abgebogenem Putzbein. – Abb. 6 (rechts). Reinigung des Putzbeines

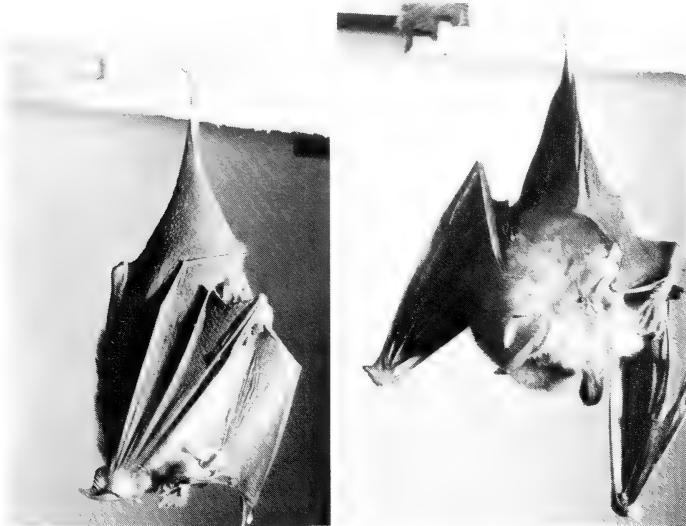


Abb. 7 (links). Belecken der rechten Flughaut, Zunge weit herausgestreckt. – Abb. 8 (rechts). Zunge putzt die Schwanzflughaut

Die Schwanzflughaut wurde ebenfalls durch Belecken auf beiden Seiten gereinigt. Hierbei bog sich das Tier hoch (Abb. 8) und bildete einen Winkel von fast 180° . Von der Schwanzflughaut beleckte es hauptsächlich in proximodistaler Richtung nur diejenige Hälfte, an der das Putzbein inseriert war, da diese ausgebreitet und gespannt, die andere Hälfte dagegen gefaltet war. Der Gesichtsbereich dürfte auch wegen seiner kräftigen Talgdrüsen bei der Pflege der Flughaut eine wichtige Rolle spielen, denn wegen des Beleckens allein wäre wohl ein so starkes Zusammendrücken von Kopf bzw. anderen Körperteilen und Flughaut nicht nötig.

Nach der Reinigung der Flügel konnte fast regelmäßig ein eigenartiges Verhalten beobachtet werden. Der geputzte Flügel wurde an einer bestimmten Körperregion gerieben. In 13 registrierten Fällen wurde 6mal der gesamte Kopf, wobei sowohl Drehbewegungen des Kopfes als auch des Flügels zu beobachten waren, 5mal der Hinterkopf mit den Ohrmuscheln, 1mal der Wangenbereich und 1mal eine Flanke mit einem Flügel gerieben.

Ablauf der Putzhandlungen ohne vorhergehende Nahrungsaufnahme

Kurz nach dem Erwachen ging *Rhin. f.* in der Regel von der Schlafstellung, an beiden Beinen hängend, in die Ruhestellung über und hing dabei nur an einem Bein. Etwa 20–60 min nach dem Erwachen begannen die Tiere mit intensiven Putzhandlungen, die abzüglich aller Pausen im Schnitt etwa 28 min dauerten. Da die Putzhandlungen am Ende stark zerflatterten, wurden nur die der ersten 20 min im Abschnitt von 5 min registriert. In den Diagrammen wurde auf der Ordinate der prozentuale zeitliche Anteil des Putzens der betreffenden Körperpartien innerhalb von 5 min aufgetragen, auf der Abszisse die einzelnen Körperpartien. Bei der Angabe der Werte konnte nicht berücksichtigt werden, welches Putzorgan, Zunge oder Putzfuß oder beides zusammen, die Reinigung durchführte und wo sie begannen. Die Diagramme (Abb. 9a–d) zeigen, daß die Länge des Putzens der einzelnen Körperpartien sehr unterschiedlich ist. Sie lassen erkennen, daß die Tiere zum Putzen der Flügel die meiste Zeit (44–72 %) aufwenden, mitunter mehr als für alle übrigen Partien zusammen. Der Zeitanteil der übrigen Körperpartien schwankt ebenfalls stark, doch übersteigt kein Bereich den Anteil von 35 %. Die geringste Zeit (1–5 %) nahm das Putzen der Beine in Anspruch. Es wurde jedoch keine Körperpartie vollkommen geputzt,

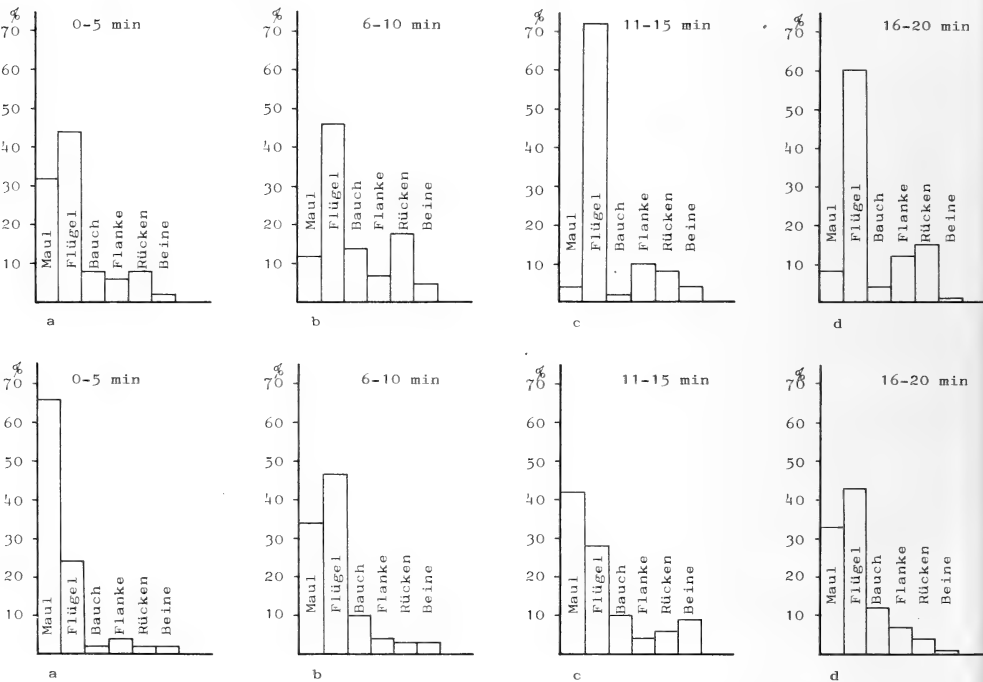


Abb. 9 (oben). Diagramme (a–d) der Putzhandlungen ohne vorhergehende Nahrungsaufnahme. Zeitlich-prozentualer Anteil der einzelnen Körperregionen am Putzvorgang in den ersten 20 min des Putzens. – Abb. 10 (unten). Diagramme (a–d) der Putzhandlungen nach vorhergehender Nahrungsaufnahme. Zeitlich-prozentualer Anteil der einzelnen Körperregionen am Putzvorgang in den ersten 20 min des Putzens

vielmehr wurden innerhalb von 5 Minuten alle Partien wenigstens einmal geputzt und anschließend der Putzvorgang wiederholt, weshalb diese Zeiteinteilung gewählt wurde.

Ablauf der Putzhandlungen nach vorhergehender Nahrungsaufnahme

Die vorhergehende Nahrungsaufnahme hatte erheblichen Einfluß auf die Putzhandlungen. Die Putzzeit des Maules schnellte auf etwa 66 % hoch (Abb. 10a), während die Putzzeit für die Flügel auf 24 % sank. Der Verlauf des Putzgeschehens änderte sich insofern, als in 96 % der Fälle die Putzaktion mit dem Maul-Kopfbereich begann und eine längere Zeit in Anspruch nahm als alle anderen Körperteile zusammen. Bei einem Wechsel des Putzbeines wurde auch auf der anderen Seite mit dem Putzen des Maules begonnen. Im weiteren Verlauf des Putzens stieg zwar der prozentuale Anteil der Flügel (Abb. 10a–d) wieder an, doch überwog insgesamt die Putzzeit des Maules die der Flügel. Die übrigen vier Körperpartien bewegten sich während der Gesamtputzzeit in mäßigen Werten, wobei die Beine den geringsten Anteil (1–9 %) aufwiesen. In Abb. 10d kommt außerdem zum Ausdruck, daß sich die Verhältnisse weitgehendst denen von 9a, also der Situation des Putzens ohne vorhergehende Nahrungsaufnahme, nähern. Im übrigen verliefen die Putzhandlungen wie bereits berichtet.

Bei Jungtieren ist dagegen die Putztätigkeit viel kürzer und von geringerer Intensität.

Allgemeine Feststellungen

Durch Urin- und Kotabgabe, durch Flüge zum Trinken, durch kürzere oder längere Ruhepausen wurden die Putzhandlungen bisweilen auch unterbrochen. Das Tier hing dabei an einem Bein, drehte sich nach allen Seiten, schlug bei längeren Pausen auch die Flughaut um sich und ruhte. Im Herbst ging die Intensität und Dauer des Putzens etwas zurück, ebenso der Appetit. Eine Korrelation zwischen der Menge der verzehrten Beute und der Intensität bzw. Länge des Putzens war jedoch nicht festzustellen.

Nach Beendigung des Putzens nahm *Rhin. f.* bisweilen eine eigenartige Ruhestellung ein. Das Tier hing dabei an einem Bein. Während nun der eine Fuß meist ventral im Fell verankert, die Flughaut gefaltet und seitlich angelegt war, wurde mit der Flughaut des anderen Flügels die ganze Bauchseite und auch der etwas zur Brust geneigte bzw. hochgezogene Kopf teilweise bedeckt. Hierbei wurde das erste Glied des zweiten Fingers beinahe waagrecht, das zweite schräg und das dritte fast senkrecht nach oben gehalten. Pleuro- und Dactylopatagium hüllten also die ganze Ventralseite des Tieres ein. Bei Störungen konnte es, ohne die Bein- oder Flügelstellung zu ändern, durch Zurückbeugen des Kopfes in dorsaler Richtung das Gesicht freimachen (Abb. 11), durch Drehbewegungen um die eigene Körperachse nach allen Seiten sichern und die Umgebung akustisch überwachen.

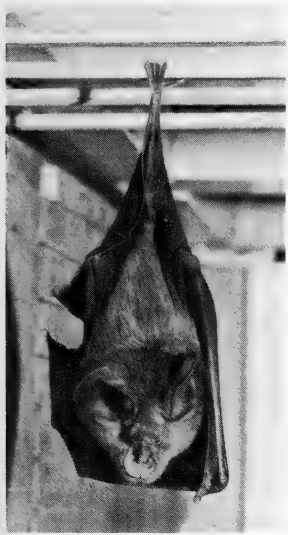


Abb. 11. Eigenartige Ruhestellung für eine gewisse Zeit nach dem Putzen

Diskussion

Über das Putzen der Fledermäuse gibt es, soweit mir bekannt ist, lediglich kleinere Angaben, aber keine Abhandlungen, die Putzorgane und Putzhandlungen geschlossen wiedergeben. Bei *Rhin. f.* werden als Putzorgane lediglich die Krallen der Hinterfüße und das Maul (Zunge, Zähne, Lippen) verwendet. Die Zehen der Hinterfüße eignen sich hierzu recht gut. Sie sind alle gleich lang und gleich geformt, sie stehen alle in gleicher Richtung, ihre Krallen sind stark gekrümmt und sehr spitz, weshalb sie beim Ziehen durch das Fell wie ein Kamm wirken. Auffallend ist, daß die Daumenkrallen von *Rhin. f.* beim Putzen keine Verwendung finden, obwohl sie bei den einheimischen Gymnorhinen wie EISEN-TRAUT (1937) von *Myotis myotis*, MOHR (1927) von *Plecotus auritus*, NATUSCHKE (1960) allgemein und RÜMLER (1980) von *Eptesicus serotinus* angeben, dazu herangezogen werden. Die enorme seitliche Beweglichkeit des Hinterfußes gestattet, Kammbewegungen auch in zirkulärer Richtung auszuführen, weshalb die Putzbewegungen oft recht verworren erscheinen.

Beim Durchführen der Krallen durch das Maul wird, wie bei allen einheimischen Fledermäusen, das Putzgut unter ständigem Beknabbern, wobei auch Ektoparasiten getötet werden, mit Hilfe der Zähne und Lippen von den Krallen abgelöst und z.T. verschluckt.

Mit der rauhen, papillenbesetzten Zunge, dem Universalputzorgan, werden der ganze Körper, alle unbehaarten und z. T. auch die behaarten Körperteile geputzt, mit den Krallen des Putzfußes fast ausschließlich behaarte Teile des Körpers. Ein gegenseitiges Putzen, wie dies bei manchen anderen Säugern zu beobachten ist (KRUMBIEGEL 1953), wurde nicht festgestellt.

Der Beginn des Putzens ist zeitlich meist nach dem Aufwachen bzw. nach dem Fressen gelegen und an keine bestimmte Körperstelle gebunden. Es ist auch nicht festgelegt, welches Putzorgan, Zunge oder Fuß, mit dem Putzen beginnt. Daß das Putzen der rechten Körperhälfte überwiegend mit dem rechten Fuß und umgekehrt erfolgt, ist wohl von Zweckmäßigkeitsgründen bestimmt, da es nur mit dem der gleichen Körperseite zugeordneten Fuß möglich ist, alle Stellen dieser Körperhälfte zu erreichen.

Das Putzen der Flughaut auf der Ober- und Unterseite mit der Zunge zeigt ein Höchstmaß von Akrobatik. Die Flughaut wird je nach Bedarf umgeschlagen, eingerollt, ausgebreitet bzw. partiell gefaltet, wodurch recht eigenartig aussehende Gebilde entstehen.

Das Zusammenreiben der Flughaut, hauptsächlich mit dem Bereich des Kopfes, dürfte bei *Rhin. f.* die gleiche Aufgabe haben, die für alle übrigen einheimischen Fledermäuse angegeben wird, nämlich den Talg der Drüsen des Kopfbereiches auf die Flughaut zu übertragen und ggf. durch weiteres Reiben fein zu verteilen. Auf diese Weise wird die so wichtige Elastizität der Flughaut und die Notwendigkeit, Wasser abzustoßen, erhalten.

In Abb. 10a ist klar zu erkennen, daß das Putzen an demjenigen Körperteil am längsten dauert, hier am Maul, der die stärkste Verunreinigung aufweist. Da in 96 % der beobachteten Fälle hier auch das Putzen beginnt, läßt sich daraus schließen, daß wohl ein von dieser Partie ausgehender Reiz sowohl für die Festlegung der Stelle des Beginns als auch für die Dauer des Putzens verantwortlich ist. Weil zudem auch die Reihenfolge der zu putzenden Körperpartien sehr stark variiert, dürfte auch diese von der Intensität des Juckreizes gesteuert werden. Damit zeigen die uns anfangs als keine bestimmte Ordnung aufweisend erscheinenden Putzhandlungen, daß ihnen eine wohlfunktionierende, nervös gesteuerte Ordnung zugrunde liegt. Die Stelle des Putzbeginns, die Dauer des Putzens und die Reihenfolge der einzelnen Körperpartien bei dieser Prozedur wird durch das Nervensystem gesteuert und ist nicht durch ein ererbtes starres Schema festgelegt. Doch auch die Ermüdung eines Putzorgans hat Einfluß auf das Putzgeschehen. Das Betrillern z. B. weist etwa 20 Schläge pro sec auf, dauert 2–5 sec und wird bis zu 43mal mit kurzen Zwischen-

pausen wiederholt. Da dies etwa 100 Schläge innerhalb von 5 sec sein können, ist die häufige Unterbrechung des Betrillerns wohl auf die Ermüdung des Putzbeines zurückzuführen. Somit sind die morphologisch-anatomischen Verhältnisse bei *Rhinolophus* nicht nur bestimmend für die allgemeine Art und Weise des Putzens, sondern haben auch Einfluß auf die Gestaltung desselben.

Zusammenfassung

An zwei alten Weibchen von *Rhinolophus ferrumequinum* wurde das Putzen beobachtet. Es wird meist nach dem Aufwachen bzw. nach der Nahrungsaufnahme durchgeführt.

Als Putzorgan fungieren bei *Rhin. f.* das Maul (Zunge, Zähne, Lippen) und die Hinterbeine. Während des Putzens hängt das Tier nur an einem Bein, das andere besorgt das Putzen. Es wird jeweils die Körperhälfte geputzt, deren Bein frei ist, ein Beinwechsel erfolgt öfter.

Die Putztätigkeit besteht im Kratzen, Kämmen und Betrillern behaarter Körperteile mit den Krallen des Putzfußes und im Be lecken der Flughaut, des Genitalbereiches und behaarter Körperteile. Das Kämmen verläuft meist von kranial nach kaudal, bisweilen auch zirkulär. Die Krallen des Putzfußes werden immer wieder durch das Maul gezogen und vom Putzgut befreit. Das Putzen der Flughaut erfolgt fast ausschließlich mit der Zunge, verläuft von proximal nach distal, nur in der Nähe der Daumen zieht es zu diesen. Die Daumenkrallen fungieren nicht als Putzorgane.

Jeder Körperteil wird während einer Putzperiode mehrmals bearbeitet. Die längste Zeit nimmt das Putzen der Flughaut und des Mauls in Anspruch. Die Gesamtputzzeit dauert, abzüglich der Unterbrechungen, im Schnitt etwa 28 min. Die wohlfunktionierende Putzordnung wird nicht durch ein ererbtes, starres Schema, sondern vom Nervensystem gesteuert und ist deshalb sehr flexibel. Die Stelle des Putzbeginns, die Dauer des Putzens einer Körperpartie, deren Reihenfolge und Wiederholung hängen von der Intensität des Juckreizes der einzelnen Partien ab.

Literatur

- EISENTRAUT, M. (1937): Die deutschen Fledermäuse. Leipzig: Verlag Dr. Paul Schöps.
 KRUMBIEGEL, I. (1953): Biologie der Säugetiere I. Krefeld: Agis Verlag GmbH.
 MOHR, E. (1927): *Plecotus auritus* in der Gefangenschaft. Z. Säugetierkunde 2, 82-92.
 NATUSCHKE, G. (1960): Heimische Fledermäuse. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg: A. Ziemsen Verlag.
 RÜMPLER, G. (1980): Handaufzucht und Jugendentwicklung einer Breitflügel-Fledermaus (*Eptesicus serotinus*). Z. des Kölner Zoos 23, 25-30.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. ANTON KOLB Lehrstuhl für Biologie, Universität Bamberg, An der Universität 2, D-8600 Bamberg

Nachweis wilder Meerschweinchen für Ecuador und Beschreibung von *Cavia aperea patzelti* subsp. nov.

Von H. SCHLIEMANN

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 24. 11. 1981

Abstract

A first record of Wild cavies for Ecuador and description of *Cavia aperea patzelti* subsp. nov.

Cavia aperea patzelti subsp. nov. is described on the basis of five individuals collected during August 1978 in Ecuador, Province Chimborazo. At the same time, this is also the first record of *Cavia aperea* for Ecuador. The material from Ecuador is compared with 86 individuals of several subspecies from Columbia and Peru. Remarkable characters of the new subspecies - apart from size in general - are

size and breadth of the skull. *C. a. patzelti* is easily distinguished from subspecies from Peru by the size of body and skull, while measurements of skull breadth are clearly above of even equally sized animals from Columbia.

Einleitung

Angehörige der Unterfamilie Caviinae Murray, 1866 kommen mit Ausnahme des mit Regenwald bedeckten Amazonasgebietes in nahezu ganz Südamerika vor. Von den vier Gattungen *Cavia*, *Kerodon*, *Galea* und *Microcavia* besitzt *Cavia* das größte Verbreitungsareal. Es erstreckt sich im östlichen Südamerika von Ostbrasilien (Pernambuco) nach Süden bis südlich von Buenos Aires. An der Westseite des Subkontinents reicht es vom Norden (Guayana, Venezuela) über die Andenstaaten Kolumbien, Peru, Bolivien bis nach Nordargentinien.

Diesem großen Verbreitungsgebiet entsprechend wurde in der Gattung *Cavia* eine Vielzahl von Arten und Unterarten beschrieben (s. CABRERA 1953, 1961; HÜCKINGHAUS 1961). HÜCKINGHAUS (1961) ist zuzustimmen, daß ein Großteil dieser Arten und eine Reihe von Unterarten als nicht valide anzusehen sind. Er konnte an Hand des ihm verfügbaren Materials wahrscheinlich machen, daß das Genus *Cavia* lediglich drei Arten umfaßt, nämlich *C. aperea* (Erxleben, 1777), *C. fulgida* (Wagler, 1831) sowie *C. stolidia* (Thomas, 1926). Nach HÜCKINGHAUS kommen in den Andenstaaten folgende Vertreter der Gattung *Cavia* vor: *C. aperea guianae* (Thomas, 1901) – vermutlich unter Einschluß von *C. anolaimae* – in Guayana, Venezuela und Kolumbien; *C. a. tschudii* (Fitzinger, 1867) mit einer weiten Verbreitung in Peru vom Norden (Cajamarca) bis zum Süden (Arequipa) und *C. a. festina* (Thomas, 1927) in Zentralperu (Junin); *C. a. osgoodi* (Sanborn, 1949) in Südostperu; *C. a. sodalis* (Thomas, 1926) in Bolivien bis hinein nach Argentinien sowie *Cavia stolidia* (Thomas, 1926) in Nordperu.

Die Verbreitungangaben über *Cavia* legen nahe, ein kontinuierliches Vorkommen von Angehörigen dieser Gattung in den Andenstaaten anzunehmen. Aus Ecuador waren jedoch bislang keine Funde bekannt geworden. Und soweit in Erfahrung zu bringen ist, gibt es auch in den Museumssammlungen keine Belege für ein Vorkommen von *Cavia* dort. Demgemäß klaffte bisher zwischen den Vorkommen in Kolumbien und Nordperu eine erhebliche Fundlücke. Durch neuerliche Funde kann diese jetzt geschlossen werden. Bei den Funden handelt es sich um fünf Exemplare von *Cavia*, die unter Mitwirkung von Herrn ERWIN PATZELT (Oldenburg, Schleswig-Holstein) im August 1978 östlich von Riobamba in der Hochkordillere von Alao (Provinz Chimborazo) gesammelt wurden (Abb. 1). Ein Vergleich der ecuadorianischen Tiere mit *Cavia*-Material aus Kolumbien und Peru ergab hinsichtlich einiger Merkmale des Schädels gravierende Unterschiede, so daß diese Tiere im folgenden als eine neue Unterart von *Cavia aperea* beschrieben werden sollen. Diese Unterart wird nach E. PATZELT benannt, der mit seinen Veröffentlichungen und seiner Sammeltätigkeit wichtige Beiträge zur Kenntnis von Flora und Fauna Ecuadors geleistet hat.

Vergleichsmaterial

An Vergleichsmaterial standen insgesamt 81 Schädel und 47 Bälge sowie Maßangaben von 5 weiteren Schädeln zur Verfügung. Hiervon stammen 52 Tiere aus Kolumbien, 34 aus Peru.

Das kolumbianische Material wurde überwiegend in zentralen Teilen des Landes (Cundinamarca und Meta) und im Süden (Laguna Verde) gesammelt. Der südlichste Fundort in Kolumbien liegt ca. 350 km nördlich des ecuadorianischen Fundortes. Entsprechend dem Vorschlag von HÜCKINGHAUS soll davon ausgegangen werden, daß es sich bei den Tieren aus Kolumbien um *C. a. guianae* (Thomas, 1901) handelt.

Die Tiere aus Peru stammen von weit auseinanderliegenden Fundorten. Ein erheblicher Anteil wurde in Südperu mit den Fundortangaben Yura (Arequipa), Sandia und Limbani (Puno) sowie in den Provinzen Cuzco und Ica gesammelt. Aus Zentralperu (Junin) war nur ein einziges Tier verfügbar, während aus Nordperu von wahrscheinlich zwei Fundorten (Cajamarca, Rio Utcubamba) Angaben über vier Tiere verwertet werden konnten. Der

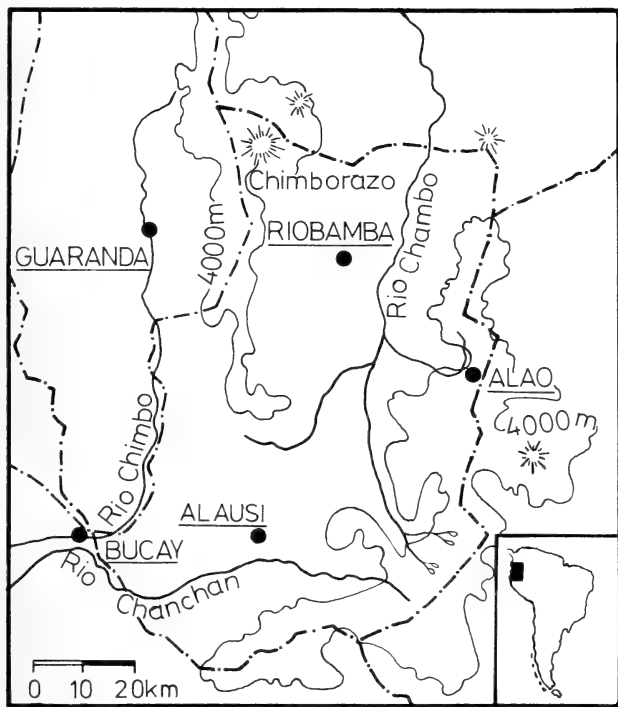


Abb. 1. Die Fundortegend von *Cavia aperea patzelti* in der Provinz Chimborazo in Ecuador

nördlichste Fundort in Peru ist etwas mehr als 400 km vom ecuadorianischen Fundort entfernt. Nach HÜCKINGHAUS ist das nordperuanische Material als *Cavia stolidus* (Thomas, 1926) bzw. als *C. a. tschudii* (Fitzinger, 1867) anzusehen. *C. a. tschudii* wäre auch die Mehrzahl der peruanischen Tiere aus Ica, Arequipa und Cuzco, während aus dem Südosten (Limbani und Sandia) *C. a. osgoodi* hier durch möglicherweise vier Tiere vertreten ist. Folgt man HÜCKINGHAUS, so gehört das Tier aus Junin zur Unterart *festina* (Thomas, 1927).

Beschreibung von *Cavia aperea patzelti* subsp. nov.

Diagnose

Cavia aperea patzelti ist durch folgende Merkmale gekennzeichnet: Fellfarbe dunkles, rötliches Braun; erhebliche Körpergröße (Kopf-Rumpflänge ca. 280 mm); Schädel groß (größte Schädellänge bis über 69 mm) und vor allem breiter als bei den Unterarten aus Kolumbien und Peru sowie mit großen Zähnen; die entsprechenden Mittelwerte der vier Exemplare betragen: Rostrumbreite 12,3 mm, Gaumenbreite bei M³ 18,3 mm, Hirnschädelbreite 28,6 mm, Jugalbreite 40,3 mm, Länge maxill. Zahnreihe 17,7 mm.

Holotypus

Adultes Weibchen; Schädel; Restkörper in Alkohol. Fundort: Hochkordillere von Alao, Provinz Chimborazo, Equador. Sammeldatum: August 1978. Aufbewahrungsort: Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Katalog-Nr. 7593.

Paratypen

Fundort, Sammeldatum und Aufbewahrungsort wie Holotypus. Katalog-Nr. 7594: adultes Männchen; Schädel; Restkörper in Alkohol; Katalog-Nr. 7595: adultes Männchen; Schädel und Balg; Katalog-Nr. 7596: adultes Männchen; Schädel und Balg; Katalog-Nr. 7597: juveniles Weibchen; Schädel und Balg.

Körpermaße und Haarkleid

Die in Tab. 1 wiedergegebenen Körpermaße und -gewichte sind nur ein grober Anhalt. Sie wurden an den Bälgen bzw. Alkoholrestkörpern abgenommen; gewogen wurden die tiefgefrorenen Kadaver.

Tabelle 1

Körpermaße (in mm) und -gewichte (in g) von *Cavia aperca patzelti*

Kat.nr.	7593	7594	7595	7596	7597
Geschlecht	♀	♂	♂	♂	♀
Kopfrumpflg.	280	280	290	280	220
Hinterfußflg.	48	50	46	46	40
Ohrlg.	26	26	—	—	—
Körpergewicht	700	725	—	—	—

Ein Vergleich des ecuadorianischen Materials mit Bälgen kolumbianischer und peruianischer Tiere ergibt – auch bei sehr zurückhaltender Bewertung der Balgmaße –, daß die adulten Exemplare aus Ecuador diejenigen aus Peru an Körpergröße fast ausnahmslos deutlich übertreffen und auch größere Hinterfußmaße aufweisen. Die Tiere aus Kolumbien sind etwa so groß wie die ecuadorianischen oder übertreffen sie sogar um ein wenig.

Die Fellfarbe auf dem Rücken der Tiere, den Körperseiten, dorsal und lateral am Kopf ist ein rötliches Braun (OSTWALD ni 4–5). Bis an die Spitze schwarze Haare, besonders in der Rückenmitte zahlreich, verleihen dem Fell einen dunklen Gesamteindruck. Das kräftige Rötlich-Braun rührt von Haaren her, deren apikale helle Banden eben diese Farbe aufweisen und nur eine sehr kurze, dunkel gefärbte Spitze besitzen. Der Gesamteindruck der Rücken- und Kopffärbung ist bei den meisten Tieren aus Kolumbien und Peru eher ein Olivbraun. Ein etwa 4 cm breiter, hellerer Streifen auf der Bauchseite der ecuadorianischen Tiere besitzt eine gelblich-rötliche Farbe (OSTWALD gc 2); er ist gegen das dunklere Fell der Körperseiten mehr oder weniger scharf abgesetzt und erstreckt sich bis unter den Unterkiefer, hier weniger deutlich abgegrenzt. Die Extremität wird in distaler Richtung heller.

Schädel

An den Schädeln des ecuadorianischen Materials und des Vergleichsmaterials wurden die folgenden neun Maße abgenommen: größte Schädel länge, Länge der Nasalia, Länge der maxillaren Zahnreihe (zwischen den Alveolenrändern). Länge des Diastemas (zwischen den Alveolenrändern), Breite des Maxillare bei M³ (Alveolenaußenrand am hinteren

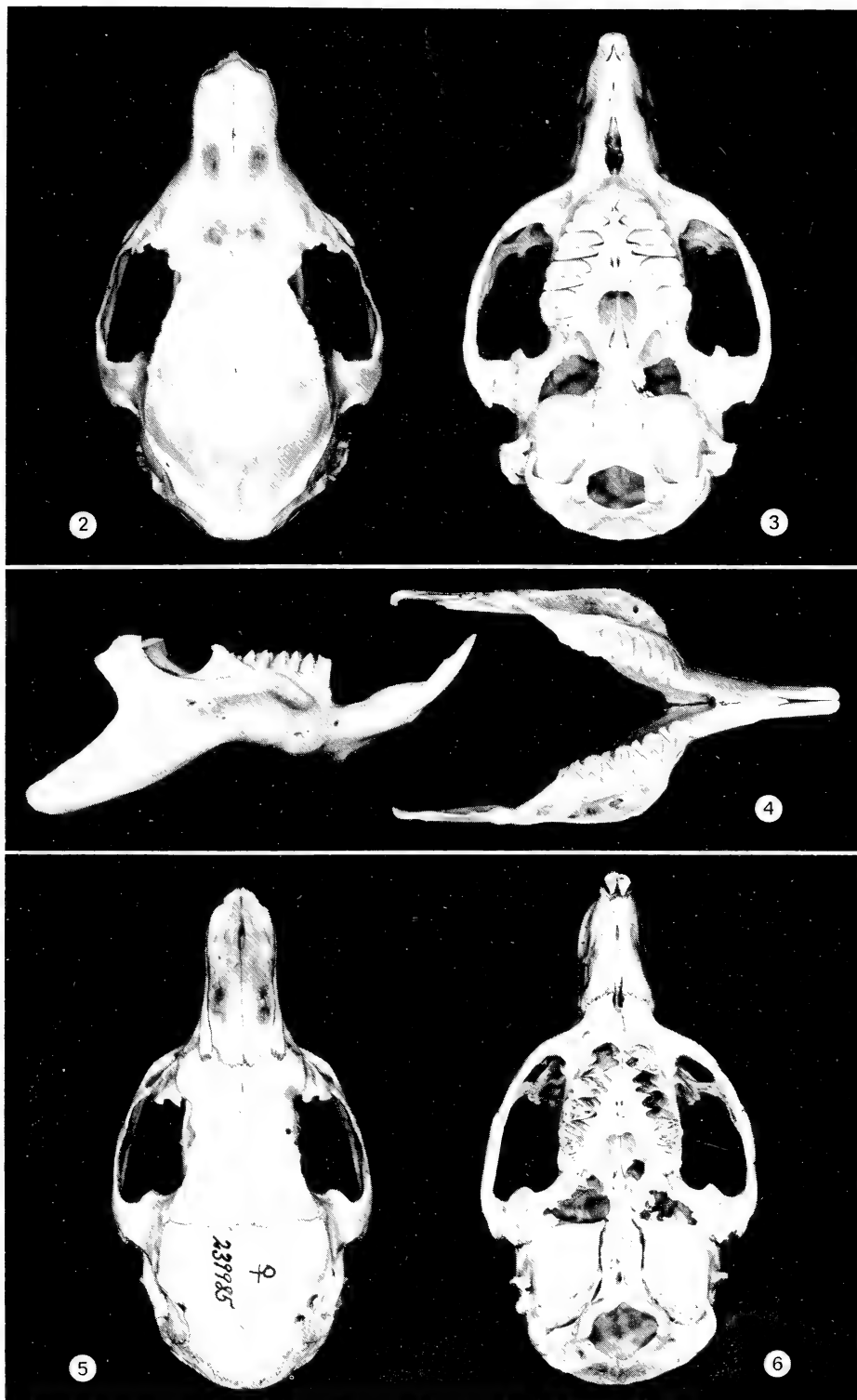


Abb. 2 und 3. Der Schädel von *Cavia aperea patzelti* (Zool. Inst. u. Zool. Museum Hamburg, 7593 ♀; gr. Schädel­länge 96,5 mm), links von dorsal, rechts von ventral. – Abb. 4. Der Unterkiefer von *Cavia aperea patzelti* (Zool. Inst. u. Zool. Museum Hamburg 7593). – Abb. 5 und 6. Der Schädel von *Cavia „anolaimae“* aus Südkolumbien (Smithsonian Institution, 239985 ♀)

Tabelle 2

Schädelmaße (in mm) von *Cavia aperca patzelti*

(Meßweise s. Text)

Kat.nr.	Gr. Schädelhg.	Nasiallg.	Lg. max. Zahnrh.	Diastemalg.	Rostrumbr.	Br. b. M ³	Hirnschädelbr.	Interorb. br.	Jug. br.
7593	69,5	22,9	18,6	18,3	12,7	18,7	28,3	15,7	41,1
7594	67,4	21,3	18,2	18,0	12,5	18,4	28,2	15,4	40,1
7595	69,3	22,6	17,3	18,5	12,2	18,4	30,0	16,7	41,8
7596	63,6	21,0	16,8	16,5	11,7	17,6	28,0	15,0	38,3

Tabelle 3

Schädelmaße des kolumbianischen und peruanischen Vergleichsmaterials von *Cavia aperca*(in mm; arithmetische Mittel \bar{x} , Standardabweichungen s)

n	Gr. Schädelhg.		Nasiallg.		Lg. max. Zahnrh.		Diastemalg.		Rostrumbr.		Br. b. M ³		Hirnschädelbr.		Interorb. br.		Jug. br.	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
18	62,1	3,7	21,3	1,8	14,8	0,8	16,9	1,3	10,1	1,2	15,1	0,7	25,2	1,2	13,7	1,4	34,5	2,0
8	67,1	2,3	23,6	1,2	15,7	0,3	18,9	0,8	9,7	0,6	15,8	0,5	26,3	0,5	13,6	1,1	37,0	1,8
10	59,5	4,8	20,2	1,8	14,9	1,3	16,3	2,0	10,1	0,9	14,7	1,1	24,3	0,9	11,9	1,0	33,1	3,1
5	60,5	2,7	19,9	1,4	15,1	0,6	16,2	0,8	10,2	0,4	14,6	0,7	24,3	1,0	11,8	0,7	32,6	1,2
2	58,4	3,0	19,2	1,1	14,1	0,8	16,0	1,1	9,6	0,9	14,0	0,8	23,9	0,9	11,2	0,9	33,4	2,8
2	55,3	5,6	17,4	2,6	12,9	0,9	15,0	2,5	8,3	0,9	13,3	1,3	23,5	0,8	11,2	0,8	29,2	2,9
5	56,4	1,7	18,1	1,3	13,5	0,4	15,2	1,2	9,5	0,4	14,0	0,3	23,1	1,1	11,1	0,4	30,2	0,8
1	62,0		19,4		14,7		17,6		10,0		16,1		26,5		11,7		-	
2	64,1	0,8	21,8	0,1	15,1	0,6	16,4	0,5	10,7	0,7	16,1	0,2	24,6	1,8	13,6	1,1	37,6	1,3

C. a. guianae
(Zentralkolumbien)*C. a. guianae*
(Südkolumbien)*C. a. tschudii*
(Arequipa)*C. a. tschudii*
(Ica)*C. a. tschudii*
(Cuzco)*C. a. tschudii*
(Cajamarca)*C. a. osgoodi*
(Puno)*C. a. festina*
(Junin)*C. stolidi*
(Rio Utcubamba,
Tamboventilla)

Umfang von M^3), Hirnschädelbreite (oberhalb des Proc. zygomaticus squam.), Interorbitalbreite, Jugalbreite.

Die Schädel des ecuadorianischen Materials (Maße s. Tab. 2) fallen sofort durch ihre Größe und ihre andersartigen Proportionen (Abb. 2–6) auf. Die Werte für das Maß „größte Schädellänge“ liegen im oberen Variationsbereich des Vergleichsmaterials (Tab. 3).

Sie sind darüber hinaus, und das ist besonders bemerkenswert, deutlich breiter als auch gleich große Vergleichsschädel. Das zeigt sich an allen Breitenmaßen. Insbesondere wird die Breite des Rostrums selbst des kleinsten ecuadorianischen Tieres, mit einer Ausnahme, von keinem Vergleichstier erreicht, und die Breite des Oberkiefers bei M^3 liegt durchgängig klar über den entsprechenden Maßen aller verfügbaren *Cavia*-Schädel aus Kolumbien und Peru. Auffallend ist ferner die Zahngröße, wie die herausfallenden Werte des Maßes „Länge der maxillaren Zahnreihe“ widerspiegeln. Die Bulla tympanica ist in rostrocaudaler Richtung kürzer als bei den meisten übrigen Tieren. Sie endet rostral auf der Höhe der Naht zwischen Basioccipitale und Basisphenoid; ihr rostraler Umfang ist in transversaler Richtung kaum gewölbt. Die geringe Zahl der verfügbaren Schädel läßt allerdings keine Aussage über die Variabilität dieses Merkmales zu. Am Nahtverhalten der ecuadorianischen Schädel sind keine beachtenswerten Besonderheiten zu erkennen.

Statistische Analyse

Um die Einzelmerkmale des Schädels einer Gesamtbewertung zuführen zu können, wurden die entsprechenden Werte des ecuadorianischen Materials und der Vergleichstiere multivariaten statistischen Analysen unterzogen. Und zwar wurden für die ecuadorianischen Tiere und für jeweils das gesamte hierfür verwendbare adulte kolumbianische ($n = 33$) und das gesamte peruanische ($n = 27$) Material mit Hilfe der diskriminanzanalytischen Methode des verallgemeinerten Abstands Distanzwerte nach MAHALANOBIS errechnet. Diese wurden in einem F-Test auf Signifikanz geprüft (Tab. 4). Ferner wurde der approximative verallgemeinerte Abstand nach PENROSE (Gesamt-, Größen- und Formabstand) ermittelt (KNUSSMANN 1962, 1967, 1974). Hierfür wurde das adulte Material ($n = 26$ bzw. $n = 25$) auf 10 Fundortgruppen aufgeteilt (Tab. 5).

Die Ergebnisse dieser Berechnungen werden vor allem in Anbetracht der wenigen ecuadorianischen Tiere mit großer Vorsicht bewertet. Eine Aufgliederung des Materials nach Geschlechtern konnte selbstverständlich nicht vorgenommen werden. Die für die Errechnung der MAHALANOBIS-Abstände erfolgte Zusammenfassung des kolumbianischen Materials kann zwar als unbedenklich angesehen werden, weil es offenbar einer Subspezies zuzurechnen ist. Dasselbe Vorgehen bei den peruanischen Tieren ist trotz der Tatsache, daß der überwiegende Teil dieses Materials als *C. a. tschudii* anzusehen ist, kritischer zu

Tabelle 4

Mahalanobis-Abstände zwischen ecuadorianischen, kolumbianischen und peruanischen Tieren auf der Basis von neuen Schädelmaßen (s. Tab. 2 u. 3), fehlende Werte durch Gruppenmittel ergänzt

Linker unterer Teil der Dreiecksmatrix die MAHALANOBIS-Abstände, rechter oberer Teil die dazugehörenden prozentualen Signifikanzniveaus

Herkunftsland des Materials	n	Kolumbien	Equador	Peru
Kolumbien	33	–	0,1	0,1
Equador	4	4,06	–	0,1
Peru	27	0,60	5,51	–

Tabelle 5

Penrose-Abstände zwischen *Cavia aperea*-Material von zehn Fundortgruppen in Ecuador, Kolumbien und Peru auf der Basis von neun Schädelmaßen

Interkorrelationskoeffizient (aus Gesamtmaterial berechnet) 0,7658. Linkere untere Dreiecksmatrix Formabstände, rechte obere Dreiecksmatrix Gesamtabstände

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 Ecuador	–	1,13	0,75	0,60	0,56	0,62	0,70	0,42	0,66	0,54
2 Kolumbien (Laguna Verde)	1,09	–	0,13	0,55	0,37	0,54	0,35	0,46	0,53	0,45
3 Kolumbien (Cundinamarca)	0,66	0,12	–	0,27	0,18	0,50	0,21	0,23	0,26	0,26
4 Kolumbien (Meta)	0,52	0,54	0,27	–	0,17	0,57	0,18	0,18	0,13	0,21
5 Peru (Arequipa)	0,42	0,33	0,17	0,16	–	0,37	0,05	0,18	0,06	0,02
6 Peru (Junin)	0,53	0,53	0,50	0,57	0,36	–	0,31	0,44	0,35	0,39
7 Peru (Cuzco)	0,51	0,28	0,20	0,16	0,05	0,29	–	0,18	0,08	0,09
8 Peru (Utcubamba)	0,36	0,46	0,23	0,18	0,16	0,43	0,14	–	0,23	0,23
9 Peru (Puno)	0,40	0,42	0,22	0,07	0,05	0,31	0,08	0,15	–	0,08
10 Peru (Ica)	0,40	0,41	0,25	0,20	0,02	0,38	0,08	0,21	0,06	–

betrachten, da hierbei auch Tiere anderer Unterart- bzw. sogar Artzugehörigkeit hinzugenommen wurden. Diese Zusammenfassung erfolgte, da die Herausnahme solcher Gruppen aus der Berechnung die Beweislage hinsichtlich der systematischen Bewertung der Tiere aus Ecuador nicht verbessert hätte. Die Berechnung der MAHALANOBIS-Abstände, die auf der Verwendung von Individualdaten beruht, hätte jedoch ungünstigerweise an z. T. sehr individuenarmen Gruppen vorgenommen werden müssen. Zur Errechnung der Abstände nach PENROSE wurde das Material dagegen nach Fundorten gruppiert. Auch hierbei – die PENROSE-Methode basiert auf Mittelwerten – stellt sich die Frage nach der Zuverlässigkeit von Stichprobenmitteln materialarmer Gruppen. Allerdings erschien eine solche Gruppierung bei Anwendung dieser Methode im Vergleich zur Berechnung der MAHALANOBIS-Abstände sinnvoll; durch die Verwendung durchschnittlicher (über alle Gruppen berechneter) Standardabweichungen werden zufallsbedingte Streuungen, die bei individuenarmen Gruppen in einem größeren Ausmaß auftreten, eher nivelliert (KNUSSMANN 1967).

Lebensraum von *Cavia aperea patzelti*

Das ecuadorianische *Cavia*-Material stammt aus einem 3000–3800 m hoch gelegenen Gebiet im Bereich der feuchtkühlen, tropischen Páramos östlich von Riobamba. Die Páramos besitzen ein ausgesprochenes Tageszeitenklima mit nur unbedeutenden Unterschieden zwischen den Jahreszeiten. Die Tagestemperaturen steigen selten über 15°C, können aber in den frühen Morgenstunden unter den Gefrierpunkt sinken. Die Jahresniederschlagsmenge liegt, soweit bekannt, über 1000 mm. Die Luftfeuchtigkeit ist infolge der Nebel hoch (WEBER 1969). In dem Fundgebiet werden weite, z. T. sumpfige Hochflächen mit flachen und breiten grasbestandenen Bergrücken von den Steilhängen eines Trogtales begrenzt (Abb. 7). Die Vegetation ist durch hartblättrige Horstgräser vornehmlich der



Abb. 7. Die Landschaft des Fundortes von *Cavia aperea patzelti* in der Provinz Chimborazo in Ecuador (Photo PATZELT)

Gattung *Stipa* gekennzeichnet, in deren Schutz u. a. Vertreter der Gattung *Calceolaria*, *Gentiana* und *Altensteinia* angetroffen werden. Strauchförmige Kompositen (*Chuquiragua*) überragen das Gras (Abb. 8). In kleinen Taleinschnitten gedeihen Sträucher (Ericaceen, Kompositen, *Hypericum*-Arten) und vor allem Wälder der Rosaceengattung *Polylepis* mit häufig krüppelhaftem Wuchs der Bäume. Die Horstgräser werden während der Trockenzeit angezündet. Die nachwachsenden jungen Blätter dienen den Meerschweinchen u. a. als Nahrung. Auf den abgebrannten Flächen lassen sich die Röhren der Meerschweinchenbauten verhältnismäßig leicht ausmachen. Die hier vorgestellten Tiere wurden auf solchen abgebrannten Flächen gefangen.

Diskussion

Das Material aus Ecuador ist auf Grund seiner Körpergröße leicht von den kleineren Tieren aus Peru zu unterscheiden. Obwohl sich unter den Vergleichstieren aus Kolumbien auch einige recht kleine Individuen befinden, besitzt die Mehrzahl eine den ecuadorianischen Tieren ähnliche Körpergröße, soweit diese an Hand des Balgmaterials beurteilt werden kann. Bei Betrachtung des Schädels der Tiere aus Ecuador ist jedoch eine Unterscheidung von den Tieren aus den Nachbarländern klar zu treffen. Es soll zwar nicht vergessen werden, daß bislang nur vier erwachsene Meerschweinchen aus Ecuador vorliegen, aber diese Individuen zeigen die entscheidenden Merkmale (große Schädelgröße, vor allem aber herausragende Breitenmaße) so einheitlich, daß man das Vorliegen eines Zufallsbefundes ausschließen darf. Auch vergleichbar große Schädel aus Kolumbien besitzen mit ihren geringen Breitenmaßen charakteristisch andersartige Proportionen. Daher kommen großenbedingte Einflüsse als Ursache für die Verbreiterung nicht in Betracht. Für *C. stolidus* (Thomas, 1926) sind ebenfalls herausfallende Breitenmaße angegeben (Hük-



Abb. 8. Die Vegetation am Fundort von *Cavia aperea patzelti*. Im Vordergrund Horstgräser der Gattung *Stipa*, dahinter strauchförmige Kompositen der Gattung *Chuquiragua* (Photo PATZELT)

KINGHAUS 1961) und können nach den mir vorliegenden Daten bestätigt werden. Ganz offenbar liegen aber auch diese Maße von *C. stolidus* noch unter denjenigen von *C. a. patzelti*, wie der Vergleich gleichgroßer Individuen zeigt.

Der Versuch, die hinsichtlich der Individuenzahl unzureichenden Meßdaten der Schädel statistisch einer Gesamtbewertung zuzuführen, bestätigt diese Beobachtungen. Die MAHALANOBIS - Abstände trennen die ecuadorianischen Tiere von den peruanischen und kolumbianischen signifikant, obwohl nur verhältnismäßig wenig Schädelmaße abgenommen wurden. Diesem Befund kommt in bezug auf die Abgrenzung von *Cavia* aus Ecuador gegenüber Tieren aus Kolumbien uneingeschränkt Bedeutung zu. Seine Aussagefähigkeit im Zusammenhang mit peruanischen Tieren darf man wegen der gemeinsamen Berechnung der Distanzwerte für mehrere

Unterarten dennoch nicht unterbewerten, da die Mehrzahl der peruanischen Tiere *C. a. tschudii* zuzurechnen ist. Die PENROSE-Abstände demonstrieren ebenfalls deutlich die relativ große Distanz des Materials aus Ecuador gegenüber den Tieren aus den Nachbarländern. Die vorgenommene dualsequentielle Clusterbildung für die Form- und Gesamtstandswerte veranschaulicht diese Distanz (Abb. 9 und 10). Auf eine Interpretation der Abstände zwischen den Formen des übrigen Materials muß hier verzichtet werden. Diese könnte nur im Rahmen einer Revision von *Cavia aperea* an Hand eines umfangreicheren Materials vorgenommen werden. Um Mißverständnissen vorzubeugen, soll aber auf methodische Mängel der durchgeführten Clusterbildung hingewiesen werden. In sehr schematischer Form werden hierbei jeweils zwei Gruppen zu einem Cluster vereinigt, die den relativ niedrigsten Abstand voneinander aufweisen. Auf dem nächsten Abstandsniveau erfolgt die Zusammenfassung mit einer weiteren Gruppe oder einem bereits gebildeten Cluster. Grundlage hierfür sind die Mittelwerte der Abstandsmaße der Einzelgruppen der Cluster. Dieses Vorgehen hat den Nachteil, daß die Hierarchie eines durch dualsequentielle Clusterbildung entstandenen Dendrogramms die Ähnlichkeitsverhältnisse aller Einzelgruppen zueinander nur unvollkommen widerspiegelt. Der große Abstand hingegen, der

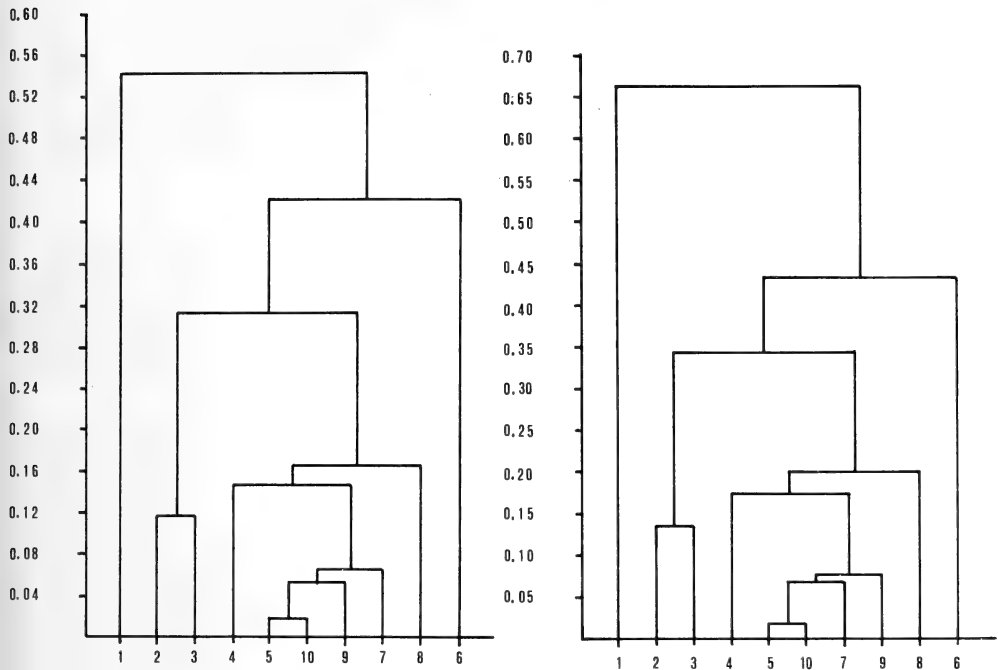


Abb. 9 und 10. Penrose-Abstände zwischen *Cavia aperea*-Material von zehn Fundortgruppen in Ecuador, Kolumbien und Peru. Dendrogramme nach dualsequentieller Clusterbildung zur Veranschaulichung der Abstände. Abzisse: Fundorte in der Numerierung der Tab. 5; Ordinate: Abstandsmaße; Abb. 9 (links): Formabstände, Abb. 10 (rechts): Gesamtabstände

die Tiere aus Ecuador von dem übrigen Material distanziert, gibt das Bild, das man bei Betrachtung der Abstandsmatrices gewinnt, im wesentlichen richtig wieder.

Obwohl der Fundort des Materials aus Ecuador von den nächsten bekannten Fundorten im Norden und Süden mehrere hundert Kilometer entfernt liegt, ist das natürlich kein Beleg für eine vollständige Isolation der ecuadorianischen von den übrigen Populationen. Vielmehr muß vermutet werden, daß weiteres Sammeln in Ecuador zum Bekanntwerden anderer Fundorte von *C. aperea* führen würde. Bei dieser noch recht mangelhaften Kenntnis der Verbreitung von *Cavia aperea* in dieser Region erscheint es angemessen zu sein, die beschriebenen morphologischen Unterschiede des ecuadorianischen Materials gegenüber dem Vergleichsmaterial taxonomisch nicht überzubewerten. Aus diesem Grunde und wegen der schmalen Materialbasis wird die ecuadorianische Population, aus der die hier vorgelegten Tiere stammen, lediglich als eine Unterart von *C. aperea* aufgefaßt. Dabei wird auch berücksichtigt, daß das Vergleichsmaterial hinsichtlich der Körpergröße und der Schädelgröße eine erhebliche Variabilität aufweist, wenn auch andererseits die Breitenmaße der Schädel der ecuadorianischen Tiere eine taxonomisch einschneidendere Bewertung bedenkenswert erscheinen lassen. Eine endgültige Klärung dieser Frage muß jedoch einer systematischen Revision mit modernen quantitativen Methoden vorbehalten bleiben.

Danksagung

Herrn ERWIN PATZELT (Oldenburg, Holstein) bin ich für die Überlassung des *Cavia*-Materials aus Ecuador zu großem Dank verpflichtet. Zahlreiche Kollegen haben mir durch Ausleihen von Vergleichsmaterial und mit Auskünften Unterstützung angeeignet lassen; insbesondere möchte ich

folgenden Damen und Herren danken: PATRICIA FREEMAN (Field Museum of Natural History, Chicago), CHARLES O. HANDLEY (National Museum of Natural History, Washington), DAPHNE M. HILLS (British Museum, London), KARL F. KOOPMAN (American Museum of Natural History, New York) und JOHANNES KRAFT (Zoologische Staatssammlung, München). Herrn R. KNUSSMANN (Anthropologisches Institut, Hamburg) danke ich für Rat und Diskussion im Zusammenhang mit der statistischen Bearbeitung des Materials, Frau LÜTTMANN (ebenfalls Anthropologisches Institut Hamburg) für die Durchführung der Rechnungen.

Zusammenfassung

Cavia aperea patzelti subsp. nov. wird an Hand von fünf Exemplaren aus der Provinz Chimborazo, Ecuador, beschrieben. Damit wird zugleich der Erstnachweis des Vorkommens von *C. aperea* in Ecuador geführt. Umfangreiches Material aus den Unterarten der benachbarten Länder Kolumbien und Peru dient dem Vergleich mit *C. a. patzelti*. Auffällige Merkmale der neu beschriebenen Unterart sind Körpergröße, Größe und vor allem Breite des Schädels. Körper- und Schädelgröße liegen deutlich über entsprechenden Maßen der Vergleichstiere aus Peru; die Schädelbreitenmaße unterscheiden *C. a. patzelti* von dem Material aus Kolumbien.

Literatur

- CABRERA, A. (1953): Los Roedores Argentinos de la Familia „Caviidae“. Escuela de Veterinaria; Publ. 6, 1–93. Buenos Aires.
- (1961): Catalogo de los Mamíferos de America del sur. Vol. 4 (Sirenia, Perissodactyla, Artiodactyla, Rodentia, Cetacea). Buenos Aires: Imprenta y casa Editora Coni.
- ERXLEBEN, J. C. P. (1777): Systema Regni Animalis per Classes, Ordines, Genera, Species, Varietates, cum Synonymia et Historia Animalium. Classis 1. Mammalia. Lipsiae; Impensis Weygandianis.
- FITZINGER, L. J. (1867): Versuch einer natürlichen Anordnung der Nagethiere (Rodentia). Sitzsber. Akad. Wiss. Wien 55, 453–515.
- HÜCKINGHAUS, F. (1961): Vergleichende Untersuchungen über die Formenmannigfaltigkeit der Unterfamilie Caviinae Murray 1886. Z. wiss. Zool. 166, 1–98.
- KNUSSMANN, R. (1962): Moderne statistische Verfahren in der Rassenkunde. In: Die neue Rassenkunde. Hrsg. von ILSE SCHWIDETZKY. Stuttgart: G. Fischer.
- (1967): Penrose-Abstand und Diskriminanzanalyse. Homo 18, 134–140.
- (1974): Die Ähnlichkeitsverhältnisse im südwestlichen Afrika nach anthropometrischen Merkmalen. In: Bevölkerungsbiologie. Hrsg. von W. BERNHARD u. A. KANDLER. Stuttgart: G. Fischer.
- MURRAY, A. (1866): The geographic distribution of Mammals. London: Day and Son.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
- (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
- SANBORN, C. C. (1949): Cavies of southern Peru. Proc. Biol. Soc. Washington 68, 133–134.
- THOMAS, O. (1901): On a collection of Mammals from the Kanuku-Mountains, British Guiana. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 7, 8, 139–154.
- (1926): The Spedan-Lewis South American Exploration. III. On Mammals collected by SR. BUDIN in the Province of Tucuman. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 9, 17, 602–609.
- (1926): The Godman-Thomas Expedition to Peru. III. On Mammals collected by Mr. R. W. HENDEE in the Chachapoyas region of North Peru. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 9, 18, 156–167.
- (1927): The Godman-Thomas Expedition to Peru. VI. On Mammals from the Upper Huallaga and neighbouring highlands. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 9, 20, 594–608.
- WEBER, E. (1980): Grundriß der biologischen Statistik. Stuttgart, New York: G. Fischer.
- WEBER, H.: Zur natürlichen Vegetationsgliederung von Südamerika. In: Biogeography and ecology in South America. Ed. by E. J. FITTKAU, J. ILLIES, H. KLINGE, G. H. SCHWABE, H. SIOLI. Vol. 2, 475–518. The Hague: Dr. W. Junk N. V. Publishers.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. HARALD SCHLIEMANN, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

Scent-marking in the pine marten (*Martes martes*) in Finnish Forest Lapland in winter

By E. PULLIAINEN

Department of Zoology, University of Oulu

Receipt of Ms. 1. 10. 1981

Abstract

Studied were scent-markings used by pine martens (*Martes martes*) in an uninhabited region of Finnish Forest Lapland, northern Europe, by tracking individuals of the species for a total of 2481 km over two successive winters. The frequency of defaecation decreased during the course of the winter (from 0.8 times/km in late October to 0.3/km in March), but increases were found in urination (from 0.9/km in late October–December to 1.6/km in January–March) and rubbing secretion from the anal glands (from 0.8/km to 5.4/km respectively). The last mentioned activity varied considerably even from night to night. The pine martens scent-marked throughout their home ranges. Orientation (taking place even in conditions when vision is inoperative), familiarity with a locality and individual recognition are regarded as the primary functions of these scent-markings, whereas the „reading“ of each other's scent-marks, and thereby the maintaining of *martelism*, is regarded as one of the effects of this practice under unpredictable northern conditions in which the home range of a pine marten may amount to almost 100 km².

Introduction

The pine marten of northern Fennoscandia (*Martes martes*) is active at night in winter, only about 1 % of observations being achieved at day (PULLIAINEN 1981b). THIESEN and RICE (1976) and STODDART (1980c) have recently emphasized that nocturnalism provides a selective encouragement to the development of olfactory communication. The pine marten scent-marks its home range by urination, defaecation and rubbing secretion from the anal glands on conspicuous objects (EWER 1968; PULLIAINEN 1981b). JOHNSON (1973) proposed six functions for such scent-marking, namely as an alarm signal, epideictic display or sex attractant, or for individual recognition, orientation or familiarity in a location, or for warning conspecifics away from occupied territory. RALLS (1971) suggested that it may also be used to indicate dominance to a conspecific (see also STODDART 1980a, b).

The purpose of the present paper is to provide records on the scent-marking behaviour of the pine marten in Finnish Forest Lapland, northern Europe, in winter.

Material and methods

The study area, of approx. 250 km², lies in eastern Itäkaira, Finnish Forest Lapland. The eastern part of the area includes two fell ridges (Pulkkatunturi-Sautunturi and Värriötunturi) running in a north-south direction about 5 km apart. Ravines are typical of the fell terrain. The area is in a virgin state, with the following proportions of natural habitats: spruce forests (*Picea abies*) 26.5 %. Scots pine forests (*Pinus sylvestris*) 18.5 %, birch forests (*Betula spp.*) 3.0 %, mixed forests 22.0 %, open bogs 13.5 %, mountain birch forests (*Betula pubescens ssp. tortuosa*) 7.0 % and treeless fell summits 9.5 %. The forests are old and mature, including a large number of standing and fallen dead trunks. The density of trees is generally very low, and in some places there are young spruce and pine saplings among the very old trees. Some of the lowland birch forests were killed by larvae of the geometrid *Epirrita autumnata* in 1965–1966 (see PULLIAINEN 1976).

Table 1

Distances covered in tracking pine martens during each of the ten-day study periods during the winters of 1979/80 and 1980/81

Period	Distance skied, in km	Period	Distance skied, in km
21-30 October	272.12	10-19 January	113.57
1-10 November	86.27	20-29 January	157.01
11-20 November	114.26	30 January-8 February	233.90
21-30 November	76.74	9-18 February	192.06
1-10 December	120.07	19-28 February	155.30
11-20 December	158.35	1-10 March	141.20
21-30 December	104.67	11-20 March	224.97
31 December-9 January	65.99	21-30 March	264.76

The field studies were carried out during two successive winters, 1979/80 and 1980/81. Four males and two females during the former winter and three males and two females (identified on the basis of the size of the footprints and urination patterns) during the latter were tracked by skiing, giving a total distance skied of 2481 km (Table 1). In 1979/80 a male and a female were tracked simultaneously for 67 days, and in 1980/81 a male and a female in the same part of the study area were also tracked simultaneously for 50 days. The animals were not disturbed in any way when tracked through the snow. All events of urination, defaecation, and rubbing secretion from the anal glands were recorded. In the majority of the cases included in this paper the pine marten was tracked from one resting site to another. All cases, in which the snow had covered the tracks or had otherwise made it difficult to interpret the activities of the animals were omitted.

Results

Pine martens employ a scent-marking technique which involves rubbing secretion from the scent anal glands onto various objects or urinating and defaecating at conspicuous locations (PULLIAINEN 1981b). Faeces are usually left singly throughout the home range. Middens were seldom found, and only in the immediate vicinity of frequently used resting sites. The largest midden consisted of 6 faeces. Faeces were often found on the roots or trunks of fallen trees, on stumps or at other places where the surface of the snow was higher than elsewhere in the vicinity.

Defaecation was the least frequent and least variable of the three scent-marking techniques (Fig. 1). In late October, however, when the pine martens ate large quantities of berries and mushrooms (PULLIAINEN 1981a), the faeces were left at the average distances of 1.3 km, while in March, when small rodents, carcasses, etc. comprised the majority of the diet (PULLIAINEN 1981a), the corresponding figure was 3.6 km. The average defaecation frequency of the two males (or one male in two successive winters) was 0.36 times/km, and the corresponding mean for the female(s) in the two successive winters (in late January-March) 0.33. This difference is not statistically significant ($t = 0.815$, $p < 0.5$, d.f. 12). When travelling, the pine martens visited faeces left earlier by themselves or other martens at conspicuous locations.

The pine martens frequently urinated at places where the surface of the snow was higher than elsewhere in the vicinity, or on their own trails of those of other animals (including empty snow cavities of tetraonids) or on ski tracks, on carcasses, in trees which they were climbing, etc. Urination occurred throughout the home range. Its average frequency was 0.9 times/km before the turn of the year, but clearly higher in January-March (1.7 times/km) (Fig. 1). Interestingly, this urination frequency was at its minimum (0.7 times/km) in late October, when the pine martens were eating wet berries and mushrooms, although the faeces were very wet at this time. Urination was the second most frequent scent-marking

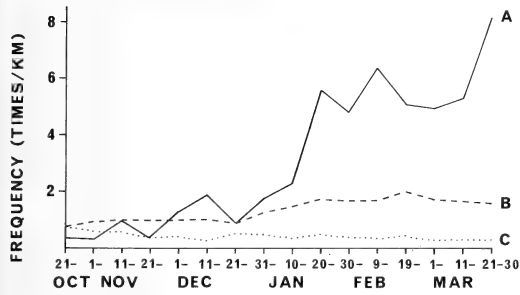


Fig. 1. Frequencies (n/1 km) of rubbing secretion from the anal glands (A), urination (B) and defaecation (C) in pine martens in the period 21 October–30 March during the winters of 1979/80 and 1980/81

activity, with average frequencies in late January–March of 1.6 times/km in the male(s) (see above) and 2.1 times/km in the female(s). This difference is statistically significant ($t = -3.508$, $p < 0.01$, d.f. 12).

The pine martens rubbed secretion from their anal glands on the snow surface, sticks, branches of bushes or trees, etc. This was the most frequent and most changeable of the scent-marking activities (Fig. 1), varying considerably even from night to night and from one individual to another, although a certain trend can also be seen, in that the mean frequency was only 0.8 times/km before the turn of the year, while in January–March it was 5.4 times/km (Fig. 1).

The male and female rubbed secretion from their anal glands with almost similar frequency (4.6 and 3.9 times/km, respectively) in January–March 1980, but in February–

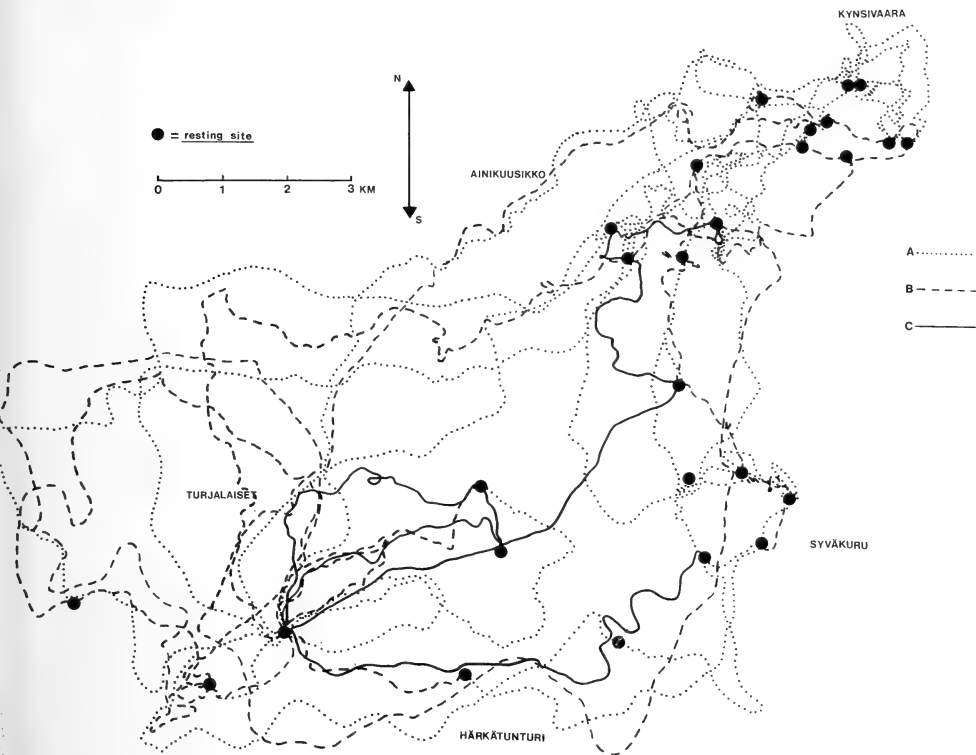


Fig. 2. Movements of a male pine marten in the study area on 2 February to 31 March 1981 and frequencies of rubbing secretion from the anal glands between the resting sites. Frequencies: A = 0–10 times/km; B = 11–20 times/km; C = over 20 times/km

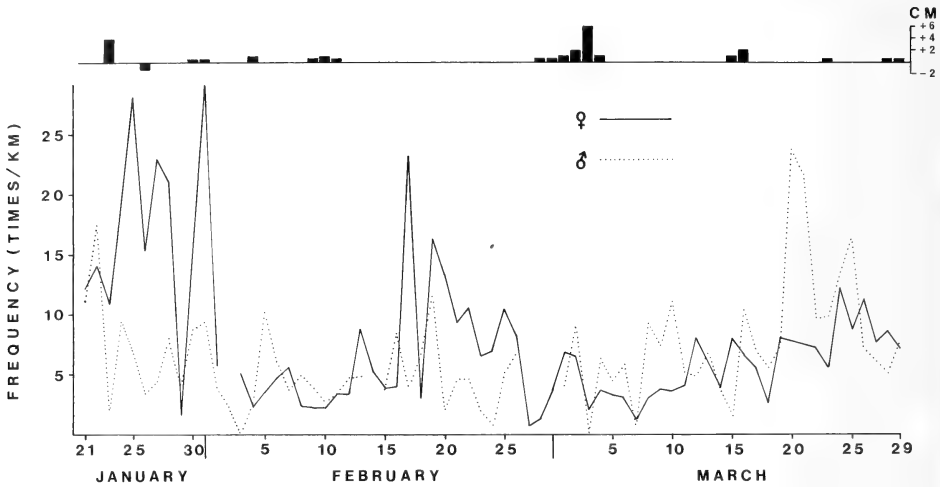


Fig. 3. Frequency of scent-marking in a male and a female pine marten and changes in the thickness of the snow cover at a meteorological screen located in the middle of the study area on 21 January to 29 March 1980

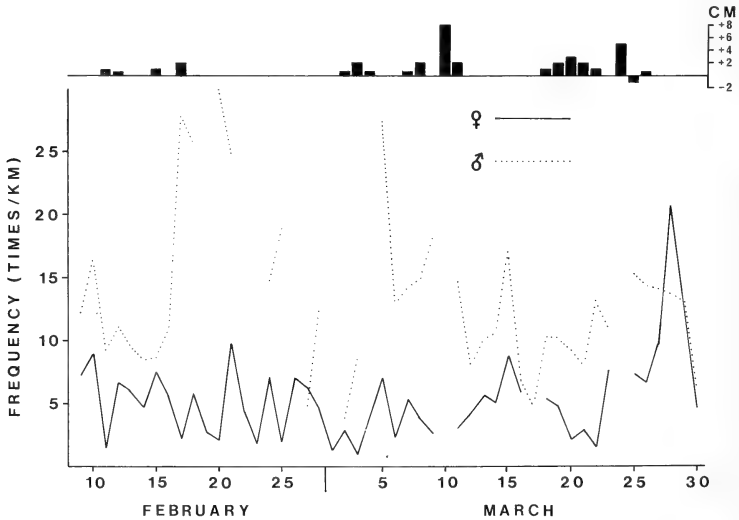


Fig. 4. Frequency of scent-marking in a male and a female pine marten and changes in the thickness of the snow cover at a meteorological screen located in the middle of the study area on 9 February to 30 March 1981

March 1981 the corresponding frequency for the male was considerably higher than that of the female. Thus when the two sets of data are combined, the average frequency for the male(s) is 7.5 and that for the female(s) 3.6 times/km. This difference is statistically highly significant ($t = 4.787$, $p < 0.001$, d.f. 12).

In order to understand any possible territorial behaviour in the pine marten it is important to know whether it scent-marks along the borders of its home range or throughout it. Fig. 2 shows that the male marten tracked on 2 February–31 March 1981 had rubbed secretion from its anal glands onto various objects throughout its home range, the highest marking intensities being recorded both near the boundaries and in the inner parts. Other long trackings gave the same result.

Figure 3 shows the scent-marking frequencies (defaecation, urination and rubbing secretion from the anal glands calculated together) of the male and female pine marten, the home ranges of which (areas of 34 and 14 km² respectively) totally overlapped, during the period 21 January–29 March 1980. The female had peaks in this activity in the beginning and in the middle of the period, while the male had similar peaks at the end of the period. Altogether, however, there was no significant difference in scent-marking frequency between the sexes.

A male and a female pine marten were tracked in the same part of the study area on 9 February–30 March 1981, the areas of their home ranges being 93 and 38 km² respectively. Again these totally overlapped. It is possible that the martens were the same individuals as during the previous winter. In this case, however, scent-marking was much more frequent in the male than in the female (Fig. 4). Here again a considerable variation in scent-marking frequency is visible from night to night.

Discussion

The present pine martens did not throw their odorous secretion (in the urine and faeces and from the anal glands) to the winds, but directed it at conspicuous locations. PETERS and MECH (1975), studying scent-marking in wolves (*Canis lupus*), point out that the elevated locations of raised leg urination 1. facilitates wind dispersal of the odour, 2. increases the evaporation surface as the urine trickles down, 3. minimizes the chances of the mark being covered by snow, and 4. produces a visual contrast against the snow which is visible from several metres away. The present study describes the behaviour of the pine marten, also in snow conditions. The first three points are probably relevant here, too, while the fourth is scarcely of any great importance in view of the darkness of the night in mid-winter.

The term "territorial marking" implies that the marks serve to identify a territory, that is, a fixed space which the individual will defend against rivals of the same species (RALLS 1971). If scent-marks acted as a means of territorial defence they might be expected to occur most frequently at the territorial boundaries (JOHNSON 1973). PETERS and MECH (1975) found that wolves leave urine markings more frequently near their territorial borders, and they are also known to mark more frequently on trails than off them, irrespective of the availability of suitable prominent sites. CAMENZIND (1978) describes similar behavior in the coyote (*Canis latrans*) and MACDONALD (1980) in the red fox (*Vulpes vulpes*). Red foxes also leave urine marks specifically on visually conspicuous objects (MACDONALD 1980), as also do coyotes (LINHART and KNOWLTON 1975).

KRUUK (1978) found that European badgers (*Meles meles*) demarcate their territory borders with middens, which were found to be located near certain landmarks more often than could be predicted by chance. MACDONALD and LINDSAY (cit. in MACDONALD 1980) also found middens along territory borders, although some long sections of the boundaries had none. KRUUK and HEWSON (1978) discovered that the middens of a population of coastal otters (*Lutra lutra*) were more than twice as numerous within 100 m of the holts than elsewhere. These otters had linear territories along the coast, and so their middens were well away from this. ERLINGE (1968), studying otters in inland waterways, found these to be territorial, their middens being associated with home range boundaries, whereas the scats of otters around certain Scottish lochs were not associated with territorial borders (GORMAN 1980). Solitary moving mustelids such as *Mustela frenata* and *M. nivalis* (QUICK 1951), and the pine marten (LOCKIE 1966; the present study), may also use middens.

Red foxes (MACDONALD 1980) and wolves (SETON 1909; PETERS and MECH 1975; DANILOV et al. 1978) often travel along well-used trails and leave their scent-marks on these routes and at junctions between them. The pine martens of the present study area avoid

openings and clearly prefer forests where spruce is growing as their moving and resting habitats (PULLIAINEN 1981b). Partly due to the local habitat structure and partly to the location of favourite resting sites and scent-marked routes leading to them, the pine martens of the area also have routes (see PULLIAINEN 1981b; Fig. 2), but these are not the same game trails as are used by the semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) in the same area. Martens only occasionally use the ski trails of trackers, but regularly scent-mark the junctions between these and their own trails.

Thus the present pine martens practised scent-marking throughout their home ranges and did not defend their ranges against rivals of the same species during the non-breeding season (PULLIAINEN 1981b). MOORS (1980) also draws attention to the same point, and emphasizes that "actual conflict has not been observed between male mustelids establishing territories" and that these are "maintained more by deposition of scent than by direct aggression". JOHNSON (1973) writes that "although scent marks do not cause avoidance, they may signal that an animal is in foreign territory and predispose withdrawal in the presence of the resident animal". STODDART (1980a: 160) states that "mammals very obviously distribute scent around their territories, but such odours do not prevent intruders from entering occupied territories" (see also THIESSEN and RICE 1976).

STODDART (1980a: 151) classifies mammals for which there is clear evidence of territory marking into two categories, arranged according to whether the marks are principally placed at the territory boundary or scattered throughout the hinterland (in both categories there may be a concentration of marks in the immediate environs of the home site). The boundary markers' group (STODDART 1980a) includes *Vulpes vulpes*, *Canis familiaris*, *Canis lupus* (pack), *Meles meles*, *Lutra lutra* (riverine habitat), *Crocuta crocuta*, *Canis aureus*, *Felis tigris*, *Vombatus ursinus*, *Galago alleni* and the domestic cat, and the category of hinterland markers the following species/groups: *Herpestes auropunctatus*, *Hyaena brunnea*, *Lutra lutra* (marine habitat), *Diceros bicornis*, *Oryctolagus cuniculus*, most ungulates and most primates.

STODDART (1980a) stresses that environmental conditions exert a strong influence on territorial demarcation, and this is particularly well seen in northern temperate species which must be catholic feeders in order to survive, while in predictable environments a rather constant pattern of territoriality occurs, and with it a constant demarcation procedure. The present pine martens are opportunistic feeders which utilize a wide variety of food sources, from berries and mushrooms to small mammals, birds and all kinds of carcasses, depending on availability (see PULLIAINEN 1981a).

On the basis of his own research and the work carried out by HAWLEY and NEWBY (1957) and MECH and ROGERS (1977), PULLIAINEN (1981b) states that the resource-space use pattern of *Martes martes* and *M. americana* includes all the alternatives from overlapping of the home ranges of two adult males or a male and one or more females to partial or no overlapping of home ranges among neighbouring males or a male and a female. Home ranges may or may not be extended into vacated areas (WECKWERTH and HAWLEY 1962; PULLIAINEN 1981b). This pattern even allows for the possibility of three or four individuals feeding on the same cervid-sized carcass during one night (NASIMOVIC 1948; PULLIAINEN 1981b). NYHOLM (1970) and POWELL (1979) use the term "territory" in the case of the pine marten, whereas in his earlier paper (PULLIAINEN 1981b) the present author was reluctant to do so for the reasons mentioned above.

The author also suggested (PULLIAINEN 1981b) that scent-marking plays an important role in the pine marten's-spatial orientation, so that it "reads" other individuals' tracks, and soon learns whether it is worth hunting in the area or not. EATON (1970) suggests that cheetahs (*Acinonyx jubatus*) avoid each other's hunting trails by "reading" fresh urine marks. MACDONALD (1980) has correctly emphasized that there is a need to distinguish the functions and the effects of scent-marks, and in this respect the pine marten's reading of another's scent-marks belongs to the latter category. The author termed the resource-space

use pattern of the pine marten *martelism* (PULLIAINEN 1981b), a feature which probably also occurs in the wolverine (*Gulo gulo*) (PULLIAINEN 1981b; see also KOEHLER et al. 1980; cf. PULLIAINEN and OVASKAINEN 1975), which also lives in the unpredictable environments of the northern taiga.

Scent-marking in the pine marten almost certainly also has self-centred primary functions in the life of the marker. It evidently plays a role in orientation and familiarity with a locality (PULLIAINEN 1981b). Pine martens are very familiar with their home ranges, using the same resting sites on successive days and finding their way almost directly to their resting sites at night, when vision is of no avail (PULLIAINEN 1981b). The same favourite resting sites are known to have been used by the same and/or different individuals during successive winters.

CAMENZIND (1978) found that coyotes had a seasonal pattern in urine marking, with a minimum during September and October. PETERS and MECH (1975) recorded a peak in the frequency of raised leg urination of wolves in February (3.5 times/km), falling to 1 per km in March. On the basis of this data and his own observations on red foxes, MACDONALD (1980) states that in many cases the peak coincides with the period of pair formation and courtship, and also, perhaps fortuitously, with the dispersal of non-resident juveniles.

The present data on the pine marten covers only the snowy season. Since copulation takes place in June (DANILOV and TUMANOV 1976), one interesting season, in the light of the above-mentioned studies, lies outside the scope of the present investigations. During the present work it was found that the frequency of defaecation decreased almost to one third during the course of the winter, while that of urination almost doubled and that of rubbing secretion from the anal glands multiplied many times over (Fig. 1), thus partly confirming the results of the preliminary study (PULLIAINEN and HEIKKINEN 1980). There was a considerable night-to-night variation in these frequencies, however, especially in that of rubbing secretion from the anal glands (see also PULLIAINEN 1981b).

In most mammals the males use scent-marking more frequently than females (see review in JOHNSON 1973; THIESSEN and RICE 1976; STODDART 1980a). At an earlier stage in the present work (PULLIAINEN 1981b) no differences were recorded between the sexes in this respect, but the present data suggest a difference corresponding to the usual pattern. The interindividual variation is so great, however, that further studies are needed before any final conclusions can be reached.

At the same stage (PULLIAINEN 1981b) the author also draws attention to some cases in which the rubbing of secretion from the anal glands was especially frequent after snowfalls. A more detailed study nevertheless revealed that this is not always the case (see Figs. 3 and 4). There are probably many factors which affect the scent-marking frequency of a pine marten. In early winter, when the snow cover is thin, odours from the summer can still be detected, but gradually their concentration decreases. The increase in the depth of the snow also acts in the same direction, but the scent-marks left by the pine martens similarly become weaker during long spells with no snowfall, and the spots must be re-marked. In the field it often seems that the faeces left on the tops of long stumps act in the orientation of martens like the buoys and beacons for ships on the sea. Thus the relatively numerous faeces left in early winter may partly explain the relative scarcity of other scent-markings. As already mentioned, external stimuli such as ski tracks or the trails of other mammals, birds, etc., may also trigger scent-marking in the pine marten.

Field studies reveal that pine martens recognize the smells of the other martens individually (PULLIAINEN 1981b), and a male marten will now and then follow the tracks of a female living in his home range. SIMMS (1979) found that *Mustela erminea* and *M. frenata* in North America have distinctly different smells, and notes that these species regularly traverse their ranges and advertise their presence by scent-marking, the degree of interference depending on population densities and the availability of refuges for the smaller

species. The present author (PULLIAINEN 1981b) has suggested that the pine marten also has its distinctive smell, which serves for interspecific recognition.

MACDONALD (1980) also warns against attempts to fit urine of faecal marking into a role which stresses only their aversive functions. It is also possible that the roles which odours play vary intraspecifically. Thus the results obtained in unpredictable northerly environments, where the area of a home range of a pine marten may be almost 100 km², are not necessarily relevant to more predictable environments. The costs of the different activities, such as defending a large space, must be taken into consideration.

Acknowledgements

The author wishes to express his sincere gratitude to the following persons: MARTTI LAITINEN, JOUKO IIVANAINEN, TEUVO HIETAJÄRVI, KALLE VAARALA, REINO TASKINEN and JUHO TÖRMÄNEN, for their technical assistance in the field.

This paper constitutes Report No. 120 from the Värriö Subarctic Research Station of the University of Helsinki.

Zusammenfassung

Duftmarkierung des Baumarders (Martes martes L.) im Wald-Lappland Finnlands im Winter

Die Duftmarkierungen des Baumarders (*Martes martes*) wurden im unberührten Wald-Lappland Finnlands, in Nord-Europa, untersucht, indem Spuren von Individuen dieser Art in zwei aufeinander folgenden Wintern 2481 km lang gefolgt wurde. Die Untersuchungen haben folgendes ergeben: Die durchschnittliche Defäkationshäufigkeit sank während des Winters (von 0,8 mal/km Ende Oktober bis 0,3 mal/km im März), während die Häufigkeiten von Urinabgabe (0,9 mal/km Ende Oktober bis Dezember gegenüber 1,6 mal/km im Januar bis März) und Frottieren der Analdrüsen (entsprechend 0,8 mal/km gegenüber 5,4 mal/km) anstiegen. Die letztgenannte Handlung zeigte sogar von Nacht zu Nacht erhebliche Schwankungen. Die Marder duftmarkierten in ihrem gesamten Wohngebiet. Orientierung (sogar unter Bedingungen, bei denen das Sehvermögen versagt), Erkennen des Wohngebietes und individuelle Identifizierung werden als Primärfunktionen dieser Duftmarkierungen betrachtet. Demgegenüber wird das „Ablesen“ der Spuren anderer Artgenossen, und damit die Aufrechterhaltung des sog. *Martelismus* (PULLIAINEN 1981b) als ein praktischer Effekt dieser Handlung angesehen. Er ist erforderlich, da unter den extremen Verhältnissen des Nordens die Größe des Wohngebietes eines Marders fast 100 km² betragen kann.

References

- CAMENZIND, F. J. (1978): Behavioral ecology of coyotes on the National Elk Refuge, Jackson, Wyoming. In: Coyotes. Ed. by M. BEKOFF. New York: Academic Press. 267–293.
- DANILOV, P. I.; IVANTER, E. V.; BELKIN, V. V.; NIKOLAEVSKIJ, A. A. (1978): Izmenenija čislennosti ohotničih zverej Karelii po materialam zimnih maršrutnyh učetov. In: Fauna i ekologija ptic i mlekopitajuščih taežnogo Severo-Zapada SSSR. Ed. by E. V. IVANTER. Petrozavodsk: Nauka. 128–159.
- DANILOV, P. I.; TUMANOV, J. L. (1976): Kuni severo-zapada SSSR. Leningrad: Nauka.
- EATON, R. L. (1970): Group interactions, spacing and territoriality in cheetahs. *Z. Tierpsychologie* 27, 481–491.
- ERLINGE, S. (1968): Territoriality of the otter, *Lutra lutra* L. *Oikos* 19, 81–88.
- EWER, R. F. (1968): Ethology of mammals. London: Elek Press.
- GORMAN, M. L. (1980): Sweaty Mongooses and other Smelly Carnivores. *Symp. zool. Soc. Lond.* 45, 87–105.
- HAWLEY, V. D.; NEWBY, F. E. (1957): Marten home ranges and population fluctuations. *J. Mammalogy* 38, 174–184.
- JOHNSON, R. P. (1973): Scent marking in animals. *Anim. Behavior* 21, 521–535.
- KOEHLER, G. M.; HORNOCKER, M. G.; HASH, H. S. (1980): Wolverine Marking Behavior. *Can. Field-Nat.* 94, 339–341.
- KRUUK, H. (1978): Spatial organisation and territorial behaviour of the European badger, *Meles meles*. *J. Zool., London*, 184, 1–19.
- KRUUK, H.; HEWSON, R. (1978): Spacing and foraging of otters (*Lutra lutra*) in a marine habitat. *J. Zool. London*, 185, 205–212.
- LINHART, S. B.; KNOWLTON, F. F. (1975): Determining the relative abundance of coyotes by scent station lines. *Wildl. Soc. Bull.* 3, 119–124.
- LOCKIE, J. D. (1966): Territory in small carnivores. *Symp. zool. Soc. London* 18, 143–165.

- MACDONALD, D. W. (1980): Patterns of Scent Marking with Urine and Faeces Amongst Carnivore Communities. Symp. zool. Soc. London **45**, 107–139.
- MECH, L. D.; ROGERS, L. L. (1977): Status, distribution, and movements of martens in northeastern Minnesota. USDA For. Serv. Res. Pap. NC-143, 1–7.
- MOORS, P. J. (1980): Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding system. *Oikos* **34**, 147–158.
- NASIMOVIĆ, A. A. (1948): Ekologia lesnoj kunitisy. Trudy Laplandskogo Gos. Zapovednika **3**, 81–105.
- NYHOLM, E. (1970): Näädän elintavoista, saalistuksesta ja ravinnosta. Suomen Riista **22**, 105–118.
- PETERS, R. P.; MECH, L. D. (1975): Scent marking in wolves. *Am. Scient.* **63**, 628–637.
- POWELL, R. A. (1979): Mustelid spacing patterns: variations on a theme by *Mustela*. *Z. Tierpsychologie* **30**, 153–165.
- PULLIAINEN, E. (1976): Birch forest damage caused by *Oporinia autumnata* Bkh. (Lep., Geometridae) in 1965–1966 in eastern Itäkaira, northeastern Lapland. *Ann. Ent. Fenn.* **42**, 166–170.
- PULLIAINEN, E. (1981a): Food and feeding habits of the pine marten in Finnish Forest Lapland in winter. In: Proceedings of the First Worldwide Furbearer Conference, August 3–11 1980, Frostburg, Maryland, USA. Ed. by J. A. CHAPMAN, D. PURSLEY. Frostburg: Worldwide Furbearer Conf. Inc.
- PULLIAINEN, E. (1981b): Winter habitat selection, home range, and movements of the pine marten in Finnish Forest Lapland. In: Proceedings of the First Worldwide Furbearer Conference, August 3–11 1980, Frostburg, Maryland, USA. Ed. by J. A. CHAPMAN, D. PURSLEY. Frostburg: Worldwide Furbearer Conf. Inc.
- PULLIAINEN, E.; HEIKKINEN, H. (1980): Behaviour of the pine marten (*Martes martes*) in E-Finnish Forest Lapland in winter. Suomen Riista **28**, 30–36.
- PULLIAINEN, E.; OVASKAINEN, P. (1975): Territory marking by a wolverine (*Gulo gulo*) in northeastern Lapland. *Ann. Zool. Fennici* **12**, 268–270.
- QUICK, H. F. (1951): Notes on the ecology of weasels in Gunnison County, Colorado. *J. Mammalogy* **32**, 281–290.
- RALLS, K. (1971): Mammalian scent marking. *Science, Wash.* **171**, 443–449.
- SETON, E. T. (1909): Life histories of northern animals 2. New York: Charles Scribner and Son.
- STODDART, D. M. (1980a): The ecology of vertebrate olfaction. London and New York: Chapman and Hall.
- STODDART, D. M. (ed.) (1980b): Olfaction in Mammals. Symp. zool. Soc. London **45**, 1–363.
- STODDART, D. M. (1980c): Aspects of the Evolutionary Biology of Mammalian Olfaction. Symp. zool. Soc. London **45**, 1–13.
- THIESSEN, D.; RICE, M. (1976): Mammalian Scent Gland Marking and Social Behavior. *Psychol. Bull.* **83**, 505–539.
- WECKWERTH, R. P.; HAWLEY, V. D. (1962): Marten food habits and population fluctuations in Montana. *J. Wildl. Management* **26**, 55–74.

Author's address: Prof. Dr. ERKKI PULLIAINEN, Department of Zoology, University of Oulu, and Värrö Subarctic Research Station, University of Helsinki, Kasarmintie 8, SF-90100 Oulu 10, Finland

Gehegebeobachtungen zur Geburts- und Reproduktionsbiologie des Europäischen Wildschweines (*Sus scrofa* L.)

Von M. MARTYS

Zoologisches Institut der Universität Salzburg und Institut für Vergleichende Verhaltensforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften (Abt. Tiersoziologie), Herzog-von-Cumberland-Stiftung Grünau i. Almtal

Eingang des Ms. 5. 12. 1981

Abstract

Observations on parturition and reproductive biology in captive European wild boars (Sus scrofa L.)

Studied the farrowing behaviour in the European wild boar *Sus scrofa* L. in captivity (20 litters, 119 piglets). In addition data on certain aspects of reproductive biology are given.

During the prepartum period the gravid females exhibited conspicuous signs of the approach of parturition, such as changes in behavioural patterns, nestbuilding, the onset of milk secretion etc.

The average time required for farrowing was 141 ± 63 min. (72–319 min.), or 22.4 min. per piglet. Intervals between individual births varied from 1 to 124 min. 78 % of the piglets appeared with torn foetal membranes and 6 % had a divided umbilical cord in the moment of birth. The majority of the foetal membranes were expelled after all piglets had been born. The average time taken to expel the membranes was 69 ± 42 min. A negative correlation was found between the length of the farrowing phase and the duration of expelling the foetal membranes ($r = -0.88$). The time required for the birth of a whole litter was on an average 198.84 ± 34 min.

The main farrowing season is March (60 % of 60 observed births), a second peak is in July (18.3 %). The average reproduction rate is 5.8 piglets per female (1–13 piglets). During the first year of life the mortality rate was 23 % (40 of 173 piglets). 4 piglets were stillborn, 1 deformity was registered (*Brachygnathia* sup.). 17 % of the piglets died during the first weeks of their life because of bad weather conditions.

Einleitung

Die Fortpflanzungsbiologie des Wildschweines wurde – nicht zuletzt aus forstwirtschaftlichen Überlegungen – bereits mehrfach untersucht. Dabei sind Fragen bezüglich Fortpflanzungszeit, Trächtigkeitsdauer, Bestandsentwicklung, Mortalitätsrate etc. im Zusammenhang mit ökologischen Faktoren erörtert worden (OLOFF 1951; SLUDSKIJ 1956; KOZLO 1970, RAKOV 1970; BRIEDERMANN 1971; JEZIERSKI 1977; STUBBE und STUBBE 1977; VOS und SASSANI 1977; ANDRZEJEWSKI und JEZIERSKI 1978; HECK und RASCHKE 1980; u. a.). Solche Studien über die Populationsdynamik des Schwarzwildes beruhen gewöhnlich auf umfangreichen Analysen von Jagdstrecken und sind in der Praxis eine wichtige Grundlage für gezielte Hegemaßnahmen (vgl. KÖNIG und HOFMANN 1980). Die folgenden Angaben zur Reproduktion des Wildschweines wurden im Rahmen von Geburtsbeobachtungen in Gehegen ermittelt. Bedingt durch die relativ geringe Anzahl der untersuchten Individuen richtet sich das Augenmerk auf bestimmte Aspekte im Fortpflanzungsgeschehen.

Beobachtungen zur Geburtsbiologie von *Sus scrofa* beziehen sich meist auf die Trächtigkeitsperiode und auf den Zeitraum nach der Geburt, z. B. auf die Abspaltung von der Rotte, auf den Nestbau und auf die Brutpflege der Bache (KIESSLING 1925; HECK 1950; BOBACK 1957; NOHL 1957; BROMLEI 1964; GUNDLACH 1968; SNETHLAGE 1974; MEYNHARDT 1978). Dagegen ist der eigentliche Geburtsvorgang – besonders im Freiland – einer direkten Beobachtung nur schwer zugänglich. Dies ist vor allem durch die scheue

Lebensweise des Schwarzwildes bedingt, ferner durch die Tatsache, daß eine Bache im Geburtsnest meistens den Blicken des Beobachters verborgen bleibt oder bei empfindlicher Störung durchaus zu heftigen Verteidigungsreaktionen bereit ist. Wegen dieser Schwierigkeiten, auf die schon GUNDLACH (1968) und MEYNHARDT (1978) hingewiesen haben, wurden ausschließlich Gehegebeobachtungen an zahmen Tieren durchgeführt, die durch die Anwesenheit des Menschen nicht irritiert sind.

Im Gegensatz zum Hausschwein gibt es nur wenige Angaben über den Ablauf der Geburt bei der Wildform: HEDIGER (1961) hat m. W. erstmalig über eine Wildschweingeburt im Basler Zoo berichtet. GUNDLACH (1968) behandelt zwar ausführlich das Verhalten der Bache vor der Geburt, insbesondere den Nestbau, nähere Angaben über den eigentlichen Geburtsvorgang fehlen jedoch. Bei einer Freilandbeobachtung konnte MEYNHARDT (1978) keine genauen Aussagen über den Geburtsverlauf machen, da die Sicht in den Geburtskessel durch das viele Nestmaterial behindert war. In einem Fanggatter hat REELFS (1978) von einer Bache ein vollständiges Geburtsprotokoll erstellt.

Material und Methode

Für die Untersuchungen standen 3 verschiedene Gehege des Cumberland-Wildparkes Grünau i. Almtal (Oberösterreich) zur Verfügung: (A) eines mit rund 500 m² Fläche für die Beobachtung eines handaufgezogenen Jungtieres, (B) das eigentliche Beobachtungsgehege (ca. 1.5 ha) mit 3–6 Bachen und 2 Keilern, und (C) das Schwarzwildgehege im öffentlich zugänglichen Cumberland-Wildpark mit einer Fläche von 2.5 ha und einem wechselnden Tierbestand von 3–8 Bachen und 2 Keilern. Alle 3 Gehege haben natürliche Vegetation.

Für die Reproduktionsbiologie wurden Daten aus dem Zeitraum 1974–1981 verwendet. In den Jahren 1976–1981 konnten 20 Wildschweingeburten (119 Frischlinge) in ihrem genauen zeitlichen Ablauf protokolliert werden. Bei 96 Frischlingen waren vollständige Geburtsbeobachtungen möglich, von den restlichen 23 Frischlingen waren aus verschiedenen Gründen keine genauen Angaben zur Geburt (Kopf- oder Steißendlage, Nabelschnur gerissen oder nicht, usw.) erhältlich. Sie wurden daher in der Auswertung nicht berücksichtigt.

Die Beobachtungen wurden direkt auf Tonband protokolliert. Wenn erforderlich, wurde während der Nachtstunden der Geburtsplatz mit einer Taschenlampe diffus ausgeleuchtet. Aus eigener Erfahrung und nach Angaben von GUNDLACH (1968) und REELFS (1978) scheinen die Tiere dadurch nicht irritiert zu sein.

Methodische Schwierigkeiten ergaben sich aus verschiedenen Gründen: Manche Bachen hatten im Nest eine für die Beobachtung ungünstige Lage eingenommen oder waren unter einem großen Haufen aus Reisig und Gras verborgen, so daß der genaue Ablauf der Ereignisse nicht festgestellt werden konnte. Trotz der Vertrautheit mit Menschen wirkten einige Sauen durch die Anwesenheit des Beobachters gestört, was sich in häufigem Sichern, Schnauben, oder in Angriffsintentionen äußerte. In solchen Fällen wurde das Protokoll sofort abgebrochen, oder es wurde von vornherein eine Beobachtung mittels Feldstecher (8 × 30) versucht. Bei den zahmen Bachen im Beobachtungsgehege (B), die alle vom Verfasser selbst aufgezogen worden waren, oder zumindest Töchter von diesen Tieren sind, konnte die Geburt meistens direkt am Nest verfolgt werden, ohne irgendwelche Störungen zu provozieren.

Mit den ersten Anzeichen einer bevorstehenden Geburt wurde den hochträchtigen Bachen als Material für den Bau des Geburtsnestes Heu, verschieden große Fichtenzweige, und im Sommer auch Buchenäste angeboten, so daß zusammen mit der natürlichen Vegetation im Gehege genügend Nestmaterial zur Verfügung stand. Die Wahl des Geburtsplatzes wurde von den Bachen jeweils selbst getroffen. Im Gehege (B) bestand zusätzlich die Möglichkeit, durch einen Trennzaun die übrigen Tiere von der betreffenden Bache abzusondern, so daß ein ungestörter Verlauf des Geburtsvorganges gewährleistet war.

Ergebnisse

Vorbereitungsstadium

Bei vielen Tierarten errichten die Weibchen gegen Ende der Trächtigkeitsperiode ein Geburtsnest oder wählen zumindest einen für die Geburt geeigneten Platz aus (NAAKTGEBOREN und SLIJPER 1970).

Der Bau eines Geburtsnestes steht in engem Zusammenhang mit der Multiparie. Die Suiden sind zwar – im Gegensatz zu den meisten multiparen Säugern – bei der Geburt bereits soweit entwickelt, daß man sie als „Fast-Nestflüchter“ (EWER 1976) bezeichnen kann, doch benötigen sie in den ersten Lebenstagen die schützende Wärme eines Nestes, da sie während einer poikilothermen Phase ihre Körpertemperatur nicht selbständig regulieren bzw. stabilisieren können (NAAKTGEBOREN und SLIJPER 1970).

Außer den Wurfnestern benützen Wildschweine das ganze Jahr hindurch Ruhe- und Schlafnester, doch bestehen diese nur aus einer im Boden ausgewählten Vertiefung, die gelegentlich mit Zweigen und Gras ausgepolstert wird. Für das Geburtsnest hingegen verwendet die Bache außergewöhnlich viel Zeit und Mühe. In der näheren Umgebung sammelt sie große Mengen von pflanzlichem Material und ordnet es nach einem bestimmten Verhaltensschema, das von FRÄDRICH (1965) und GUNDLACH (1968) beschrieben wurde, zu einem großen Nest.

Noch bevor das Geburtsnest errichtet wird, setzt ein auffälliges Orientierungs- und Territorialverhalten ein (GUNDLACH 1968; REELFS 1978): Die Bachen sondern sich von ihrer Rotte ab, durchstreifen in der folgenden Zeit abgelegene Gebiete und wählen einen günstigen Platz für den Nestbau aus. Die nähere Umgebung dieser Stelle wird gegen Artgenossen verteidigt, aber auch artfremde Individuen (Mensch, Hund, Fuchs) werden bei einer Annäherung sofort angegriffen (REELFS 1978). Schon einige Zeit vor dem Wurftermin befinden sich die Bachen in der Nähe des von ihnen ausgewählten Geburtsplatzes und verlassen dieses Gebiet nicht mehr, um die Sicherheit dieser Stelle und ihre eigene Vertrautheit mit den örtlichen Gegebenheiten zu erhöhen (KIESSLING 1925). Nach SLUDSKIJ (1956) erfolgt die Abspaltung von der Rotte und die Wahl eines Nestplatzes in einem Zeitraum von 5–6 Tagen, GUNDLACH (1968) gibt dafür 1–3 Tage an. Auch das

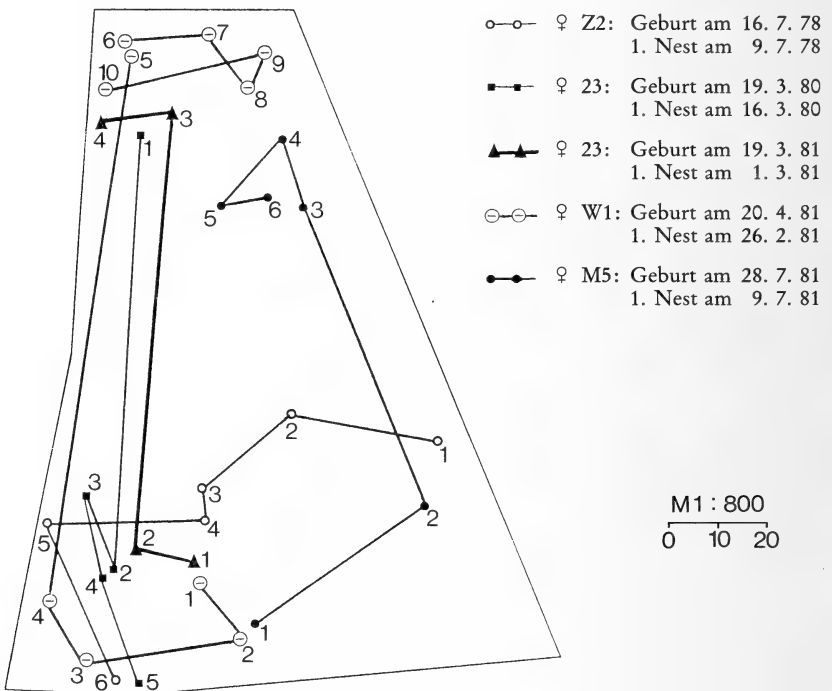


Abb. 1. Lage der Ruhenester während der Vorbereitungsperiode und Lage der Geburtsnester von 5 Bachen im Cumberland-Wildpark, Gehege B (Skizze)

Hausschwein beginnt rund 1–3 Tage vor der Geburt mit der Suche nach einer geeigneten Stelle für ein Nest (HAFEZ et al. 1962).

Nach den Beobachtungen im Gehege erstreckt sich die Suche nach dem Nestplatz über eine bis mehrere Wochen. Anfangs sind häufig Einzelemente des Nestbauverhaltens zu sehen: Während die Bache im Gelände umherstreift, nimmt sie mit dem Maul kleine Äste und Grasbüschel auf, trägt sie einige Schritte mit und läßt sie dann wieder fallen (REELFS 1978). Später werden an verschiedenen Stellen Mulden ausgewühlt und zum Teil mit Nestmaterial ausgepolstert, das zuvor in der Umgebung eingesammelt oder einfach vom Nestrand in die Vertiefung eingeschartt wurde. Auf diese Weise hatte eine Bache (W1) in der Zeit vom 26. 2. 81 bis zur Geburt am 20. 4. 81 insgesamt 9 verschiedene Nester gebaut, die sie teils zum Ruhen am Tage, teils als Schlafstelle während der Nachtstunden benützte. Je nach Witterung legte sie die Nester bei schlechtem Wetter mit etwas Nestmaterial aus, an warmen Tagen jedoch meistens gar nicht. Zusätzlich angebotene Fichtenzweige und Heu verwendete sie zu diesem Zeitpunkt nicht weiter für den Nestbau, sondern trug sie höchstens einige Schritte mit sich und ließ sie dann wieder fallen. Schließlich erfolgte die Geburt in einem 10. Nest. In den Nestern 1 und 2, die von Bache W1 insgesamt 3 Wochen lang benützt wurden, duldete sie noch die Anwesenheit ihrer 3 adulten Töchter, in den folgenden Nestern ruhte sie dann alleine. Die letzten 5 der 9 Schlafstellen befanden sich alle in unmittelbarer Nähe des späteren Geburtsplatzes, die erste davon am 9. 4. 81, also 11 Tage vor dem Wurftermin. In einem weiteren Fall hatte eine Bache (Z2) innerhalb 1 Woche 5 verschiedene Nester benützt, bis sie ein 6. als Geburtsnest ausbaute. Im Gebiet des Ussuri (UdSSR) wurde eine Bache beobachtet, die 6 Nester anlegte, bevor sie das Wurfnešt errichtete (BROMLEI 1964). In den Gehegen des Cumberland-Wildparkes konnte dieses Verhalten bei fast allen Bachen festgestellt werden (Abb. 1). Aber nicht nur die Bereitschaft Nester anzulegen, sondern auch die Intensität des gesamten Nestbauverhaltens war individuell verschieden. Gewöhnlich zeigten ältere Bachen mehr Eifer als junge – im Gegensatz zur Annahme von BROMLEI (1964), daß jüngere Bachen allgemein nervöser sind und schon früher mit der Suche nach einem geeigneten Nestplatz beginnen als ältere, erfahrene Tiere.

Die in der Vorbereitungsperiode errichteten Nester entsprechen zwar im Aussehen den normalen Ruhe- und Schlafnestern, dennoch bestehen wesentliche Unterschiede: Während Schlafplätze meist über einen längeren Zeitraum Verwendung finden, legen die hochgraviden Bachen auffallend häufig neue Nester an, bevorzugt in unmittelbarer Umgebung des späteren Geburtsnestes (vgl. Abb. 1). Sie werden – ebenso wie das nachfolgende Wurfnešt – nur an solchen Stellen errichtet, die zuvor noch kein anderes Tier benützt hat. Außerdem liegen die Bachen während der Vorbereitungszeit fast immer allein in ihren Nestern, im Gegensatz zu den regulären Schlafnestern, in denen normalerweise mehrere Tiere gemeinsam ruhen.

Die enge Bindung zwischen Mutter und Tochter bleibt bis zur Geburt bestehen: Selbst hochträchtige Bachen akzeptieren die Anwesenheit ihrer eigenen Mutter und dulden sogar, daß diese ihnen beim Bau des Geburtsnestes hilft. Auch die vorjährigen Frischlinge dürfen weiterhin mit ihrer Mutter in direktem Kontakt bleiben (MEYNHARDT 1978). Gegen alle übrigen Artgenossen werden die Bachen im Verlauf der Trächtigkeitsperiode in steigendem Maße aggressiv. Vor allem in der Nähe der Nester greifen sie jetzt entgegen den bestehenden Rangverhältnissen auch dominante Rottenmitglieder an.

Nicht nur im Verhalten, auch in körperlichen Veränderungen, die für die Vorbereitungsperiode charakteristisch sind, kündigt sich das baldige Ende der knapp viermonatigen Tragzeit an. Die Bachen werden schwerer und auch schwerfälliger, ihr Verhalten ist durch eine gewisse Gelassenheit gekennzeichnet (VAN PUTTEN 1978). Die Tiere liegen viel und bewegen sich langsamer und vorsichtiger als üblich. Auch das Gesäuge nimmt an Umfang zu: Als erstes werden die mittleren Zitzen länger und der Zitzenhof schwillt an. Manchmal läßt sich mit etwas Druck ein Tropfen trüber Flüssigkeit auspressen. Bei 1 Bache war dies

schon 9 Tage und bei 2 weiteren Tieren 4 Tage vor der Geburt festzustellen. Bei mehreren Bachen war ein paar Tage vor der Geburt in einzelnen Zitzen bereits Milch vorhanden, obwohl sie in der Regel erst innerhalb der letzten 24 h einschießt. Der Zeitpunkt stimmt meistens mit dem Beginn der Nestbauphase überein: Ungefähr 15 h (4–40 h) vor der Austreibung der Frischlinge sind die Zitzen prall gefüllt, so daß mit einem leichten Druck ein kräftiger Strahl Milch ausgepreßt werden kann. Manchmal tropft sie sogar von selbst aus einzelnen Zitzen. Nach SMIDT (1937) schießt die Milch beim Hausschwein gewöhnlich in der Eröffnungsphase ein, durchschnittlich 3–5 h vor dem 1. Ferkel. Er fand jedoch auch Extreme von 48 h vor und nach (!) der Geburt. Andere Autoren (zit. bei SMIDT 1937; JONES 1966; STUBBE und STUBBE 1977) stellten bei ähnlichen Durchschnittswerten ebenfalls große Schwankungen von 1 h bis zu 2 Tagen ante partum fest. Offensichtlich gibt es von Tier zu Tier beträchtliche individuelle Unterschiede. Aber auch die Milchproduktion in den einzelnen Zitzen ist nicht einheitlich. Beim Wildschwein sind es die mittleren, die als erstes und wohl auch am meisten Milch geben.

Zugleich mit der Vergrößerung der Zitzen beginnt sich an der Bauchregion die dichte Unterwolle des Winterfelles abzulösen, bis die Zitzenregion völlig kahl ist. Der Haarausfall setzt bei den hinteren Zitzen ein, während die vordersten manchmal erst in den letzten Stunden vor der Geburt freiliegen. Hochträchtige Bachen suhlen sich besonders oft und scheuern dann ihre Bauchseite an Baumstrünken oder ähnlich niederen Objekten, was den Haarausfall an dieser Körperstelle noch zusätzlich fördert. Zahme Tiere sind in diesen Tagen besonders sensibel an den Zitzen und im Genitalbereich. Durch eine Berührung der Bauchregion mit der Hand läßt sich der Mammalreflex auslösen, der bei intensivem Streicheln des Gesäuges die Bache veranlaßt, sich auf die Seite zu legen und die typischen Lockgrunzlaute wie beim Säugen ihrer Frischlinge zu äußern.

Geburt

Nestbau und Eröffnungsphase

Ungefähr 12–15 h vor der Geburt des 1. Frischlings wird die Bache von einer außergewöhnlichen Unruhe befallen. Sie versucht aus dem Gehege auszubrechen und läuft unter ständigen Grunzlauten rastlos umher. Dazwischen geht sie ins Wasser, um sich abzukühlen, und setzt dabei häufig kleinere Mengen Harn ab. Mehrmals geht sie zu einer bestimmten Stelle im Gehege, zeigt Nestbauverhalten wie Ausmulden und Einscharren und läuft dann weiter, ohne vorerst Nestmaterial aufzunehmen oder zu verbauen. Später wird dort das Geburtsnest errichtet. Während die Bache bis jetzt die Anwesenheit ihrer vorjährigen Frischlinge toleriert hat, vertreibt sie diese nun aus ihrer Nähe bzw. aus dem unmittelbaren Bereich ihres künftigen Nestplatzes. Das hektische Benehmen der Bache dauert mehrere Stunden an, dann beginnt sie mit dem eigentlichen Nestbau, der sich ohne Unterbrechung im Durchschnitt über 5.5 h (4.5–7 h) hinzieht.

Die Eröffnungsphase beginnt beim Hausschwein mit den ersten Anzeichen der Unruhe und der Nestbauhandlungen und dauert 6–12 h (SMIDT 1937). Mehrere Autoren (zit. bei SMIDT 1937) vertreten die Ansicht, daß die hektische Aktivität kurz vor der Geburt mit der Öffnung des Zervix und mit den verstärkten Uteruskontraktionen, die für das Tier unangenehm sein dürften, in Zusammenhang steht. Für das Wildschwein liegen dazu keine Untersuchungen vor, aber wahrscheinlich beginnt die Eröffnungsphase – wie beim Hausschwein – bereits mit dem Bau des Geburtsnestes. MEYNHARDT (1978) beobachtete eine Bache, die während des Nestbaues einige Male innehalten mußte, weil bereits die ersten Wehen einsetzten. Vom Ende der Nestbauphase bis zur Austreibung des 1. Frischlings vergehen ungefähr 2.5 h (1–4.5 h). In 2 Fällen (im Mittelwert nicht berücksichtigt) betrug dieser Zeitraum 8 bzw. 9 h, in denen beide Bachen allerdings nicht die ganze Zeit im Nest lagen, sondern wiederholt aufstanden und das Nest verließen. Es handelte sich bei diesen



Abb. 2. Die Bache legt sich in ihr fertiges Geburtsnest (Beachte die stark geschwollene Vulva)

Tieren um Primiparae, was mit den Angaben von SMIDT (1937) übereinstimmt, der für Erstlingsausen eine längere Dauer der Eröffnungsphase (8–14 h) ermittelte.

Sobald die Bache mit dem Geburtsnest fertig ist, läßt ihre Aktivität deutlich nach. Von der anfänglichen Hektik ist nun nichts mehr zu merken. Ohne weiteres Nestmaterial einzutragen, ordnet die Bache das fertige Nest, indem sie sperrige Äste ins Maul nimmt und mit seitlichen Kopfbewegungen noch weiter in den Nesthaufen hineinsteckt. Schließlich kriecht sie unter Aufwerfbewegungen des Rüssels Kopf voran an einer Schmalseite des Nestes hinein und läßt sich darin nieder (Abb. 2). Manchmal ist die Bache völlig unter dem Nesthaufen verborgen, so daß lediglich eine kleine Öffnung den Eingang anzeigt. Des öfteren gelingt es ihr nur, Kopf und Rumpf zu bedecken, während das Hinterteil freiliegt. Sie kriecht jedoch soweit in den Haufen hinein, daß ihre Rüsselscheibe auf der anderen Seite unter dem Nestgewirr hervorragt. Dadurch ist sie in der Lage, rechtzeitig eine drohende Gefahr zu wittern. Ist das Nest nicht sehr stabil gebaut, kann es schon bei den ersten Hinlegeversuchen auseinanderfallen. Die Bache steht dann wieder auf, richtet das Nest erneut – allerdings nicht mehr so gründlich – und legt sich wieder hin. Dieses Aufstehen und Hinlegen kann sich mehrmals wiederholen, bis die Bache endgültig still in ihrem Nest liegt und die Geburt erwartet. An der geschwollenen Vulva wird blutiger Zervikalschleim sichtbar, der durch die Uteruskontraktionen und die vorrückenden Früchte ausgeschieden wurde.

Austreibungsphase

Nach vollständiger Eröffnung des Zervix werden die Frischlinge durch starke Wehen unter Mitwirkung der Bauchpresse ausgetrieben. Im allgemeinen geht die Eröffnungsphase in das Austreibungsstadium fließend über. Manchmal setzen schon 1 h vor der Geburt einzelne kräftige Wehen ein. Je näher der Zeitpunkt der Austreibung rückt, desto häufiger und stärker werden die Kontraktionen. Dabei geht immer wieder Fruchtwasser ab. Die Bache ist unruhig und verändert oft ihre Lage, manchmal läßt sie vor Schmerz und Anstrengung ein Stöhnen und Schmatzen hören. Zunächst ist nur alle 2–3 min eine Preßwehe zu sehen. Nach einer Serie von Kontraktionen kann jeweils eine Wehenpause von ca. 10 min einsetzen. Später nehmen die Preßwehen an Intensität und Häufigkeit zu. Sie erfolgen 1–3mal pro Minute ohne Zwischenpausen, bis schließlich der 1. Frischling geboren ist. Bei den nachfolgenden Frischlingen genügen normalerweise einige wenige Preßwehen, manchmal sind vor der Austreibung gar keine Anzeichen zu sehen. Die Bache liegt ganz ruhig, hebt plötzlich den Schwanz, und ein neugeborener Frischling gleitet heraus.



Abb. 3. Zur Unterstützung des Austreibungs-vorganges preßt die Bache im Stehen. Der Kopf des Frischlings ist bereits sichtbar



Abb. 4. Die intakte Nabelschnur hindert den Frischling an die Zitzen zu gelangen

Fruchtblase von ungefähr 5 cm Durchmesser sichtbar. Die Blase zog sich zunächst wieder etwas zurück, dann wurde der Frischling in Vorderendlage und mit geplatzten Eihäuten rasch ausgetrieben. Auch für das Hausschwein wurde m. W. eine solche Ausnahme nicht beschrieben. Zu 78 % wurden die Frischlinge mit geplatzten Eihäuten geboren. In 21 Fällen (= 22 %) blieben die Fruchthüllen intakt und wurden erst durch die Bewegungen des Neugeborenen aufgerissen. Ein Zusammenhang mit der Art der Geburtslage war nicht ersichtlich. Die Nabelschnur war in 67 % der Geburten bereits bei der Austreibung durchtrennt (Tab. 1). 32 Frischlinge (= 33 %) blieben durch die Nabelschnur vorerst mit

In der Regel bleiben die Bachen während der Geburt in Seitenlage. Manchmal wechseln sie in die Bauchlage, gehen in den Sitz über, oder stehen sogar auf, um kräftiger pressen zu können (Abb. 3). Im Stehen unterstützt die Bache die Austreibung durch Seitwärtsbewegungen mit dem Hinterteil, so daß der Frischling regelrecht herausgeschleudert wird. Bei einer schwierigen Geburt kann es vorkommen, daß die Bache plötzlich mit einem Schmerzscrei hochspringt, wobei der Frischling herausrutscht.

Die Geburt erfolgt in Vorder- oder in Hinterendlage. Obwohl innerhalb eines Wurfs keine Gesetzmäßigkeit hinsichtlich der Häufigkeit beider Geburtslagen zu bestehen scheint, wird bei Berücksichtigung eines umfangreichen Materials ein annäherndes Verhältnis von 1:1 deutlich (SMIDT 1937; NAAKTGEBOREN und SLIJPER 1970; STUBBE und STUBBE 1977). Bei 96 Frischlingen aus 20 Würfen waren 50 (= 52 %) Steißgeburten und 46 (= 48 %) Kopfgeburten. Bei insgesamt 8 Würfen wurde jeweils 1 Kopfendlage in unterer Stellung verzeichnet. Die Haltung aller 96 Frischlinge während der Austreibung war durchwegs normal. In keinem Fall traten Abweichungen auf, wie sie u. a. von TILLMANN (1951) für das Hausschwein beschrieben worden sind. Bei Steißendlage werden häufig schon einige Minuten vorher die Hinterbeine des Frischlings in der Vulva der Bache sichtbar. Sie können noch mehrmals verschwinden, bis der Frischling endgültig geboren wird. Dabei unterstützt er seine Austreibung durch strampelnde Bewegungen der Hinterbeine.

Normalerweise platzt die Fruchtblase in den Geburtswegen, nach TILLMANN (1951) in den Uterushörnern, nach SMIDT (1937) in der Vagina. Bei einer der 96 Frischlingsgeburten wurde jedoch 7 min vor der Austreibung in der Vulva der Bache eine intakte

Tabelle 1

Anzahl der Frischlinge, die mit durchtrennter oder intakter Nabelschnur, mit geplatzten oder intakten Fruchthüllen geboren wurden, in Abhängigkeit von Kopf- und Steißendlage

	Kopf- endlage	Steiß- endlage	Gesamt (n = 96)	%
Nabelschnur durchtrennt	32	32	64	67
Nabelschnur intakt	13	19	32	33
Fruchthülle geplatzt	36	39	75	78
Fruchthülle intakt	12	9	21	22

der Mutter verbunden (Abb. 4). Die intakte Nabelschnur bedeutete für die neugeborenen Frischlinge eine große Behinderung bei ihrem Versuch an die Zitzen zu gelangen (vgl. JONES 1966). Nur bei 1 Frischling war sie so lang, daß er trotz der Verbindung mit seiner Mutter an den hintersten Zitzen die ersten Saugversuche machen konnte. Nach durchschnittlich 3.4 min (1–7 min) riß die Nabelschnur durch, meistens durch die Anstrengungen der Frischlinge selbst, manchmal, weil sich die Bache erhoben hatte oder ihre Lage veränderte. In 2 Fällen erfolgte die Abtrennung der Nabelschnur erst, nachdem der nächste Frischling geboren war.

Die Gesamtdauer der Austreibungsphase – von den ersten Preßwehen bis zur vollendeten Geburt des letzten Frischlings – betrug bei 20 Würfen im Mittel 2.3 h ($\bar{x} = 141 \pm 63$ min), bei Extremen von 72 min (5 Frischlinge) und 319 min (7 Frischlinge). Diese beträchtlichen Unterschiede in der Dauer sind weniger durch die Größe des Wurfes bedingt, als vielmehr durch Faktoren wie Parität und physiologischer Zustand des Muttertieres sowie durch Größe und Gewicht der Früchte (NAAKTGEBOREN und SLIJPER 1970). Ausschlaggebend für die Dauer der Austreibungsphase sind vor allem die stark variierenden Zeitabstände zwischen den Geburten der einzelnen Frischlinge. Sie betragen durchschnittlich 22.4 min, wobei 50 % aller gezählten Intervalle nur zwischen 3 und 13 min dauerten und weitere 25 % zwischen 25 und 35 min. Der Rest bezog sich auf Einzelfälle zwischen 1 und 124 min. Eine lange Intervallzeit bzw. Austreibungsdauer ist oft ein Zeichen für Geburtsschwierigkeiten, obwohl sich die Ursachen nicht immer eindeutig klären lassen. Kopfgeburten in unterer Stellung z. B. haben im Durchschnitt eine längere Intervallzeit als normale Geburten ($\bar{x} = 32$ min). Die mit Abstand längste aller beobachteten Geburten mit einer Austreibungsdauer von 319 min und mit Intervallzeiten bis zu 124 min (Bache Z2, Geburt am 17. 3. 1981) war durch äußere Störungen beeinträchtigt und ist nicht als Normalfall zu bewerten.

Nachgeburtsphase

Während bei den multiparen Säugern normalerweise nach der Austreibung jeder einzelnen Frucht auch die Nachgeburt abgeht, ist dies beim Schwein eher die Ausnahme. Gewöhnlich wird nach der Geburt des letzten Frischlings in einem Wurf durch einige kräftige Preßwehen die Nachgeburt ausgeschieden. Meist sind mehrere Fruchthüllen zusammengeklumpt, so daß die Nachgeburt in 2–3 Portionen austritt. Bei 6 von 20 Würfen erschien bereits während des Geburtsvorganges oder zugleich mit dem letzten Frischling ein Teil der Fruchthüllen, bei 14 Geburten gab es dagegen eine deutliche Nachgeburtsphase. Ihre Dauer ist sehr variabel und hängt mit der Länge der Austreibungsphase zusammen: Je kürzer diese ist, umso später erscheint die Nachgeburt ($r = -0.88$; $p < 0.001$; Abb. 5). Da die Suiden eine Placenta diffusa besitzen, die nur oberflächlich mit der Uteruswand verbunden ist, kommt es relativ leicht zu einer Ablösung der Placenta ohne gröbere

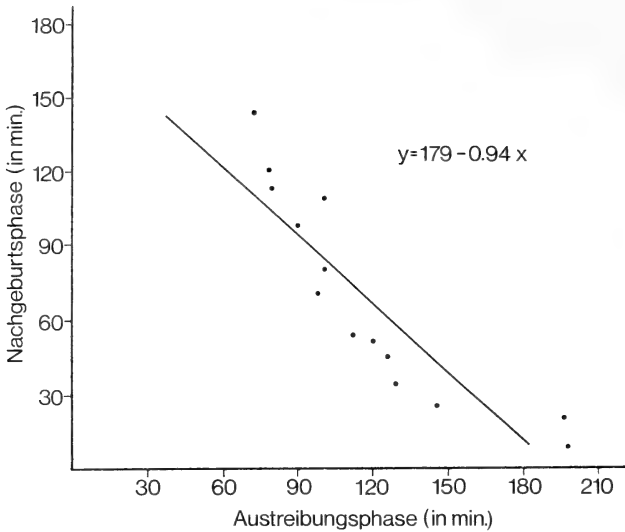


Abb. 5. Die Dauer der Nachgeburtphase in Abhängigkeit von der Länge der Austreibungsphase ($r = -0.88$)

Verletzung des Uterusgewebes (NAAKTGEBOREN und SLIJPER 1970). Bei überdurchschnittlich langen Austreibungszeiten wird meistens zugleich mit dem Frischling oder innerhalb weniger Minuten ein Teil der Nachgeburt ausgeschieden. Im Normalfall dauert es rund 25–35 min, bis die ersten Fruchthüllen abgehen. Die Nachgeburtphase – gerechnet von der Geburt des letzten Frischlings bis zum vollständigen Ausstoßen der Nachgeburt – dauert durchschnittlich 69 ± 42 min, im Höchstfall 145 min (bei einer Austreibungszeit von 72 min). Von allen B-

achen wurde die Nachgeburt entweder gleich nach Beendigung der Geburt gefressen oder im Lauf der nächsten Stunden, wenn sie das Nest säuberten.

Die Austreibungsphase und die Zeitspanne, bis die komplette Nachgeburt abgegangen ist, ergeben zusammen die Geburtsdauer. Sie beträgt durchschnittlich 3.3 h ($\bar{x} = 198.84 \pm 34$ min), bei Werten zwischen 162 und 294 min ($n = 19$; der durch Störungen verzögerte Geburtsablauf bei Bache Z2 am 17. 3. 1981 mit einer Dauer von 371 min wurde nicht mitgerechnet). Die Geburt bei Wildschweinen erfolgt demnach rascher als bei Haussauen, wo sie im Schnitt 4–6 h dauert (SMIDT 1937; JONES 1966; STUBBE und STUBBE 1977). Obwohl nämlich beim Hausschwein die Zeit zwischen der Austreibung zweier Ferkel im Schnitt kürzer ist als beim Wildschwein, ergibt sich für Haussauen – allein wegen der wesentlich höheren Nachwuchsrates – eine längere Gesamtgeburtsdauer.

Reproduktionsbiologie

Trächtigkeitsdauer

Bei 7 Bachen konnte eine mittlere Tragzeit von 118.5 ± 1.3 Tagen errechnet werden. In einem weiteren Fall betrug die Tragzeit 128 Tage. HENRY (1968) dagegen hat eine Trächtigkeitsdauer von 115.2 ± 2.3 Tagen ermittelt.

Tabelle 2

Jahreszeitliche Verteilung von 60 Wildschweingeburten im Cumberland-Wildpark Grünau zwischen 1974 und 1981

Geburten je Monatshälfte

Monate	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August
Geburten	– 7	22 14	2 1	– –	– 2	7 4	1 –
%	11,7	60	5	–	3,3	18,3	1,7

Jahres- und Tageszeit der Geburten

Von 60 registrierten Würfen zwischen 1974 und 1981 waren 46 (= 76.7 %) in den Frühjahrsmonaten Februar–April und nur 14 (= 23.3 %) in den Sommermonaten Juni–August (Tab. 2).

Nach DOMMERHOLD (zit. bei SLIJPER 1960) ereignen sich bei Haussauen die meisten Geburten in den Stunden vor Mitternacht. Dies trifft auch für das Wildschwein zu, doch zeigt sich in den Sommermonaten eine auffällige Verschiebung der Geburten in die späten Vormittagsstunden (Abb. 6). Während im Frühjahr die Geburten meist zwischen 21 h und 23 h stattfinden, erfolgen sie im Sommer am häufigsten zwischen 11 h und 13 h.

Gewöhnlich fällt bei Wildtieren der Zeitpunkt einer Geburt in die artspezifische Ruhephase (NAAKTGEBOREN und SLIJPER 1970). Bei *Sus scrofa* ist die Aktivität im Freiland vorwiegend in den Nachtstunden (BRIEDERMANN 1971 a). Im Gehege jedoch sind Wildschweine hauptsächlich am Tag aktiv: Während der Wintermonate und im Frühjahr sind sie tagsüber oft durchgehend aktiv und legen sich dafür schon relativ bald, wenn die Dunkelheit einbricht, zur Ruhe. In den heißen Sommermonaten dagegen verlassen sie bereits früh am Morgen ihre Nester, legen dann in der Mittagszeit eine längere Ruhepause ein, um erst am späten Nachmittag bis tief in die Nacht hinein aktiv zu werden.

Die geringen Daten erlauben noch keine sicheren Aussagen über die für eine Geburt bevorzugte Tageszeit. Ungeklärt ist auch, ob im Freiland eine ähnliche Beziehung zwischen Ruhephase und Geburtstermin besteht, wie sie im Gehege zu beobachten ist.

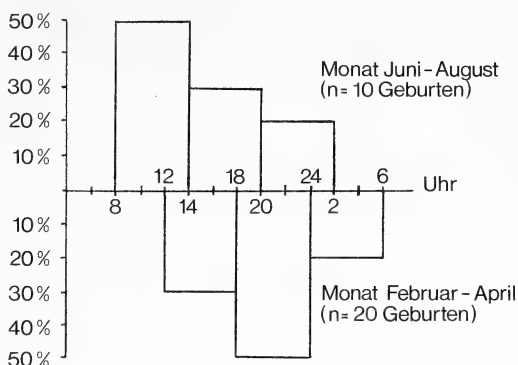


Abb. 6. Tageszeitliche Verteilung von Wildschweinge- burten im Frühjahr und im Sommer

Wurfgröße

In der Anzahl der Frischlinge zeigte sich ein deutlicher Unterschied zwischen Erstlingsbachen und Mehrgebärenden: Primiparae hatten durchschnittlich 3.8 Frischlinge pro Wurf (1–5 Frischlinge), Pluriparae dagegen im Mittel 6.19 (4–10 Frischlinge). In einem weiteren Fall hatte eine Bache insgesamt 13 Frischlinge geboren (Tab. 3). Am nächsten Morgen waren aber bereits 7 davon tot, und in der folgenden Zeit überlebte vom ganzen Wurf nur ein einziger. Der Extremfall von 13 Frischlingen wurde bisher nur von OLOFF (1951) erwähnt. Die Überlebenschancen eines solchen Wurfs sind – wie im vorliegenden Fall – äußerst gering. Allein durch die Zitzenanzahl der Bache ist ein oberes Limit von 10

Tabelle 3

Anzahl der Frischlinge pro Wurf bei 9 primiparen und 33 pluriparen Bachen zwischen 1974 und 1981

n = 245 Frischlinge

Wurfzahl	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	13
Primiparae	1	–	1	5	2	–	–	–	–	–	–
Pluriparae	–	–	–	4	4	13	7	2	1	1	1

erfolgreich aufgezogenen Frischlingen gegeben. Doch sogar bei einer solchen Wurfgröße ist die Zahl der Überlebenden meistens niedriger.

Zweimaliges Frischen

Geht ein Wurf zeitig im Frühjahr verloren, kann die Bache erneut das Stadium der Brunst erlangen und dann im Sommer desselben Jahres ein 2. Mal werfen. Im Gehege war dies bei einigen Tieren der Fall, doch die Mehrzahl der Bachen kam nach Verlust des Wurfes erst wieder im nächsten Jahr zur Fortpflanzung.

Während LINDEMANN (1953) und STUBBE und STUBBE (1977) ein zweimaliges Frischen im Sommer als Ersatz für den Verlust des 1. Wurfes im Frühjahr durchaus für möglich halten, hat GOTTSCHLICH (1975) trotz entsprechender Voraussetzungen (Verluste von Würfen zu Jahresbeginn, Eichelmast) in einem Revier in der DDR keinerlei Anhaltspunkte dafür gefunden. Nach OLOFF (1951) ist in Mastjahren ein zweimaliges Frischen ohne Verluste zumindest in westdeutschen Schwarzwildgebieten durchaus üblich. Auch HENNIG (1981) teilt mehrere zuverlässige Beobachtungen von der erfolgreichen Aufzucht zweier Würfe innerhalb eines Jahres mit. Im Cumberland-Wildpark trat so ein Fall nur ein, wenn sich 2 Bachen sehr bald nach der Geburt ihrer Frischlinge zu einem Mutterfamilienverband (REELFS 1978) zusammenschlossen und ihre Würfe gemeinsam führten. Manchmal übernahm dann eine der beiden Bachen das Säugen der ganzen Frischlingsschar, wobei allerdings einige schwache Frischlinge zu kurz kamen und starben. Die andere Bache aber, die auf diese Weise ihre Frischlinge abgegeben hatte, konnte nach einer neuerlichen Befruchtung im Sommer desselben Jahres ein 2. Mal Frischlinge führen.

Zwischen 1974 und 1981 gelang es einer einzigen Bache, ihre 4 Frischlinge vom Frühjahr (Geburt am 23. 2. 1978 im Cumberland-Wildpark) erfolgreich aufzuziehen und zusätzlich im Sommer ein 2. Mal zu werfen (Geburt am 10. 7. 1978, 6 Frischlinge). Anfangs duldete sie noch die älteren Frischlinge im Nest. Später wurden diese von ihr vertrieben, besonders, wenn sie sich zum Säugen ihrer jüngeren Frischlinge hinlegen wollte. Auch in diesem Fall war ein zweimaliges Frischen nur möglich, da die Frischlinge des 1. Wurfes häufig auch bei der Schwester der betreffenden Bache saugen durften (die ihrerseits einen Wurf verloren hatte). Auf diese Weise sozusagen „entlastet“, wurde die Bache erneut fortpflanzungsbereit. Ungewöhnlich ist, daß die Bache im Sommer ihre beiden Würfe gemeinsam führte.

Das Phänomen des zweimaligen Frischens ist nicht unbedingt auf Degenerationserscheinungen von Gattersauen zurückzuführen, wie dies KIESSLING (1925) und STUBBE und STUBBE (1977) vermuten. Einerseits tritt es auch unter Gehegebedingungen sehr selten auf, andererseits gibt es aus Jagdrevieren Berichte, daß eine Bache innerhalb eines Jahres zwei Würfe erfolgreich aufgezogen hatte (mündl. Mitteilung von FM Graf SCHAFFGOTSCH, Fürst-Schwarzenbergische Forstverwaltung Ödenkirchen, Niederösterreich). Weiters ist die Bildung von Mutterfamilienverbänden auch im Freiland nachgewiesen worden (GUNDLACH 1968; MEYNHARDT 1978; REELFS 1978), so daß bei einem Zusammentreffen mehrerer günstiger Faktoren durchaus eine ähnliche Situation eintreten kann, wie sie im konkreten Fall aus dem Cumberland-Wildpark mitgeteilt wurde.

Mortalität

Die Verluste bei 173 Frischlingen aus 29 Würfen sind in Tabelle 4 aufgeführt.

Die 4 Totgeburten waren normal entwickelt. Es ist anzunehmen, daß die Todesursache direkt mit dem Geburtsvorgang zusammenhing (Asphyxie). Im Vergleich zum Hauschwein, bei dem rund 5–10 % aller Ferkel totgeboren werden (STUBBE und STUBBE 1977), scheinen solche Ausfälle beim Wildschwein seltener zu sein. In den ersten 12 h post partum starben 7 Frischlinge (4 %). Ein neonater Frischling wog nur 425 g. Das durchschnittliche

Tabelle 4

Peri- und postnatale Mortalität bei 29 Würfen (173 Frischlinge) von *Sus scrofa* im Cumberland-Wildpark zwischen 1976 und 1981

Zeitraum	Frischlinge	% (n = 173)
Totgeburt	4	2,3
Während der ersten 12 h postpartum gestorben	7	4
Im Verlauf der Säugeperiode gestorben	29	16,7
Summe	40	23

Geburtsgewicht liegt jedoch zwischen 700 g und 1000 g (HEPTNER et al. 1966). Der Frischling verendete nach ca. 1 h ohne jemals aufgestanden und zu den Zitzen gegangen zu sein. Bei einem 2. Frischling wurde eine Brachygnathia sup. mit Verschluss der äußeren Nasenöffnungen und Deformationen im Bereich des Oberkiefers und Nasenraumes festgestellt. Da für das Tier keine Überlebenschance bestand, mußte es getötet werden. 2 weitere Frischlinge wurden kurz nach der Austreibung von der sich hinlegenden Bache erdrückt. Gewöhnlich reagiert sie sofort auf das Quieken ihrer Frischlinge, steht auf und richtet das Nest, um sich erneut hinzulegen. Ausnahmsweise können dabei Verluste durch Erdrücken bzw. Ersticken auftreten. Auch Haussauen in Stresssituationen gefährden ihre Ferkel, da sie ständig ihre Position wechseln und dabei leicht eines der Neugeborenen erdrücken (HAFEZ et al. 1962). Innerhalb weniger Stunden post partum starben 3 Frischlinge, da sie im Nest keine Orientierung hatten und nicht zu den Zitzen fanden. Sie verkrochen sich im Stroh, bis sie an Entkräftung eingingen. (Von dem Wurf mit 13 Frischlingen wurden am Morgen nach der Geburt 7 Frischlinge tot aufgefunden. Da Zeitpunkt und Ursache ihres Todes unbekannt waren, konnten sie in der Auswertung nicht berücksichtigt werden).

Während der Säugeperiode starben 29 Frischlinge (16,7 %), wobei als Hauptursache ungünstige Witterungsverhältnisse (hohe Schneelage, naßkaltes Wetter) zu nennen sind. Die Mortalität der Frischlinge während der gesamten Aufzuchtperiode beträgt 23 %. Auffallend ist die Übereinstimmung der vorliegenden Angaben aus dem Gehege mit Freilanduntersuchungen (BROMLEI 1964; JEZERSKI 1977). Während des ersten Lebensjahres sind klimatische Einflüsse besonders entscheidend für die Ausfallsquote unter den Frischlingen (KOZLO 1970; STUBBE und STUBBE 1977; VOS und SASSANI 1977). In naturnahen Biozöosen kommen noch weitere Verluste durch Freßfeinde hinzu (SLUDSKIJ 1956; BROMLEI 1964; RAKOV 1970).

Danksagung

S. K. H. ERNST AUGUST, Prinz von Hannover, Vorstand der Herzog-von-Cumberland-Stiftung, bin ich für die großzügige Förderung der Schwarzwildforschung in Grünau i. Almtal (Oberösterreich) zu Dank verpflichtet. Weiters gilt mein Dank für seine große Hilfsbereitschaft Herrn OFM Dipl.-Ing. K. HÜTHMAYR, der mir Einrichtungen und Tiere des Cumberland-Wildparkes zur Verfügung stellte. Meinen Lehrern Prof. Dr. Dr. h. c. K. LORENZ und Prof. Dr. H. ADAM danke ich für die vielen Gespräche und wertvollen Ratschläge, die wesentlich zum Gelingen der Forschungsarbeiten beigetragen haben. Meiner Mitarbeiterin Fräulein G. BUTTINGER danke ich für ihren Einsatz bei den Geburtsbeobachtungen und für die Diskussion des Manuskriptes. Herrn Dr. A. GOLDSCHMID, Zoologisches Institut Salzburg, danke ich für Sektion und Befund der Brachygnathie sup. Frau Chr. MARTYS, Landeskrankenanstalten Salzburg, hat in dankenswerter Weise Röntgenaufnahmen des Frischlings angefertigt. Für wertvolle Angaben zur Reproduktionsrate des Schwarzwildes, insbesondere in den Jahren 1974–1976, danke ich Herrn F. SANTNER, Tierpfleger im Cumberland-Wildpark Grünau. Herrn A. ZOHMANN danke ich für Literaturbeschaffung. Die Untersuchungen wurden vom Forschungsfonds des Bundesministeriums für Wissenschaft und Forschung finanziert (Projekt Nr. 2066).

Zusammenfassung

In der Vorbereitungsperiode errichtet die gravide Bache mehrere Ruhenester in der Umgebung des zukünftigen Geburtsplatzes und verteidigt diese Stelle gegen Artgenossen mit Ausnahme ihrer vorjährigen Frischlinge und der eigenen Mutter. Ein deutliches Zeichen einer baldigen Geburt ist das Anschwellen des Gesäuges und die beginnende Milchproduktion in den Zitzen. Da dieser Zeitpunkt individuell sehr unterschiedlich ist, läßt sich daraus kein sicherer Wurftermin bestimmen. Rund 12 bis 15 h vor der Geburt ändert sich das Verhalten der Bache auffällig: Sie ist hyperaktiv und sehr erregt. Auch gegen ihre Frischlinge vom Vorjahr ist sie nun aggressiv und vertreibt sie aus ihrer Nähe. Nach einigen Stunden beginnt sie mit dem Bau des Geburtsnestes, der sich über rund 5,5 h erstreckt. Währenddessen setzt die Geburt mit der Eröffnungsphase ein.

Die Austreibungsphase dauert durchschnittlich 141 ± 63 min. Die Frischlinge werden im Schnitt in 22,4 min geboren, doch kommen sehr große Unterschiede in den Austreibungszeiten vor (1–124 min). Die Mehrheit der Frischlinge wird mit geplatzen Eihäuten (78 %) und mit durchtrennter Nabelschnur (67 %) geboren.

Die Länge der Nachgeburtphase ist abhängig von der Dauer der Austreibungsphase ($r = -0,88$) und beträgt durchschnittlich 69 ± 42 min. Bei langen Austreibungszeiten werden Teile der Fruchthüllen bereits während der Geburt oder zugleich mit dem letzten Frischling ausgeschieden. Nach Beendigung der Geburt frißt die Bache die Nachgeburt.

Die Geburtsdauer betrug im Schnitt 3,3 h ($\bar{x} = 198,84 \pm 34$ min) bei Werten zwischen 162 min und 294 min.

Die meisten Würfe kommen im März eines Jahres (60 %), ein Nebenmaximum liegt im Juli (18,3 %). Dabei handelt es sich um Geburten von Bachen, die im Frühjahr ihren Wurf verloren hatten, erneut befruchtet wurden und dann im Sommer einen Ersatzwurf führten, oder um Jungtiere, die erstmals trächtig wurden. Ein zweimaliges Frischen tritt selten und nur unter bestimmten Voraussetzungen auf. Die Wurfgröße reicht von 1–13 Frischlingen bei einer durchschnittlichen Reproduktionsrate von 5,8 Frischlingen pro Bache. Die Mortalität während der Aufzuchtperiode liegt bei 23 % (40 Frischlinge aus 29 Würfen).

Literatur

- ANDRZEJEWSKI, R.; JEZERSKI, W. (1978): Management of a wild boar population and its effects on commercial land. *Acta Theriol.* **23**, 309–339.
- BOBACK, A. W. (1957): Das Schwarzwild. Verlag Radebeul.
- BRIEDERMANN, L. (1971): Zur Reproduktion des Schwarzwildes in der DDR. *Beitr. Jagd- u. Wildforsch.* **7**, 169–186.
- (1971a): Ermittlungen zur Aktivitätsperiodik des mitteleuropäischen Wildschweines. *Zool. Garten N. F.* **40**, 302–327.
- BROMLEI, G. F. (1964): Das Ussurische Wildschwein (*Sus scrofa ussuricus* Heude). Moskau: Verlag Akad. Wissensch. UdSSR (Russ.).
- EWER, R. F. (1976): Ethologie der Säugetiere. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
- FRÄDRICH, H. (1965): Zur Biologie und Ethologie des Warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas) unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. *Z. Tierpsychol.* **22**, 328–393.
- GOTTSCHLICH, H. J. (1975): Beitrag zur Vermehrung und Entwicklung eines Schwarzwildbestandes. *Beitr. Jagd- u. Wildforsch.* **9**, 204–207.
- GUNDLACH, H. (1968): Brutfürsorge, Brutpflege und Tagesperiodik beim europäischen Wildschwein (*Sus scrofa* L.). *Z. Tierpsychol.* **25**, 955–995.
- HAFEZ, E. S. E.; SUMPTION, L. J.; JAKWAY, J. S. (1962): The behaviour of swine. In: The behaviour of domestic animals. Ed. by HAFEZ E. S. E. London: Bailliere, Tindall & Cox. pp. 334–369.
- HECK, L. (1950): Schwarzwild – Lebensbild des Wildschweines. München: BLV.
- HECK, L.; RASCHKE, G. (1980): Die Wildsau. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
- HEDIGER, H. (1961): Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Basel: Reinhardt AG.
- HENNIG, R. (1981): Schwarzwild. München, Wien, Zürich: BLV Jagdbuch.
- HENRY, V. G. (1968): Length of estrous cycle and gestation in european wild hogs. *J. Wildl. Mangem.* **32**, 406–408.
- HEPTNER, V. G.; NASIMOVIC, A. A.; BANNIKOV, A. G. (1966): Die Säugetiere der Sowjetunion. Bd. I. Jena: VEB G. Fischer.
- JEZERSKI, W. (1977): Longevity and mortality rate in a population of wild boar. *Acta Theriol.* **22**, 337–348.
- JONES, J. E. T. (1966): Observations on parturition in the sow. Part I, II. *Brit. Vet. J.* **122**, 420–426; 471–478.
- KIESSLING, W. (1925): Das Schwarzwild. Neumann – Neudamm.
- KÖNIG, R.; HOFMANN, R. R. (Hrsg.), (1980): Schwarzwildsymposium Giessen. Stuttgart: F. Enke Verlag.

- KOZLO, P. G. (1970): Factors determining the population density of the wild boar (*Sus scrofa*) in the Belovezhskaya Pushcha. Zool. J. **49**, 422–430. (Russ.).
- LINDEMANN, W. (1953): Zu „Zweimaliges Frischen der Bachen“. Wild u. Hund **56**, 120.
- MEYNHARDT, H. (1978): Schwarzwild-Report. Leipzig: Neumann.
- NAAKTGEBOREN, C.; SLIJPER, E. J. (1970): Biologie der Geburt. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
- NOHL, G. (1957): Frischende Bache. Wild und Hund **60**, 311.
- OLOFF, H. B. (1951): Zur Biologie und Ökologie des Wildschweines. Beitr. Tierkde. Tierz. **2**. Frankfurt a. Main: P. Schöps.
- PUTTEN, G. VAN (1978): Schwein. In: Nutztierethologie. SAMBRAUS (Hrsg.). pp. 168–213. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
- RAKOV, N. V. (1970): Todesursachen beim Wildschwein und seine Beziehungen zu Räubern im Amurgebiet. Zool. J. **49**, 1220–1228. (Russ.).
- REELES, H. (1978): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Europäischen Wildschweines (*Sus scrofa*). Dipl.-Arbeit Univ. Kiel.
- SLIJPER, E. J. (1960): Die Geburt der Säugetiere. In: Handbuch der Zoologie. KÜENTHAL (Hrsg.). Berlin: W. de Gruyter. **8/25**, 1–108.
- SLUDSKIJ, A. A. (1956): Das Wildschwein – Ökologie und wirtschaftliche Bedeutung. Alma Ata. (Russ.).
- SMIDT, R. (1937): Beobachtungen bei normalen Schweinegeburten. Diss. Vet. med. HS Hannover.
- SNETHLAGE, K. (1974): Das Schwarzwild. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
- STUBBE, W.; STUBBE, M. (1977): Vergleichende Beiträge zur Reproduktions- und Geburtsbiologie von Wild- und Hausschwein – *Sus scrofa* L. Beitr. Jagd- u. Wildforsch. **10**, 153–179.
- TILLMANN, H. (1951): Zur Geburtshilfe beim Schwein. Tierärz. Umschau **6**, 317–323.
- VOS, A. de; SASSANI A. (1977). Eine Studie der Population des Schwarzwildes (*Sus scrofa*) in dem Mohammad Reza Shah Nationalpark. Z. Jagdwiss. **23**, 126–131.

Anschrift des Verfassers: MICHAEL MARTYS, Institut für Vergleichende Verhaltensforschung, Abt. Tiersoziologie, Österreichische Akademie der Wissenschaften, A-4645 Grünau i. Almtal 11

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

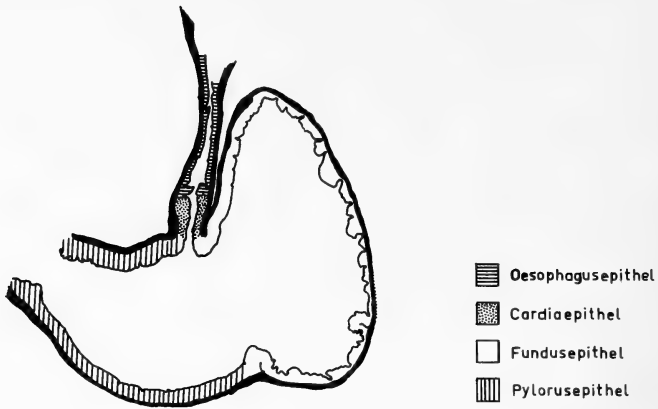
Magendrüsenslänge und -dichte bei *Crocidura russula* und *Suncus etruscus* (Mammalia: Soricidae)

Von ADELHEID GERAETS

Eingang des Ms. 13. 7. 1981

Bei der Untersuchung des Verteilungsmusters von Cardia-, Fundus- und Pylorusepithel im Magen der Etruskerspitzmaus (Abb. 1) erwies sich, daß es dem von MYRCHA (1967) für andere Crocidurinenarten beschriebenen entspricht. Auffällig war dagegen die Kleinheit der Drüsenschläuche. Sie wurden deshalb mit denen von Hausspitzmäusen verglichen.

5–10 µm dicke Paraffinlängs- und -querschnitte des Magens (Färbungen: Azan, PAS, Hämalau-Eosin, Hämalau-Mucikarmin-Aurantia) von 5 *Crocidura russula* und 4 *Suncus etruscus* wurden mit einem Okularmikrometer vermessen. Die Drüsenslänge wurde an längsgetroffenen Drüsenschläuchen gemessen; bei jedem Tier wurden nach Möglichkeit pro Magenregion 10 Einzelschläuche erfaßt. Dies erwies sich für die Cardiaregion wegen ihrer geringen Ausdehnung als nicht möglich. Zudem verlaufen die Cardiadrüsen selten gerade, so daß genaue Längsschnitte selten sind. Deshalb konnte die Cardiadrüsenlänge nur an je einem Vertreter von Haus- und Etruskerspitzmaus erfaßt werden. Die Drüsensdichte wurde mit einem Okularfadennetz von 0,026 bzw. 0,078 mm² ausgezählt. Pro Tier

Verteilung der Epithelien in Oesophagus und Magen von *Suncus etruscus*

wurden für jede Drüsenregion 5 Querschnitte je zweimal ausgezählt. Zur Kontrolle wurde die Drüsendichte auch an Längsschnitten mit dem Okularmikrometer ermittelt: die Anzahl der Drüsenschläuche auf 100 Teilstrichen (= 1,4 mm) wurde gezählt. Dies war jedoch nur in der Fundus- und Pylorusdrüsenregion möglich.

Bei beiden untersuchten Arten finden sich ähnliche Relationen der Länge der drei verschiedenen Drüsentypen zueinander: Die Cardiadrüsen sind am längsten, die Fundusdrüsen erreichen bei *Crocidura* 56 %, bei *Suncus* 57 %, die Pylorusdrüsen bei *Crocidura* 78 % und bei *Suncus* 81 % der Cardiadrüsenlänge. In den absoluten Längen unterscheiden sich die Arten deutlich voneinander. Die Drüsenlängen der Hausspitzmaus übertreffen die der Etruskerspitzmaus um jeweils etwa die Hälfte (Tab. 1). Die gefundenen Unterschiede sind für die Fundusdrüsen signifikant ($p < 0,01$), für die Pylorusdrüsen nicht.

Auch die Drüsendichte ist bei beiden Arten verschieden (Tab. 2); der Dichteunterschied ist darauf zurückzuführen, daß der Durchmesser einer Einzeldrüse bei *Suncus etruscus* geringer ist als bei *Crocidura russula*. Cardia- und Fundusdrüsendichten unterscheiden sich signifikant ($p < 0,01$), der Unterschied zwischen den Pylorusdrüsendichten läßt sich nicht absichern.

Tabelle 1

Länge der Magendrüsen bei *Crocidura russula* und *Suncus etruscus*
(Angaben in mm, Standardabweichungen in Klammern)

	Cardia	Fundus	Pylorus
<i>Crocidura russula</i>	0,32 (-)	0,18 (0,02)	0,25 (0,06)
<i>Suncus etruscus</i>	0,21 (-)	0,12 (0,01)	0,17 (0,01)

Tabelle 2

Magendrüsendichte bei *Crocidura russula* und *Suncus etruscus*
(Anzahl pro mm², Standardabweichungen in Klammern)

	Cardia	Fundus	Pylorus
<i>Crocidura russula</i>	727 (35)	1390 (484)	1786 (636)
<i>Suncus etruscus</i>	1332 (138)	2451 (611)	2315 (352)

Die geringere Dicke der Drüsenschicht bei der kleineren Art wird somit kompensiert durch eine größere Anzahl an Einzeldrüsen pro Flächeneinheit.

Literatur

MYRCHA, A. (1967): Comparative studies on the morphology of the stomach in the Insectivora. Acta Theriol. 12, 233–244.

Anschrift der Verfasserin: Dr. ADELHEID GERAETS, Via Sfossato, I-07020 Luogosanto

Der Riesenabendsegler (*Nyctalus lasiopterus*) in Afrika nachgewiesen

VON FRIEDERIKE SPITZENBERGER

Naturhistorisches Museum Wien

Eingang des Ms. 12. 11. 1981

Anlässlich der Bestandsaufnahme der Säugetierfauna des Kuf-Nationalparks bei Beida, Cyrenaika, Libyen, im August 1981 wurden auch 3 Riesenabendsegler gefangen. *Nyctalus lasiopterus* war bisher nur aus Europa bis W-Asien, von Portugal bis zum Ust-Urt-Plateau (BOROWSKII und WORONZOW 1970) bzw. Iran (ETEMAD 1970) bekannt (Abb. 1).

Die näheren Funddaten der 3 libyschen Exemplare sind: 9. 8. 1981 Wadi Kuf (32°42'N/21°34'E) ♂ aus Deckenkolk einer Halbhöhle; 19. 8. 1981 (Cyrene 32°47'N/21°49'E) 2 ♂ bei abendlichem Netzfang vor Apollobrunnen. Die beiden Fundorte liegen im Jebel Akhdar, einem bis zu 800 m aufragenden karstigen Küstenplateau. Es weist besonders im



Die Verbreitung des Riesenabendseglers (*Nyctalus lasiopterus*) in Europa und Afrika (Quellen s. Literaturverzeichnis)

Bereich des Kuf-Nationalparks noch ausgedehnte und teilweise gut erhaltene Wälder von *Juniperus excelsior* und *Cupressus sempervirens* auf. Dieses Gebiet scheint für den mediterrane bis aride Wald- und Waldsteppengebiete bevorzugenden Riesenabendsegler eine ideale Lebensstätte zu bieten. Bemerkenswert ist der Fund eines Riesenabendseglers in einem Deckenkolk einer Halbhöhle. Bisher wurden als Tagesschlafplätze für diese Art ausschließlich Baumhöhlen angeben.

Tiergeographisch betrachtet ist der Riesenabendsegler nur eines von mehreren paläarktischen Elementen (z. B. *Microtus mustersi*) in der Säugetierfauna der Cyrenaika.

Danksagung

Für die Einladung zur Erforschung der Säugetierfauna des Kuf-Nationalparks und für die Organisation unseres Aufenthaltes dort danke ich der Regierung der Sozialistischen Libysch-Arabischen Volks Jamahiriya und dem Arab Center for the Studies of Arid Zones and Dry Lands, vertreten durch Mr. M. DAWA und Mr. ABDUL SALAM ABDUL KADER.

Literatur

- ABELENEZEV, W. I.; PIDOPLITSCHKO, I. G. (1956): Fauna Ukraini. Tom 1. Ak. Nauk. Ukr. SSR, Kiew.
- BAUER, K. (1956): Zur Kenntnis der Fledermausfauna Spaniens. Bonn. Zool. Beitr. 7, 296–320.
- BOBRINSKI, N. A.; KUSNEZOV, B. A.; KUSJAKIN, A. P. (1965): Opređelitel mljekopitajuschtschich SSSR, Usd. Prosweščtschenije. Moskau.
- BOROWSKI, S. G.; WORONZOV, N. N. (1970): *Nyctalus lasiopterus* in the West Aral Territory. Zool. Zhurn. 49, 942.
- BÜRGER, P.; CERVENÝ, J. (1979): Large noctule, *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) in the collections of the Museum of South Bohemia. Lynx n.s. 20, 105–106.
- DANKO, S. (1974): Der Großabendsegler, *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) in der Tschechoslowakei. Lynx n.s. 15, 5–8.
- DESFAYES, M. (1965): Les Chauves-Souris. Bull. de la Murithienne 32, 1–5.
- DUMITRESCU, M.; TANASACHI, J.; ORGHIDAN, T. (1963): Raspindirea chiropterelor R. P. Romina. Lucr. Inst. spél. „Emil Racovita“ 1–2, 509–575.
- ETEMAD, E. (1970): A note on the occurrence of the Giant Noctule, *Nyctalus lasiopterus* Schreber, 1780, in Iran (Chiroptera: Vespertilionidae). Mammalia 34, 547.
- FATIO, V. (1869): Faune de Vertébrés de la Suisse. Vol. 1. Mammifères. Genève et Bâle: H. Georg.
- GULINO, G.; DAL PIAZ, G. (1939): I Chiroteri Italiani. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino 47, 1–43.
- HANÁK, V.; JOSIFOV, M. (1959): Zur Verbreitung der Fledermäuse Bulgariens. Säugetierkundl. Mitt. 7, 145–151.
- HEIM DE BALSAC, H. (1932): Un Chéiroptère nouveau pour la faune française: *Nyctalus maximus* (Fatio), représenté dans les collections du Muséum. Bull. Mus. Nat. Hist. nat. 4, 162–164.
- HEIM DE BALSAC, H.; BEAUFORT, F. DE (1968): La statut des Noctules (*Nyctalus*) en France. Mammalia 32, 204–206.
- HEINRICH, G. (1935): Über die von mir im Jahre 1935 in Bulgarien gesammelten Säugetiere. Mitt. Naturw. Inst. Sofia 9, 33–48.
- KAHMANN, H. (1962): Neue Ergebnisse in der Säugetierforschung in der Türkei. Säugetierkundl. Mitt. 10, 112–116.
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. Trustees Brit. Mus. London.
- PALMEIRIM, J.; RAMOS, M.; DIAS, D. (1979): Bats from Portugal in the Collection of Museu Bocage (Mammalia, Chiroptera). Arq. Mus. Bocage 7, 53–66.
- RUPRECHT, A. (1970): *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) – a new species in the fauna of Poland. Acta Theriol. 15, 370–372.
- SCHÄFER, H. (1973): Der Großabendsegler, *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) in der Hohen Tatra. Erstnachweis für die Tschechoslowakei. Säugetierkundl. Mitt. 21, 78–79.
- TOPÁL, G. (1976): New records of *Vespertilio murinus* Linnaeus and of *Nyctalus lasiopterus* (Schreber) in Hungary. Vertebr. Hung. 17, 9–13.
- TOSCHI, A.; LANZA, B. (1959): Fauna d'Italia. Vol. IV: Mammalia. Bologna: Ed. Calderini.
- WOLF, H. (1940): Zur Kenntnis der Säugetierfauna Bulgariens. Mitt. Naturw. Inst. Sofia 13, 153–158.
- (1964): Der Großabendsegler – *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) – in Griechenland. Säugetierkundl. Mitt. 12, 183–184.

Anschrift der Verfasserin: DR. FRIEDERIKE SPITZENBERGER, Naturhistorisches Museum Wien, 1. Zoologische Abt., Burggring 7, A-1014 Wien

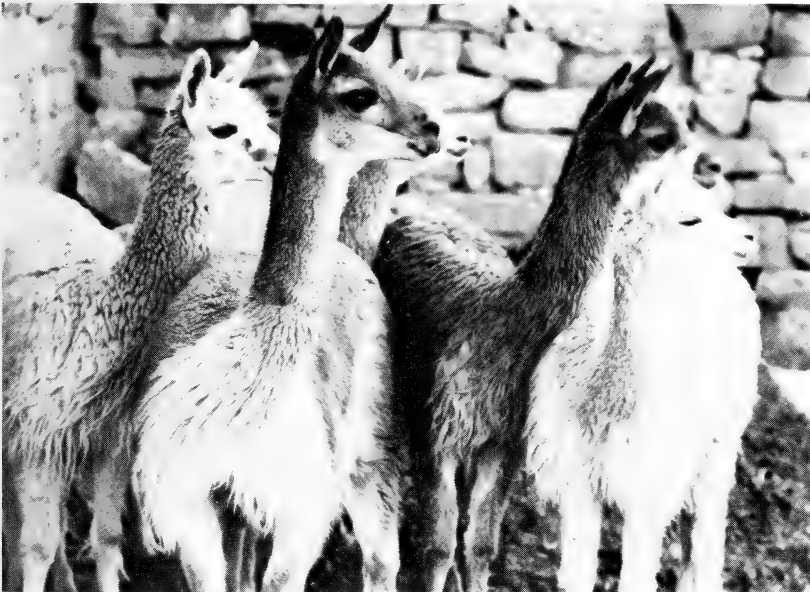
Note on Vicuna \times Alpaca hybrids

By H. DE MACEDO

Receipt of Ms. 25. 11. 1981

The possibility of getting hybrids crossing vicuna, *Vicugna vicugna*, and alpaca, *Lama guanicoe* forma pacos (sensu BOHLKEN 1961), is an old established fact. But by no means is this an easy task since the named species do not breed freely even when their flocks are in close proximity, a rather common situation in the Peruvian highlands. An adult male vicugna will never copulate with a female alpaca unless the first has been timely imprinted to a member of the second species. Therefore, the Peruvian native breeders use exclusively a vicuna previously reared from earliest age by an alpaca whenever they want to get the hybrid called 'pacovicuna'.

To obtain a vicuna male involves the hunting of a just newborn animal. Thus, a native shepherd-hunter first spots a flock of pregnant vicunas at the proper season (January to March) and then waits daily for the instant of parturition. At this very moment, he releases one or better, two hunting dogs brought to help him and approaches the newborn as quickly as possible either by foot or on horseback, trying to lasso and then to embrace the young beast which little time after birth, is able to run as rapidly as its mother being then impossible to be reached. It was precisely by this procedure that the shepherds of my ranch 'Checayani' (Azangaro province of the Department of Puno, Peru) succeeded to seize a young male vicuna that was presented to me as a birthday's gift in March 1965. We all agreed that this animal should be lactated and reared by an alpaca which had lost her own offspring, in order that when put into a harem of young female alpacas, we could get the



First generation of Vicuna \times Alpaca hybridization, so called pacovicunas

corresponding hybrids. This came true in March 1967 and shortly after, I took the picture here offered to the readers. All shown animals belong to that particular first generation (F_{x_1}). The alpacas of the parental flock were not pure strains and this fact is reflected in the great deal of variation seen in the offspring.

It is also of interest to remember that the Peruvian alpaca breeders distinguish two strains or varieties. One of these is called 'huacaya' and has coarse and rather short wool. The name 'huacaya' comes from the aymara word huacaa, meaning ordinary or common. The other alpaca variety is called 'suri' and has long silky wool. The word suri is the aymara name of the Lesser Rhea or Peruvian 'ostrich' *Pterocnemia pennata*. No doubt the name of the alpaca variety refers to the similarity of its wool with the long and soft loose webbed plumage of the bird which inhabits the highlands between the Puno and Moquegua Departments.

My endeavours to get further pacovicunas came to an end with the loss of my property in 1968, due to the Peruvian agrarian reform.

Literature

BOHLKEN, H. (1961): Haustiere und Zoologische Systematik. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. 76, 107–113.

Author's address: Prof. Dr. HERNANDO DE MACEDO, Director, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Apartado 11434, Lima 14, Peru

Thermopräferenz bei der Gemeinen Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*)

Von U. SCHMIDT und U. MANSKE

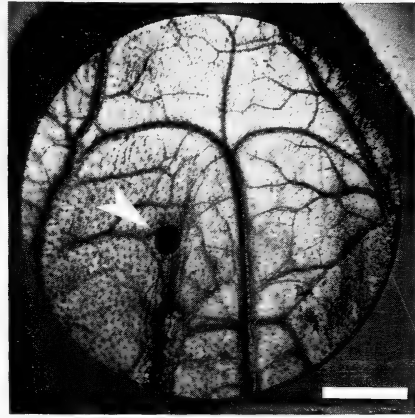
Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 8. 12. 1981

Der Nahrungserwerb stellt die sanguivore Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*) vor Orientierungsprobleme, die allein mit Hilfe der Echoortung nicht gelöst werden können. Besonders bei der Auswahl eines geeigneten Beutetieres und bei der Selektion der Bißstelle müssen andere Sinnesmodalitäten z. B. Geruchs- und/oder Thermosinn, eine Rolle spielen. Obwohl *Desmodus* unter natürlichen Bedingungen wohl ausschließlich vom Blut homöothermer Vertebraten lebt, gibt es bisher keinerlei Hinweise darauf, daß thermische Reize bei der Lokalisation der Nahrungsquelle von Bedeutung sind. Unsere Versuche sollten klären, ob die Auswahl der Bißstelle von thermischen Reizen beeinflusst werden kann.

Für die Experimente standen 2 adulte *Desmodus* (1,1) und 7 Hauskaninchen (Belgische Riesen) als Beutetiere zur Verfügung. Die Vampirfledermäuse waren in einem Flugkäfig (110 × 70 × 100 cm) untergebracht, an dessen einer Stirnseite 3 Isolierkäfige (30 × 20 × 30 cm) angeschlossen. Die Vampire waren daran gewöhnt, defibriniertes Rinder- oder Schweineblut aus Vogeltrinkröhrchen zu fressen, die von außen in die Türen der Isolierkäfige eingeschoben wurden.

Vor den Präferenztests wurde jede Fledermaus 14 Tage lang darauf dressiert, Blut aus den Kaninchenohren aufzunehmen. Die Kaninchen waren in passenden Käfigen festgelegt;



Vampirbiß (Pfeil) an einem Kaninchenohr. Nur der Hautbezirk in der Kreisöffnung war den Vampirfledermäusen für das Beißen zugänglich.
(Balkenlänge 1 cm)

ein Ohr wurde zwischen zwei Kunststoffstreifen (Trovidur®) geklemmt. Einer der Streifen besaß eine kreisförmige Öffnung (\varnothing 4,5 cm), die eine Hautpartie als Bißstelle freigab (s. Abb.). Diese Halterung wurde an der Futterstelle plaziert; die Mitte der Öffnung befand sich 5,5 cm über dem Käfigboden, in Kopfhöhe einer stehenden Vampirfledermaus. Beide Vampire akzeptierten sofort das Kaninchenohr und fraßen regelmäßig während des jeweils 30minütigen Versuchs. Keines der Kaninchen wurde durch den Blutverlust geschädigt; die Beutetiere zeigten auch keinerlei Schmerzreaktion beim Biß oder Unruhe beim Fressen des Vampirs (SCHMIDT und MANSKE 1973; GREENHALL 1976).

Bei den Präferenztests wurden beide Ohren simultan verwendet und die Ohrhalterungen in zwei nebeneinanderliegenden Isolierkäfigen angebracht (der dritte Käfig diente dem gerade nicht im Experiment stehenden *Desmodus* als Aufenthaltsraum). Hinter dem einen Ohr wurde ein Kühlelement befestigt, das andere blieb unbeeinflusst; die Position des kalten Ohres war zufallsgemäß festgelegt. Unmittelbar nach jedem Versuch wurde die Oberflächentemperatur der dem Vampir zugänglichen Hautbezirke gemessen. Jeder *Desmodus* wurde an 11 Tagen untersucht.

Die Bißstellen befanden sich zumeist im mittleren Bereich des verfügbaren Areal; es ließ sich keine Korrelation zur Durchblutung der Haut aufzeigen. 12 der 50 Bisse erfolgten in die Arteria auricularis posterior, die stets im zentralen Teil der Öffnung verlief, die Mehrzahl lagen in dem Anastomosengebiet (Abb.). Wenn eine Wunde zu wenig Blut lieferte, wurde sie mit der Zungenspitze erweitert, bis entweder ein Gefäß angeschnitten oder das Ohr durchbohrt war.

Das Wahlverhalten der Fledermäuse während der Präferenztests war sehr charakteristisch: Die Vampire liefen mehrmals zwischen beiden Käfigen hin und her, inspizierten die Ohren, indem sie ihre Nase auf wenige Millimeter an die Hautoberfläche heranbrachten und begannen erst dann an der ausgewählten Bißstelle zu lecken. 17mal bevorzugten sie dabei das warme Ohr, 5mal bissen sie in das kalte; diese Bevorzugung ist hochsignifikant (z-Test, $p < 0,01$). Die Oberflächentemperatur des warmen Ohres schwankte zwischen 27,4 und 33,8 °C, die des kalten zwischen 12,9 und 23,8 °C. Bei den 5 Bissen in das kalte Ohr lag die mittlere Temperaturdifferenz um ca. 2 °C niedriger (ΔT : $11,5 \text{ °C} \pm 1,6$; Temperatur des kalten Ohres: $19,4 \text{ °C} \pm 1,1$; $\bar{x} \pm s$), als bei den Bissen in die warme Hautstelle (ΔT : $13,9 \text{ °C} \pm 2,5$; Temperatur kaltes Ohr: $17,7 \pm 2,8$).

Die Versuche zeigen, daß *Desmodus* bei der Auswahl der Bißstelle thermische Reize berücksichtigt. Dadurch wird die Lokalisation einer geeigneten Hautpartie erleichtert. Eine thermische Orientierung könnte es z. B. dem Vampir ermöglichen, beim Fressen an Rindern oder Pferden zwischen dem kalten Huf und dem durchbluteten Hufansatz, einer bevorzugten Bißstelle (CRESPO et al. 1971), zu unterscheiden. Physiologische Untersu-

chungen müssen zeigen, ob bei *Desmodus* der Thermosinn als Anpassung an die Ernährungsweise besser ausgebildet ist als bei anderen Fledermausspezies.

Literatur

- CRESPO, R. F.; BURNS, R. J.; LINHART, S. B. (1971): Comportamiento del vampiro (*Desmodus rotundus*) durante su alimentacion en ganado bovino en cautiverio. *Tecn. Pecuaria Mexico* **18**, 40-44.
- GREENHALL, A. M. (1976): The biting and feeding habits of the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *J. Zool. London* **168**, 451-461.
- SCHMIDT, U.; MANSKE, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). *Z. Säugetierkunde* **38**, 14-33.
- Anschrift der Verfasser:* Prof. Dr. U. SCHMIDT und Dr. Dr. U. MANSKE, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

BEKANNTMACHUNGEN

Einladung

Die 56. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. findet von Montag, den 27. September, bis Freitag, den 1. Oktober 1982, in Salzburg statt.

Vorläufiges Programm

- Montag, 27. September: Anreisetag
Ab 19.00 Uhr Begrüßungsabend im Peterskeller, Petersbezirk 1 – Zugang von der Franziskanergasse
- Dienstag, 28. September: Institutsgebäude Akademiestraße 26, Hörsaal 340
9.00 Uhr: Begrüßung und Eröffnung durch den 1. Vorsitzenden
anschließend Vorträge
17.00 Uhr: Mitgliederversammlung
abends: Begrüßung durch Stadt und Land Salzburg.
Kammerkonzert
- Mittwoch, 29. September: Institutsgebäude Akademiestr. 26, Hörsaal 340, Vorträge
- Donnerstag, 30. September: vormittags: Institutsgebäude Akademiestr. 26, Hörsaal 340, Vorträge
nachmittags: Führung durch den Tiergarten Salzburg durch Herrn Oberst FRIEDRICH LACCHINI
- Freitag, 1. Oktober: Exkursion zum Steinbock-Freigehege Blühmbachtal und zum Institut für Vergleichende Verhaltensforschung – Abteilung Tiersoziologie – in Grünau im Almtal

Bitte melden Sie Vorträge für die Tagung – die in der Regel nicht länger als 15 Minuten dauern sollten – möglichst frühzeitig, spätestens aber bis zum 15. Mai 1982, bei Prof. Dr. HANS-JÜRGEN KUHN, Anatomie der Universität, Kreuzberg 36, D-3400 Göttingen, an.

Den Tagungsort betreffende und organisatorische Fragen beantwortet Herr Dr. ALFRED GOLDSCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestr. 26, A-5020 Salzburg.

**International Symposium on Vertebrate Morphology Giessen,
August 22nd through 26th 1983**

It is the purpose of this meeting to present an overview of the current knowledge in the field of vertebrate morphology, emphasizing functional aspects of the major organ systems.

The symposium will consist of sessions on the major organ systems. However, special emphasis will be devoted to the following topics:

- interrelations between various organ systems
- influence of the absolute size upon organ systems
- relationships between embryology and ecology
- evolution of functional systems, including the
- documentation by paleontology

No parallel sessions are scheduled. Besides introductory reviews, there will be oral presentations as well as poster sessions.

It would be useful if those colleagues who plan to attend the symposium would write to:

Prof. Dr. Dr. H.-R. Duncker
Dept. of Anatomy and Cell Biology
University of Giessen
Aulweg 123
D-6300 Giessen/W.-Germany

BUCHBESPRECHUNGEN

DEBLASE, A. F.; MARTIN, R. E.: **A Manual of Mammalogy with Keys to Families of the World.** 2. Ed. Dubuque, Iowa: Wm. C. Brown Co. Publ. 1981. 436 pp. US \$ 15.15.

Dieser „Grundriß der Säugetierkunde“ liegt nun in 2. erweiterter Auflage vor. Er ist bestimmt als Leitfaden für Kurse über Säugetiere im Rahmen des Unterrichts an den amerikanischen Universitäten. Das Schwergewicht liegt dabei auf Belangen der Systematik. In den einleitenden Kapiteln werden die taxonomisch wichtigen Merkmale – wie Schädel, Gebiß, Haut und Haar, Hörner und Geweihe – behandelt, dann Fortpflanzung und Populationsdynamik. Der Hauptteil ist ein Bestimmungsschlüssel, der über die Ordnungen zu den rezenten Familien der Säugetiere führt. Kapitel über Statistik, Altersbestimmung, Sammlungstechniken (auch für Ektoparasiten) u. a. beschließen den Band. Bei den einzelnen Kapiteln ist in der Regel weiterführende Literatur genannt, außerdem finden sich am Ende ein Literaturverzeichnis und ein Register.

Das Buch ist für Studenten sicher eine nützliche Hilfe. An deutschen Universitäten dürften so ausführliche Säugetierkurse leider Ausnahmereischeinungen sein. H. BOHLKEN, Kiel

BRINK, J. M. VAN; VORONTSOV, N. N. (eds.): **Animal genetics and evolution.** The Hague: Dr. W. Junk Publishers 1980. 393 pp., 180 figs., 65 tables. US \$ 99.-. ISBN 90-6193-602-0

Die erheblichen Fortschritte der Populationsgenetik und der Karyologie (Cytogenetik) in den letzten Jahren beruhen einerseits auf Verfeinerungen der Methodik, andererseits aber nicht zuletzt auf

der Verbreiterung der Faktenkenntnisse und der zunehmenden Einsicht in Zusammenhänge. Der Überblick über das Gewonnene wird aber erschwert durch die hohe Spezialisierung der Bearbeiter auf einzelne Organismengruppen. So ist es zu begrüßen, daß eine Auswahl von 40 Beiträgen auf dem XIV. Internationalen Genetiker-Kongreß in Moskau 1978, die speziellen Problemen der Evolutions- und Populationsgenetik der Tiere gewidmet waren, im vorliegenden Sammelband zusammengefaßt und in englischer Sprache den Interessenten zugänglich gemacht wird. Dreiviertel der Beiträge stammen von russischen Forschern. Der außerordentlich breit gefaßte Rahmen und die hohe Spezialisierung der Einzelbeiträge machen eine inhaltliche Besprechung im einzelnen auf dem zur Verfügung stehenden Raum unmöglich. Die Hälfte der Beiträge befaßt sich mit karyologischen Problemen an Säugetieren. 6 Beiträge sind Studien an Insekten, 1 an Vögeln und 3 niederen Vertebraten gewidmet. Der Rest behandelt generelle Fragen. Der Hauptwert der Veröffentlichung dürfte darin zu sehen sein, daß eine derartige Synopsis des Standes der Spezialforschung den Weg zu einer allgemeinen, vergleichenden Populations- und Evolutionsgenetik freimacht.

Die Ausstattung des Bandes ist ausgezeichnet, der Preis allerdings recht hoch.

D. STARCK, Frankfurt/M.

RENNER, E.: Mathematisch-statistische Methoden in der praktischen Anwendung. Pareys Studentexte Bd. 31. 2., Neubearb. Auflage. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1981. 112 Seiten, 11 Abb., 62 Tabellen sowie 13 tabell. Übersichten. Balacron brosch. DM 24,-. ISBN 3-489-76034-4

Dieses Buch wendet sich an den großen Personenkreis von Examenskandidaten, Doktoranden, technischen und wissenschaftlichen Mitarbeitern, die nicht in Statistik ausgebildet sind, sich aber dennoch bei Arbeiten häufig statistischer Methoden bedienen müssen. Auf theoretische Grundlagen der Statistik wird bewußt nicht eingegangen, statt dessen erfährt der Leser als Anwender, wie Daten sinnvoll aufbereitet werden, um Aussagen über Verteilung, Mittelwert, Varianz, Korrelation und Meßfehler machen zu können. An Hand von Symbol-Urlisten werden ihm die statistischen Verfahren hierzu anschaulich vorgestellt und an einfachen Beispielen praktisch erläutert. Für die Durchführung von Rechenoperationen und bei der Lösung einfacher statistischer Probleme leistet dieses Büchlein ausgezeichnete Hilfestellung.

P. EBINGER, Hannover

FORTMEYER, H. P.: Thymusaplastische Maus (nu/nu), thymusaplastische Ratte (rnu/rnu). Haltung, Zucht, Versuchsmodelle. Schriftenreihe „Versuchstierkunde“ H. 8. Berlin, Hamburg: Paul Parey 1981. 94 S., 10 Abb., 6 Tab. DM 58,-. ISBN 3-489-75818-8

Die autosomal-rezessive Mutante nu/nu der Hausmaus wurde 1966 beschrieben (FLANAGAN). Während bei anderen haarlosen Mutanten der Labormaus das Haarkleid sich anfangs noch normal entwickelt und der Haarverlust erst nach dem ersten Haarwechsel auftritt, fehlt das Haarkleid bei nu-Mäusen von der Geburt an. Zwar treten auch bei dieser Mutante Haaranlagen auf, doch brechen die Haare während des Durchbruchs auf Grund von Verhornungsanomalien sofort ab.

Die Haarlosigkeit ist stets kombiniert mit einer Thymusaplasie, doch ist die Haarlosigkeit offenbar nicht die Folge der Thymusaplasie. Die Thymusaplasie macht die nu-Maus zu einem idealen Versuchstier für Transplantationsversuche für Immunologie und Krebsforschung, da die Abstoßreaktion fehlt.

Das vorliegende Bändchen behandelt in knapper, aber vollständiger und klarer Weise alle einschlägigen Fragen, die mit den morphologischen und immunbiologischen Besonderheiten des neuen Versuchstieres verbunden sind, wie vor allem Besonderheiten der Haltung, Ernährung, Pathologie und Aufzucht. Anwendungsmöglichkeiten und Versuchstechniken (immunbiologisch, operativ) werden berücksichtigt. Anschließend folgt ein Kapitel über die vergleichbare Mutante rnu bei der Laborratte. Ein umfangreiches Schrifttumsverzeichnis beschließt den Band. Das Werk kann als wichtiges Hilfsmittel vor allem für Experimentalforscher warm empfohlen werden.

D. STARCK, Frankfurt/M.

REMMERT, H.: Arctic Animal Ecology. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag 1980. 250 S., 156 Abb., 28 Tab. Brosch. DM 37,-.

Die Arbeiten über die morphologischen und physiologischen Adaptationen arktischer Tier- und Pflanzenarten sowie über die Populationsdynamik arktischer Wirbeltiere sind in dem einschlägigen Schrifttum weit verstreut. Übersichtliche Synopsen sind bisher kaum erschienen. Eine der ersten war die von L. IRVING (1972, in eben demselben Verlag wie der vorliegende Titel), wo hauptsächlich die physiologischen Adaptationen an die niedrigen Temperaturen diskutiert wurden. Thematisch umfangreicher ist der vorliegende Band. H. REMMERT beschreibt die in der arktischen Region liegenden Ökosysteme, wobei er gleichbedeutend sowohl auf die abiotischen Faktoren als auch auf die

biotischen Faktoren besonderes Gewicht legt. Das kommt zum Ausdruck in den Fallstudien, die in sehr anschaulicher Weise die jeweiligen Verhältnisse vor Ort beschreiben: Spitzbergen, Abisko, Point Barrow, Devon Island, um nur einige zu nennen. Die Ergebnisse von Spitzbergen, wo der Autor hauptsächlich gearbeitet hat, werden häufig in der vergleichenden Diskussion herangezogen. Neben den terrestrischen Ökosystemen werden auch die limnischen und marinen berücksichtigt.

Säugetierbiologisch von besonderem Interesse sind die Kapitel über die Populationszyklen (*Microtus*, *Clethrionomys*, *Lemmus*), die saisonalen Wanderungen (*Rangifer*, Pinnipedia, Cetacea) und alle jene Stellen, in denen über die Bedeutung einer Säugetierart im Energiehaushalt des Ökosystems berichtet wird (*Lepus*, *Rangifer*, *Ovibos*). Besonders zahlreich sind die Beispiele, die die Stellung des Rentiers innerhalb des Ökosystems der Tundra beschreiben.

Literaturmäßig etwas eingehender belegt wünscht man sich die Oszillationen von Wiesel (*Mustela*), Fuchs (*Vulpes*) und den anderen infrage kommenden Carnivora-Populationen. Das gilt sowohl für die textliche Schilderung als auch für die bildlichen Darstellungen.

Der Autor befaßt sich auch mit den Artbildungsprozessen in der Holarktis, ein Problemfeld, das sicher weiterhin seine Diskussionswürdigkeit behält, was sich in den nach wie vor unterschiedlichen Ansichten über den Art-Unterarten-Status ausdrückt. In diese Problematik führen die ausgewählten Beispiele hervorragend ein.

Vielleicht wäre es bei dem lehrbuchartigen Charakter, den die Abhandlung hat, günstig gewesen, wenn in den Legenden der bildlichen Darstellungen nach den Trivialnamen auch die wissenschaftlichen Namen oder nur diese aufgeführt worden wären. Das würde z. B. die Benutzung der Abbildungen erleichtern. Für eine vertiefende Arbeit ist es auch von Vorteil, wenn hinter jeder Abbildung die Literaturstelle angegeben ist, sofern es sich nicht um Originalabbildungen handelt. Die Schwarz-weiß-Fotografien lassen manchmal in ihrer Deutlichkeit etwas zu wünschen übrig, was ihre Aussagekraft merklich mindert.

Die von J. WISER durchgeführte Übersetzung läßt sich erfreulich fließend lesen. Die inhaltliche Darstellung ist nicht allein beschreibender, sondern problematisierender Art, so daß der Band in dieser Gestaltung als Lehrbuch gut benutzbar ist, und die sehr glücklich ausgewählten Beispiele als Diskussionsgrundlage herangezogen werden können. Nicht zuletzt aus diesem Grunde wird „Arctic Animal Ecology“ in den Hochschulen eine geeignete Aufnahme finden. R. SCHRÖPFER, Osnabrück

CIOCHON, R. L.; CHIARELLI, A. B. (eds.): **Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift**. New York, London: Plenum Press 1980. 528 pp. US \$ 49.50, ISBN 0-306-404877

Der inhaltsreiche Band ist die stark erweiterte und überarbeitete Publikation von Beiträgen eines Symposions während des Internationalen Primatologenkongresses 1979 in Bangalore. Diese zentrieren sich auf folgende Probleme: I. Welche Aussagen können heute auf Grund palaeontologischer, morphologischer, biochemischer Befunde über den phylogenetischen Ursprung der Platyrrhini gemacht werden? II. Wie ist die stammesgeschichtliche Beziehung zwischen Platyrrhinen und Catarrhinen zu verstehen? III. Welche Bedeutung kommt in diesen Zusammenhängen den neuen Auffassungen über Kontinentaldrift zu?

Eine umfassende und klare Einführung zur Drifttheorie, besonders zur Frage der Entstehung des Atlantiks, mit vielen Details durch den Geophysiker D. H. TARLING bietet eine hervorragende Basis für die biologischen Beiträge. Hervorgehoben sei die Feststellung, daß eine transatlantische Immigration nach Südamerika auf Grund der geologischen Voraussetzungen im Eozän möglich war (Meeresströmungen ost-westlich, Vorkommen von Inselketten mit Distanzen von etwa 200 km). Hingegen wäre die Distanz Nordamerika-Südamerika größer als die transatlantische Strecke, und die Strömungsverhältnisse wären ungünstig für einen Nord-Süd-Transport.

Sechs Beiträge (MCKENNA, WOOD, LAVOCAT, HOFFSTETTER, GINGERICH, ROSENBERGER/SZALAY) behandeln die Palaeontologie und Palaeobiogeographie südamerikanischer Mammalia im allgemeinen, der Primaten im besonderen. Das Problem der Caviomorpha-Phiomorpha, das so viele Analogien zur Platyrrhinen-Catarrhinen-Phylognese aufweist, wird eingehend berücksichtigt. Vergleichend-morphologische Probleme und Argumente werden unter drei Gruppen (Zähne/Gebiß, craniale Strukturen und andere Organe) behandelt. Hervorgehoben seien MATERS Beitrag über Nasenknorpel und Vomeronasalkomplex, CARTMILLS Versuch, Ausbildung des knöchernen Abschlusses der Orbita gegen die Temporalgrube bei Tarsiiformes und Simiae mit dem Auftreten einer retinalen Fovea in Korrelation zu bringen, und LUCKETTS umfassende Analyse der Frühentwicklung und Placentation bei Primaten und Hystricognathen. Der argumentative Wert morphologischer Fakten bei phylogenetischen Überlegungen hängt weitgehend von dem Verständnis der Einzelfunde und ihrer Wertung ab. Diese Voraussetzung wird von der Mehrzahl der Autoren beachtet. Demgegenüber dürfte es für evolutionsbiologische Deutungen ziemlich unerheblich sein, wenn ein einheitliches System nach einer Vielzahl von Mikromerkmalen abgesucht wird (etwa 30 Merkmale an der Haut oder eine Vielzahl von Oberflächenstrukturen am Spermienkopf) und diese, ohne daß Bedeutung und konstruktive Zusammenhänge berücksichtigt werden, rein numerisch gewertet werden.

Karyologische (CHIARELLI) und biochemische Befunde (SARICH, CRONIN, BABA, DARGA, GOODMAN) werden ausführlich berücksichtigt. Im Gegensatz zu einigen morphologischen Beiträgen bemühen sich die Autoren um eine synthetische Bearbeitung unter Beachtung der palaeontologischen, phylogenetischen und biogeographischen Ergebnisse. Zusammenfassende Erörterungen der beiden Herausgeber schließen den Band ab.

Der Leser muß, um Einblick in die Vielfalt der Meinungen und Argumentationen zu gewinnen, auf das Original verwiesen werden. Zusammenfassend können wir feststellen, daß die eingangs hervorgehobenen Fragen noch keineswegs einheitlich beantwortet werden können. Konsens besteht darüber, daß Platyrrhinen und Catarrhinen monophyletisch sind. Hingegen bleiben Ort und Zeitpunkt der Dichotomie noch unter Diskussion. Eine Mehrzahl von Autoren nimmt heute die Herkunft der Platyrrhinen von afrikanischen Praecatarrhinen an und akzeptiert auf Grund der geophysikalischen Ergebnisse eine transatlantische Immigration in Südamerika im Eozän. Der Diskussion abweichender Meinungen (Diphylie der Simier; Abstammung der Platyrrhina von nordamerikanischen Omomyiden; Entstehungszentren der Affen in Nordostasien, Wanderung über die Behringstraße in die Amerikas und südwärts über S-Asien nach Afrika) wird breiter Raum eingeräumt.

Im ganzen handelt es sich um eine sehr beachtenswerte Neuerscheinung, die eine Fülle von neuen Befunden enthält, für Evolutionsbiologen, Tiergeographen, Palaeontologen und Morphologen unentbehrlich ist und eine Synthese des heutigen Wissensstandes bietet, von der zweifellos Impulse ausgehen werden.

D. STARCK, Frankfurt/M.

MUIZON, CH. DE: **Les Vertébrés fossiles de la formation Pisco (Pérou)**. I. Deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène de Sud-Sacaco. Paris: (Edit. A.D.P.F.) 1981. XII + 150 S., 11 Taf. Trav. Inst. Franç. Etud. Andines 22 (= Rech. grand. civil. Mém. 6).

Der erste Teil einer Bearbeitung der Wirbeltierfauna aus der pliozänen Pisco-Formation in Peru behandelt die vielleicht interessantesten Fossilfunde aus diesen marinen Küstenablagerungen der jüngsten Tertiärzeit, nämlich die Seehunde (Phocidae). Die Fauna setzt sich aus Haien, Knochenfischen, Krokodilen, Vögeln und Säugetieren zusammen, unter denen auch Otariiden vertreten sind.

Der Fauna kommt vor allem in tiergeographischer Hinsicht große Bedeutung zu, was speziell für die Phociden gilt. Das pliozäne Alter der Pisco-Formation ist durch die Mikroflora und radiometrische Daten gesichert. Die Evertebratenfauna weist auf etwas wärmere Wassertemperaturen als gegenwärtig hin.

Die beiden, auf ziemlich vollständigen Skeletten beruhenden Phociden-Taxa werden als neue Gattungen und Arten (*Piscophoca pacifica* n. g. n. sp. und *Acrophoca longirostris* n. g. n. sp.) beschrieben. Es sind Angehörige der Monachinen. *Piscophoca pacifica* steht zwar im allgemeinen *Monachus* nahe, zeigt jedoch Apomorphien mit den Lobodontini (Gehörregion) und scheint ein Abkömmling von *Monotherium aberratum* zu sein, der im Jung-Miozän in den Pazifik eingewandert ist.

Acrophoca longirostris ist gleichfalls ein Angehöriger der Lobodontini, der durch den langen Fazialschädel und die geringen Schwimmanpassungen im postcranialen Skelett von den heutigen Lobodontini abweicht. *Acrophoca* wird vom Verfasser in die zu *Hydrurga* führende Linie gestellt. *Acrophoca longirostris* ist als Küstenbewohner wesentlich häufiger nachgewiesen als *Piscophoca pacifica* als mehr pelagische Art.

Mit dem Nachweis von *Piscophoca* ist der Ausbreitungsweg der Monachinen in die Antarktis längs der pazifischen Küste Südamerikas im Jungtertiär dokumentiert, wie ihn der Referent schon vor Jahren angenommen hat.

E. THENIUS, Wien

NICKEL, R.; SCHUMMER, A; SEIFERLE, E.: **The Anatomy of the Domestic Animals**. Vol. 3.: The Circulatory System, the Skin, and the Cutaneous Organs of the Domestic Mammals. By SCHUMMER, A.; WILKENS, H.; VOLLMERSHAUS, B.; HABERMEHL, K.-H. Transl. by SILLER, W. G., and WIGHT, P.A.L. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1981. 630 pp., 439 figs., 172 in colour. DM 186,-; US \$ 98,-. ISBN 3-489-55618-6

In the set of five volumes of English translations of the well-known German textbook of veterinary anatomy „Lehrbuch der Anatomie der Haustiere“ the third part is now available. Four authors participated in the writing of this book: the late A. SCHUMMER as well as H. WILKENS present the chapters on blood, heart, and arteries as well as veins, B. VOLLMERSHAUS describes the lymphatic organs and the lymphatic vessels, and K.-H. HABERMEHL deals with the integument and its specialized structures. Comparative aspects are emphasized and seven domestic mammalian species are considered: dog, cat, horse, pig, and three representatives of the Pecora: goat, sheep, and cow. Only about 120 of the 439 illustrations are taken from other sources, most others are originals. All figures are of

very high standard and are most instructive. It is of great use to the reader that not only the structures considered in the text are illustrated, but also the neighbouring organs with their topographic relations. The numbers representing different structures in the figures sometimes make it difficult to „read“ the illustrations. Full names of the structure – or at least clear abbreviations – might have improved the clearness of the figures. In the chapters on blood vessels comparative tables give a clear overview of the circulatory system.

The terminology used is in Latin whenever a term appears for the first time, but subsequently the anglicized version is applied. This makes reading of the text easier without losing clearness and accurateness. It is obvious that all four authors – as well as the two translators – endeavoured to present a clear, readable, and scientifically precise text. This aim has been fully accomplished. The connection between structure and function is emphasized and practical applications of anatomical findings are carefully considered, e.g., in the case of clinical diagnosis and meat inspection. This beautifully produced volume, which is a textbook as well as a source of reference (Bibliography: 40 pages!), will certainly find its readers and friends in English-speaking countries. P. LANGER, Giessen

BAKER, R. R.: **Human navigation and the sixth sense.** London, Sidney, Auckland, Toronto: Hodder and Stoughton 1981. 138 pp. £ 8.95. ISBN 340-26082-3

Die allgemein verbreitete Ansicht, daß der Mensch im Gegensatz zu vielen Wirbeltieren keinen Richtungssinn besäße, wird vom Autor in Frage gestellt. In Analogie zu den Verfrachtungsversuchen mit Vögeln wurden Versuche mit Studenten angestellt (Verfrachtung über etwa 50 km mit Sichtblende, Veränderungen des magnetischen Feldes), die Hinweise auf die Fähigkeit zur unbewußten Perzeption magnetischer Einflüsse ergaben. Die Bestätigung von anderer Seite bleibt zunächst abzuwarten. Argumente und Hypothesen werden mit Vorsicht vorgetragen. Das Büchlein enthält eine interessante Zusammenstellung von Orientierungs- und Navigationsmethoden ohne Instrumente bei Naturvölkern. Das Buch dürfte das Interesse von Verhaltensphysiologen und Anthropologen beanspruchen. D. STARCK, Frankfurt/M.

APFELBACH, R.; DÖHL, J.: **Verhaltensforschung.** Eine Einführung. 3. neubearb. u. erw. Aufl. Stuttgart und New York: Gustav Fischer 1981. 193 S., 71 Abb., 2 Tab. DM 12,80. ISBN 3-437-20236-7

Die Autoren geben eine kurzgefaßte Einführung in die Verhaltensforschung als biologische Disziplin, welche mit anderen Teilgebieten der Biologie in vielfältigen Wechselbeziehungen steht. Sie wenden sich vornehmlich an den jüngeren Biologiestudenten, dem die Denkweisen der biologischen Verhaltensforschung nahegebracht werden sollen. Das geschieht mit sehr guten Begriffserläuterungen sowie detaillierten Arbeitsanleitungen. Hilfreich sind die vielen Zitate, gerade auch aus kurzen Publikationen und Doktorarbeiten. So werden Arbeitsweisen dieses Fachgebietes in der hier eigenen Sprache vorgestellt, wodurch das Interesse zum Studium der Originalliteratur angeregt wird. Weiter findet der Student gute Hilfen zur Erarbeitung verhaltensbiologischer Literatur.

Neben zahlreichen aktuellen Ergänzungen sowie vielen instruktiven Zeichnungen bringt die 3. Auflage folgende Änderungen: Im 4. Kapitel (Zentralnervöse und hormonelle Bedingungen) wird in einem neuen Abschnitt die zentralnervöse Kontrolle der Lauterzeugung abgehandelt. An vielen Stellen hat man weiter Befunde zur Ethologie des Menschen eingearbeitet.

Insgesamt bietet dieses Taschenbuch dem Biologiestudenten wertvolle Hilfen zum Einstieg in die Verhaltensbiologie. DORIT FEDDERSEN, Kiel

JAMESON, E. W. Jr.: **Patterns of Vertebrate Biology.** Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1981. 477 pp., 164 figs., DM 63,-. ISBN 3-540-90520-0

Aus einer Serie von Spezialvorlesungen zur Biologie der Vertebraten hat der Autor nach annähernd 30 Jahren Tätigkeit vorliegendes Buch zusammengestellt. Darin werden folgende Abschnitte behandelt: 1. Stammesgeschichte der Vertebraten; Mechanismen der Evolution; Zoogeographie; Migrationen; 2. Atmung; Nahrung und Ernährung; Thermoregulation und Wasserhaushalt; Aktivität und saisonale Lethargien; 3. Sinneswahrnehmung; Signalgebung; 4. Reproduktion; Wachstum; Populationsdichten.

Es werden grundsätzliche Phänomene der Wirbeltierbiologie aufgezeigt und behandelt. Säugetiere finden angemessene Berücksichtigung. Die Auswahl von Beispielen für extreme Lebensbedingungen und besondere Adaptationen aus allen Wirbeltiergruppen und aus allen Kontinenten läßt auf einen fundierten Wissensstand des Autors schließen. Das Buch ist ausgewogen konzipiert, kurzgefaßt und verständlich geschrieben. Die Auswahl der Abbildungen ist geeignet, beschriebene Sachverhalte zu verdeutlichen. Als Grundriß der Vertebratenbiologie ist das Buch zu empfehlen, da es sowohl allgemein informiert als auch zu vertieften Studien in speziellen Fragen anregt. D. KRUSKA, Hannover

BATESON, P. P. G.; KLOPFER, P. H. (eds.): **Perspectives in Ethologie**. Vol. 4: Advantages of Diversity. New York, London: Plenum Press 1981. VII + 249 S., \$ 25.-

Die Folge „Perspectives in Ethologie“ setzt sich in unkonventioneller und z. T. provozierender Art und Weise mit der Ethologie auseinander mit dem Ziel, Anregungen zu geben und eine kritische Auseinandersetzung mit dem Fachgebiet zu fördern. Band 4 enthält Beiträge von Ethologen und Wissenschaftlern anderer bzw. benachbarter Disziplinen, die auf die Gefahren zu einseitiger Forschungen hinweisen und eine fachübergreifende Orientierung sowie eine größere Vielseitigkeit in der Verhaltensforschung fordern. Dabei werden stammesgeschichtliche Fragen sowie genetische, biochemische (neurobiologische), mathematische und juristische Aspekte in Zusammenhang mit ethologischen Forschungen und Aussagen diskutiert.

Dieses Buch wendet sich in erster Linie an Wissenschaftler, die in der Verhaltensforschung bzw. in benachbarten Fachgebieten arbeiten.

R. LÖHMER, Hannover

COIMBRA-FILHO, A. F.; MITTERMEIER, R. A. (Eds.) 1981: **Ecology and behaviour of neotropical primates**. Vol. 1. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências 1981. 496 pp. Ca. US \$ 25,-

Die Neuweltaffen sind gegenüber den altweltlichen katarrhinen Primaten lange Zeit vernachlässigt worden. In den letzten Jahren setzte eine stürmische Entwicklung ein, so daß beispielsweise die umfangreiche Krallenaffenmonographie von HERSHKOVITZ aus dem Jahre 1977 schon jetzt in vielen Punkten überholt ist.

Der vorliegende erste Band einer auf zwei Bände angelegten Monographie der Platyrrhinen ist in 11 Kapitel gegliedert, von denen sich die ersten drei mit der Systematik rezenter und fossiler Primaten der Neuen Welt beschäftigen, während die folgenden acht jeweils das gegenwärtige Wissen über eine Gattung zusammenfassen (*Callimico*, *Aotus*, *Callicebus*, *Saimiri*, *Cebus*, *Pithecia*, *Chiropotes*, *Cacajao*).

Im ersten Kapitel behandelt ROSENBERGER die Klassifikation auf der Ebene höherer Taxa und wirft dabei die seit GRAY (1821) einheitlich akzeptierte Systematik, die Trennung in Callitrichidae und Cebidae, über den Haufen. Die Platyrrhinen werden in zwei Familien aufgeteilt: erstens die Cebidae mit *Cebus*, *Saimiri* (mit seinen fossilen Verwandten) und den Krallenaffen einschließlich *Callimico*, und zweitens die Atelidae mit allen übrigen Neuweltaffen. Es ist schade, daß ROSENBERGER derartig weitreichende Schlußfolgerungen zieht, ohne die zugrunde liegenden Fakten bisher hinreichend darzulegen. Zustimmung wird man ROSENBERGER darin, daß es sich bei den charakteristischen Merkmalen der Krallenaffen um im Rahmen der Platyrrhinen apomorphe und nicht um plesiomorphe Merkmale handelt. Die angekündigten weiteren Veröffentlichungen zu diesem Thema wird man gespannt erwarten.

Im umfangreichsten Kapitel des vorliegenden Bandes geben MITTERMEIER und COIMBRA-FILHO eine Übersicht über das System rezenter Platyrrhinen. Dieser Beitrag ist mit 69 Photographien hervorragend illustriert, von denen eine Reihe freilich schon früher zum Teil mehrfach veröffentlicht waren, einige jedoch wichtige neue Dokumente sind. Leider sind diese nicht optimal reproduziert. In manchen Abschnitten bedauert man, daß auf ungeklärte Fragen der Systematik nicht hinreichend aufmerksam gemacht ist, so ist es bis heute unklar, ob im westlichen Amazonasbecken mehrere Arten von *Aotus* und *Saimiri* sympatrisch vorkommen.

Der Beitrag von ROSE und FLEAGLE über die Fossilgeschichte der Primaten in der Neuen Welt holt im Rahmen der vorliegenden Monographie etwas weit aus. Er gibt beispielsweise eine Übersicht über die Microsyopidae, Plesiadapidae und andere Familien fossiler nordamerikanischer Prosimier, handelt die acht Gattungen fossiler Platyrrhinen jedoch etwas kursorisch ab. Die verschiedenen Hypothesen über den Ursprung der Platyrrhinen (Entstehung aus nordamerikanischen Prosimiern oder gemeinsame Wurzeln mit den Katarrhinen Afrikas) werden umrissen.

Die folgenden acht Kapitel, die sich jeweils mit einer Gattung rezenter Neuweltaffen beschäftigen, sind im allgemeinen wie das Kapitel über *Saimiri* von BALDWIN und BALDWIN gegliedert: Beschreibung der Arten, Übersicht über frühere Untersuchungen in Gefangenschaft und Feldstudien, Beschreibung des Habitats, Nahrung und Nahrungsaufnahme, Populationsdynamik (Gruppenzusammensetzung, Populationsdichte, Aktivitätsrhythmen, Reviergröße, Schlafplätze, Beziehungen zu anderen Tieren desselben Habitats), Sozialverhalten (einschließlich Geburt und Jugendentwicklung, Spielverhalten, Beziehungen zu erwachsenen Tieren, Grooming, usw.), Reproduktionsbiologie (jahreszeitliche Zyklen, Gravidität, Oestrus, Paarungsverhalten), Kommunikation, Lokomotionsverhalten, Literatur. Die nicht englischsprachige Literatur ist teilweise berücksichtigt. Die umfangreichen Literaturverzeichnisse bei jedem Kapitel erleichtern zwar dem Leser das Auffinden der zitierten Stellen, es hätte sich jedoch insgesamt durch ein gemeinsames Literaturverzeichnis viel Platz sparen lassen, da einzelne Arbeiten in jedem Kapitel zitiert werden.

Die vom Leser der einzelnen Kapitel erwarteten Vorkenntnisse differieren so stark, daß nicht ganz klar ist, an wen sich diese Monographie vorwiegend wendet. Die einfache Ausstattung (Paperback,

kein Hochglanzpapier) bedauert man zwar bei den Halbtonbildern, sie wird dem Band durch den relativ günstigen Preis jedoch eine weite Verbreitung sichern. Der zweite Band soll die restlichen Gattungen der Neuweltaffen und zusammenfassend die Ökologie behandeln. H.-J. KUHN, Göttingen

NIETHAMMER, J.: **Säugetiere, Biologie und Ökologie.** UTB 732. Stuttgart: Eugen Ulmer 1979. 288 S., 75 Abb., 43 Tab., DM 22,80.

Das Taschenbuch „Säugetiere“ – Biologie und Ökologie – ist aus einer gleichnamigen Vorlesung des Autors hervorgegangen und bietet nicht nur dem Studienanfänger einen reizvollen Einstieg in das Gebiet der Säugetierkunde. Die Kapitel Fortbewegung, Orientierung, Ernährung, Wärmehaushalt, Schutz und Tarnung, Kommunikation, Fortpflanzung, Entwicklung, Einpassung in den Jahreszyklus und extreme Lebensräume geben mit ihren zahlreichen Beispielen eine umfangreiche und gute Übersicht über die Lebensweise der Säugetiere. Vergleichende Hinweise heben die physiologischen, morphologischen oder verhaltensbiologischen Anpassungen der Säugetiere hervor. Die Kapitel über Populationsstatistik sowie über die ökologische Rolle der Säugetiere und den Einfluß des Menschen betrachten die Säugetiere aus ökologischer Sicht. Die kapitelweise zusammengefaßte, umfangreiche Literatur ermöglicht dem Interessierten leicht eine Vertiefung in die jeweils gewünschten Themen.

Das Anliegen des Autors, die Biologie der Säugetiere nicht als ein abgeschlossenes Wissensgebiet, sondern als eines mit vielen offenen Fragen darzustellen, ist sehr gut gelungen.

C.-D. STURM, Hamburg

DAY, M. H. (Ed.): **Vertebrate Locomotion.** Symposia of the Zoological Society of London 48. London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco: Academic Press 1981. 472 pp. US \$ 89.50. ISBN 0-12-613348-4

Möglichkeiten zur Fortbewegung sowie Effektivität und Modus von Motilität haben große evolutive und adaptive Wertigkeit. Das Studium von Anatomie und Physiologie des Bewegungsapparates differenter Lokomotionstypen bei Vertebraten auf unterschiedlichem Evolutionsniveau und bei unterschiedlicher Adaptation ist daher von Interesse. Die Zoological Society of London und die Anatomical Society of Great Britain and Ireland setzten sich daher auf einem gemeinsamen Symposium zum Ziel, 300 Jahre nach GIOVANNI BORELLIS ‚De Motu Animalium‘ (1680) Beiträge zu dieser Thematik auf dem heutigen Wissensstand zusammenzufassen. Im vorliegenden Buch sind 17 Beiträge über Schwimmen, Fliegen, Gehen, Laufen und arborikole Fortbewegung veröffentlicht. Einzelne Themen sind u. a.: Analysen von Schwimmbewegungen bei *Gadus morhua*; Antriebsmechanismen bei aquatischen Wirbeltieren; Lokomotion von Plattfisch-Larven; Struktur und Funktion von Fischmuskulatur; Organisation des Zentralnervensystems von Fischen in Beziehung zur Lokomotion; Fluganpassung bei Vertebraten (Gleiten bei Fischen, Amphibien, Reptilien, Säugetieren; Fliegen bei Vögeln und Säugern); Echolokation und Ortung beim Flug; Einsatz der Muskulatur beim Fliegen, Schwimmen und Laufen unter Aspekten des Energiehaushaltes; Evolution von Haltung und Gangart bei Tetrapoden; funktionale Adaptation bei Extremitätenknochen; Allometrie der Körperproportionen von Primaten; arborikole Lokomotion von Primaten.

Das Buch gibt einen Überblick über die Vielseitigkeit spezieller Fragestellungen. Es ist geeignet, über den aktuellen Wissensstand zu informieren und zu vertiefenden weiterführenden Studien in vielen Bereichen anzuregen.

D. KRUSKA, Hannover

CSUTI, B.: **Type Specimens of Recent Mammals in the Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley.** University of California Publications Vol. 114. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press 1980. VII + 75 pp. US-\$ 8.50

Das 1908 gegründete Museum of Vertebrate Zoology der University of California besitzt zur Zeit eine 156 000 Nummern umfassende Säugetiersammlung, die auch 334 Typus-Exemplare (Holotypen) ausschließlich amerikanischer Arten und Unterarten enthält. 268 von ihnen stammen aus den westlichen Vereinigten Staaten, die übrigen aus sonstigen Teilen Nord- und Südamerikas. Die vorliegende Übersicht führt in systematischer Folge alle Typusexemplare auf, nennt das Zitat der Erstbeschreibung und den nach der letzten Revision gültigen Namen, Umfang und Zustand des Sammlungsstückes, Körpermaße und Gewicht, ausführliche, nach Sammlernotizen ergänzte Fundortangaben, Sammeldatum, Namen und Nummer des Sammlers. Eine regional und alphabetisch geordnete Liste des Typenmaterials beschließt die informative, für den Taxonomen wichtige Übersicht. Eine praktische und nachahmenswerte Zusammenstellung.

J. NIETHAMMER, Bonn

NIETHAMMER, J.; KRAPP, F. (Hrsg.): **Handbuch der Säugetiere Europas**. Bd. 1: Rodentia. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft 1978. 476 S., 85 Abb. Subskriptionspreis: DM 234,-, sonst: DM 328,-. ISBN 3-400-00458-8

Das Handbuch der Säugetiere Europas, konzipiert nach dem Vorbild Handbuch der Vögel Mitteleuropas, konnte nach mehreren vergeblichen Planungen doch noch erscheinen. Dieses ist der Bereitschaft der Herausgeber und vieler sachkundiger Autoren zu danken, sich einer so mühevollen Aufgabe wie der Erstellung eines solchen Werkes zu unterziehen.

Von den fünf vorgesehenen Bänden liegt der erste seit geraumer Zeit vor. Dem Hauptteil dieses ersten Bandes sind nach einer Einführung und einer Benutzungsanleitung knappe Erläuterungen u. a. zur Systematik, zum Skelett, zur Ökologie und zum Verhalten der Säugetiere sowie ein Ordnungsschlüssel vorangestellt. Ebenfalls mit Bestimmungsschlüsseln (nach äußeren Merkmalen, nach dem Schädel, nach den Zähnen) für die Nagerfamilien beginnt dieser Hauptteil. Sodann werden auf rund 400 S. Sciuiriden, Castoriden, Gliriden und Muriden abgehandelt. Nach allgemeinen Vorbemerkungen zu den Familien (u. a. Diagnose, Verbreitung, Verwandtschaftsbeziehungen, Gattungsschlüssel) werden die einzelnen Arten ausführlich dargestellt. Diese Darstellung umfaßt nach der Diagnose eine detaillierte Beschreibung inkl. der Angaben in Tabellen zusammengefaßter zahlreicher, auf Individuen bezogener Maße. Zu diesen Beschreibungen gehören ferner in der Regel mehrere Abbildungen wichtiger Strukturen und Organe. Es folgen Text- und Karteninformationen zur Verbreitung sowie Hinweise zur Merkmalsvariation, Paläontologie, Ökologie, Jugendentwicklung und zum Verhalten. Für jede Art ist ein gesondertes Literaturverzeichnis angelegt.

Eine so umfassende Darstellung jeder einzelnen Spezies (z. B. 22 S. für *Apodemus sylvaticus*) ist nur möglich, wenn kompetente Sachkenner sich jeweils einer oder weniger Arten annehmen. Neben den Herausgebern sind folgende Wissenschaftler für den ersten Band tätig gewesen: K. BECKER, W. BÖHME, H.-A. FREYE, F. DIETERLEN, A. RUZIC, H. REICHSTEIN, H. M. STEINER, G. STORCH, S. SULKAVA und H. WILTAFSKY. Zu recht merkt THEODOR HALTENORTH, der bereits vor dem zweiten Weltkrieg die Herausgabe des Handbuches ins Auge gefaßt hatte, in seinem Geleitwort an, daß es zumindest so unentbehrlich sein wird wie MILLER's „Catalogue of the Mammals of Western Europe . . .“. Wenn damit der Bedarf eines umfassenden Werkes über die europäischen Säugetiere für den deutschen Sprachraum festgestellt wird, so soll hier ergänzt werden, daß die wissenschaftliche Qualität dieses ersten Bandes und seine vorzügliche Ausstattung trotz des hohen Preises erwarten lassen, daß das Handbuch fester Bestandteil der Bücherei jedes Mammologen sein wird.

H. SCHLIEHMANN, Hamburg

STARCK, D.; FIEDLER, K.; HARTH, P.; RICHTER, J. (Hrsg.): **Biologie**. Eine Vorlesungsreihe für Mediziner und Naturwissenschaftler. Weinheim, Deerfield Beach (Florida), Basel: Verlag Chemie 1981. 1118 S., 666 Abb., 80 Tab. DM 88,-. ISBN 3-527-25821-3

Aus einer interdisziplinären Vorlesungsreihe von Medizinern und Naturwissenschaftlern an der Universität Frankfurt ist vorliegender Band entstanden. Er soll in erster Linie Studierende über die üblichen exemplarischen Darstellungen hinaus informieren, ohne allzu stark vereinfachenden Beschneidungen der angesprochenen Problemkreise unterworfen zu sein. Die Abhandlungen sind in folgenden Themenkreisen zusammengefaßt: Übergreifende Aspekte und Evolution; Zelle; Stoffwechsel und -transport; Lokomotion und Biomechanik; Information im Organismus; Mikrobiologie, Virologie, Molekularbiologie und Genetik; Ökologie (Lebewesen und Umwelt); Krankheit als biologisches Problem; Leistungen pflanzlicher Organismen; Verhalten und seine Grundlagen. Die Bearbeitung der einzelnen Abhandlungen teilen sich 33 sachkompetente, vorwiegend Frankfurter Autoren. Alles in allem wird in jedem Abschnitt die Vielfalt der Lebenserscheinungen unter evolutiven Aspekten vor Augen geführt und abschließend der Mensch in den Vordergrund der Betrachtung gestellt. Die Palette der Themen ist sehr groß und vielfältig. Sie weicht von herkömmlichen Lehrbüchern ab, und gerade dadurch gewinnt dieses Buch an Interesse. Auf das weite Themenangebot mögen folgende, stellvertretend genannte Überschriften hinweisen: Grundprobleme der Biologie und ihre Geschichte (STARCK); Beiträge der Biologie zum Selbstverständnis des Menschen (KUHN); Grundlagen der Mikroskopie (RICHTER); Sexualzyklus des Menschen (TAUBERT/KUHL); Genschirurgie (BRENDL); Ökologie der Oberrheinebene (SCHÄFER); Entzündung, Schock und Krebs (HÜBNER); Pflanzenzüchtung (BUTTERFASS); etc.

Alle Beiträge zeichnen sich durch einen verständlichen und deutlichen Text aus und durch instruktive und klare Abbildungen. Besonders zu betonen sind klare Definitionen von Fachausdrücken. Das Buch stellt eine interessante, vielseitige und anregende Informationsquelle dar, nicht nur für Mediziner, sondern auch für alle biologisch interessierten Laien und Fachkenner. Wegen der zahlreichen Bezüge auf den Menschen ist es sicherlich auch für Lehrer an Gymnasien von Nutzen.

D. KRUSKA, Hannover

Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungswahl von Gams- und Rotwild

unter besonderer Berücksichtigung der mikrobiellen Besiedlung und der Verdauungsvorgänge im Pansen. Von Ute Drescher-Kaden. Heft 12 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung“; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde“. 1981. 108 Seiten mit 29 Abbildungen und 30 Tabellen. Kartoniert 54,- DM

Bei weiterem Rückgang der Viehhaltung im Alpengebiet gilt es zu prüfen, ob ein der tragbaren Wilddichte entsprechendes Vorkommen von wildlebenden Wiederkäuern auf aufgegebenen Almen und Ödland zur alternativen Nutzung geeignet wäre. Um hierbei alle Ansprüche des in den betreffenden Biotopen lebenden Wildes zu erfassen, sind neben Studien über Wohn- und Aktionsbereiche, Aktivitätszyklen und Sozialverhalten speziell auch ernährungsphysiologische Untersuchungen erforderlich.

Diesem Ziel dienen vergleichende, in sieben Gebieten des Alpenraumes an Gams- und Rotwild durchgeführte ökophysiologische Untersuchungen sowie Vergleichsmessungen am Rotwild eines Gebietes der Voralpenregion. Die in Feldversuchen gewonnenen Ergebnisse verdeutlichen die Zusammenhänge zwischen Ausbildung des Verdauungstraktes und artspezifischer Nahrungswahl unter wechselnden Ernährungsbedingungen, geben Einblick in mikrobielle Besiedlung und Fermentationsleistungen des Pansens und erlauben die Zuordnung von Gams und Rotwild als „intermediäre Ernährungstypen“.

Angesprochen sind Tier- und Ernährungsphysiologen, ferner Ökologen, Wildbiologen, Forstwirte, Landschaftspfleger und Gehegetierärzte, die ihre Wildkenntnisse vertiefen möchten und Kriterien zur Beurteilung von Biotopkapazitäten suchen.

Palatability and Flavor Use in Animal Feeds. Schmackhaftigkeit des Futters und Flavor-Anwendung

First International Symposium on Palatability and Flavor Use in Animal Feeds, 10.–11. October 1978 in Zurich. 18 Vorträge, zusammengestellt von Hans Bickel. Heft 11 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung“; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde“. 1980. 148 Seiten mit 27 Abbildungen und 77 Tabellen. Texte englisch, deutsch oder französisch, mit je einer englischen und deutschen, in einem Fall auch französischen Zusammenfassung. Kartoniert 58,- DM

Wesentliche Voraussetzung der heutigen, auf hohe Leistung ausgerichteten Tierproduktion ist eine bedarfsgerechte Fütterung. Welche Möglichkeiten sich Wissenschaft und Praxis bieten, um durch Verwendung von Flavor den Geschmack des Futters zu verbessern, wird in 18 Beiträgen dieses Heftes geprüft.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 232,- DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 43,- DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

ETHOLOGISCHES WÖRTERBUCH

ETHOLOGICAL DICTIONARY

VOCABULAIRE ETHOLOGIQUE

Deutsch

Englisch

Französisch

1000 Wörter Ethologie. Von Dr. Armin Heymer, Brunoy/Frankreich. Unter Mitarbeit namhafter Fachwissenschaftler aus Europa und Nordamerika. 1977. 238 Seiten mit 138 Abbildungen. Balacron broschiert DM 28,-

„Der Verfasser hat das Problem einer mehrsprachigen Terminologie in sehr geschickter Weise gelöst. Er bringt nicht etwa hintereinander drei Lexika der berücksichtigten Sprachen, sondern geht von den deutschen Fachausdrücken aus, die in alphabetischer Reihenfolge das Grundgerüst bilden. Ausschlaggebend war die Überlegung, daß ein sehr großer Teil des Schrifttums, insbesondere in den frühen Jahren der Verhaltensforschung, in deutscher Sprache veröffentlicht wurde und viele Grundbegriffe zunächst deutsch formuliert wurden. Dem Stichwort wird jeweils eine eingehende sachliche Erläuterung beigegeben. Die sprachliche Erklärung des Terminus wird, soweit nötig, berücksichtigt. Dem deutschen Text folgt das englische und dann das französische Stichwort gleichfalls mit ausführlicher Erläuterung. Zahlreiche Abbildungen und die Verwendung verschiedener Drucktypen sowie Indices in den drei Sprachen erleichtern das Auffinden. Es ist zu hoffen, daß das Werk eine weite Verbreitung findet und zur Verständigung beiträgt.“

Zeitschrift für Säugetierkunde – D. Starck

“With the increasing number of behavioural publications in the most important languages English, German and French, terminological confusion also grew and thus the need for an ethological dictionary giving nomenclature. It may therefore be regarded as a great merit of the author to have compiled such a competent ethological dictionary. The selection of about 1000 entries indicates the necessary restriction of the material, individual species being treated more comprehensively than others because of their many years of treatment by ethologists. On the other hand, the recent sphere of human ethology is already well represented. Numerous entries are accompanied by instructive illustrations. All in all, it is a valuable aid to all teachers and students of zoology, human ethology and psychology which will, in particular, also facilitate access to an important branch of science to interested persons in the rising countries of the Third World.”

Mundus, Stuttgart – Prof. Dr. H. Mergner

“Comme toutes les sciences neuves, l'éthologie souffre d'un certain flou terminologique, et les chercheurs sont parfois amenés à manipuler des notions qui ne sont pas encore bien définies. Le travail d'A. Heymer comble une lacune évidente en ce domaine et pose les bases d'un véritable effort de conceptualisation dans les sciences du comportement. L'équivalence des termes en trois langues offre aux chercheurs un outil de travail précieux en levant l'équivoque qui pèse parfois sur des traductions approximatives ou incomplètes: là, chaque terme est suivi d'une explication en allemand, en anglais et en français qui lève toute ambiguïté. Trois index complètent l'ouvrage et permettent de se rapporter aisément au terme recherché. C'est un travail unique qui se révélera d'une très grande utilité pour les chercheurs, les enseignants et les étudiants des sciences du comportement.”

“La Recherche”

Berlin

**PAUL
PAREY**

Hamburg

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

- Stephan, H.; Kuhn, H.-J.: The brain of *Micropotamogale lamottei* Heim de Balsac, 1954. – Das Gehirn von *Micropotamogale lamottei* Heim de Balsac, 1954 129
- Schmidt, U.; Joerman, G.; Schmidt, Christel: Struktur und Variabilität der Verlassenheitslaute juveniler Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). – Structure and variability of the isolation calls of juvenile vampire bats (*Desmodus rotundus*) 143
- Schäfer, M. W.: Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus *Mus musculus domesticus* Rutty. Teil I. – Analysis of exploratory behaviour in different strains and generations of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Rutty). Part I 149
- Schmidt, Christel: Behavioural and neurophysiological studies of the olfactory sensitivity in the albino mouse. – Verhaltensphysiologische und elektrophysiologische Untersuchungen zur Riechfähigkeit von Albinomäusen 162
- Silliläinen, E.: Habitat selection and fluctuations in numbers in a population of the arctic hare (*Lepus timidus*) on a subarctic fell in Finnish Forest Lapland. – Zur Selektion des Habitats und zur Fluktuation des Bestandes von Schneehasen (*Lepus timidus*) auf einem subarktischen Fjäll im Waldlappland Finnlands 168
- Sterner, F.: Quelques observations ethologiques sur l'Hydropote de Chine, *Hydropotes inermis* (Swinhoe, 1870) en captivité. – Some ethological observations on *Hydropotes inermis* (Swinhoe, 1870) in captivity. – Einige ethologische Beobachtungen am chinesischen Wasserreh, *Hydropotes inermis* (Swinhoe, 1870), in Gefangenschaft 175
- Wissenschaftliche Kurzmitteilungen
- Šerstoš, L.: A note on the sexual behaviour in red deer hind. – Bemerkungen über das Sexualverhalten einer Rothirschkuh 185
- Sthammer, J.: Mausschläfer (*Myomimus* Ognev, 1924) in Afghanistan. – Mouse-tailed dormouse (*Myomimus* Ognev, 1924) in Afghanistan 187
- Buchbesprechungen 190



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam – W. FIEDLER, Wien – H. FRICK, München – W. HERRE, Kiel – H.-G. KLÖS, Berlin – H.-J. KUHN, Göttingen – B. LANZA, Florenz – T. C. S. MORRISON-SCOTT, London – J. NIETHAMMER, Bonn – H. REICHSTEIN, Kiel – M. RÖHRS, Hannover – D. STARCK, Frankfurt a. M. – F. STRAUSS, Bern – E. THENIUS, Wien – W. VERHEYEN, Antwerpen

SCHRIFTFLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. SCHLIEMANN, Hamburg – D. KRUSKA, Hannover

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigelegt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Vorbehalt aller Rechte: Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e.V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e.V., dem Bundesverband deutscher Banken e.V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e.V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA): The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distribution, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see "Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List" of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holst.

Z. Säugetierkunde 47 (1982) 3, 129–192
InterCode: ZSAEA 7 47 (3), 129–192 (1982)

Mit zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

The brain of *Micropotamogale lamottei* Heim de Balsac, 1954

By H. STEPHAN and H.-J. KUHN

Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neurobiologische Abteilung, Frankfurt a. M.
and Anatomisches Institut der Universität, Göttingen

Receipt of Ms. 8. 12. 1981

Abstract

Studied the brain of *Micropotamogale lamottei*. It differs markedly from the brains of "average Insectivora" by less developed olfactory structures and a larger medulla oblongata. The large size of the latter is caused by a marked enlargement of the nucleus of the spinal trigeminal tract. Since similar characteristics are present in all water-adapted Insectivora, such as *Linnogale*, *Potamogale*, *Neomys*, *Desmana*, and *Galemys*, they are thought to be related to predatory habits in limnetic ecosystems. The trigeminal system, innervating the strongly developed vibrissae of the muzzle, is thought to replace the olfactory system in water-adapted Insectivora and to become the main sensory system involved in searching for food. Within the otter-shrews, the enlargement of the medulla oblongata and the concomitant reduction of the olfactory structures are in *M. lamottei* less marked than in *Potamogale velox*. Similarities in the brain characteristics of *M. lamottei* are with the shrew-like tenrecs of Madagascar (Oryzoricinae).

Introduction

The african water or otter-shrews comprise two genera (*Micropotamogale* and *Potamogale*) and three species (*M. lamottei*, *M. ruwenzorii*, and *P. velox*) from which, so far, only the brain of the giant form (*P. velox*) has been investigated (STEPHAN and SPATZ 1962; BAUCHOT and STEPHAN 1967, 1968, 1970; STEPHAN 1967; STEPHAN and ANDY 1982). The brain of *P. velox* was found to have several characteristics which set it apart from most other Insectivora brains investigated. These are: 1. the tremendous size of the medulla oblongata, caused mainly by the extraordinary development of the nucleus of the spinal trigeminal tract; and 2. relatively very small structures of the main olfactory system. These special features of *P. velox* are obviously related to its search for food in water, and it would be of interest to know if similar brain characteristics are present also in the dwarf otter-shrews of the genus *Micropotamogale*. This paper focusses on four problems:

1. Are there brain characteristics common to *Potamogale* and *Micropotamogale* which set the brains of these otter-shrews apart from those of other Tenrecidae and other Insectivora families?
2. Can these brain characteristics be related to the search for food in water and do they exist in *Micropotamogale* to the same degree as they do in *Potamogale*?
3. On the basis of brain development, what is the general evolutionary level of otter-shrews with respect to other Insectivora, and what is their status with respect to each other?
4. Are the results compatible with the classification of otter-shrews?

Material and methods

The description of the macromorphology of the brain of *M. lamottei* is based on two brains (320, 1728). For the determination of brain size, the cranial capacities (CrC) of four skulls were measured and, in addition, twelve skulls of *P. velox* and three skulls of *M. ruwenzorii* were also measured.

Volumes of the brain parts were determined from three frontally serial-sectioned brains (320, 1227, 1728) of *M. lamottei*. Corresponding volumes of two brains of *P. velox* (A 240, A 367) and of 26 other species of Insectivora (incl. 2 species of Macroscelidea) were used for comparison. Data on these volumes were published by STEPHAN (1967), and STEPHAN et al. (1970, 1981).

The brain components investigated so far are: medulla oblongata, cerebellum, mesencephalon, diencephalon, and telencephalon; and within the telencephalon: olfactory and accessory olfactory bulbs, piriform lobe (= palaeocortex + amygdala), septum, striatum, hippocampus, schizocortex, and neocortex.

The methods of volume determination as well as volume (and brain weight) comparison were described in detail in previous papers (mentioned above) and so only brief comments need be given now. Firstly, all volumes are corrected to the fresh brain, and secondly, the comparisons are based on the allometric method.

By aid of the allometric method the interdependency of body weight on one hand and brain weight or volume of various brain parts on the other hand was determined by calculating regression lines within groups of closely related mammals, usually families or subfamilies. In the double logarithmic scale the regression lines of these groups have remarkably uniform slopes, even if the groups belong to different orders of mammals. By a canonical averaging method, for the mathematical basis of which we are indebted to Dr. U. REMPE from the University in Kiel (Germany), the common slope has been derived using data from 34 groups within Insectivora, Primates and Chiroptera. This slope is 0.66 for the total brain (Fig. 7) and between 0.53 and 0.73 for the various brain parts (Figs. 9–11). A reference line with the slopes thus derived can be drawn anywhere in the double logarithmic diagrams. Since we are interested in this paper in comparing the otter-shrews with other Insectivora, the reference lines were plotted through the average log body weight and the average log brain weight or log volume of brain structures of the 28 species of Insectivora and Macroscelidea studied. Any value on this line will be considered in the following presentation to represent the "average Insectivora". The distance of *M. lamottei* (as well as that of *P. velox* or any other species) from the reference line expresses the degree of deviation from the "average Insectivora". When measured parallel to the ordinate and given in antilogs, such values express immediately the size of the given structure relative to that of an "average Insectivora" of equal body weight. The reference line itself has of course a distance of 0, the antilog of which is 1 (or = 100%). Parallel lines, drawn in Figures 7 and 9–11 in multiples of 0.301 (which is the logarithm of 2), show when a doubling or quadrupling or when a half or a quarter is reached. We have called such values "indices of comparison" (allometric indices, progression indices, enlargement factors). In Figures 8, and 13 to 16, the indices have been scaled.

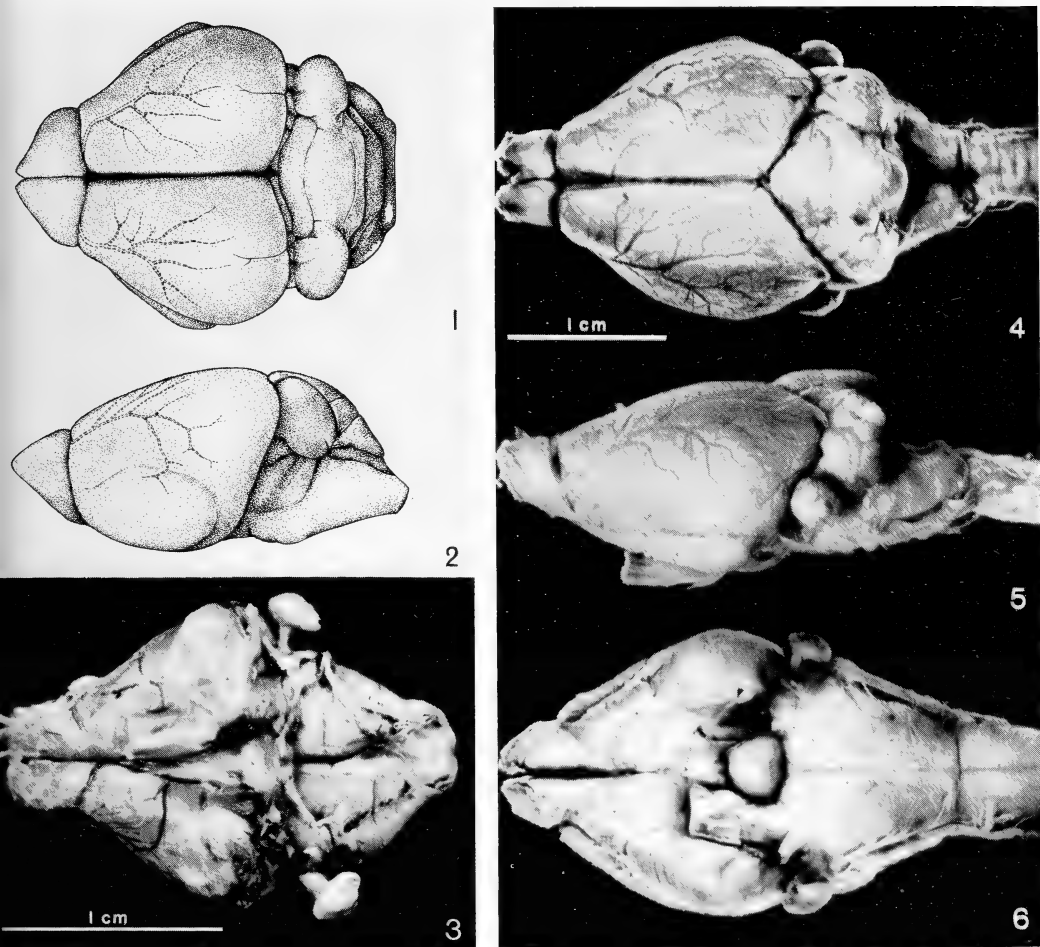
The structure which has undergone the greatest enlargement in primate evolution is the neocortex (STEPHAN 1972). Consequently neocortical size can be expected to represent the best cerebral criterion (at present available) for the evolutionary level of a given species. In Figures 8, 13, 14 and 15 the vertical columns (= range of variation) of the systematic (taxonomic) groups were arranged from left to right according to increasing neocortical indices as shown in Figure 16. The same arrangement is present in all scales and so the trends in the data can be easily seen, as can the relationships of the brain components of otter-shrews to those of other Insectivora.

Results

Macromorphology

In the brain of *M. lamottei*, the olfactory bulbs clearly project beyond the frontal poles of the hemispheres and are relatively broad. In the dorsal view (Fig. 1), a very small part of the mesencephalon is visible between telencephalon and cerebellum. Each cerebral hemisphere is wedge-shaped and its largest width is found in the caudal third. From the side (Fig. 2), the brain appears relatively flat. From below (Fig. 3), a very big trigeminal nerve as well as a very big medulla oblongata are conspicuous. The flocculi are well developed.

Compared with *P. velox* (Figs. 4–6), the hemispheres and the olfactory bulbs of *M. lamottei* are shorter and broader. In the dorsal view, the caudal borderline of each hemisphere is pointed in *P. velox* (Fig. 4), but broad and rounded in *M. lamottei*. The angle between the caudal contours of the two hemispheres is 105° and 155°, respectively. In *P. velox*, the gap is filled by the cerebellum, and especially by its vermis, whereas in *M. lamottei*, a small cleft separates telencephalic hemispheres and cerebellum. Apart from these differences, the brains of *M. lamottei* and *P. velox* are similar in their macromorphological appearance.



Figs. 1-3. Brain of *Micropotamogale lamottei* from dorsal side (Fig. 1), left side (Fig. 2), and ventral side (Fig. 3). Linear enlargement 3,0 x. The drawings (Figs. 1 and 2) are made from brain 494 by H. J. KUHN, the photograph (Fig. 3) is taken from brain 1728. The latter brain was fixed in situ and not prepared and photographed until two weeks later. By that means the peduncles of the cerebellar flocculi are stretched. - Figs. 4-6. Brain of *Potamogale velox* (A 240) from dorsal side (Fig. 4), left side (Fig. 5), and ventral side (Fig. 6). Linear enlargement ca. 2.15 x

Brain size and encephalization

Brain and body size

For interspecific comparisons using the allometric method, data on body size and brain size are needed. Data on body weights are rare but are available for all three species of otter-shrews. Brain weights are available only for *P. velox*. For the two species of *Micropotamogale*, fresh brain volumes were determined indirectly from cranial capacities (CrC) and from the volumes of serially sectioned brains (VSS). CrC measurements in twelve skulls of *P. velox*, four of *M. lamottei*, and three of *M. ruwenzorii* were made by introducing fine dust shot into the cranial cavity through the foramen magnum, weighing the skull before and after introducing the dust shot, and by dividing the weight difference

Table 1

Body weights, brain weights, cranial capacities and serial section volumes in otter shrews

Species	Protocol number	Sex	Body weight g	Brain weight measured mg	Cranial capacity measured mm ³	Serial section volume measured mm ³	Brain weight determined mg	Origin of material
<i>Micropotamogale ruwenzorii</i>	31042	f	-	-	1,079	-	1,201	skull, Mus. Tervuren
	31466	f	-	-	1,140	-	1,269	skull, Mus. Tervuren
	31719	u	-	-	954	-	1,062	skull, Mus. Tervuren
	9078	f	90	-	-	-	-	RAHM (1960)
	9079	f	80	-	-	-	-	RAHM (1960)
	10288	f	75	-	-	-	-	RAHM (1960)
	?	u	135	-	-	-	-	RAHM (1961)
mean		95 (n=4)	-	1,058 (n=3)	-	1,177 (n=3)		
<i>Micropotamogale lamottei</i>	494	m juv	-	-	-	(235)	-	brain, coll. KUHN
	1227	m	60	-	-	357	718	brain, coll. KUHN
	1728	f	70.6	-	-	452	908	brain, MPI, VOGEL via BAUCHOT
	320	m	68	-	746	-	830	skull, coll. KUHN
	2273	f	53 (ca)	-	693	-	771	skull, coll. KUHN
	?	m	-	-	769	-	856	skull, LAMOTTE via BAUCHOT
	2329	m	-	-	668	-	743	skull, coll. STARCK
mean		64.2 (n=5)	-	719 (n=4)	405 (n=2)	804 (n=6)	VOGEL, pers. comm.	
<i>Pommatogale velox</i>	A240	m	780	4,700	-	-	-	brain, coll. MPI
	A345	m	743	4,500	-	-	-	brain, coll. MPI
	A357	m	668	4,100	-	-	-	brain, coll. MPI
	A365	f	592	3,820	-	-	-	brain, coll. MPI
	A367	m	517	3,700	-	-	-	brain, coll. MPI
	626	u	-	-	3,936	-	4,381	skull, Mus. Tervuren
	1593	u	-	-	4,109	-	4,573	skull, Mus. Tervuren
	3221	u	-	-	4,168	-	4,639	skull, Mus. Tervuren
	4198	u	-	-	3,626	-	4,034	skull, Mus. Tervuren
	7063	u	-	-	3,431	-	3,819	skull, Mus. Tervuren
	7202	f	-	-	3,850	-	4,285	skull, Mus. Tervuren
12318	m	-	-	4,219	-	4,696	skull, Mus. Tervuren	
12319	f	-	-	3,544	-	3,944	skull, Mus. Tervuren	
14158	m	-	-	3,634	-	4,045	skull, Mus. Tervuren	
15889	u	-	-	3,368	-	3,749	skull, Mus. Tervuren	
18974	m	-	-	3,665	-	4,079	skull, Mus. Tervuren	
25500	f	-	-	3,339	-	3,716	skull, Mus. Tervuren	
mean		660 (n=5)	4,164 (n=5)	3,741 (n=12)	-	4,163 (n=12)		

by 5.6121, which was found to be the weight in grams per cubic centimeter dust shot. The results are given in Table 1, column 5.

Both brain weights and cranial capacities are known only for *P. velox*. Based on the average values of the two parameters (Table 1, columns 4 and 5) a conversion factor (C_{CrC}) was calculated.

$$C_{CrC} = \frac{\text{average brain weight}}{\text{average cranial capacity}} = \frac{4,164}{3,741} = 1.113$$

The same calculation was made using the maximal brain weight given in column 4 and the maximal cranial capacity given in column 5 ($= \frac{4,700}{4,219} = 1.114$) as well as using the minima ($= \frac{3,700}{3,339} = 1.108$). Thus 1.113 can be considered to be an appropriate factor for converting cranial capacities to brain weights in *P. velox*.

This factor was also used to convert the cranial capacities of the two species of *Micropotamogale* to brain weights. This could introduce some inaccuracy in the calculation, but it could be checked in *M. lamottei* by another approach in which the volumes were calculated from serial-sections. In more than 300 brains of insectivores, primates and bats, in which both the fresh weights and the serial-section volumes were measured, we found that the average relationship between these two parameters (C_{VSS}) was $1.94 \cdot 1.036$ (STEPHAN et al. 1981). 1.036 is the specific gravity of fresh brains and so can be used to convert brain volumes into brain weights or vice versa. 1.94 is the average shrinkage in brain volume due to fixation and embedding procedures. With $C_{VSS} = 2.01$ the serial-

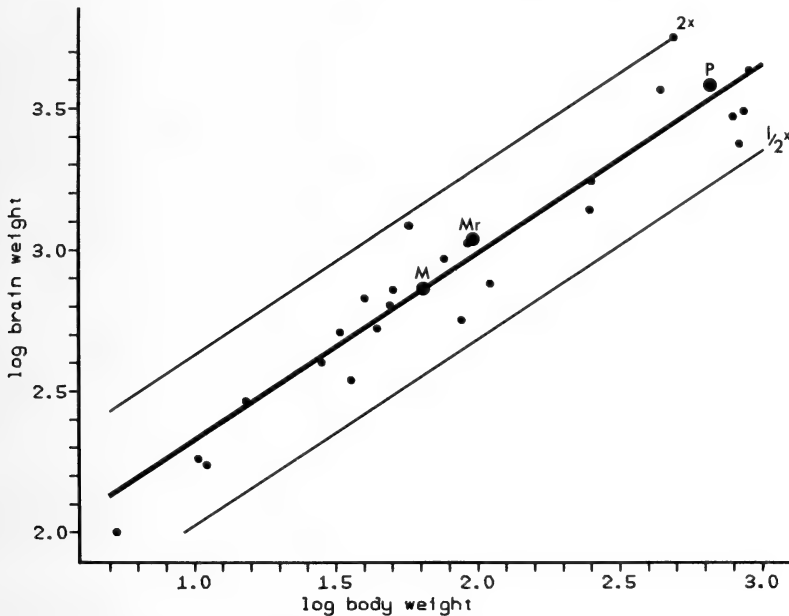


Fig. 7. Brain weight (in milligram) plotted against body weight (in gram) in a double logarithmic scale. The reference base-line (thick) has a slope of 0.66 and is plotted through the average log brain weight and the average log body weight of 26 Insectivora and 2 Macroscelidea species. Its formula is: $\log \text{ brain weight} = 1.708 + 0.66 \cdot \log \text{ body weight}$. The thinner parallel lines point to deviations according to the factor 2, i.e. two times ($= 200$ in Fig. 8) or one-half time. The three otter-shrew species are marked by big round dots. M = *Micropotamogale lamottei*, Mr = *Micropotamogale ruwenzorii*, P = *Potamogale velox*. (For further explanations see 'Material and methods')

section volumes of the two brains (1227, 1728) of *M. lamottei* (Table 1, column 6) were converted to fresh brain weights (column 7). The average (813 mg; $n = 2$) is very close to the average obtained from the CrC measurements (800 mg; $n = 4$) when using $C_{CrC} = 1.113$. The overall average is 804 mg ($n = 6$) (Table 1). The brain of the juvenile animal 494 is clearly smaller and therefore was not taken into account. This animal still had all of its milk-teeth, i.e. its first dentition (KUHNS 1964).

Encephalization

The data in Table 1 indicate the following provisional standards of body and brains weights in the otter-shrews: *M. ruwenzorii* 95 g/1,180 mg, *M. lamottei* 64.2 g/800 mg, and *P. velox* 660 g/4,160 mg. These standards result in encephalization indices of 115, 101 and 112, respectively, the average of which is 109 (Fig. 8). Thus, the weight of the brain in otter-

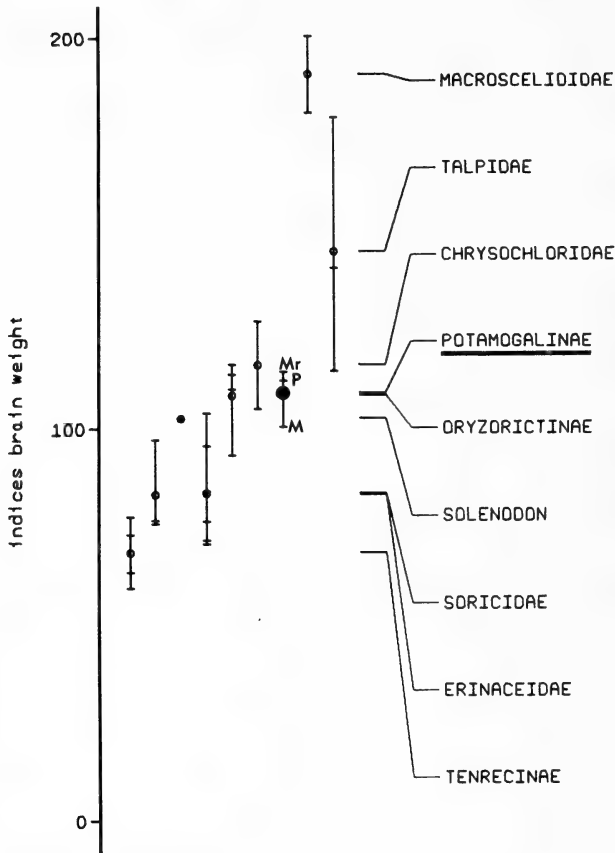


Fig. 8. Brain weight (encephalization) indices. The indices are numerical values of the distances from the base-line in Fig. 7 and given in percent. The base-line represents the "average Insectivora" and is 100%. Vertical bars represent the range of variation within each systematic group (families or sub-families) with the average marked by a dot. The bars are arranged from left to right according to increasing neocortical progression (taken from Fig. 16). The three otter-shrew species are marked as in Fig. 7. The horizontal bars to the right correspond with the mean of the individual systematic group, the name of which is given. (For further explanations see 'Material and methods')

shrews is about the same as that in the "average Insectivora" (= 1 or 100%) or slightly larger. As far as can be ascertained from the poor material available, the encephalization of *P. velox* and *M. ruwenzorii* is somewhat higher than that of *M. lamottei*.

As can be seen from Figure 8, otter-shrews and the Oryzoricinae (the shrew-like tenrecs of Madagascar) have an equal degree of encephalization. Higher indices are found in the Macroscelididae and Talpidae, lower ones in the Erinaceidae, Soricidae and especially in the hedgehog-like tenrecs of Madagascar (Tenrecinae). The lowest index in

Insectivora was found to be 60 in *Tenrec ecaudatus*. Allometric comparisons indicate that the brain of *M. lamottei* is 1.7 times larger and those of *M. rwenzorii* and *P. velox* are 1.9 times larger than that of *Tenrec*. When compared with the corresponding scale for the neocortex (Fig. 16), the encephalization (= total brain) indices of the otter-shrews (Fig. 8) are low. As will be shown in the following paragraphs, this is due both to a relatively large neocortex and to especially small non-neocortical portions of the brain, particularly the olfactory structures.

Composition of the brain

The average volumes of the various structures of *M. lamottei*, and the standard errors of the mean (SEM) in percent of the mean, are given in Table 2 (columns 1 and 2, respectively). Within *M. lamottei*, the greatest variation in size occurred in olfactory bulbs, cerebellum, and septum, the lowest in the diencephalon. The differences in variability of

Table 2
Data on brain composition in otter shrews

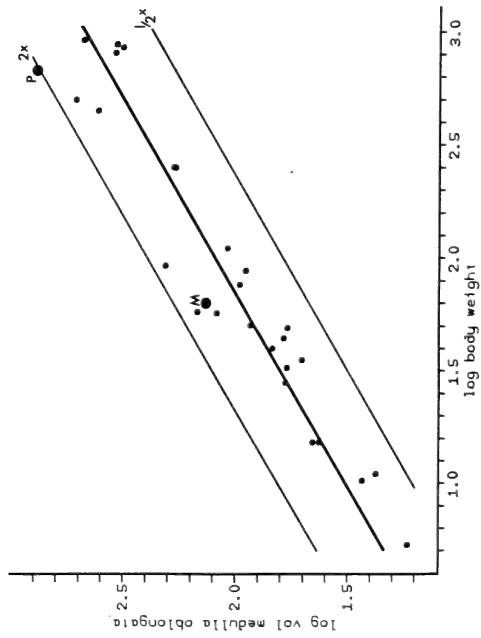
Structural complexes	Average volumes (mm ³) in <i>M. lamottei</i> (n=3)	SEM (%)	Percentage composition of the total brain (net tissue = 100%)			Allometric indices related to Insectivora regression lines (= 100%)			
			<i>M. lamottei</i>	<i>P. velox</i>	Average of the two species	Average of 26 Insectivora and two Macroscelidea species	<i>M. lamottei</i>	<i>P. velox</i>	Average of the two species
Medulla oblongata	134.9	14.7	18.2	19.5	18.8	12.9	141	205	173
Cerebellum	82.7	18.7	11.1	15.6	13.4	13.2	87	125	106
Mesencephalon	58.6	8.5	7.9	6.5	7.2	6.3	123	154	139
Diencephalon	62.8	2.3	8.4	7.7	8.1	7.7	111	118	115
Telencephalon	404.1	6.5	54.4	50.7	52.5	59.9	91	95	93
Bulbus olfactorius	34.1	24.1	4.6	2.3	3.4	8.4	57	39	48
Palaeocortex	67.3	13.9	9.1	5.0	7.0	15.2	61	47	54
Septum	15.1	17.4	2.0	1.3	1.7	1.7	119	107	113
Striatum	32.6	6.4	4.4	3.5	3.9	5.0	90	79	85
Schizocortex	32.9	10.6	4.4	3.7	4.1	3.6	127	129	128
Hippocampus	77.7	7.2	10.5	7.7	9.1	9.3	112	114	113
Neocortex	144.4	6.1	19.4	27.2	23.3	16.7	125	167	146

the various components seem to be mainly due to true intraspecific variation rather than to difficulties in the delineations. Structures difficult to delineate, as for example diencephalon and mesencephalon, have lower SEM-values than those easy to delineate (olfactory bulbs, cerebellum). Similar results were obtained from data of 165 brains of Insectivora and Primates (STEPHAN et al. 1981).

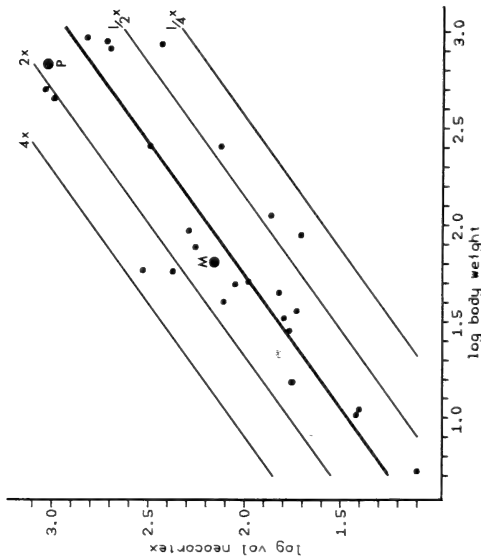
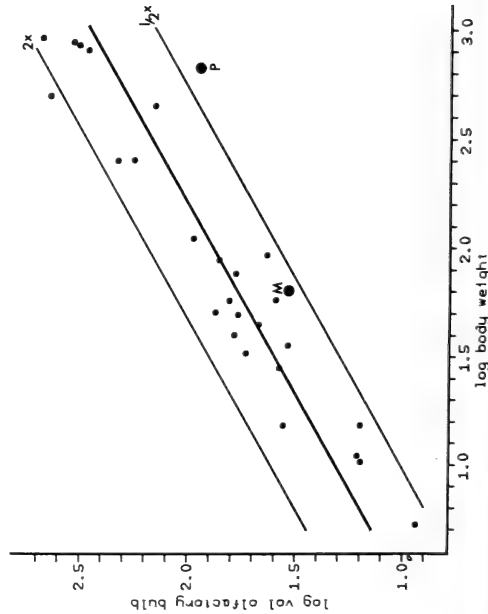
The percentages of the measured brain components relative to the net volume of the total brain (= 100%) are given in column 3 of Table 2. Compared with corresponding values of *P. velox* (column 4), the cerebellum of *M. lamottei* is relatively small, and the telencephalon relatively large. Within the telencephalon, the olfactory bulbs, the palaeocortex, and the hippocampus are larger in *M. lamottei* than in *P. velox*, whereas the neocortex is distinctly smaller.

Compared with the average percentages of brain components in 26 Insectivora and 2 Macroscelidea species (column 6), the otter-shrews, on the average (column 5), have a clearly larger medulla oblongata but a smaller telencephalon. Within the telencephalon, the percentages of olfactory bulbs and palaeocortex are clearly smaller in the otter-shrews, whereas the neocortex is distinctly larger.

Since the percentages of the various structures are not independent of one another (e.g.



9



11

Figs. 9-11. Volume of brain structures (in mm^3) plotted against body weights (in gram) in double logarithmic scales. Fig. 9: medulla oblongata; Fig. 10: bulb olfactorius; Fig. 11: neocortex. Reference base-lines (thick) are through the point of the average volume of each structure and the average body weight of 26 Insectivora and two Macroscelidea species. Their formulas are: log volume olfactory bulb = $0.74 + 0.57 \cdot \log$ body weight
log volume neocortex = $0.93 + 0.58 \cdot \log$ body weight
log volume medulla oblongata = $0.74 + 0.73 \cdot \log$ body weight
The deviation indices are given in Figs. 13, 14 and 16, respectively. The two otter-shrew species are marked by big round dots. M = *Micropotamogale lamottei*, P = *Potamogale velox*. (For further explanations see Fig. 7 and 'Material and methods')

the high percentage for the medulla oblongata will tend to reduce the percentages for all other brain parts) the volumes will also be compared by the allometric index method.

The *allometric indices* of the various brain parts of *M. lamottei* indicate the deviation of this species from an "average Insectivora" of equal body weight. In Figures 9 to 11, the sizes of the indices correspond to the distances of the big dots marked M from the thickly-drawn lines. They are close to 100 when the structure under consideration is of similar size to that of an "average Insectivora", and some distance from 100 when the structure varies in size from an "average Insectivora". In Figure 12, we have summarized the indices of all measured structures for both *M. lamottei* and *P. velox*.

In both species, the highest deviation from the "average Insectivora" is that of the accessory olfactory bulb, but the direction of deviation differs between the species. Whereas the accessory bulb is minute in *M. lamottei* (index = 28) it is especially large in *P. velox* (index = 276), i.e. nearly ten times larger (body size equalized). Similar differences, but by far less dramatic, are found in the cerebellum which, in *M. lamottei*, is smaller than in the "average Insectivora" (index = 87) but which, in *P. velox* is larger (index = 125). All other structures in the two species deviate in the same direction from the "average Insectivora". Especially large, and comparatively larger in *P. velox* than in *M. lamottei*, are medulla oblongata (indices = 205 versus 141) (Figs. 9 and 13), neocortex (167 versus 125) (Figs. 11 and 16), and mesencephalon (154 versus 123), whereas in both species similar indices are found for schizocortex (127 and 129), septum (107 and 119), hippocampus (114 and 112) and diencephalon (118 and 111) (Fig. 12).

The olfactory bulb is especially small both in *M. lamottei* and *P. velox* (Figs. 10 and 14) with indices of 57 and 39, respectively. Similarly low values are found for the olfactory cortices (palaeocortex) which, however, also contain the amygdala. The low values for the olfactory structures are considered to be one reason for the small size of the telencephalon as a whole, which in the otter-shrews is smaller than in the "average Insectivora", though the neocortex is clearly larger. Another reason for the small size of the telencephalon is the low value for the striatum in the two species (Fig. 15). The indices are 90 for *M. lamottei* and 79 for *P. velox* (Table 2 and Fig. 12).

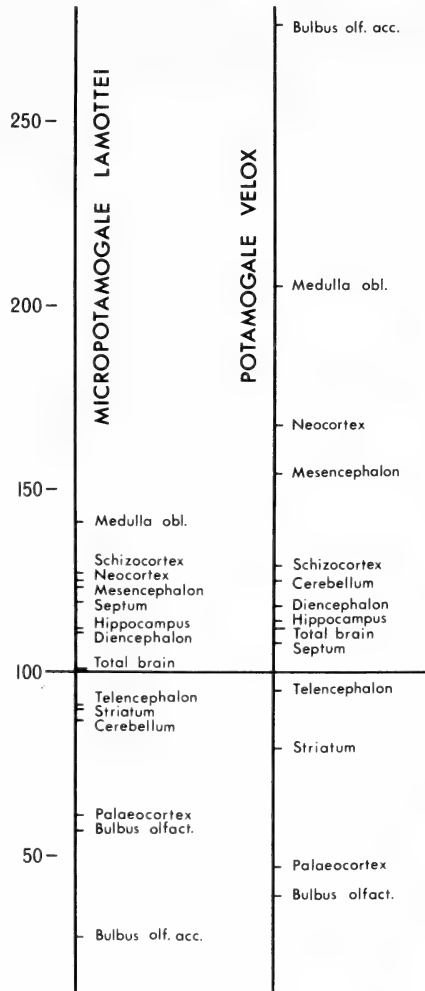


Fig. 12. Distances from the base-lines given in % of the average Insectivora (= 100) for the structures measured in *Micropotamogale lamottei* and *Potamogale velox*

Discussion

Brain characteristics of otter-shrews compared with those of other families of Insectivora

Similarities in macromorphology and composition of the brains of *M. lamottei* and *P. velox* make it possible to specify brain characteristics which are common to the otter-shrews and hence facilitate comparisons with the brains of other Insectivora families and/or sub-families as described by STEPHAN (1967), BAUCHOT and STEPHAN (1970), and STEPHAN and ANDY (1982). Such brain characteristics, which either alone or in combination specify otter-shrew brains, are: 1. no exposure (or very little) of the mesencephalic tectum; 2. a gradual tapering of the medulla oblongata into the spinal cord, 3. the tremendous size of the medulla oblongata, and 4. the very small size of the structures of the main olfactory system.

The brains of the hedgehog-like tenrecs of Madagascar (Tenrecinae), of the golden moles (Chrysochloridae) and of the elephant shrews (Macroscelidea) differ clearly from those of the otter-shrews in having distinctly larger gaps between the cerebral hemispheres and the cerebellum so that a large portion of the mesencephalic tectum is visible. Furthermore the brains of all of these families, as well as those of the solenodons (Solenodontidae), hedgehogs (Erinaceidae) and most shrews (Soricidae), are characterized by relatively larger olfactory bulbs and centers. From the brains of the shrews (Soricidae) and moles (Talpidae), those of the otter-shrews clearly differ in the shape of the medulla oblongata. In the otter-shrews it tapers off gradually into the spinal cord, whereas in shrews and moles it narrows abruptly.

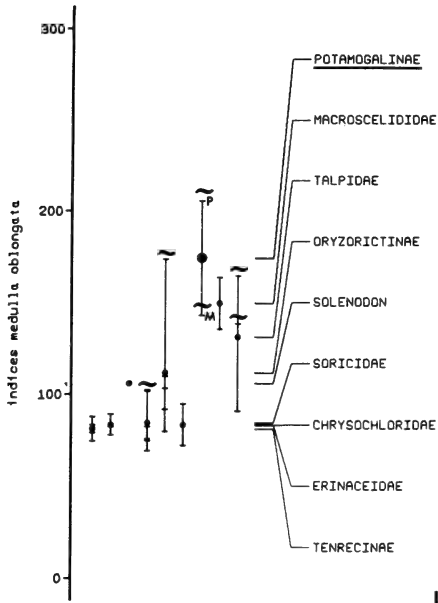
Otter-shrew brains are most like those of the shrew-like tenrecs of Madagascar (Oryzorictinae). In general, the brains of the latter differ in having larger olfactory structures and a smaller medulla oblongata, except for *Limnogale mergulus*, which is also water-adapted.

Water adaptation

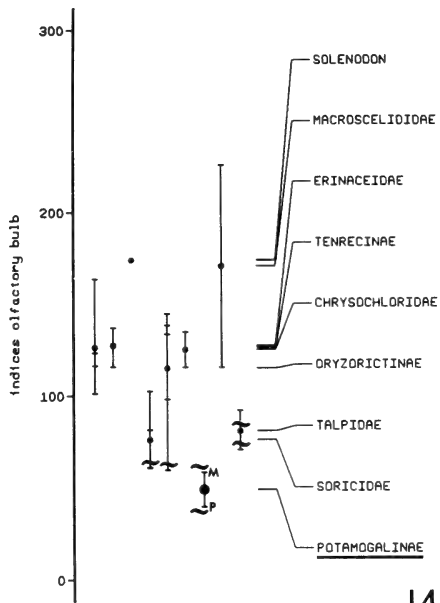
In the otter-shrews the marked enlargement of the medulla oblongata is the result of a strong development of the nucleus of the spinal trigeminal tract. Also the trigeminal nerves are extremely large (Figs. 3 and 6). They innervate the strongly developed vibrissae of the muzzle, which are thought to be vibration receptors adapted for detecting prey (mainly crustaceans) under water. The trigeminal system is thought to replace the olfactory system in water-adapted forms, and to become the main sensory system in the search for food. The main olfactory system (excluding the accessory olfactory system) seems to be unqualified for such a function. It is well developed in all terrestrial Insectivora and has probably undergone reduction in the water-adapted forms.

Both features (i.e. enlargement of the trigeminal system and simultaneous reduction of the olfactory system) are found also in other species with a similar adaptation. Thus, the olfactory system is reduced also in *Limnogale* (Oryzorictinae), *Neomys* (Soricidae), *Galemys* and *Desmana* (Talpidae), (marked by ~ in Fig. 14), whereas the medulla oblongata in all of these forms is large or very large (marked ~ in Fig. 13).

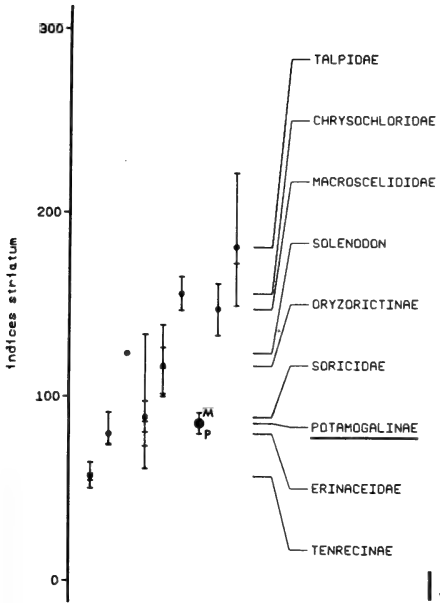
In contrast to the main olfactory bulb, the accessory olfactory bulb seems to be unaffected by the animal's adaptation to water. This small bulb, which is well developed in *P. velox* (index 276), is, in *M. lamottei*, even more reduced than the main bulb (indices 28 versus 52). In a similar manner, *Limnogale*, *Neomys*, and the Desmaninae which are also predators in limnetic ecosystems, show no consistency in the sizes of the accessory bulb but rather show a variation that encompasses the complete range of size found in Insectivora. Marked differences in accessory bulb development between species of the same family are found in various Insectivora families (STEPHAN 1965, 1975).



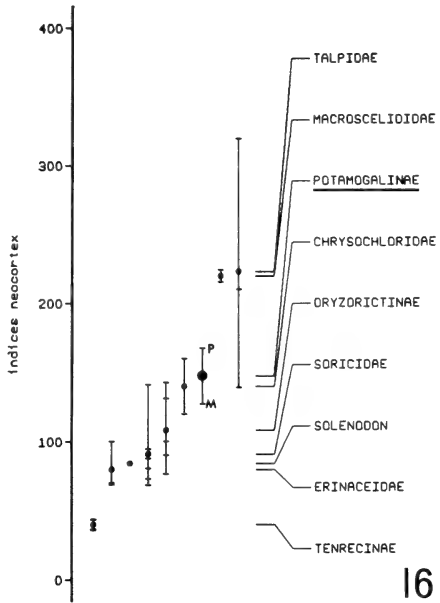
13



14



15



16

Figs. 13-16. Indices of the medulla oblongata (Fig. 13), bulbus olfactorius (Fig. 14), striatum (Fig. 15), and neocortex (Fig. 16). The indices are numerical values for the distances from the base-lines in Fig. 9-11, respectively, and given in percent of the "average Insectivora" (= 100). Species adapted to water are marked in Figs. 13 and 14 by ~. (For further explanations see Fig. 8)

From the papers of HEIM DE BALSAC (1954, 1956, 1957), HEIM DE BALSAC and BOURLIÈRE (1955), DEWITTE and FRECHKOP (1955), GUTH et al. (1959, 1960), RAHM (1961) and DUBOST (1965) *M. lamottei* is clearly less adapted to water than the other otter-shrews. *M. lamottei* has no laterally compressed tail, as does *P. velox*, and no webbed hands and feet, like *M. ruwenzorii*. There are, however, some indications that *M. lamottei* is also able to catch its prey in water. This species is found mainly in the vicinity of watercourses or of swamps, and crustaceans, which never leave water, were found in its stomach (GUTH et al. 1959). The enlarged upper lip with its strongly developed vibrissae would, according to GUTH et al. (1959, 1960), also suggest an adaptation to catching food in water.

The brain data support the suggestion that *M. lamottei* is less adapted to water than *P. velox*. In *M. lamottei* medulla oblongata and cerebellum are clearly smaller and the olfactory bulb is distinctly larger (Fig. 12). These structures (and others to a lesser degree) are more similar in size to those of terrestrial Insectivora. The larger size of the cerebellum in *P. velox* might be correlated with an adaptation to a large three-dimensional space as is found in their habitat, which is larger bodies of water.

The general evolutionary level of otter-shrews

When evaluated according to its encephalization (based on total brain size), the general evolutionary level of *M. lamottei* would be the same as that in the "average Insectivora" (index = 101), but when evaluated on the size of the neocortex, it is clearly higher (index = 125) (Fig. 12). The degree of development of the neocortex is probably the better criterion for estimating evolutionary levels.

According to its brain characteristics, *M. lamottei* is recognizably less progressive than *P. velox*. This is suggested by the somewhat lower indices of the total brain, the telencephalon as a whole and the diencephalon, and the clearly lower indices of medulla oblongata, mesencephalon, cerebellum, and especially of the neocortex. Some other brain parts have, in *M. lamottei*, somewhat higher indices than in *P. velox*. This includes the limbic structures (septum, schizocortex and hippocampus) and the main olfactory structures (main bulb and palaeocortex). However, these structures are of minor importance when evaluating the evolutionary level.

The general evolutionary level of the otter-shrews is considered to be in the upper half of the total range found in Insectivora, with *M. lamottei* closer to the "average Insectivora" and *P. velox*, and possibly also *M. ruwenzorii*, somewhat higher. The evolutionary level of *M. ruwenzorii* could only be estimated on the basis of its encephalization, since the brain itself and its composition could not be investigated. According to its encephalization, its place is closer to *P. velox* than to *M. lamottei*.

A lower position for *M. lamottei* and/or a higher one for *M. ruwenzorii* and *P. velox* were also found in anatomical and behavioral investigations by HEIM DE BALSAC (1954, 1956), GUTH et al. (1960), VERHEYEN (1961) and DUBOST (1965). *M. lamottei* is considered to be closer to the basic forms than are the other two species; similarities with the shrew-like tenrecs of Madagascar (Oryzorictinae) are emphasized.

Classification of otter-shrews

Comments on animal classification based on brain characteristics generally must be regarded with care, since the brain's great plasticity frequently results in convergent developments (e.g. in water-adapted Insectivora). With these restrictions in mind, the brains of the otter-shrews are most like those of the shrew-like tenrecs of Madagascar (Oryzorictinae). This is true for the macromorphology of the brain, and for encephalization (based on comparison of total brain weights, Fig. 8), as well as for the allometric size of many structures, which have totally or partly the same range of variation in otter-shrews

as in Oryzoricinae. Such structures are: hippocampus, septum, cerebellum, schizocortex, telencephalon as a whole, neocortex, diencephalon, and medulla oblongata. In many respects *M. lamottei* is intermediate in brain composition between *P. velox* and the Oryzoricinae.

The results of our presentation are compatible with the view that the otter-shrews are so closely related to the tenreks of Madagascar, that they should be regarded as a subfamily (Potamogalinae) of the Tenrecidae (CABRERA 1925, after FRECHKOP 1957; WEBER 1928). In support of these authors and contrary to SIMPSON (1945), who classified the otter-shrews as a separate family (Potamogalidae), the discovery of the dwarf otter-shrews induced HEIM DE BALSAC (1954) and HEIM DE BALSAC and BOURLIÈRE (1955) to reclassify the otter-shrews as a subfamily of the tenreks. Later authors have supported this classification (GUTH et al. 1959, 1960; VERHEYEN 1961; RAHM 1961) and emphasized the intermediate position of the dwarf otter-shrews, and especially of *M. lamottei*, between Oryzoricinae and *P. velox*.

Acknowledgements

The authors wish to thank Drs. THYS VAN DEN AUDENAERDE, Tervuren, VOGEL, Lausanne, BAUCHOT and LAMOTTE, Paris, and STARCK, Frankfurt, for freely making available their otter-shrew material. The valuable help of CLÀRE ROBERG, MONIKA MARTIN (histology), HELGA GROBECKER (photography), HELMA LEHMANN (typing), HEIKO FRAHM (volume measurements), GERD REHKÄMPER (cranial capacity measurements), and MICHAEL STEPHAN (computer works) is gratefully acknowledged. Thanks are due to JOHN NELSON, Melbourne, for checking the English text.

Zusammenfassung

Das Gehirn von Micropotamogale lamottei Heim de Balsac, 1954

Das Gehirn von *M. lamottei* unterscheidet sich vom durchschnittlichen Insektivoren-Gehirn vor allem durch geringer entwickelte olfaktorische Strukturen und eine größere Medulla oblongata. In der letzteren sind die Nuclei spinales nervi trigemini besonders stark vergrößert. Da sich ähnliche Merkmale bei allen wasserangepaßten Insektivoren, wie *Limnogale*, *Potamogale*, *Neomys*, *Desmana* und *Galemys* finden, wird ein Zusammenhang mit der Nahrungssuche im Wasser angenommen. Das Trigemini-System, welches die stark entwickelten Vibrissen der Oberlippe innerviert, scheint bei den wasserangepaßten Insektivoren das olfaktorische System als Hauptsinnessystem für die Nahrungssuche zu ersetzen.

Innerhalb der Otterspitzmäuse ist die Vergrößerung der Medulla oblongata und die gleichzeitige Reduktion der olfaktorischen Strukturen bei *M. lamottei* weniger stark ausgeprägt als bei *P. velox*. Dies wird mit Unterschieden in der Wasseranpassung in Zusammenhang gebracht.

In Merkmalen des Gehirns ähnelt *M. lamottei* am stärksten den spitzmausähnlichen Tenreks von Madagaskar (Oryzoricinae).

References

- BAUCHOT, R.; STEPHAN, H. (1967): Encéphales et moulages endocraniens de quelques insectivores et primates actuels. In: Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, 163, Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés), Paris, 575–587.
- (1968): Étude des modifications encéphaliques observées chez les insectivores adaptés à la recherche de nourriture en milieu aquatique. *Mammalia* 32, 228–275.
- (1970): Morphologie comparée de l'encéphale des insectivores Tenrecidae. *Mammalia* 34, 514–541.
- DEWITTE, G.-F.; FRECHKOP, S. (1955): Sur une espèce encore inconnue de mammifère africain, *Potamogale ruwenzorii*, sp. n. *Bull. Inst. roy. Sci. Nat. Belgique* 31, Nr. 84, 1–11.
- DUBOST, G. (1965): Quelques renseignements biologiques sur *Potamogale velox*. *Biol. gabon.* 1, 257–272.
- FRECHKOP, S. (1957): A propos de nouvelles espèces de Potamogalines. *Mammalia* 21, 226–234.
- GUTH, CH.; HEIM DE BALSAC, H.; LAMOTTE, M. (1959): Recherches sur la morphologie de *Micropotamogale lamottei* et l'évolution des Potamogalinae. I. – Écologie, denture, anatomie crânienne. *Mammalia* 23, 423–447.
- – – (1960): Recherches sur la morphologie de *Micropotamogale lamottei* et l'évolution des Potamogalinae. II. – Rachis, viscères, position systématique. *Mammalia* 24, 190–217.
- HEIM DE BALSAC, H. (1954): Un genre inédit et inattendu de Mammifère (Insectivore Tenrecidae) d'Afrique Occidentale. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences* 239, 102–104.

- (1956): Morphologie divergente des Potamogalinae (Mammifères Insectivores) en milieu aquatique. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences **242**, 2257–2258.
- (1957): Évolution des vertèbres caudales chez les Potamogalinae (Mammifères Insectivores Tenrecidae). Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences **245**, 562–564.
- HEIM DE BALSAC, H.; BOURLIÈRE, F. (1955): Ordre des Insectivores, Systématique. In: GRASSÉ, P.-P. (ed.), *Traité de Zoologie* **17**, 1653–1697. Paris: Masson.
- KUHN, H.-J. (1964): Zur Kenntnis von *Micropotamogale lamottei* Heim de Balsac, 1954. *Z. Säugetierkunde* **29**, 152–173.
- (1971): An adult female *Micropotamogale lamottei*. *J. Mammalogy* **52**, 477–478.
- RAHM, U. (1960): Note sur les spécimens actuellement connus de *Micropotamogale (Mesopotamogale) ruwenzorii* et leur répartition. *Mammalia* **24**, 511–515.
- (1961): Beobachtungen an der ersten in Gefangenschaft gehaltenen *Mesopotamogale ruwenzorii* (Mammalia-Insectivora). *Rev. Suisse Zool.* **68**, 73–90.
- SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **85**, New York.
- STEPHAN, H. (1967): Zur Entwicklungshöhe der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der „Basalen Insektivoren“. *Zool. Anz.* **179**, 177–199.
- (1972): Evolution of primate brains: A comparative anatomical investigation. In: *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*. Ed. by TUTTLE, R. 155–174. Chicago: Aldine/Atherton Inc.
- (1975): Allocortex. In: *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen*. Hrsg. BARGMANN, W. 4. Bd., 9. Teil, 998 S. Berlin: Springer.
- STEPHAN, H.; ANDY, O. J. (1982): General brain characteristics and septal areas of the insectivores. In: *Comparative Correlative Neuroanatomy of the Vertebrate Telencephalon*. Ed. by CROSBY, E. C.; SCHNITZLEIN, H. N. 525–564. New York: MacMillan.
- STEPHAN, H.; BAUCHOT, R.; ANDY, O. J. (1970): Data on size of the brain and of various brain parts in insectivores and primates. In: *The Primate Brain, Advances in Primatology*. Ed. by NOBACK, C. R.; MONTAGNA, W. 1, 289–297. New York: Appleton Century Crofts.
- STEPHAN, H.; FRAHM, H.; BARON, G. (1981): New and revised data on volumes of brain structures in insectivores and primates. *Folia primatol.* **35**, 1–29.
- STEPHAN, H.; SPATZ, H. (1962): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. IV. Gehirne afrikanischer Insektivoren. Versuch einer Zuordnung von Hirnbau und Lebensweise. *Morph. Jb.* **103**, 108–174.
- VERHEYEN, W. N. (1961a): Recherches anatomiques sur *Micropotamogale ruwenzorii*. 1. La morphologie externe, les viscères et l'organe génital mâle. 2. La myologie de la tête, du cou et de la patte antérieure. *Bull. Soc. Roy. Zool. Anvers* **21**.
- (1961b): Recherches anatomiques sur *Micropotamogale ruwenzorii*. 3. La myologie de la patte postérieure, de la région sacrale et de la queue. 4. Observations ostéologiques et considérations générales. *Bull. Soc. Roy. Zool. Anvers* **22**.
- WEBER, M. (1928): *Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia*. Bd. II, Systematischer Teil. Jena: Fischer.

Authors' addresses: Dr. HEINZ STEPHAN, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neurobiologische Abt., Deutschordenstr. 46, D-6000 Frankfurt/M.-71; Prof. Dr. HANS-JÜRGEN KUHN, Anatomisches Institut der Universität Göttingen, Kreuzberggring 36, D-3400 Göttingen

Struktur und Variabilität der Verlassenheitslaute juveniler Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*)

Von U. SCHMIDT, G. JOERMANN und CHRISTEL SCHMIDT

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 30. 12. 1981

Abstract

Structure and variability of the isolation calls of juvenile vampire bats (Desmodus rotundus)

Studied were the isolation calls of 15 juvenile vampire bats (*Desmodus rotundus murinus*). These calls consist of distinct units (1–14) and are emitted in series. The frequency of the fundamental of the harmonic units ranges from 5 to 30 kHz. According to the frequency modulation pattern, most of the units belong to two types, but individual variations are found. The calls of the different juveniles show varied characteristics (number of units/call; type of units used; graduation of frequency; frequency range); the typical pattern remains stable throughout ontogenetic development. The significance of individual distinctions of the isolation calls in *Desmodus* is discussed.

Einleitung

Das Zusammenfinden von Mutter und Jungtier wird bei allen bisher untersuchten Fledermausarten durch soziale Laute (Verlassenheitslaute, Isolationslaute, Stimmfühlungslaute) der Jungen erleichtert (z. B. GOULD 1975, 1979). Aus diesen Verlassenheitslauten entwickeln sich bei einigen Spezies die Orientierungslaute (MÖHRES 1953; KONSTANTINOV 1973, MATSUMURA 1979), manchmal bleiben sie als spezielle Sozilllaute über längere Zeit erhalten (BROWN 1976; HÄUSSLER et al. 1981).

Bei der Gemeinen Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*, sind die Jungtiere besonders lange von ihren Müttern abhängig. Vom 4. Lebensmonat an begleiten sie ihre Mütter zwar auf der Futtersuche, können sich jedoch erst mit ca. 10 Monaten selbständig ernähren (SCHMIDT und MANSKE 1973; SCHMIDT et al. 1980). Bis zu diesem Zeitpunkt stoßen sie bei Trennung von der Mutter Verlassenheitslaute aus (SCHMIDT 1972), die sehr intensiv und auf weite Entfernungen hörbar sind. Es wird vermutet, daß die Mutter ihr eigenes Junges anhand dieser Laute erkennt. Diese Untersuchung sollte klären, ob die Variabilität der Verlassenheitslaute verschiedener Jungtiere und die Konstanz bei einem Individuum groß genug sind, ein persönliches Erkennen zu ermöglichen.

Material und Methode

Für die Lautaufnahmen standen 15 *Desmodus rotundus murinus* verschiedenen Alters zur Verfügung. 10 der Jungtiere wurden in Mexiko untersucht (2 *Desmodus* in einer Höhle, H1 + 2; 8 am Abend des Fangtages in der Station „Las Margaritas“, M1 – 8); 5 im Zoologischen Institut der Universität Bonn geborene Jungtiere wurden für genauere Analysen herangezogen. Das Alter der im Freiland gefangenen Fledermäuse wurde anhand der Unterarmlänge und der Zahnentwicklung geschätzt (s. Tab.).

Die Jungtiere wurden bei den Aufnahmen in kleinen Käfigen isoliert gehalten; ihre Mutter oder ein anderes adultes Weibchen befand sich ca. 3 m entfernt in einem zweiten Käfig. Bei jedem Jungtier wurden 20–30 Minuten lang alle sozialen Laute registriert, für die Auswertung jedoch nur die Verlassenheitslaute verwendet (der Erkennungslaut trat in dieser Versuchssituation nur selten auf).

Tabelle

Maße und Alter der untersuchten Jungtiere

Tier	Unterarmlänge (mm)	Alter (Tage)
H1 ♂	46,5	40-50
H2 ♂	51,2	50-70
M1 ♀	46,3	40-50
M2 ♂	45,0	40-50
M3 ♀	54,6	70-90
M4 ♂	32,8	20
M5 ♂	56,4	80-120
M6 ♂	54,6	70-90
M7 ♀	48,1	45-60
M8 ♂	49,5	45-65
L1 ♀	-	21
L2 ♂	34,6 / 38,6 / -	(I) 20 / (II) 33 / (III) 110
L3 ♂	38,4 / 37,2 / 53,6	(I) 22 / (II) 47 / (III) 82
L4 ♀	26,3 / 27,7 / 29,8	(I) 1 / (II) 8 / (III) 14
L5 ♂	30,8 / 31,4	(IV) 22 / (V) 29 monatl. (1.-9. Monat)

Die Aufnahmen erfolgten mit einem Kondensatormikrofon (Sennheiser MKH 415) auf ein „Uher-Report“-Tonbandgerät (Laufgeschwindigkeit 19 cm/s) oder, zur Analyse der hohen Frequenzanteile, mit Ultraschallmikrofon (B & K 4135 mit Vorverstärker B & K 2618) und Hochfrequenzbandgerät (Lennartz 6000/800). Die Auswertung wurde an Speicheroszillograph (Tektronix 5113), Sonograph (Kay-Electric 7029) und Frequenzspektrograph (Nicolet UA 500 A) vorgenommen.

Ergebnisse

Allgemeine Charakterisierung der Verlassenheitslaute

Die Verlassenheitslaute juveniler *Desmodus* sind aus distinkten Einzelementen aufgebaut und werden in Serien abgegeben. Eine solche Serie besteht je nach Erregungszustand des Jungtieres aus 2 bis 30 Lauten mit Intervallen von 35 bis 115 ms. Die Laute weisen max. 4 Harmonische auf; der Grundton liegt im Frequenzbereich zwischen 5 und 30 kHz und enthält stets die Hauptenergie des Lautes. Da die bei den Freilanduntersuchungen benutzte Registrierapparatur nur Frequenzen bis zu 30 kHz aufnahm, konnte das Spektrum der Obertöne nicht bei allen Tieren analysiert werden. Der hohe Frequenzanteil besitzt jedoch kaum eine funktionelle Bedeutung, da eine Kommunikation über größere Entfernungen auf relativ niedrige Frequenzen beschränkt ist; bei der Schallausbreitung werden hohe Frequenzen sehr stark gedämpft.

Die Anzahl der Elemente pro Laut schwankt zwischen 1 und max. 14 (mehr als 10 Elemente/Laut traten jedoch nur in weniger als 1 % der Fälle auf); die Lautdauer ist entsprechend variabel (min. 12 ms bei 1 Element/Laut bis ca. 180 ms bei 10 Elementen/Laut). Die 1-Element-Laute treten vorwiegend am Anfang einer Serie auf, das verwendete Element ist immer relativ lang. Die Mehrzahl der Elemente lassen sich 2 Grundtypen zuordnen: Im einfachsten Fall handelt es sich um einen abwärts modulierten „sweep“ (Abb. 1: 2.-5. Element), beim 2. Grundtyp folgt auf die Abwärts- eine Aufwärtsmodulation (z. B. Abb. 2: 1. Element des 2. Lautes). Dieser Aufwärts-sweep kann sich abrupt dem Abwärts-sweep anschließen, der Übergang kann aber auch allmählich erfolgen (Abb. 1: 1. Element), oder es tritt eine Pause zwischen beiden Frequenzanteilen auf (Abb. 6b: 3. Element). Außer diesen Grundtypen können individuelle Varianten gebildet werden (z. B. Abb. 2: 4. Element des 5. Lautes). Die Dauer eines Elementes variiert zwischen 3 ms

Abb. 1. Sonagramm eines Verlassenheitslautes mit 5 Elementen (L3/I). Ordinate: Frequenz (kHz), Abszisse: Zeit (ms)

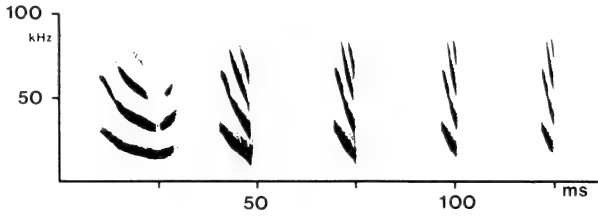
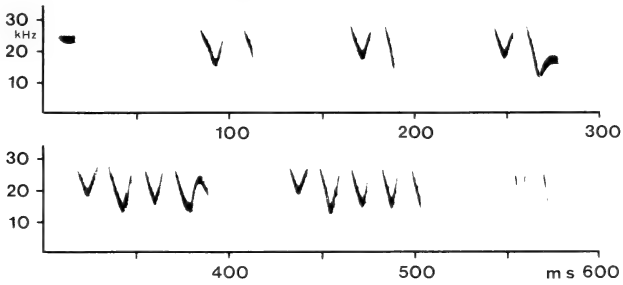


Abb. 2. Serie von Verlassenheitslauten (H1). Ordinate: Frequenz (kHz), Abszisse: Zeit (ms)



(steiler Abwärts-sweep) und 20 ms (Grundtyp 2 mit langsamer Modulation); die Intervalle zwischen den Elementen sind 7 bis 20 ms lang. Ein Laut kann aus verschiedenen Element-Typen aufgebaut sein.

Individuelle Konstanz der Laute

Eine wichtige Voraussetzung dafür, daß die Mutter ihr eigenes Junges an den Verlassenheitslauten erkennen kann, ist, daß die Laute jedes Jungtiers typische Merkmale aufweisen, die sich über längere Zeit nicht verändern. Bei den im Labor geborenen *Desmodus* (L2-L5) konnte untersucht werden, inwieweit Veränderungen im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung auftreten.

Bei allen 4 Tieren zeigte sich eine ausgeprägte Konstanz. Nicht nur, daß stets die gleichen Elemente zum Lautaufbau verwandt wurden, sondern auch individuelle Charakteristika blieben über größere Zeiträume erhalten. Abb. 3 zeigt z. B., daß bei L4 am 1. Lebenstag ein 7-Elemente-Laut genauso aufgebaut ist wie am 29. Tag. Selbst der Frequenzbereich hat sich während dieses Monats nur unwesentlich verschoben. Der einzige Unterschied liegt darin, daß der am 1. Tag registrierte Laut um ca. 20 % länger ist. Auch die Anzahl der pro Laut auftretenden Elemente bleibt über die jeweilige Untersuchungszeit konstant. Das Jungtier L4 besitzt meist 5 bis 8 Elemente/Laut (Abb. 4a), bei L2 sind fast ausschließlich 1- und 2-Elemente-Laute zu registrieren (22. Tag: 88 %; 47. Tag: 90 %; 82. Tag: 98 %), und bei L5 dominieren die 2er- und 3er-Laute (Abb. 4b).

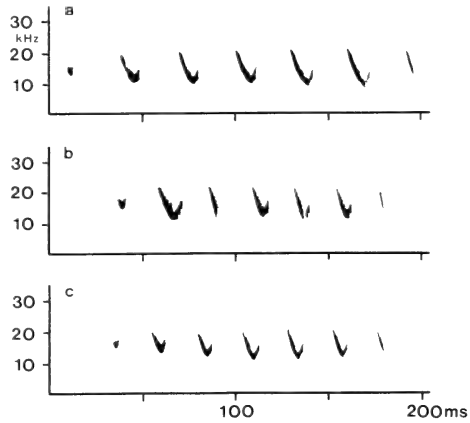


Abb. 3. 7er-Laut von L4 am 1. Lebenstag (a), 13. Tag (b) und 29. Tag (c)

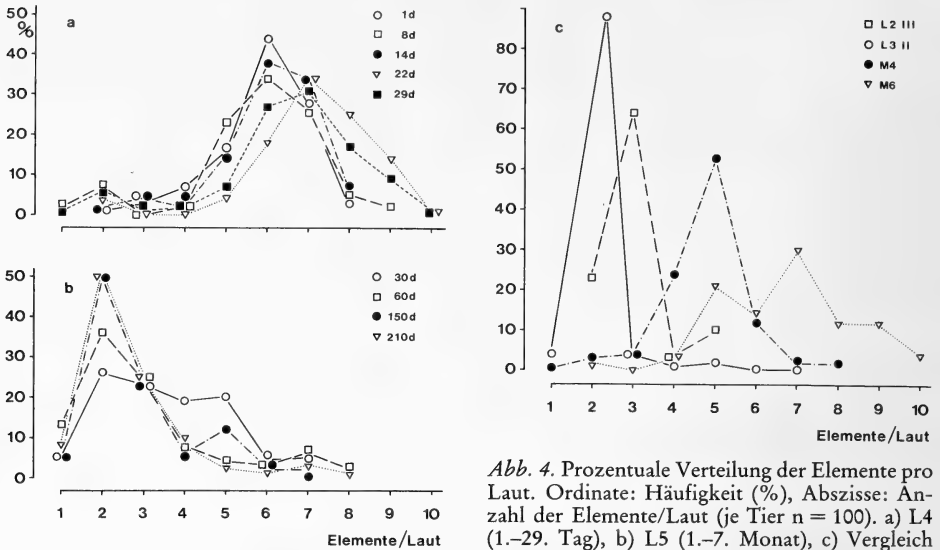


Abb. 4. Prozentuale Verteilung der Elemente pro Laut. Ordinate: Häufigkeit (%), Abszisse: Anzahl der Elemente/Laut (je Tier $n = 100$). a) L4 (1.-29. Tag), b) L5 (1.-7. Monat), c) Vergleich von 4 Tieren

Unterschiede zwischen den Jungtieren

Am auffälligsten unterscheiden sich die Verlässenheitslaute in der Anzahl der Elemente pro Laut (Abb. 4). Bei einigen *Desmodus* ist diese Anzahl sehr konstant: So verwendet z. B. L3 fast ausschließlich Doppellaute, M5 in über 90 % 5er-Laute. Andere Individuen besitzen ein breites Spektrum: z. B. M1 bildet je ca. 15 % der Laute aus 3, 4, 5, 6 und 7 Elementen, M8 in etwa gleichem Verhältnis aus 5 bis 10 Elementen.

Auch die Verwendung von Element-Typen weist individuelle Charakteristika auf. In den meisten Fällen sind beide Grundtypen vertreten, jedoch in sehr unterschiedlicher Ausprägung und Häufigkeit. Bei M5 konnten nur Abwärts-sweeps registriert werden, bei M6 war die Aufwärtskomponente meist nur angedeutet. Im Gegensatz dazu waren bei M1 und L1 beide Typen etwa gleich häufig vertreten, während bei L2 und L4 Typ 2 weitaus dominierte. Die Modulationsrate und der Frequenzumfang der 2. Komponente weisen bei den einzelnen Tieren beträchtliche Unterschiede auf. Dazu kommen Individuen, die sehr spezifische Elementvariationen ausgebildet hatten (M2, M3), so daß jedes Jungtier anhand des Sonagrammes eindeutig zu identifizieren ist. In Abb. 5 sind charakteristische 4er-Laute von 6 Jungtieren gegenübergestellt.

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal bietet die Kadenz der Elemente. Im einfachsten Fall liegen die Frequenzen aller Elemente eines Lautes im gleichen Bereich. Häufig ist jedoch eine typische Frequenzabstufung der einzelnen Elemente feststellbar (Abb. 6). Einige Tiere weisen unterschiedliche Laute auf; so sind z. B. bei M8 einfache Laute, die aus Typ-1-Elementen aufgebaut sind, gemischt mit Lauten, bei denen jeweils Typ-1- und Typ-2-Elemente abwechseln. Die Typ-1-Elemente fallen dabei auf 9-11 kHz, die Typ-2-Elemente nur auf 16-18 kHz.

Auf den Sonagrammen läßt sich schon erkennen, daß die Laute z.T. beträchtliche Frequenzunterschiede aufweisen. Für jedes Tier läßt sich ein Frequenzbereich festlegen, der z.T. gegen andere Individuen statistisch absicherbar ist. In Abb. 7 unterscheiden sich z. B. die untersten Frequenzen des 1. Elementes eines 7er-Lautes von M6 und M8 um ca. 7 kHz. Der Frequenzabstand verändert sich zwar entsprechend der individuellen Kadenz im Verlauf des Lautes, M6 bleibt jedoch stets niederfrequenter als M8. Der Frequenzbereich ist vom Alter unabhängig. Sowohl unter den sehr jungen, als auch unter den älteren Tieren

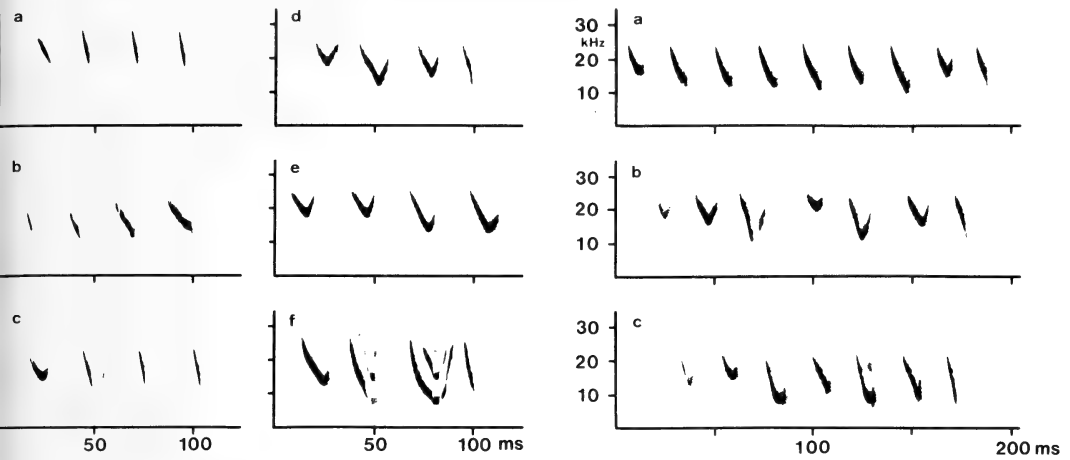


Abb. 5 (links). Vergleich der 4er-Laute von 6 Jungtieren. a) H2, b) M8, c) M4, d) M1, e) M7, f) M2. –
 Abb. 6 (rechts). Vergleich langer Laute von M8 (a), M3 (b) und M4 (c). Die Laute unterscheiden sich
 in den Element-Typen und im Frequenzmuster

fanden sich Individuen, bei denen die Elemente unter 10 kHz abfielen, zum anderen waren relativ hochfrequente Jugendlaute bei verschiedenen Altersstufen feststellbar.

Nimmt man alle Unterscheidungsmerkmale zusammen – Anzahl der Elemente pro Laut, Elementtypen, Kadenz, Frequenzbereich – so besitzt jedes Jungtier ein charakteristisches Lautmuster, das sich von dem aller untersuchten *Desmodus* unterscheidet. Die Unterschiede sind so groß, daß die Experimentatoren beim langsamen Abspielen der Tonbänder ohne Schwierigkeiten die Verlassenslaute den einzelnen Individuen zuordnen konnten.

Diskussion

In vielen Publikationen werden zwar die Verlassenslaute bei den unterschiedlichsten Fledermausspezies erwähnt und z. T. auch analysiert, jedoch nur wenige Untersuchungen geben Hinweise auf die ontogenetische Entwicklung und die Individualität dieser Laute. Sowohl die Konstanz der Verlassenslaute über eine längere Zeit als auch spezifische Lautcharakteristika sind eine Voraussetzung dafür, daß eine Mutter ihr Jungtier akustisch erkennen kann.

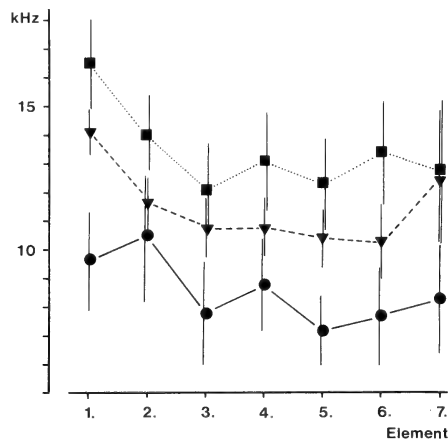


Abb. 7. Untere Frequenzgrenzen der Elemente von 7er-Lauten bei M6 (●), M8 (■) und L4 (▼). Mittelwerte und Standardabweichung aus je 20 Lauten

In dieser Hinsicht unterscheiden sich die einzelnen Chiropterenpezies sehr deutlich. Die einfachsten Verhältnisse finden sich bei *Rhinolophus ferrumequinum* (MATSUMURA 1979) und *Myotis oxygnathus* (KONSTANTINOV 1973). Bei beiden Arten sind die Verlassenheitslaute wenig strukturiert und wandeln sich im Verlauf von 4 resp. 7 Wochen in die Ortungslaute um. Die sukzessive Veränderung und die geringe Variationsmöglichkeit machen es unwahrscheinlich, daß diese Laute für ein individuelles Erkennen geeignet sind. Für das Auffinden des eigenen Jungtieres müssen olfaktorische Einflüsse maßgebend sein (KULZER 1962; KOLB 1977). Bei *Myotis myotis* scheinen verschiedene Lauttypen vorzukommen (KOLB 1981). Sehr viel variationsreichere Verlassenheitslaute besitzen *Molossus molossus* (HÄUSSLER et al., 1981) und *Antrozous pallidus* (BROWN 1976). Sie lassen sich bei beiden Spezies ca. 2 Monate lang registrieren. *Antrozous* ist die einzige Fledermausart, bei der individuelle Unterschiede der Verlassenheitslaute nachgewiesen wurden. Diese Laute, die wie bei *Desmodus* in Serien abgegeben werden, besitzen eine wellenförmige Frequenzmodulation, ein Parameter, der eine vielfältige Variation ermöglicht. Dieses Modulationsmuster bleibt im Verlauf der Ontogenie erhalten, obwohl sich der Frequenzbereich langsam verschiebt, und auch die Laute kürzer werden. Noch viel konstanter als bei *Antrozous* ist das individuelle Lautmuster bei *Desmodus*, außerdem bleiben bei den Vampiren die Verlassenheitslaute bis zum 10. Lebensmonat erhalten. Zum anderen weisen diese Laute, bedingt durch ihren komplizierteren Aufbau, weit mehr Variationsmöglichkeiten auf, so daß jedes Jungtier eindeutig akustisch identifizierbar ist.

Die Ausbildung individueller Laute scheint mit einer verlängerten Laktationsphase korreliert zu sein. Während bei *Rhinolophus* und *Myotis* (*M. velifer*, BROWN 1976; *Myotis lucifugus*, BARCLEY et al. 1979) die Umstellung von der Milch- auf die Insektennahrung sehr schnell erfolgt, wird *Antrozous* bis zum 55. Lebenstag gesäugt, obwohl die Jungtiere bereits mit 30 Tagen Insekten fressen. Ungewöhnlich langsam verläuft die Nahrungsumstellung bei *Desmodus* (SCHMIDT et al. 1980). Schon im ersten Lebensmonat wird das Jungtier mit geringen Mengen Blut gefüttert; mit ca. 4 Monaten begleitet es die Mutter auf der Nahrungssuche, nimmt jedoch nur langsam zunehmende Quantitäten Blut auf. Erst mit ca. 10 Monaten ist *Desmodus* selbständig, bis zu diesem Alter müssen die Jungtiere gesäugt werden. Das gemeinsame Ausfliegen von Mutter und Jungtier erfordert ein effektives Kommunikationssystem, das über große Entfernungen wirksam ist. Auch müssen die Individuen eindeutig identifizierbar sein, da in der gleichen Region oft viele Vampire leben. Die Verlassenheitslaute von *Desmodus* erfüllen alle geforderten Voraussetzungen.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. H. SCHNEIDER danken wir für die Überlassung der Analysegeräte, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung.

Zusammenfassung

Die Verlassenheitslaute von 15 juvenilen Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus murinus*) wurden analysiert. Diese Soziallaute sind aus unterschiedlich vielen Einzelelementen (max. 14) zusammengesetzt und werden in Serien abgegeben. Die Elemente sind harmonisch aufgebaut mit einem intensiven Grundton im Bereich von 5–30 kHz; es lassen sich 2 Grundtypen unterscheiden, außerdem kommen individuelle Variationen vor. Die Laute der einzelnen Tiere weisen charakteristische Unterschiede auf (Anzahl der Elemente/Laut; Elementtypen; Frequenzabstufung der Einzelelemente; Frequenzbereich). Die für ein Jungtier typischen Merkmale bleiben im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung erhalten. Die Bedeutung solcher individualspezifischen Verlassenheitslaute wird diskutiert.

Literatur

- BARCLEY, R. M. R.; FENTON, M. B.; THOMAS, D. W. (1979): Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. II. Vocal communication. Behav. Ecol. Sociobiol. 6, 137–146.
 BROWN, P. (1976): Vocal communication in the pallid bat, *Antrozous pallidus*. Z. Tierpsychol. 41, 34–54.

- GOULD, E. (1975): Neonatal vocalizations in bats of eight genera. *J. Mammalogy* **56**, 15–29.
- (1979): Neonatal vocalizations of ten species of Malaysian bats (Megachiroptera and Microchiroptera). *Amer. Zool.* **19**, 481–491.
- HÄUSSLER, U.; MÖLLER, E.; SCHMIDT, U. (1981): Zur Haltung und Jugendentwicklung von *Molossus molossus* (Chiroptera). *Z. Säugetierkunde* **46**, 337–351.
- KOLB, A. (1977): Wie erkennen sich Mutter und Jungtier des Mausohrs, *Myotis myotis*, bei der Rückkehr vom Jagdflug wieder? *Z. Tierpsychol.* **44**, 423–431.
- (1981): Entwicklung und Funktion der Ultraschalllaute bei den Jungen von *Myotis myotis* und Wiedererkennung von Mutter und Jungen. *Z. Säugetierkunde* **46**, 12–19.
- KONSTANTINOV, A. J. (1973): Development of echolocation in bats in postnatal ontogenesis. *Period. biol.* **75**, 13–19.
- KULZER, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida (Mops) condylura* (A. Smith, 1833) (Molossidae). *Säugetierkundl. Mitt.* **10**, 116–124.
- MATSUMURA, S. (1979): Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferumequinum nippon*): Development of vocalization. *J. Mammalogy* **60**, 76–84.
- MÖHRES, F. P. (1953): Jugendentwicklung des Orientierungsverhaltens bei Fledermäusen. *Die Naturwissenschaften* **40**, 298–299.
- SCHMIDT, C.; SCHMIDT, U.; MANSKE, U. (1980): Observations of the behavior of orphaned juveniles in the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Proc. 5th Int. Bat Res. Conf.* Ed. by D. E. WILSON, A. L. GARDNER. Texas Tech Press, Lubbock, pp. 105–111.
- SCHMIDT, U. (1972): Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*) und ihrer Mütter. *Bonn. zool. Beitr.* **23**, 310–316.
- MANSKE, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). *Z. Säugetierkunde* **38**, 14–33.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. UWE SCHMIDT, GERHARD JOERMANN, Dr. CHRISTEL SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus *Mus musculus domesticus* Ruddy

I. Methodik, Datenzuordnung und Einflüsse des sozialen Umfeldes

Von M. W. SCHÄFER

Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität Frankfurt a. M.

Eingang des Ms. 5. 11. 1981

Abstract

*Analysis of exploratory behaviour in different strains and generations of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Ruddy). I. Methods, grouping of data, and social effects*

Analyzed were different strategies of exploratory behaviour in white laboratory mice of the NMRI-strain and "wild" (grey) *Mus musculus* of the fifth to seventh generation born in laboratory under similar conditions. Individuals of these two strains were crossed to (grey) F₁-hybrids, the distribution of the sexes in the parental generations combined white females with grey males as well as vice versa. Further crossings of F₁-hybrids resulted in white (25 %) and grey (75 %) descendents of the F₂-generation.

To control possible social effects single young animals (1 to 5 days old) of one strain were introduced to breeding parents of the other stock.

As the experimental environment the white bottom of a large plastic box served as an "open-field" with a plastic cup fixed in the centre of the field as the only threedimensional structure. To start the observation an animal was placed in a corner of the open-field and the responses like sitting, running, jumping, exploring or hiding from view inside the cup were recorded every second for 30 minutes.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4703-0149 \$ 02.50/0

Z. Säugetierkunde **47** (1982) 149–162

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

The great number of data were grouped to mean latency-values of the different behavioural parameters, to portions of the total observation time in percentage, to portions of the time an animal spent actively and to mean values of time measured in seconds; to prove the significance of differences non-parametric tests and analysis of data clumping at zero were used.

Different behavioural patterns of white and grey mice could be demonstrated including very small latencies of running and exploring in the NMRI-animals (opposite to grey ones), a very distinctive change of sitting and quick running phases in the grey mice and nearly no jumping-tendencies in the albinos while the grey animals started to jump after about 15 minutes.

Reproduction of data was demonstrated by observations of some individuals in a second experiment. Because no social influences effected the exploratory behaviour the differences between the two strains were interpreted as expressions of different genetic bases, investigations of hybrid-generations appeared to be useful.

Einleitung

Der Nachweis einer Verhaltensweise als „angeboren“ kann nicht ausreichend durch den Ausschluß von Lernprozessen geführt werden, vielmehr ist die erbliche Fixierung als Ausprägung art- oder rassenspezifischer Charakteristika oder als Erbgang in Kreuzungsexperimenten zu demonstrieren. Letztlich mag in vielen Fällen ein Beharren auf der Alternative „angeboren“ oder „erworben“ der realen Komplexität in der Ausprägung von Verhaltensweisen nicht gerecht werden. Ein Modell interagierender Faktoren in unterschiedlicher Wertigkeit ist statt dessen in Betracht zu ziehen. Bezüglich dieser Wertigkeit sind nach wie vor unterschiedliche Diskussionsakzente feststellbar (z. B. ROTH 1974; MONEY und EHRHARDT 1975; WIESER 1976; LORENZ 1978).

Bereits in der frühen Menschheitsgeschichte wurden Tierarten durch Haltung und Zucht einer an menschlichen Interessen orientierten Auslese unterworfen. Dieser als Domestikation bezeichnete Prozeß bedeutete die Isolation einer Gruppe von Individuen von ihrer natürlichen Stammpopulation unter Veränderung ihrer Umwelt und Ernährung (RÖHRS 1961; HERRE und RÖHRS 1973) mit der Folge konvergenter Veränderungen in morphologischen, physiologischen und ethologischen Bereichen (HAFEZ 1969). Neben erblich fixierten Domestikationsmerkmalen kommen durchaus modifikationsbedingte hinzu, der Vergleich von Verhaltensweisen zwischen Haustieren und ihren Stammformen, wie auch die immer noch bestehende Möglichkeit der Kreuzung zwischen beiden, eröffnen jedoch die Möglichkeit, erblich fixierte Verhaltensanteile experimentell zu isolieren.

Die vorliegende Arbeit untersucht vergleichend das Explorationsverhalten „wilder“ (besser grauer) Hausmäuse und deren Albinof orm (beide *Mus musculus domesticus* Ruty).

Die Laborhaltung der Albinomaus ist für Europa seit etwa 100 Jahren belegbar (FREYE und FREYE 1960), kultische Verehrung ist jedoch schon um 1400 v. Chr. nachzuweisen (HAGEMANN 1959). Klassifiziert man die Albinomaus als „domestiziert“ (FRICK und NORD 1963), so ist zu bedenken, daß ihr die „moderne“ graue Hausmaus nicht vorbehaltlos als Wildtyp gegenübergestellt werden kann. Die kommensale Lebensweise als Vorratschädling des Menschen mag sie vielmehr als „spurenhaf t andomestiziert“ erscheinen lassen, auch können Rassen der grauen Form in ihrem Verhalten differieren (PLOMIN und MANOSEVITZ 1974).

Allgemein erscheinen die Albinos plumper im Körperbau, von größerer Fluchtlatenz bei reduziertem Sprungvermögen, geringer Beißintention beim Einfangen und mit im ganzen „gemächlicherer“ Fortbewegung (EIBL-EIBESFELDT 1950, 1958). Vergleichende Beobachtungen der Verhaltensweisen von wilden und Labormäusen sowie Filialgenerationen führten zum Schluß, daß wenige Gene dominant „Wildheit“ bedingen (COBURN 1975; DAWSON 1932). Als weitere Charakteristika der Wildformen werden genannt: Schnelles Vermeidungslernen, höhere Laufaktivität im Wechsel mit „erstarrtem“ Sitzen, größere Aggressivität gegen Artgenossen, hohe Fluchtbereitschaft u. a. (BARNETT und SMART 1975; CONNOR 1975; SMITH 1972, 1978).

Vergleichende Beobachtungen in einem in Sektoren aufgeteilten Versuchsfeld, dem

„open-field“ (WALSH und CUMMINS 1976) sind besonders geeignet, Erkundungs- und Fluchtverhalten in weitgehend deckungsloser Umgebung über einen bestimmten Zeitraum und nach Maßgabe gut abgrenzbarer Verhaltensmuster zu analysieren. So versucht die vorliegende Arbeit in Form eines erweiteren open-field-Tests das Verhalten grauer und weißer Mäuse quantitativ zu erfassen und Unterschiede auf genetische Grundlagen mittels Hybridgenerationen zu prüfen. Im ersten Teil der Studie wird die Methodik der Verhaltensmessung sowie die statistische Auswertung der Daten vorgestellt, weiterhin wird versucht, Einflüsse des sozialen Umfeldes (Aufzuchterfahrung) abzuschätzen.

Material und Methode

Herkunft, Haltungsbedingungen und Maße der Versuchstiere

Als Vertreter der Parentalgeneration standen zur Verfügung: 1. Weiße Mäuse des NMRI-Stammes (w) aus der 9. bis 11. Generation eigener Institutszucht sowie 2. graue Mäuse (g) aus der 5. bis 7. Generation eigener Institutszucht, deren „Stammeltern“ in der Umgebung Frankfurts gefangen wurden. Beide Zuchten gingen aus Populationen von 20 bis 30 Individuen hervor.

Reziproke Kreuzungsansätze lieferten die folgenden Filialgenerationen: 1. Weiße Weibchen (w) gepaart mit grauen Männchen (g), lieferten als $F_1(w)$ bezeichnete graue Hybriden, und 2. graue Weibchen (g) gepaart mit weißen Männchen (w) lieferten als $F_1(g)$ bezeichnete, gleichfalls graue Hybriden.

Kreuzungen der F_1 -Generationen untereinander wurden nach folgenden Ansätzen durchgeführt: 1. $F_1(w) \times F_1(w)$ lieferten die zweite Filialgeneration $F_2(w)$ und 2. $F_1(g) \times F_1(g)$ lieferten die zweite Filialgeneration $F_2(g)$.

Die F_2 -Tiere waren zu etwa einem Viertel weiß, bezeichnet als $wF_2(w)$ bzw. $wF_2(g)$ und zu drei Vierteln grau, bezeichnet als $gF_2(w)$ bzw. $gF_2(g)$.

Die Versuchstiere aller Gruppen waren in einem gemeinsamen Haltungsraum in „Makrolon-Standardkäfigen“ ($40 \times 25 \times 15$ cm) mit Futterraufen und Wasserflaschen untergebracht. Die Böden der Käfige waren mit einer ca. 5 cm hohen Torfschicht bedeckt, als Nestbaumaterial diente weißes Toilettenpapier. Wasser und Futter („altromin 1324“ – Standarddiät) standen ständig zur Verfügung. Jeweils nach der wöchentlichen Reinigung wurden zusätzlich Salat, Äpfel und Mohrrüben angeboten. Die Besatzdichte eines Käfigs lag durchschnittlich bei 15 Tieren, konnte nach gleichzeitigen Würfen mehrerer Weibchen allerdings kurzfristig ansteigen. Die Tiere der F_1 - und F_2 -Generationen lebten die ersten drei Wochen bis zur Entwöhnung bei ihren Eltern und wurden dann in eigene Käfige verbracht, wobei gegebenenfalls weiße und graue Tiere gemeinsam gehalten wurden.

Als Kontrollexperimente wurden jeweils weiße (bzw. graue) Jungtiere im Alter von 1 bis 5 Tagen „transplantiert“, also einer grauen (bzw. weißen) Mutter unterschoben, so daß einzelne weiße Tiere unter grauen aufwuchsen und umgekehrt und so reziproke Aufzuchterfahrungen resultierten. Transplantierte weiße und graue Tiere werden im folgenden mit w' bzw. g' bezeichnet.

Tabelle 1

Verteilung der Versuchstiere

Die Zahl zweifach getesteter Individuen ist jeweils in Klammern angegeben; insgesamt 233 Tiere

Herkunft, Generation	♀	♂	Σ
w	20 (4)	20 (4)	40 (8)
w'	5	3	8
g	20 (4)	20 (4)	40 (8)
g'	4	4	8
$F_1(w)$	11 (1)	21 (3)	32 (4)
$F_1(g)$	14 (2)	14 (2)	28 (4)
$wF_2(w)$	9 (1)	9 (1)	18 (2)
$gF_2(w)$	16 (1)	14 (1)	30 (2)
$wF_2(g)$	7 (1)	3 (1)	10 (2)
$gF_2(g)$	6 (1)	13 (1)	19 (2)

Tabelle 2

Körpermaße der Gruppen w ($n=10$), g (10), F_1 (23) und F_2 (38)

Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen folgender Größen: Schwanzlänge, von der Schwanzwurzel bis zur Spitze gemessen, Kopf-Rumpf-Länge von der Nasenspitze bis zur Schwanzwurzel, Ohrlänge als Abstand zwischen proximalstem und distalstem Punkt der Ohrmuschel, Hinterfußlänge von der Ferse bis zur Spitze der längsten Zehe (ohne Kralle) und Bruttokörpergewicht

Gruppe	Schwanz (mm)	Kopf-Rumpf (mm)	Ohr (mm)	Hinterfuß (mm)	Gewicht (g)
w	104,0 ± 2,6	98,3 ± 3,3	13,4 ± 0,7	19,4 ± 1,0	45,3 ± 3,7
g	96,1 ± 3,8	89,7 ± 4,4	12,7 ± 0,5	18,3 ± 0,7	28,5 ± 4,8
F_1	103,5 ± 4,1	98,3 ± 3,9	13,0 ± 0,9	19,1 ± 0,8	39,4 ± 5,4
F_2	103,4 ± 3,2	98,1 ± 3,2	13,3 ± 0,6	19,4 ± 0,9	39,9 ± 3,9

Insgesamt wurden 233 Tiere der Verhaltensbeobachtung im „open-field“ unterzogen, davon 32 einem zweiten Test (im Abstand von mindestens 10 Tagen) zur Überprüfung der Reproduzierbarkeit ihrer Daten. Die genaue Verteilung der Versuchstiere nach Abstammung und Geschlecht gibt Tab. 1 wieder.

Zur näheren Charakterisierung der einzelnen Versuchsgruppen bzw. Generationen wurde die Bestimmung der Körpermaße (entspr. NIETHAMMER und KRAPP 1978) von 81 Tieren herangezogen (Tab. 2).

Die Größen Schwanzlänge, Kopf-Rumpf-Länge und Gewicht erreichten bei den grauen Tieren (g) höhere Werte als bei freilebenden (STRESEMANN 1967; NIETHAMMER und KRAPP 1978), lagen jedoch deutlich unter den Maßen der weißen Mäuse. Die Daten der F_1 und F_2 erwiesen sich als nahezu identisch, was bemerkenswerterweise auch für die verschiedenen Untergruppen der F_2 -Generationen [$wF_2(w)$, $gF_2(w)$, $wF_2(g)$ und $gF_2(g)$] galt. Kopf-Rumpf-Länge und Schwanzlänge der Filialgenerationen ordneten sich hierbei der Größenordnung der weißen Parentalindividuen zu, während das Gewicht „intermediäre“ Werte zwischen w und g , allerdings noch im weiteren Streubereich der weißen Tiere, annahm.

Als Mindestalter für einen Versuch wurden 2 Monate festgesetzt, eine obere Altersbegrenzung gab es nicht, ein Versuchstier durfte lediglich keine äußeren Verletzungen aufweisen. Die Entnahme eines Tieres zum Versuch erfolgte jeweils dann, wenn in dessen Käfig alle Individuen aktiv angetroffen wurden. Es wurde dann mittels eines kleinen, mit Torf versehenen Käfigs zum Versuchsraum transportiert. Zwischen der Entnahme aus dem Heimkäfig und dem Einsetzen in die Versuchsapparatur lag gewöhnlich eine Zeitspanne von 3 Minuten.

Apparatur, Verhaltensweisen und Protokollierung

Als Versuchsfeld diente der glatte Boden eines weißen, oben offenen Kunststoff-Containers von 40 cm Wandhöhe („BRAUCKE-Polykunststoffkasten“), dessen Bodenfläche mittels 5 mm breiten schwarzen Klebebandstreifen in sechs Quadrate unterteilt wurde, denen die Zahlen 1 bis 6 zur Protokollierung zugeordnet wurden. Auf der Feldmitte wurde ein weißer Plastikbecher so am Boden liegend befestigt, daß lediglich der aufliegende Rand der Becheröffnung mit durchsichtigem Klebestreifen fixiert war, der Becher also durch mögliche Aktivitäten eines Versuchstieres in begrenztem Maße aus seiner Lage gebracht werden konnte. Dieser Becher stellte das einzige dreidimensional strukturierte Element des open-fields dar. Die genauen Maße des Versuchsfeldes gibt Abb. 1A wieder. Die Beleuchtung im sonst völlig verdunkelten Versuchsraum lieferte eine 1,70 m über dem Versuchsfeld zentrierte 40-Watt-Glühbirne (Beleuchtungsstärke von der Feldmitte nach oben 21 Lux, von der Feldmitte senkrecht auf die Wandflächen konstant 9 Lux). Vor jedem Versuch wurde die Bodenfläche mit 15%iger Lysoform-Lösung ausgewischt. Sobald der Kasten getrocknet war, wurde ein Versuchstier am Schwanz erfaßt und in die Ecke des Feldes 1 eingesetzt. Mit diesem Versuchsbeginn wurde eine Stoppuhr ausgelöst und in 1-Sekunden-Abstand der Aufenthaltsort sowie die gerade auftretende Verhaltensweise auf einem mit einer „Karo-Matrix“ (1 Kästchen = 1 s) versehenen Protokollvordruck registriert. Die Verhaltensbeobachtung eines Individuums endete nach 30 Minuten. Einen Ausschnitt aus einem typischen Protokollvordruck findet sich in Abb. 1B.

Nach beendetem Versuch wurde die Maus am Schwanz erfaßt und individuell markiert. Hierzu wurden den weißen Tieren Punktmuster aus Pikrinsäure mit einem Pinsel aufgetragen, grauen Mäusen wurden mit einer Schere kleine Fellpartien geschoren, da die graubraune Fellfärbung die Erkennbarkeit von Farbmustern (aus unschädlichen Farben) unmöglich machte. Besondere Reaktionen auf Fang und Markierung wurden gesondert vermerkt. Hierbei ergaben sich bereits recht deutliche Unter-

schiede. So verhielten sich die Albinos überwiegend unbeteiligt und zeigten geringe Erregung, während bei den grauen Tieren Fluchtversuche, Lautäußerungen (Quietschen) oder auch Beißen auftraten. Die meisten Individuen der Filialgenerationen verharrten hingegen bewegungslos. Reziproke Anwendung von Schere und Pinsel stellten sicher, daß nicht die unterschiedlichen Behandlungsmethoden die Ursache dieser differierenden Reaktionen waren.

Die folgenden Verhaltensweisen konnten während der 30minütigen Beobachtungszeit registriert werden:

1. Schnuppern (*Sch*): Witterungsaufnahme mit oder ohne Ortsveränderung, an Bewegung von Nasenspitze und „Schnurrhaaren“ erkennbar.
2. Aufrichten (*A*): Erheben der Vorderbeine, auf freier Fläche oder an der Kastenwand, dann auch oft Abheben eines Hinterbeines vom Boden, mit Schnuppern kombiniert auftretend.
3. Putzen (*P*): Jede Art körperbezogenen Pflege-(Komfort-)Verhaltens als Ordnen des Fells mit den Vorderextremitäten, Belecken von Körperteilen, Wischen mit den Vorderextremitäten über Kopf und Gesicht, Kratzen und Reinigen des äußeren Gehörganges mit einem Hinterfuß.
4. Nagen (*N*): Versuche, Wand, Boden oder Klebebandstreifen mit den Schneidezähnen zu bearbeiten.
5. Schwanzrasseln (*R*): Meist seitlich geführte, vibrierende Schwanzauschläge.
6. Aktionen am Becher (*a. B.*): Beschnuppern oder Benagen des Bechers, Berührungen mit den Extremitäten, Aufrichten oder Besteigen, Lageveränderungen.
7. Aufenthalt im Becher (*i. B.*): Mindestens 50 % des Mäusekörpers befinden sich im Becher.
8. Sitzen (*Sit*): Bewegungsloses Verharren, entspannt oder starr.
9. Springen (*Sp*): Alle vier Beine ohne Bodenkontakt, häufig an einer Wand oder in einer Ecke ausgeführt.
10. Bewegung (*Bew*): Lokomotion ohne eine der unter 1) bis 6) genannten Verhaltensweisen; Fortbewegung auf der Lauffläche, als Wechsel in ein anderes Quadrat registriert, wenn mehr als 50 % des Körpers die Grenzmarkierung zweier Quadranten passiert hatten.
11. Defäkieren (*Kot*): Absetzen (besser Verlieren) von Kotballen.
12. Urinieren (*Urin*): Urinausscheidung als sichtbare Lache.

Qualitative Vermerke und Beschreibungen rundeten die Protokollierung ab. So wurden vermerkt: Geschwindigkeit und „flüssiger“ Ablauf der Fortbewegung, eine besondere Erscheinungsform des Sitzens als „erstarrtes Sitzen“, ein Verharren in beliebiger Stellung bei weit geöffneten Augen, aufgerichteten Ohren und leicht gestäubtem Fell sowie eine besondere Art der Fortbewegung, im folgenden als „klebendes Laufen“ bezeichnet. Letzteres erschien kombiniert mit Schnuppern als eine Fortbewegungsform, bei der zunächst die Hinterbeine ihren Standort nicht verließen, während es

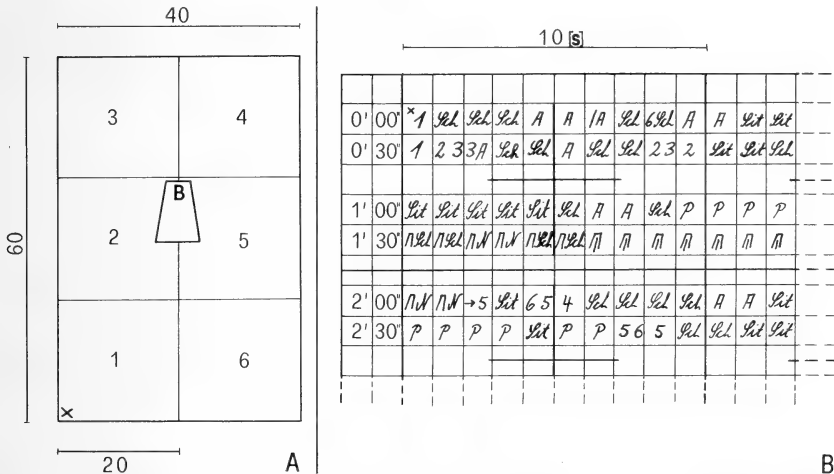


Abb. 1. A: Grundriß des Versuchsfeldes mit Quadranteneinteilung und der Position des liegenden Bechers (B); Maße in cm, das Kreuz im Feld 1 kennzeichnet den Ort, wo ein Versuchstier bei Beobachtungsbeginn eingesetzt wurde. B: Ausschnitt aus dem verwendeten Protokollvordruck. 1 Karo entspricht 1 s, in einer vollständigen horizontalen Reihe sind 30 Eintragungen möglich. Die eingetragenen Zahlen 1 bis 6 kennzeichnen den Aufenthaltsort des Versuchstieres, die Abkürzungen einzelne Verhaltensweisen wie Schnuppern (*Sch*), Aufrichten (*A*) und Aufrichten an einer Wand (*A/*), Sitzen (*Sit*), Putzen (*P*) und Nagen (*N*); das eckige, unten offene Symbol zeigt Aktivitäten am Becher an, ein senkrechter Strich im Becher bedeutet Aufenthalt in diesem

unter Vortreten der Vorderbeine zu einer maximalen Körperstreckung kam, dann schoben sich die Hinterbeine eine kurze Strecke in Fortbewegungsrichtung vor, um erneut zu verharren, worauf wieder die eingangs beschriebene Streckung folgte usw. So entstand gewissermaßen der Eindruck die Maus klebe unterseits am Boden und vermöge sich nur mit Mühe fortzubewegen.

Ermittlung und statistische Auswertung der Daten

Die als standardisierter Protokollvordruck benutzte „Karo-Matrix“ lieferte eine Abfolge registrierter Verhaltensmuster im 1s-Abstand vom Einsetzen in die Apparatur bis zum Versuchsende nach 30 Minuten. Als einfache Addition ergaben sich folgende Werte:

1. Summe von Schnuppern und Aufrichten ($Sch + A$),
2. Gesamtanteil der Aktivität (Akt) durch Subtraktion der Zeiten des Aufenthaltes im Becher ($i. B.$) und des Sitzens (Sit) als $30 \text{ min} - i. B. - Sit$.
3. Gesamtanteil reiner Lokomotion (Bew) als Anteil der Aktivität minus Schnuppern (Sch), Aufrichten (A), Putzen (P), Nagen (N), Schwanzrasseln (R) und Aktionen am Becher ($a. B.$).

Die Werte 1 bis 3 werden als prozentuale Anteile der Versuchszeit ausgedrückt.

Weiterhin ist es möglich, die Elemente Sch , A , $Sch + A$, P , N , R , $a. B.$ und Bew als Anteil der Gesamtaktivität x/Akt darzustellen.

Schließlich wurden ermittelt die Anzahl von Sprüngen (Sp), Kot und $Urin$ sowie die Zahl überlaufener Quadranten als Felder pro Minute (F/min), als Felder pro Minute Aktivität ($F/akt. min$) und als Felder pro Minute Lokomotion ($F/bew. min$).

Die mittlere Dauer einer Verhaltensweise x ergibt sich aus ihrer Gesamtdauer t und ihrer Häufigkeit n während des Beobachtungszeitraumes im 1s-Raster, im folgenden für die einzelnen Verhaltensweise angegeben als t/x . Z. B. ist $t/Sch = \frac{t_{Sch}}{n_{Sch}}$, $t/P = \frac{t_P}{n_P}$ usw.

Die mittlere Dauer der aktiven Verhaltenselemente ergibt sich als

$$t/Akt = \frac{t_{Sch} + t_A + t_P + t_N + t_R + t_{a.B.}}{n_{Sch} + n_A + n_P + n_N + n_R + n_{a.B.}},$$

die mittlere Dauer sämtlicher Verhaltensweisen als

$$t/Ges = \frac{30 \text{ min}}{n_{Akt} + n_{i.B.} + n_{Sit}}.$$

Weiterhin wurden für sämtliche Verhaltensweisen die mittleren Latenzzeiten als Zeitintervall zwischen Einsetzen in die Apparatur und erstem Auftreten ermittelt.

Die statistische Auswertung erfolgte mit nicht-parametrischen Testverfahren. So konnte die bei der Datenfülle aufwendige Prüfung auf Normalverteilungen vermieden und den zum Teil beträchtlichen Streuungen Rechnung getragen werden. Überdies ergaben bereits Stichproben höchst unterschiedliche Datenverteilungen (Abb. 2 und 3). Generell erfolgten die Tests mit zweiseitiger Fragestellung auf einem Signifikanzniveau von $p = 0,01$.

Im einzelnen kamen folgende Testverfahren zur Anwendung:

1. Vorzeichentest nach DIXON und MOOD für verbundene Stichproben (in SACHS 1978): Vergleich der Befunde an zweifach geprüften Tieren.
2. Vergleich zweier unabhängiger Stichproben nach dem U -Test von WILCOXON, MANN und WHITNEY (in MÜHLENBERG 1976 und SACHS 1978): Vergleich der Gruppen $w-w'$, $g-g'$, $F_1(w) - F_1(g)$, $F_2(w) - F_2(g)$ und $wF_2 - gF_2$.
3. Vergleich mehrerer Stichproben nach dem H -Test von KRUSKAL und WALLIS (in LIENERT 1973 und SACHS 1978) für $H > \chi^2_{(k-1, p)}$: Vergleich der F_2 -Untergruppen $wF_2(w) - gF_2(w) - wF_2(g) - gF_2(g)$.
4. Reduktion der Rangzuteilungen bei Stichproben > 100 durch das Verfahren nach RAATZ (1966), eine Modifikation des WHITE-Tests (1952), die auf den oben genannten H -Test anwendbar ist: Vergleich der Gruppen $w-g-F_1-F_2$.
5. Paarweise Prüfung mittlerer Rangsummen nach NEMENYI (in SACHS 1978) bei signifikanten H -Werten.
6. Verfahren nach LACHENBRUCH (1976) im Falle einer Werthäufung um Null als Proportionsvergleich der Null-Ergebnisse beider Meßreihen (z_p) mit den Nicht-Null-Ereignissen beider Reihen (z_U). Im Falle $L = z_p^2 + z_U^2 > \chi^2_{(2, p)}$ liegt Signifikanz vor.

Ergebnisse

Häufigkeitsverteilungen von Verhaltensparametern in den Parental- und Filialgenerationen

Ordnet man Häufigkeiten (Tieranzahlen) den „Klassenbreiten“ einer Verhaltensweise, gemessen als prozentualer Anteil an der Beobachtungsdauer, zu, so ergibt sich jeweils für alle Generationen ein ähnliches Verteilungsbild bei durchaus unterschiedlichen Mittelwer-

Abb. 2 (links). Verteilungsbilder der Häufigkeiten für „Schnuppern“ in den Gruppen w , g , F_1 und F_2 . Die Ordinate gibt die Häufigkeit (Anzahl, Frequenz f) von Individuen wieder, die Abszisse den prozentualen Anteil der Verhaltensweise „Schnuppern“ an der Gesamtversuchsdauer mit Klassenbreiten zu 2,5 %. So entspricht eine Säule der Anzahl Tiere, die einen bestimmten „Schnupperanteil“ von x % bis $(x + 2,5)$ % an der Beobachtungszeit erreichen. Die Werte zeigen annähernde Normalverteilungen mit nur geringfügigen Überlappungen zwischen den Parentalgenerationen, während die Tiere der F_1 verteilungsmäßig den grauen Eltern entsprechen, die F_2 hingegen mit angedeuteter Zweigipfligkeit zwischen grauen und weißen Tieren liegt

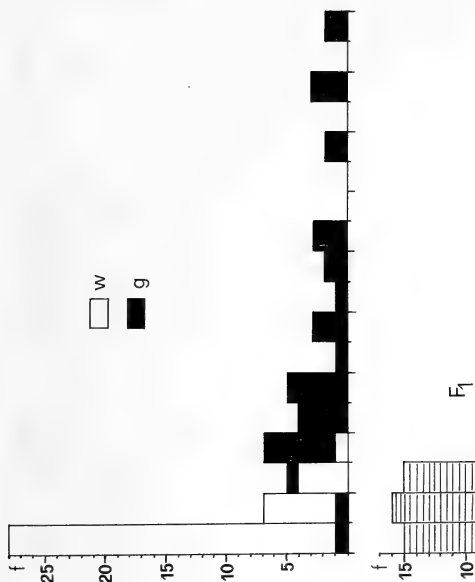
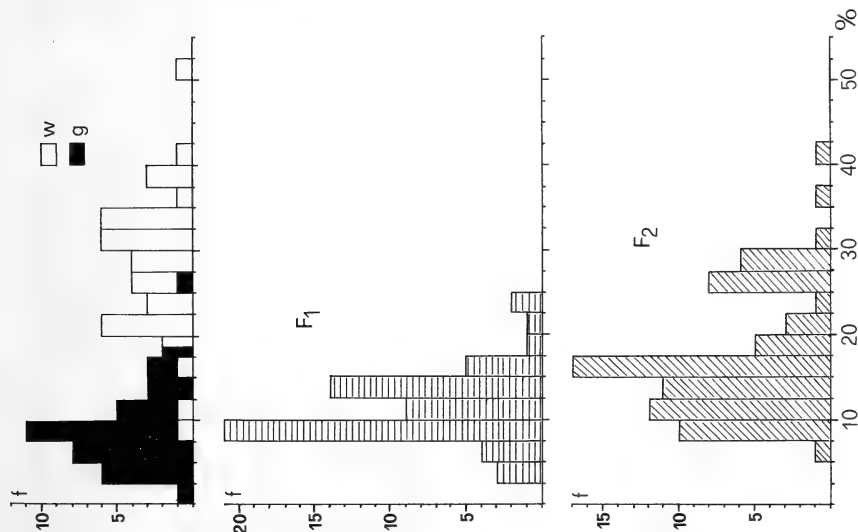


Abb. 3 (rechts). Verteilungsbilder der Häufigkeiten für „Sitzen“ in den Gruppen w , g , F_1 und F_2 ; Auftragung entspr. Abb. 2. Klassenbreite hier 5 %. Die Verteilungen zeigen extreme Häufungen in den niedrigen Klassen für weiße Mäuse, ähnliche, jedoch zu größeren Klassen mehr ausstrahlende Werte in den Filialgenerationen und eine starke Streuung zu hohen Klassen bei grauen Tieren. Normalverteilungen liegen nicht vor



ten. Für einzelne Verhaltensweisen konnten neben annähernden Normalverteilungen auch einseitige Datenhäufungen in z. B. niedrigen Klassen festgestellt werden (Abb. 2 und 3).

Latenzzeiten

Pro Versuchsgruppe und Generation wurden die mittleren Latenzzeiten der einzelnen Verhaltensparameter aufgetragen und verglichen. Allerdings erfolgte dabei keine Aussage darüber, ob alle Individuen eine bestimmte Verhaltensweise überhaupt zeigten oder ob der angegebene „Mittelwert“ nur auf das Verhalten eines Individuums zurückzuführen ist. So gilt etwa für „Springen“, daß die überwiegende Zahl weißer Mäuse der Parentalgeneration dieses Verhalten während der 30minütigen Versuchszeit nicht zeigte. Trat dieses Verhalten jedoch einmal auf, so erst kurz vor Versuchsende. Die Abb. 4 und 5 geben für insgesamt zwölf Verhaltensmuster die Latenzzeiten aller Versuchsgruppen wieder, wobei nach Verhaltensweisen innerhalb der ersten zwei bzw. fünf Minuten und solchen, die in der Regel erst nach zehn Minuten oder mehr auftraten, untergliedert wurde. Die Auftragungen lassen sowohl Aussagen über die Reihenfolge des Auftretens von Verhaltensweisen wie auch über Unterschiede zwischen Gruppen und Generationen zu. So kennzeichnet die Gruppen w und w' sofortiges Schnuppern in der unbekanntem Umgebung, dem Lokomotion folgt (*Bew*). Für die grauen Tiere (g und g') ist diese Abfolge genau umgekehrt und entspricht damit jener der F_1 , während bei beiden Parentalgruppen Aufrichten die dritte Stelle der Abfolge einnimmt. Während dann graue Tiere früher sitzen (Beginn der 2. Min.), beginnen die weißen bereits mit Putzen. Sitzen zeigen weiße Mäuse zwei Minuten später, Koten und Urinieren setzt hingegen früher ein. Der erste Aufenthalt im Becher erfolgt bei weißen Tieren erst nach dem doppelten Zeitintervall der grauen. Während letztere nach der Hälfte der Beobachtungszeit zum erstenmal springen, zeigte nur ein weißes Tier dieses Verhalten sehr viel später, die übrigen nie.

Die Tiere der F_1 zeigen bei pauschaler Betrachtung mehr dem grauen Elternteil ähnliche Werte. In der F_2 sind eine Reihe „intermediärer“ Daten zwischen beiden Elternteilen zu beobachten, wobei die Aufgliederung in weiße und wildfarbene Individuen einige Entsprechungen zur gleichgefärbten Parentalgeneration erkennen läßt. Für die transplantierten Individuen (w' , g') sind neben unveränderten Größenordnungen (gegenüber w und g) gleichsinnige Veränderungen feststellbar: so treten fast alle Verhaltensweisen früher auf als bei jenen Tieren, die in genetisch gleicher Sozietät heranwuchsen. Die Verhältnisse von w' zu g' entsprechen jedoch weitgehend jenen von w zu g (Abb. 4, 5).

Reproduzierbarkeit der Daten und Geschlechtsunterschiede

Wie bereits in Tab. 1 angegeben, wurden zur Überprüfung der Reproduzierbarkeit der erhobenen Daten jeweils acht Individuen der Gruppen w , g , F_1 und F_2 einem zweiten Test im Abstand von mindestens zehn Tagen unterzogen. Die Resultate wurden mit dem Vorzeichentest auf Unterschiede geprüft. Bei 43 so verglichenen Wertepaaren ergab sich in 41 Fällen kein signifikanter Unterschied zwischen erstem und zweitem Test. Lediglich eine Verhaltensweise zeigte bezüglich ihrer Latenzzeiten wie auch der Änderung ihrer Anzahl mit $p < 0,01$ zu sichernde Unterschiede: das Springen. Die Tiere sprangen während des zweiten Versuchs später und weniger. Da sich für die Daten der übrigen Verhaltensparameter zu über 95 % Reproduzierbarkeit ergab, wird die experimentelle Erhebung als zuverlässig angesehen.

Eine Gruppierung der Daten nach Geschlechtern erwies sich als unnötig, da die Mittelwerte männlicher und weiblicher Tiere meist nur geringfügig voneinander abwichen und die wenigen Unterschiede niemals das Maß der Differenzen genetisch abgrenzbarer Versuchsgruppen erreichten.

Da „Schwanzrasseln“ nur bei wenigen Individuen auftrat und weniger als 0,2 % der

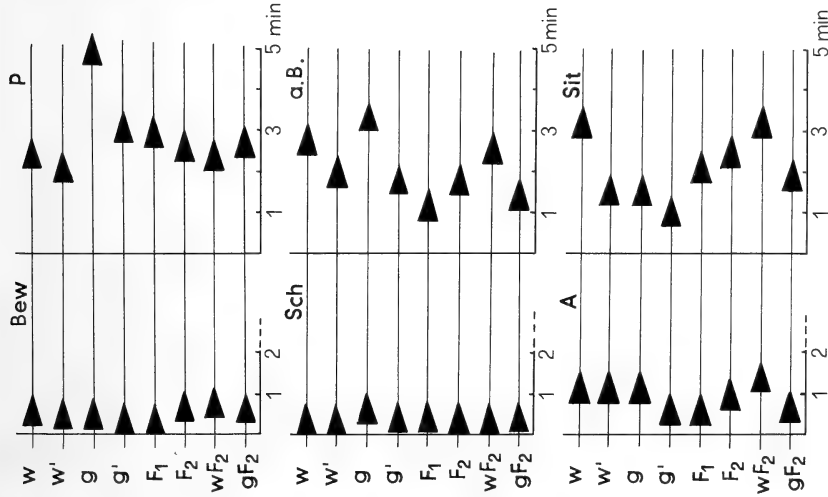


Abb. 4 (links). Mittlere Latenzzeiten verschiedener Gruppen und Generationen für die Verhaltensweisen „Bewegung“, „Schmuppeln“, „Aufrichten“, „Putzen“, „Aktivitäten am Becher“, und „Sitzen“. Während der ersten zwei bzw. fünf Minuten der Beobachtungszeit auftreten; die linke, senkrechte Kante der Pfeilsymbole gibt den Beginn des Verhaltens an

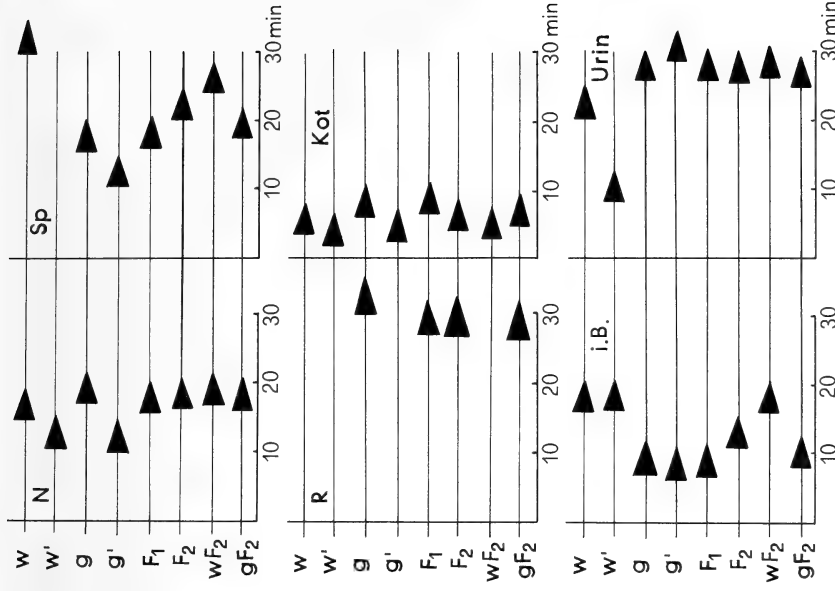


Abb. 5 (rechts). Mittlere Latenzzeiten der Verhaltensweisen „Nagen“, „Schwanzrasseln“, „Aufenthalt im Becher“, „Springen“, „Koten“ und „Urinieren“. Auftragszeiten über dem gesamten Beobachtungszeitraum von 30 Minuten

Beobachtungszeit einnahm, wird diese Verhaltensweise im folgenden vernachlässigt; das gleiche gilt für „Nagen“ mit einem Anteil unter 1 % der Versuchszeit bei allen Gruppen.

Aufzuchterfahrung und soziales Umfeld (Transplantationen)

Weiß wie graue Tiere sind als genetisch abgegrenzte Gruppen definiert und zeigen gruppenspezifische Verhaltensunterschiede ihrer Explorationsstrategien, überdies sind die Gruppen jedoch auch als sozial abgegrenzt zu bezeichnen. Diese Abgrenzung bedeutet z. B. für ein neugeborenes weißes Individuum zwingend die eingeschränkte Aufzuchterfahrung durch seine weiße Mutter, durch ihm gleichende Geschwister und adulte Individuen. Der Anteil sozietätkonform „geprägter“ Verhaltensanteile in der Explorationsstendenz kann also nur durch Prüfung reziprok „untergeschobener“ (transplantiertes) Jungtiere abgeschätzt werden, wobei eine solche Prozedur gewöhnlich problemlos verlief. D. h. die kurz nach der Geburt transplantierten Individuen wuchsen als sozial voll integrierte Mitglieder der genetisch anderen Sozietät heran, ohne daß von irgendeiner Seite soziale Isolation beobachtet war.

Die oben geschilderten Möglichkeiten zur Auswertung und Gruppierung der Daten

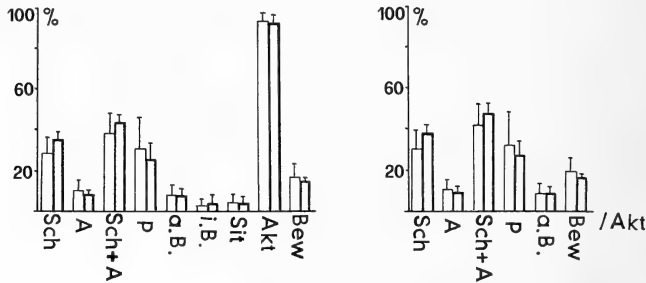


Abb. 6. Vergleich der Gruppen *w* und *w'* (jeweils rechte, stärker umrandete Säule) bezüglich der Dauer verschiedener Verhaltensweisen, aufgetragen als mittlerer Prozentwert mit Standardabweichung der Gesamtbeobachtungszeit (linkes Diagramm) und bezüglich der Dauer als mittlerer prozentualer Anteil der Aktivitätszeit (rechtes Diagramm). Ein signifikanter Unterschied zwischen beiden Gruppen besteht nur für den Parameter *Sch/Akt*, also dem „Schnupperanteil“ an der aktiven Zeit, der bei den transplantierten Individuen höher liegt

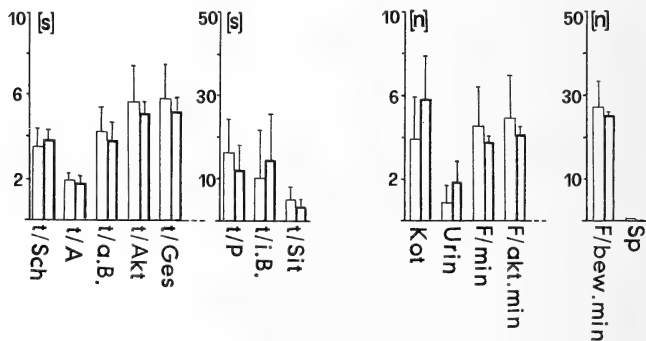


Abb. 7. Vergleich der Gruppen *w* und *w'* (jeweils rechte, stärker umrandete Säule) bezüglich der mittleren Dauer verschiedener Verhaltensweisen in s (linkes Diagramm) sowie der mittleren Anzahl der Ereignisse „Kot“, „Urin“, „überlaufene Felder“ pro verschiedener Zeiteile und „Springen“ (rechtes Diagramm); signifikante Unterschiede, die transplantationsbedingte Veränderungen anzeigen könnten, sind nicht nachweisbar. Zur näheren Erläuterung einiger Veränderungstendenzen s. Text und Tab. 3

Tabelle 3

Vergleich der Gruppen g und g' bezüglich der Dauer einzelner Verhaltensweisen als Anteil der Gesamtzeit sowie der Aktivitätszeit und bezüglich der mittleren Dauer der Verhaltensweisen sowie der Anzahl der Ereignisse „Kot“, „Urin“, „überlaufene Felder“ und „Springen“

Unterschiede zwischen den Gruppen sind in keinem Fall sicherbar, auffällig sind die jeweils bei g' verringerten Werte der überlaufenen Felder für alle drei zeitlichen Bezugsgrößen, eine Tendenz, die auch zwischen den weißen Tieren der Gruppen w und w' beobachtbar ist (s. Abb. 7). Abkürzungen der Verhaltensparameter entspr. Kapitel Material und Methode

Gruppe	Sch	A	Sch + A	P	a. B.	i. B.	Sit	Akt	Bew
g	9,5 ± 5,0	8,3 ± 5,0	17,8 ± 7,7	5,7 ± 4,7	7,8 ± 5,2	13,4 ± 18,5	35,3 ± 23,8	51,2 ± 23,0	19,6 ± 10,9
g'	10,2 ± 2,2	9,1 ± 2,7	19,3 ± 4,4	8,0 ± 4,3	6,2 ± 2,5	7,4 ± 13,4	42,7 ± 15,7	48,9 ± 9,9	16,1 ± 6,4
	Sch/Akt	A/Akt	Sch + A/Akt	P/Akt	a. B./Akt	Bew/Akt			
g	21,5 ± 12,5	15,8 ± 7,0	37,3 ± 12,2	10,4 ± 6,2	14,1 ± 6,4	37,6 ± 10,1			
g'	20,9 ± 5,6	17,9 ± 2,8	38,8 ± 6,9	16,9 ± 11,8	12,0 ± 3,8	31,6 ± 9,4			
	t/Sch	t/A	t/P	t/a. B.	t/i. B.	t/Sit	t/Akt	t/Ges	
g	2,5 ± 0,7	2,0 ± 0,4	8,1 ± 4,5	3,5 ± 1,2	36,9 ± 63,5	24,5 ± 28,0	4,8 ± 1,1	9,7 ± 6,5	
g'	2,0 ± 0,3	2,0 ± 0,3	9,2 ± 8,2	3,3 ± 0,9	15,4 ± 23,4	24,6 ± 22,8	4,0 ± 6,6	7,0 ± 2,7	
	Kot	Urin	F/min	F/akt.min	F/bew.min	Sp			
g	2,7 ± 1,2	0,4 ± 0,7	6,0 ± 3,6	11,9 ± 3,6	37,1 ± 6,3	37,4 ± 51,1			
g'	3,6 ± 1,4	0,3 ± 0,5	4,8 ± 2,5	9,4 ± 3,5	29,7 ± 5,3	27,5 ± 24,5			

konnten für die Gruppen w , w' und g , g' (wie auch für die übrigen Gruppen) vergleichend wie folgt herangezogen werden: 1. Die Latenzzeiten (Abb. 4, 5), 2. die Dauer der Verhaltensweisen als Anteil der Versuchszeit insgesamt (Abb. 6, Tab. 3), 3. die Dauer der Verhaltensweisen als mittlerer prozentualer Anteil der aktiv verbrachten Zeit (Abb. 6, Tab. 3), 4. die „absolute“ mittlere Dauer der Verhaltensweisen in Sekunden (Abb. 7, Tab. 3) und 5. die „absolute“ mittlere Anzahl einzelner Verhaltensweisen (Abb. 7, Tab. 3).

Während ansonsten die Verhaltensanteile an der Gesamtzeit konstant blieben, also keine Wirkung der Transplantationen erkennen ließen, sind aus den Darstellungen einige gleichsinnige (wiewohl nicht sicherbare) Tendenzen erkennbar: Bei w' und g' sinkt der Anteil überlaufener Felder sowohl pro Minute wie auch pro akt. Min. und pro bew. Min. (Abb. 7, Tab. 3). Dagegen wächst die Anzahl der Defäkationen („Kot“, Abb. 7 und Tab. 3) bei w' und g' , bei w' nimmt überdies das Urinieren zu. Tatsächlich urinierten nur 60 % der w -Gruppe, jedoch 100 % der w' -Gruppe während des Testverlaufes, wobei unter Berücksichtigung der Datenhäufung bei Null und der daraus abzuleitenden Anwendung des Signifikanztests nach LACHENBRUCH (1976) die Erhöhung der

Urinationsanzahlen bei w' mit $p < 0,01$ (für $L = 11,36 > 9,21 = \chi^2_{(2; 0,01)}$) sicherbar ist. Als weitere tendenzielle Veränderung sei auf die verringerten Werte von t/Akt und t/Ges für die Gruppen w' und g' hingewiesen (Abb. 7, Tab. 3), d. h. daß die transplantierten Individuen etwas erhöhte Frequenzen aller Verhaltensweisen zeigten, also ihr Verhalten häufiger wechselten als w und g .

Die Prüfung mit dem U -Test nach WILCOXON et al. ergab lediglich im Falle eines Parameters, dem Anteil des Schnuppens an der aktiven Zeit (Sch/Akt), eine signifikante Veränderung: Dieser Anteil liegt für die Gruppe w' höher als für die Vergleichsgruppe w (Abb. 6).

Eine zusammenfassende Wertung der Parameter „normal“ aufgewachsener und transplantiert Individuen weist für lediglich 3 % der Daten eine Veränderung aus, ansonsten bleiben die veränderten Aufzuchterfahrungen und das soziale Umfeld aus Tieren eines unterschiedlichen „Genpools“ ohne Einfluß auf das Explorationsverhalten.

Diskussion

Die vorliegende Arbeit versucht, das „open-field-Verhalten“ verschiedener Mäusestämme in möglichst engmaschigen Zeit- und Parameter-Rastern zu quantifizieren. Es wurde also bewußt nicht versucht, einen vorgefaßten Begriff von „Wildheit“ anhand weniger Verhaltensmuster bestätigt zu finden und dann mittels Züchtungsexperimenten auf wenige „dominante Wildheits-Gene“ zurückzuführen.

Der Versuch, möglichst alle abgrenzbaren Verhaltensformen zu quantifizieren, führte zwangsläufig zu großer Datenfülle und über die Eigenart der Datenverteilungen zur notwendigen Anwendung verschiedener nicht-parametrischer Testverfahren. Gerade die Tatsache der von Normalverteilungen abweichenden Frequenzen der Werte spiegelt jedoch besonders eindeutig Unterschiede zwischen den Gruppen wider, eben dann, wenn die überwiegende Anzahl in einer Gruppe eine Verhaltensweise wenig oder nicht, die überwiegende Zahl einer zweiten Gruppe diese jedoch häufig oder ausschließlich zeigt. Das Auftreten „um Null gehäufte Ereignisse“ erfordert dann ebenso wie die bei Verhaltensmessungen häufigen großen Streuungen differenzierterer Prüfverfahren.

Der Nachweis von Verhaltensunterschieden zwischen den Parentalgruppen erscheint sicher genug, um Kreuzungsansätze zu entwickeln. Dabei sollen nicht von vornherein Unterschiede zwischen „domestizierten“ und „wilden“ Tieren bzw. zwischen weißen und grauen Individuen aufgefunden werden, vielmehr dient die weiße Fellfarbe zunächst nur zur Charakterisierung eines Genpools, der bedingt durch lange menschliche Züchteraktivität und Käfighaltung einen höheren Homozygotiegrad erreicht haben sollte als graue Tiere weniger Käfiggenerationen bei identischen Haltungsbedingungen.

Eine Diskussion genetischer Wirkungen setzt die Abschätzung bzw. Abgrenzung postnataler Einflüsse auf das Verhalten voraus. Diese Einflüsse sind sowohl sozialer Art (Eltern, Geschwister, Gruppenmitglieder) wie ökologischer Art (Beschaffenheit des Lebensraumes). Letzterer wurde für beide Stämme identisch dargeboten, ein unterschiedlich richtender Einfluß, „Makrolon-Käfig“ versus „natürliche Umwelt“, ist also nicht überprüfbar. Hingegen belegen Befunde von SMITH und CONNOR (1974, 1976) und CONNOR (1975), daß Korrelationen zwischen verschiedenen Habitaten und Verhaltensmustern bei Inzuchtstämmen, Hybriden und Wildformen nicht auffindbar sind. Z. B. wird open-field- und anderes Verhalten nicht dadurch unterschiedlich, daß eine Gruppe Laborbedingungen, die andere „natürlicher“ Haltung ausgesetzt wurde. Während also Habitat-einflüsse gering einzuschätzen sind, ist die Überprüfung postnataler Einflüsse durch die Mutter und andere Sozialpartner unerläßlich.

Der Vergleich der Tiere aus den Gruppen w , w' , g und g' weist lediglich im Falle der erhöhten Schnupperrate als Anteil an der aktiven Zeit bei w' gegenüber w einen signifikan-

ten Unterschied aus. Allerdings steigert dieser Unterschied die Differenz zwischen den transplantierten Individuen und ihrer grauen Aufzucht-Sozietät. Statt eines Angleichs übertrifft so der „Weiß-Grau-Unterschied“ noch jenen zwischen den Gruppen *w* und *g*. Weitere gleichsinnige Veränderungen bezüglich verminderter Bewegungsaktivität, erhöhter Verhaltensfrequenzen und verkürzter Latenzzeiten sind nicht auf Sozietätseinflüsse spezifisch rückführbar (allenfalls auf die Tatsache der Transplantation als solche!), da sie beide Gruppen (*w* und *g*) gleichermaßen betreffen und somit keine Angleichung zwischen den transplantierten Individuen und ihren Sozialpartnern aufzeigen. Damit sind dominierende Einflüsse des sozialen Umfeldes auf die Ausprägung des analysierten Verhaltens auszuschließen. Die Untersuchung von Verhaltensmustern verschiedener Generationen erscheint sinnvoll.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Frau CLAUDIA RÖTER für die im Rahmen ihrer Diplom-Schrift im Fachbereich Biologie, Frankfurt, geleistete Mitarbeit sowie Frau MARGOT NAUMANN für die tierpflegerische Betreuung.

Zusammenfassung

Untersucht wurden die Explorationstendenzen einschließlich Flucht- und kryptischem Verhalten bei Hausmäusen verschiedener Zuchtstämme und Generationen im „open-field“, einer in Quadranten unterteilten, weitgehend deckungslosen Versuchsfläche. Als Material dienten neben einem Albino-Stamm graue Mäuse aus gleichen Aufzucht- und Haltungsbedingungen, reziprok „transplantierte“ Jungtiere sowie Hybrid-Filialgenerationen reziproker Zuchtansätze.

Sowohl die Häufigkeitsverteilungen der Individuen in Relation zu einzelnen Verhaltensmustern wie auch die mittleren Latenzzeiten ließen Unterschiede zwischen den Tiergruppen und Generationen erkennen.

Die Prüfung der Explorations-Strategien transplantierte Individuen wies das open-field-Verhalten als weitgehend unabhängig von Aufzuchterfahrungen aus und ließ eine genetische Grundlage vermuten.

Literatur

- BARNETT S. A.; SMART, J. L. (1975): The Movements of Wild and Domestic House Mice in an Artificial Environment. *Behav. Biol.* **15**, 85–94.
- COBURN, C. A. (1922): Heredity of Wildness and Savageness in Mice. *Behav. Monog.* **4**, 1–71.
- CONNOR, J. L. (1975): Genetic Mechanisms Controlling the Domestication of a Wild House Mouse Population (*Mus musculus* L.). *J. Comp. Physiol. Psychol.* **89**, 118–130.
- DAWSON, W. M. (1932): Inheritance of Wildness and Tameness in Mice. *Genetics* **17**, 296–314.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1950): Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. *Z. Tierpsychol.* **7**, 558–587.
- (1958): Das Verhalten der Nagetiere. In: KÜKENTHAL, Hb. *Zool.* **8** (10), 1–88. Berlin: de Gruyter.
- FREYE, H. A.; FREYE, H. (1960): Die Hausmaus. Wittenberg: Neue Brehm Bücherei.
- FRICK, H.; NORD, H. J. (1963): Domestikation und Hirngewicht. *Anat. Anz.* **113**, 307–316.
- HAFEZ, E. S. E. (1969): The Behaviour of Domestic Animals. London: Baillière, Tindall & Cassell.
- HAGEMANN, E. (1959): Über die Haustierwerdung der weißen Maus. *Desinfektion und Gesundheitswesen* **11**, 154–156.
- HERRE, W.; RÖHRS, M. (1973): Haustiere – zoologisch gesehen. Stuttgart: G. Fischer.
- LACHENBRUCH, P. A. (1976): Analysis of Data with Clumping at Zero. *Biometr. Zeitschr.* **18**, 351–356.
- LIENERT, G. A. (1973): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik I und II. Meisenheim am Glan: Hain.
- LORENZ, K. (1978): Vergleichende Verhaltensforschung, Grundlagen der Ethologie. Wien, New York: Springer.
- MONEY, J.; EHRHARDT, A. (1975): Männlich-weiblich. Die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. *fororo-Sexologie*. Reinbek bei Hamburg: Rowohlt Taschenbuch-Verlag.
- MÜHLENBERG, M. (1976): Freilandökologie. Heidelberg: Quelle & Meyer.
- NIETHAMMER, J.; KRAPP, F. (1978): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. I, Rodentia I. Wiesbaden: Akadem. Verlagsanstalt.
- PLOMIN, R.; MANOSEVITZ, M. (1974): Behavioral Polytypism in Wild *Mus musculus*. *Behav. Genetics* **4**, 145–157.
- RAATZ, U. (1966): Eine Modifikation des White-Tests bei großen Stichproben. *Biometr. Zeitschr.* **8**, 42–54.
- RÖHRS, M. (1961): Biologische Anschauungen über Begriff und Wesen der Domestikation. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.* **76**, 7–23.

- ROTH, G. (1974): Kritik der Verhaltensforschung. München: Beck.
- SACHS, L. (1978): Angewandte Statistik, Statistische Methoden und ihre Anwendung. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- SMITH, R. H. (1972): Wildness and Domestication in *Mus musculus*: A Behavioral Analysis. *J. Comp. Physiol. Psych.* **79**, 22–29.
- (1978): Open-Field Freezing as a Stable Parameter of Wildness in *Mus musculus*. *Behav. Biol.* **23**, 67–74.
- SMITH, R. H.; CONNOR, J. L. (1974): The Inheritance of Behavioral Wildness in House Mice (*Mus musculus* L.). *Anim. Learn. Behav.* **2**, 249–256.
- (1978): Behavioral Effects of Laboratory Rearing in Wild *Mus musculus*. *Behav. Biol.* **24**, 387–392.
- STRESEMANN, E. (1970): Exkursionsfauna von Deutschland. Wirbeltiere. Berlin: VEB Volk und Wissen.
- WALSH, R. N.; CUMMINS, R. A. (1976): The Open-Field Test: A Critical Review. *Psychol. Bull.* **83**, 482–504.
- WHITE, C. (1952): The Use of Ranks in a Test of Significance for Comparing Two Treatments. *Biometrics* **8**, 33–41.
- WIESER, W. (1976): Konrad Lorenz und seine Kritiker. München: Piper.
- Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. M. WALTER SCHÄFER, Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt a. M.

Behavioural and neurophysiological studies of the olfactory sensitivity in the albino mouse

By CHRISTEL SCHMIDT

Zoological Institute, University of Bonn

Receipt of Ms. 8. 12. 1981

Abstract

Studied was the olfactory sensitivity of ♂♂ mice by means of training experiments and electrophysiological investigations. Three mice were investigated with both methods, and the behavioural and neural thresholds were found to be in the same range. Neural thresholds were determined in 24 animals for geraniol ($5 \times 10^7 - 5 \times 10^9$ molecules/cm³ air), butyric acid ($7 \times 10^7 - 7 \times 10^9$ mol./cm³) and butyric methyl ester ($4 \times 10^9 - 4 \times 10^{11}$ mol./cm³) by studying evoked potential measurements and analysis of bulbar oscillations.

Introduction

Considering the complex significance of the olfactory sense in rodents, it is surprising that only few investigations deal with the olfactory sensitivity of this mammalian order. Behavioural experiments are performed with guinea pigs (MATTHES 1932) and rats (GRUCH 1957; MOULTON and EAYRS 1960; MOULTON 1961) to establish olfactory thresholds, whereas in albino mice neural response thresholds have been determined (SCHMIDT 1978; SCHMIDT and SCHMIDT 1980).

The results of these few investigations are even difficult to compare, as the threshold values were obtained with different methods. Whereas in the behavioural studies the perceptive ability of the animals is investigated, the electrophysiological experiments document a neural reaction of a certain brain area. To evaluate these results it is necessary to compare behavioural and neural threshold data. Investigations of the same individual with different methods especially allow a more accurate estimation of its olfactory ability.

Material and methods

The experiments were carried out with ♂♂ albino mice, 6–8 months old (body-weight 30–38 g). Three mice were trained for the behavioural studies; the neural thresholds of these animals were determined after completing the training experiments. In addition, neural olfactory thresholds were established in 24 mice.

Training experiments

The transparent Y-maze for the behavioural tests (fig. 1) consisted of a starting box and two destination boxes, connected by tunnels, and a central triangle. Shock grids were placed in front of both destination boxes (stimulation frequency 20 Hz; voltage 20–50 V). The clean (charcoal filter, water) and temperature constant (22–23 °C) air stream was divided before reaching the bottles with odour and with the control substance (solvent of the odourant). The flow velocity of the air stream was 10 cm³/s. The outlets ended 1 cm in front of the shock grids. Olfactory thresholds were established for butyric acid (BA) and geraniol (GER). The choice apparatus was cleaned between each trial with Extran^R and washed with fresh air; stale air was permanently sucked out by a funnel at the bifurcation.

The animals were trained to select the odourous air stream. Every day the mice performed 3 warm up runs and 20 test trials. The location of odour- and control stream was randomly changed. For each concentration tested (log. unit steps) 60 trials were analysed (chance level: $p < 0.001$; z-test). Olfactory adaptation was diminished by an interval of 8–10 minutes between the trials.

At high odour concentrations, the 3 mice already made their decision at the bifurcation, while at low concentrations after sniffing at the outlets. Correct choices were rewarded with food, whereas wrong ones were punished with a slight electrical shock.

Electrophysiological experiments

The electrical activity from the olfactory bulb was recorded with electrodes (tungsten wire) insulated up to the tip (\varnothing 50 μ m; resistance 20–30 k Ω), permanently implanted in the brain and held in position by a mass of dental cement that also enclosed two small steel hooks anchored in the parietal bone. A

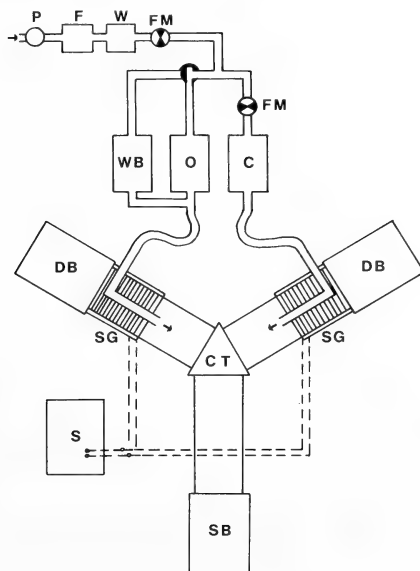


Fig. 1. Two choice training apparatus. SB = starting box; S = shock generator; CT = central triangle; SG = shock grid; DB = destination box; C = control substance; O = odourant; WB = wash bottle; FM = flow meter; W = water bottle; F = charcoal filter; P = pump

metal clamp attached to the ipsilateral ear served as the reference electrode (SCHMIDT 1978). Olfactory responses in the waking mice were recorded 24 hours after implantation. The olfactory stimulus (duration 1 s) was presented with a motor-driven syringe-olfactometer. Three substances were tested with the electrophysiological methods – butyric acid (BA), butyric methyl ester (BME) and geraniol (GER) – at 3 minutes intervals, beginning with subthreshold concentrations. Control stimuli (pure air) were presented between the odour stimuli at irregular intervals. A continuous flow of air from the

side, together with a funnel mounted above the animal to draw air away, ensured the odour neutrality of the surroundings. The activity of the olfactory bulb was recorded with the standard apparatus (oscilloscope, pen writer). The criterion for a positive neural response to an odour stimulus was the occurrence of evoked potentials in the form of a negative deflection at the end of the inspiration.

Results

Behavioural experiments

Pilot tests had shown that the animals behave differently when confronted with diverse odour concentrations. They rejected butyric acid and geraniol in low dilutions (10^{-1} vol.%) and avoided even high dilutions of butyric methyl ester, so that this odourant was unsuitable for these experiments. The training started with geraniol (10^{-2} vol.% $\hat{=}$ 5×10^{11} molecules/cm³ air). In the beginning the door of the negative destination box was closed, so that the animals were forced to correct misjudgements. Nevertheless both boxes had to be opened after some time, since the mice localized the closed box, possibly by

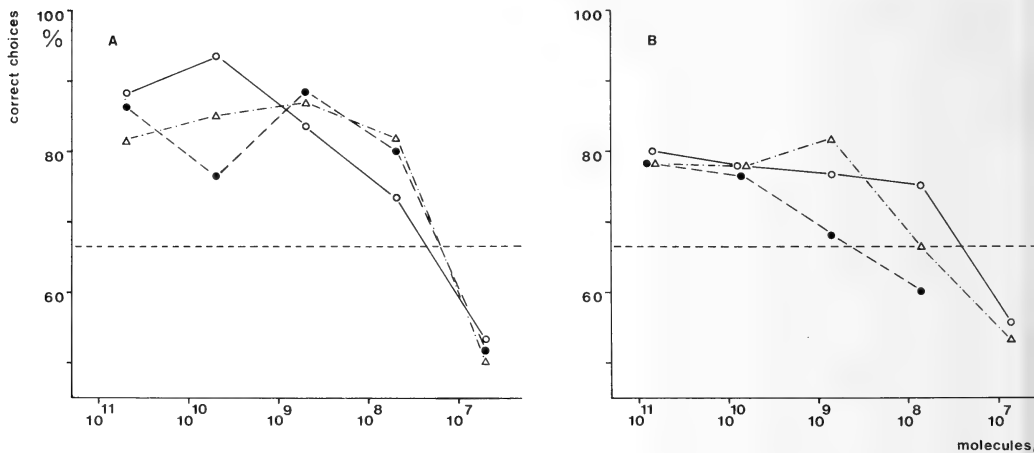


Fig. 2. Performance of 3 male albino mice trained to select geraniol (A) and butyric acid (B). Ordinate: percentage of correct choices; abscissa: concentration of the test substance (odour molecules/cm³ air); z = chance level ($p < 0.01$; z -test). The 3 males are identified by different symbols

acoustical cues. The first obvious preference for the odourous stream could be recognized after ca. 130 trials. Threshold measurements started when the animal showed more than 80 % correct choices within 60 consecutive trials. This training level was reached after 240–300 trials. In the main experiments, each concentration was tested by 60 trials.

The performance level is significantly positive ($p < 0.001$) in all animals up to a concentration of 5×10^8 molecules geraniol/cm³ air. At the next lower concentration (5×10^7 mol./cm³) all animals choose randomly (fig. 2a). Although the second substance (BA) was immediately accepted, the performance level remains lower than for geraniol (ca. 80 %) even after 10 days training. Individual differences between the animals are obvious with lower concentrations. While the performance with a concentration of 7×10^9 molecules BA/cm³ is significantly positive in all mice, only 2 of them are able to detect 7×10^8 mol./cm³; with 7×10^7 mol./cm³ choices are at random (fig. 2b).

Neurophysiological threshold measurements

With low resistance electrodes two characteristic potentials are recorded from the olfactory bulb of the mouse: 1.) a slow fluctuation consisting of a negative-going wave during

inspiration and a positive wave during expiration, and 2.) regular oscillations beginning at the end of the inspiration phase and continuing for most of the expiration phase (phase B; SCHMIDT 1978).

Simultaneous recordings from the 2 bulbs reveal that both the background fluctuation and the oscillations result from stimulation of the nasal mucosa. When one side of the nose is reversibly blocked, both the respiration-linked and the superimposed oscillations in the ipsilateral bulb vanish, whereas in the contralateral bulb the normal resting activity persists (fig. 3).

As pilot experiments have shown, the bulbar potentials are very sensitive to anesthetics and neuroleptics. For instance 160 mg/kg body weight Evipan^R (sodium hexobarbital; 15–20 min anesthesia) abolish all potentials; with Megaphen^R (chlorpromazine) evoked potentials can only be elicited by intense odour stimuli. Therefore, all the experiments are carried out with animals unaffected by any drugs.

The evoked potential, a negative deflection occurring at the onset of the oscillations when stimulated with an odourant, can be used to determine the neural olfactory thresholds. The pattern of the bulbar potentials change, when recorded in different areas of the olfactory bulb. Recordings from deeper layers are characterized by large oscillations and relatively inconspicuous evoked potentials; when the tip of the electrode is placed in the mitral-cell region, the evoked potentials are extremely large, while the oscillations are small and sometimes not detectable at all. Nevertheless, the threshold concentration, at which the evoked potential is first discernible, is independent of the location of the electrode in the bulb.

In the 3 mice investigated with both methods, for geraniol neural and behavioural thresholds are exactly the same (5×10^8 mol./cm³ air). For butyric acid two animals showed the same thresholds (7×10^8 mol./cm³) independent of the method used, while the neural threshold of one animal is lower by a factor of 10 (7×10^7 mol./cm³). The 24 males

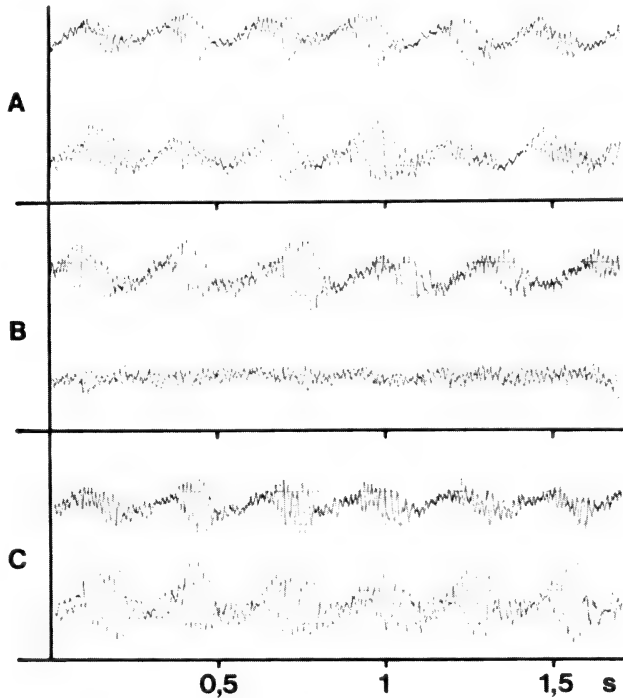


Fig. 3. Normal activity of the olfactory bulbs, recorded simultaneously on both sides. A: both nostrils open; B: one nostril closed. In the bulb ipsilateral to the closed nostril the characteristic potential fluctuations have disappeared. C: when the nostril is reopened both bulbs again exhibit the normal activity pattern

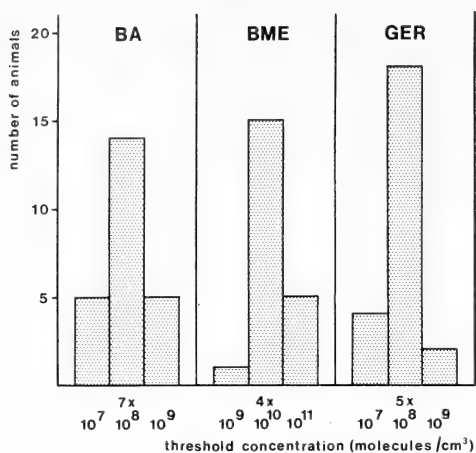


Fig. 4. Neural thresholds measured by means of evoked potentials. Ordinate: number of animals with the indicated thresholds; abscissa: threshold concentration (odour molecules/cm³ air); BA: butyric acid; BME: butyric methyl ester; GER: geraniol

used only for the electrophysiological studies, show the first reactions to BA between 7×10^7 and 7×10^9 mol./cm³; the thresholds measured for BME are between 4×10^9 and 4×10^{11} mol./cm³ and with geraniol 5×10^7 to 5×10^9 mol./cm³ air are necessary to elicit a neural response in the olfactory bulb (fig. 4).

The evoked potential is not the only change in bulbar activity to be observed during olfactory stimulation, the number and frequency of the oscillations change as well. In the presence of subthreshold odour concentrations, the number of oscillations per breath is nearly uniform before, during and after odour presentation, but with above-threshold stimuli, there is a distinct reduction in the number of oscillations during the stimulus. The maximal reduction with BME amounted to 71 % (fig. 5a) from the lowest concentration (10^{-7} vol.% $\hat{=}$ 4×10^8 mol./cm³; 4.82 oscillations per breath) to the highest (10^{-1} vol.% $\hat{=}$ 4×10^{14} mol./cm³; 1.4 o/b). This change in oscillation frequency, in inverse proportion to the odour concentration, is just as striking for the other substances (BA: 7×10^6 mol./cm³; 5.22 o/b and 7×10^{13} mol./cm³; 0.97 o/b — GER: 5×10^6 mol./cm³; 4.28 o/b and 5×10^{12} mol./cm³; 1.43 o/b).

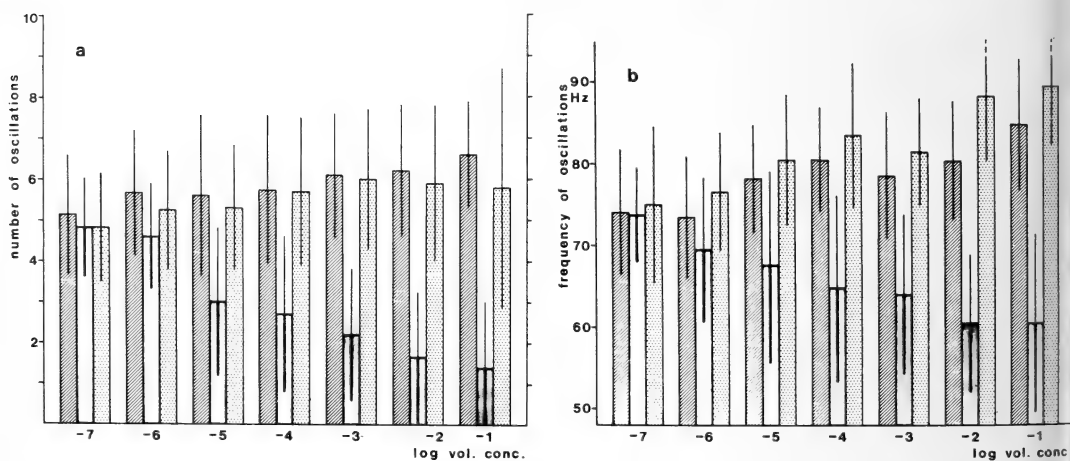


Fig. 5. a: number of oscillations/breath (\bar{x}) at different odour concentrations (BME); b: Mean frequency of oscillations/breath (\bar{x}) at different concentrations of BME. Abscissa: concentration of BME (log. vol.%); hatched: 1 s before stimulation; shaded: 1 s during stimulation; punctuated: 1 s after odour presentation; vertical lines: standard deviation

The mean oscillation frequencies calculated for the same periods of time are also closely correlated with stimulus intensity. In all 5 mice tested, an increase in odour concentration is accompanied by a reduction in frequency during stimulus presentation. In the case of BA and BME this phenomenon first appears when the concentration is raised to 7×10^8 mol./cm³ BA resp. 4×10^9 mol./cm³ BME ($\hat{=} 10^{-6}$ vol.%; fig. 5b); (probability of error in assuming that the frequency during the second preceding olfactory stimulation is greater than that during stimulation: BA, $p < 0.001$; BME, $p < 0.01$). With geraniol the first statistically significant frequency reduction occurs with 5×10^8 mol./cm³ ($p < 0.001$).

The absolute frequency reduction obtained with the highest concentration presented (10^{-1} vol.%), as compared with the unstimulated or subthreshold situation, is 11 Hz for BA, 13 Hz for BME, and 15 Hz for GER. In the second following the stimulus, the oscillation frequency rises above the unstimulated level by almost the amount of the preceding fall (BA, 10 Hz; BME, 14 Hz; GER, 10 Hz). This overshooting recovery, which leads to a gradual increase in unstimulated frequency as the series of stimuli at increasing concentrations proceeds, are interpreted as effects of adaptation.

Discussion

Investigations of the efficiency of sensory organs in mammals may lead to very diverse results, when different methods are applied. Especially the differences between neurophysiological and behavioural methods may amount to great values, since the former give electrical responses of small neural areas or units and the latter consider the whole animal. Therefore, the results of such experiments are not always comparable. For instance, a behavioural threshold gives an indication of the perceptual ability, whereas a neural threshold does not mean per se that the animal can actually perceive a given threshold stimulus. Various methods – behavioural as well as electrophysiological ones – should be used for evaluating threshold values.

Training experiments or conditioning methods have mainly been used to establish threshold values for olfaction; data on neural thresholds are only available for mice (SCHMIDT 1978; SCHMIDT and SCHMIDT 1980). As the potentials in the olfactory bulb are strongly affected by anesthetics, only animals which are fully awake are suitable for these studies. Therefore, permanently implanted electrodes prove to be most suitable for threshold measurements. They have the advantage of registering the bulbar activity in unanesthetized animals and allow to work with the same individual for several weeks (SCHMIDT und SCHMIDT 1982).

Two parameters were used in the present study to determine threshold values: The evoked potentials and the change of oscillation frequency. Both potentials seem to be generated in different parts of the olfactory bulb. While the negative potential, evoked by a sudden olfactory stimulus, can be recorded best in the outer layers of the *Bulbus olfactorius*, the amplitude of the oscillations increases in the deeper layers of the bulb. Nevertheless, the olfactory thresholds obtained with both potentials match.

Comparing the results of the behavioural and the electrophysiological studies it becomes evident that all the thresholds are in the same order of magnitude. So it seems admissible to conclude that the threshold concentrations obtained are in a reliable range.

As olfactory threshold measurements in mammals are very scarce, comparable data are only available for butyric acid. The results obtained in these studies indicate that the olfactory sensitivity of the laboratory mouse for BA is in the same range as in other small macrosmatic mammals, for instance the european hedgehog (BRETTEG 1972). These low threshold values emphasize the importance of olfaction in the life of the mouse.

Zusammenfassung

Verhaltensphysiologische und elektrophysiologische Untersuchungen zur Riechfähigkeit von Albinomäusen

Bei ♂♂ Albinomäusen wurde die Riechleistung mit verhaltensphysiologischen und elektrophysiologischen Methoden untersucht. Die olfaktorischen Schwellen (Geraniol, Buttersäure) der drei Tiere, bei denen anschließend an eine Geruchsdressur Ableitungen vom Bulbus olfactorius durchgeführt wurden, lagen bei beiden Methoden im gleichen Größenordnungsbereich. Bei 24 weiteren Mäusen wurden neurale Schwellen mit Hilfe evozierter Potentiale sowie durch eine Frequenzanalyse der für den Bulbus olfactorius charakteristischen Oszillationen bestimmt. Die Übereinstimmung der in verhaltens- und elektrophysiologischen Experimenten ermittelten Ergebnisse rechtfertigt es, auch bei den neuronalen olfaktorischen Reaktionsschwellen von Riechschwellen zu sprechen.

References

- BRETTING, H. (1972): Die Bestimmung der Riechschwellen bei Igeln (*Erinaceus europaeus* L.) für einige Fettsäuren. *Z. Säugetierkunde* **37**, 286–311.
 GRUCH, W. (1957): Über die Riechfähigkeit bei Wanderratten. *Zool. Jb., Abt. Physiol.* **67**, 65–80.
 MATTHES, E. (1932): Geruchsdressuren an Meerschweinchen. *Z. vergl. Physiol.* **16**, 766–788.
 MOULTON, D. G. (1961): Studies in olfactory acuity. III. Relative detectability of n-aliphatic acetates by the rat. *Quart. J. Exp. Psychol.* **13**, 203–213.
 MOULTON, D. G.; EAYRS, J. T. (1966): Studies in olfactory acuity. II. Relative detectability of n-aliphatic alcohols by the rat. *Quart. J. Exp. Psychol.* **12**, 99–109.
 SCHMIDT, C.; SCHMIDT, U. (1980): Changes of olfactory sensitivity during the estrus cycle in female laboratory mice. *Chem. Senses* **5**, 359–365.
 — — (1982): Olfaction in pregnant and lactating mice. *Z. Säugetierkunde* **47**, 50–55.
 SCHMIDT, U. (1978): Evoked-potential measurements of olfactory thresholds of laboratory mice (*Mus musculus*) to carboxylic acids. *Chem. Senses Flav.* **3**, 177–182.

Author's address: Dr. CHRISTEL SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-530 Bonn

Habitat selection and fluctuations in numbers in a population of the arctic hare (*Lepus timidus*) on a subarctic fell in Finnish Forest Lapland

By E. PULLIAINEN

Receipt of Ms. 20. 11. 1981

Abstract

Habitat selection and population fluctuations were studied in the arctic hare (*Lepus timidus*) in the Värriötunturi fell area, East Finnish Forest Lapland, in the winters of 1968/69–1980/81. A transect survey indicated that the density of the population fluctuated in cycles of at least four years. Only the preferred habitats (i.e. lowland conifer-dominated mixed forests with birch and/or characterized by juniper) were inhabited during a population low, while in peak winters hares also occurred in less favoured habitats (e.g. mountain birch forests on windy slopes). The population decline is not triggered by predation. The movement activity of the hares when searching for food may increase considerably in the late winter at times of high populations.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4703-0168 \$ 02.50/0

Z. Säugetierkunde **47** (1982) 168–174

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Introduction

Cyclic fluctuations and their causations in populations of the snowshoe hare (*Lepus americanus*) in the boreal forests of North America are relatively well known (see GREEN and EVANS 1940; KEITH 1963; KEITH and WINDBERG 1978; FINERTY 1980), whereas fluctuations in those of the arctic hare (*Lepus timidus*) in the boreal and subarctic forests of Fennoscandia are poorly documented (for data, see SIIVONEN 1948; HÖRNFELDT 1978). Very little is known even about habitat selection among arctic hares under conditions in which different fell zones are available, although the composition of the winter food of the species under such conditions is better known (see PULLIAINEN 1971, 1972; LINDLÖF et al. 1974a, b).

The present author began a census of hare tracks on a subarctic fell in eastern Finnish Forest Lapland in the winter of 1968/69 and results from 13 successive winters are now available. The purpose of the present paper is to provide records on habitat selection and fluctuations in numbers during these winters.

Study area

The study area lies in eastern Itäkaira, Finnish Forest Lapland. The area includes two fell ridges (Pulkkatunturi – Sautunturi and Värriötunturi) running in a north-south direction about 5 km apart. It is in a virgin state, with the following proportions of natural habitats in an area of approximately 200 km²: spruce forests (*Picea abies*) 26.5 %, Scots pine forests (*Pinus sylvestris*) 18.5 %, birch forests (*Betula* spp.) 3.0 %, mixed forests 22.0 %, open bogs 13.5 %, mountain birch forests (*Betula pubescens tortuosa*) 7.0 % and treeless fell summits 9.5 %. The forests are old and mature, including a large number of standing and fallen dead trunks. The density of the trees is generally very low, and in some places there are young spruce, pine and birch saplings growing among the very old trees. Some of the lowland birch forests were killed by larvae of the geometrid *Epirrita autumnata* in 1965–1966 (see PULLIAINEN 1976). The study area lies 266–475 m above sea level.

Methods

The numbers of arctic hare and mammal predator tracks crossing an observation line 5970 m long running westwards from the summit of Värriötunturi were recorded in the winters of 1968/69 to 1980/81 by skiing along this line once a week. Only tracks which were two days old or fresher when recorded in November–April (identified on the basis of the snowfall and wind data from the nearby meteorological screen and the states of freezing of the tracks) are taken into account in the present calculations. If the same individual had crossed the line in a zig-zag manner between two recording sticks 30 m apart, this was regarded as only one crossing.

Some months contained four recordings and some five, and in some cases a heavy snowfall had covered the fresh tracks of the mammals in question. All values representing each habitat type were first calculated per 100 m of the observation line, rendering the recordings made in different habitats comparable one with another. All monthly means were then standardized to four recordings. If a heavy snowfall or strong wind had recently covered the tracks, these cases were omitted, and the monthly means were calculated on the basis of those recordings from the month in question in which recent tracks were visible.

The observation line ran through the following habitats (distances covered in parentheses):

- (A) Almost treeless summit of the Värriötunturi fell (510 m).
- (B) Mountain birch forest on the western slope of Värriötunturi, were mountain birches (B) comprised a half of the trees, the other half consisting of pines (P; 20–40 %), spruces (S; 0–10 %) and junipers (J; *Juniperus communis*; 10–20 %) (570 m).
- (C) Spruce-dominated forest: S 40–85 %, P 0–40 %, B 5–30 % and J 0–10 % (1860 m).
- (D) Pine-dominated forest: P 70–80 %, S 0–10 %, B 5–10 % and J 10–15 % (1200 m).
- (E) Mixed forest characterized by juniper: J 55–75 %, S 5–15 %, P 0–20 % and B (living, since some had been destroyed by *Epirrita autumnata*) 10–20 % (1200 m).
- (F) A bog: willows (*Salix* spp.) 80 %, B 10 % and S 10 % (30 m).
- (G) A treeless marsh (600 m).

Table

Mean numbers of tracks (per 100 m of the observation line) of the arctic hare recorded crossing the observation line in different habitats (for descriptions, see text) and total numbers of these tracks (calculated per 4 recording times each month) in the winters of 1968/69–1980/81

Winter	Habitats							Total no. of tracks	
	C "spruce-dom. forest"	E "juniper-char. forest"	D "pine-dom. forest"	B mountain birch forest	F "willow bog"	A treeless summit	G open bog	Nov.–Febr.	Nov.–April
1968/69	0.37	0.43	0.32	0.32	—	0.20	0.12	75.0	111.4
1969/70	1.08	0.65	0.40	0.43	1.10	0.05	0.40	91.0	227.0
1970/71	0.57	0.67	0.43	0.35	—	0.65	0.07	115.8	174.8
1971/72	0.18	0.07	0.10	0.17	—	—	0.10	23.2	39.8
1972/73	0.34	0.55	0.18	—	—	0.03	0.02	69.6	94.0
1973/74	0.72	0.25	0.57	0.37	—	—	0.02	99.0	150.2
1974/75	0.50	0.75	0.68	0.12	—	0.18	0.05	136.8	170.4
1975/76	0.15	0.30	0.08	—	—	—	—	14.0	41.9
1976/77	0.43	0.45	0.13	0.10	—	—	0.10	73.8	93.8
1977/78	0.32	0.30	0.10	0.35	0.55	0.33	0.15	56.6	93.2
1978/79	1.08	0.57	0.82	0.60	0.55	0.35	0.23	125.0	260.0
1979/80	0.92	0.82	0.45	0.07	—	—	0.33	132.6	204.6
1980/81	0.92	1.13	0.77	0.17	—	0.20	0.13	198.1	257.1
Mean \pm S.E.	0.58 \pm 0.09	0.53 \pm 0.08	0.39 \pm 0.07	0.23 \pm 0.05	0.17 \pm 0.10	0.20 \pm 0.06	0.13 \pm 0.03		
Mean \pm S.D.	\pm 0.33	\pm 0.28	\pm 0.26	\pm 0.18	\pm 0.35	\pm 0.20	\pm 0.12		
t-test	0.669	2.337	2.243	0.868	0.167	0.319			
		$p < 0.05$	$p < 0.05$	$p < 0.05$					

Results

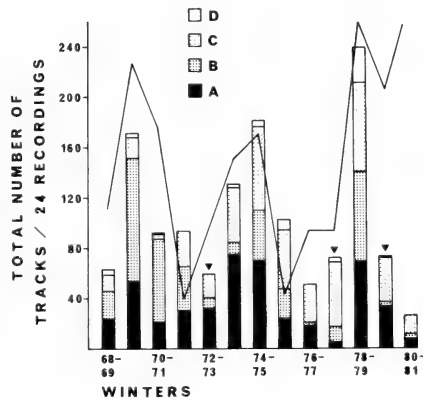
Habitat selection

The spruce-dominated and juniper-characterized mixed forests were clearly the most favoured habitats for the arctic hares (Table). The pine-dominated mixed forests formed an intermediate group. Arctic hares were recorded every winter in these three habitats, whereas they were absent from the rest of the habitats available in at least one winter, and the mean numbers of tracks were also smaller than in the first three habitats. In three winters (1969/70, 1977/78 and 1978/79) the arctic hares occurred in all the habitats studied, and in one winter (1975/76) they were found only in the three most favoured ones.

Fluctuations in numbers

Track counts during 13 winters indicated two lows, namely the winters of 1971/72 and 1975/76, and three peaks, the first in the winter of 1969/70, the second in 1974/75, and the third in 1978/79. Thus the two lows followed each other at an interval of four years, and the three peaks at intervals of five and four years. The timing of the third peak may be somewhat later, however, as this has now lasted three winters. The pattern stands out more clearly if the conclusions are made on the basis of the total numbers of tracks recorded in November-February in each winter (Table). Then the timing of the lows and the second

Total numbers of tracks of arctic hares (solid line) and small carnivores (columns: A = *Vulpes vulpes*, B = *Mustela erminea*, C = *Martes martes* and D = *Mustela nivalis*) recorded crossing the observation line during the winters of 1968/69–1980/81 (numbers calculated per 24 recording times). Triangles indicate the years in which *Aquila chrysaetos* nested in the nearby aerie



peak are the same, but the first peak is located one year later (in 1970/71) and the third two or more years later. The intervals between the two lows and between the first two peaks are then four years, and that between the second and third peak at least six years.

The reason why the two methods of calculation give partly different results is that the mean number of tracks per 100 m of the observation line in each of the most favoured habitats increased significantly in late winter in the peak winters, but not during the other winters.

Of the carnivores inhabiting the area studied here, the following can be regarded as potential predators upon young and/or adult arctic hares: the red fox (*Vulpes vulpes*; see SEQUEIRA 1980), the pine marten (*Martes martes*; PULLIAINEN 1981a), the stoat (*Mustela erminea*; ERLINGE 1979) and the pygmy weasel (*Mustela nivalis*; PULLIAINEN and IIVANAINEN 1979), together with the great predators, among which the wolf (*Canis lupus*; PULLIAINEN et al. 1980) and wolverine (*Gulo gulo*; PULLIAINEN 1978) are only occasional visitors to the area and the lynx (*Felis lynx*; PULLIAINEN 1978) a very rare visitor. Observations made at the nest of the local pair of Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) showed

that arctic hares are an important source of food for them, at least during the nestling period. The years in which the nearest pair hunting in the area also nested there are marked in the Fig. as also are the total numbers of tracks of the red fox, pine marten, stoat, pygmy weasel and arctic hare crossing the observation line during the winters concerned. The numbers of both the hare and the predator tracks were greatest in the winters of 1969/70, 1974/75 and 1978/79.

Discussion

Arctic/subarctic hares are regarded as typical floaters in their food intake in winter (see PRUITT 1970), although they may also occasionally dig out food items from under the snow (PULLIAINEN 1972). According to BRYANT and KUROPAT (1980), the forage preferences of snowshoe hares and arctic hares follow the pattern willow > aspen > larch > dwarf birch > tree birch > pine (including Scots pine) > fir > spruce > alder. Arctic hares eat the woody internodes of *Betula pubescens* and *Populus tremula*, but reject the foliar buds (BARIKMO 1976). Juvenile-growthform twigs in the browse material appear to be less palatable than the mature-growthform twigs of the same plant species (BRYANT 1980).

Since there are no larches and very few willows, aspens or dwarf birches available in the present area (PULLIAINEN 1971, 1972), it is understandable that about 65 % of the feeding observations made on arctic hares during two successive winters should have concerned the twigs, bark, catkins and decayed wood of birch, and the shoots and bark of juniper (PULLIAINEN 1972). When juniper was plentiful, its importance seemed to increase at the expense of birch. During snowy winters, however, the majority of the juniper bushes (and willows and dwarf birches) are covered by the snow.

Especially in the mountain birch forest zone of Värriötunturi, but also to some extent in the lowlands, accumulations of hoarfrost and snow on the tops of birches and other trees and bushes bend the tips of the branches and other parts to levels at which they can be reached by the hare (PULLIAINEN 1972). Taking this into account, together with the structure of the forest and the relatively high temperatures on the slopes of the fell as compared with the lowlands (see HELIMÄKI 1974), the mountain birch forests might have been expected to be the preferred habitats of the present arctic hares, but this was not the case (Table). Among the biotopes of southern Scandinavia studied by LINDLÖF et al. (1974a), clearings and pasture-land overgrown with birch, all of which had a rich undergrowth, were most utilized by hares, while mixed coniferous forests and open bogs were less favoured.

The arctic hares of this area clearly preferred the conifer-dominated and juniper-characterized mixed forests as their habitats (Table), although the conifers themselves are only exceptionally of nutritional importance for them, and then only in the form of fallen pine branches (see PULLIAINEN 1971, 1972). It may be that, on the one hand, the hares avoided the warm but windy slopes and summit of the fell (HELMÄKI 1974), and on the other hand, they had found other acceptable food in addition to birches and junipers (e.g. grass and herbs, see PULLIAINEN 1972) and obtained shelter under the lower branches of the spruces and fallen trunks of the conifers. The prevailing low temperatures, often below -30°C due to temperature inversion, seem to be of little or no importance in the habitat selection of the local arctic hares.

The snowshoe hare populations of the North American boreal forests exhibit a long-term periodicity, mainly of 8 to 11 years (KEITH 1963), but not those in the southern part of the range (HOWELL 1923; LEOPOLD 1933; WOLFF 1977). In both areas increased hare densities lead to dispersal into less favourable habitats (KEITH 1974; DOLBEER and CLARK 1975; WOLFF 1977). Assuming that the changes in the total numbers of tracks crossing the present observation line per winter reflect corresponding changes in the density of the hare population, a similar trend can be said to be recorded here. In the winter of the deepest low

(1975/76), hares were found only in the three most preferred habitats, whereas in the two peak winters (1969/70 and 1978/79; and also during the increasing phase in 1977/78) observations were made in all the habitats available (Table). Rapid withdrawal from marginal habitats at times of declining populations has also been demonstrated in voles (TAMARIN 1978). WOLFF (1977) writes that "during the low phase of the hare cycle, hares are found only in the refuges, suboptimal habitats frequently having more food seasonally, but there being less cover and hares being more exposed to predation".

HÖRNFELDT (1978) found signs of a periodicity of 3–4 years in Swedish arctic hare populations on the basis of old catch records. The present data indicate one interval of four years between two lows, one interval of 4 or 5 years between two peaks and one interval of at least four years between two peaks (Table). Further studies are in progress to clarify the existence of fluctuations of 4 years or longer in this hare population.

KEITH and his associates (KEITH 1963, 1974; KEITH et al. 1977; KEITH and WINDBERG 1978) studied the 10-year cycle in the snowshoe hare population of central Alberta, Canada. KEITH and WINDBERG (1978) conclude their results to date as follows: "The cycle is repeatedly generated intrinsically through a hare-vegetation interaction (dominant herbivore vs. winter food supply) that triggers the population decline. This elevates the predator-hare ratio, thereby intensifying a second interaction that extends the period of decline and drives the hare population still lower. Interregional synchrony is caused basically by mild winters that moderate mortality in peak hare populations, and permit others that are lagging to attain peak densities. Such synchrony is reinforced by highly mobile predator populations". Predators are thus not the driving force (see also FINERTY 1980). This is also evidently true in the present study area, where the great predators played no role in the population dynamics of the hare population. Concerning the smaller carnivores and the predator-prey cycle, one would expect the predator cycle to follow the cycle in hare population. The figure shows that this was not the case. The local small predator populations were much more dependent on the small rodent populations for their nutrition (for further details, see PULLIAINEN 1981b).

Acknowledgements

The author wishes to express his sincere gratitude to the staff of the Värriö Subarctic Research Station for their technical assistance.

This paper constitutes Report No. 121 from the Värriö Subarctic Research Station of the University of Helsinki.

Zusammenfassung

*Zur Selektion des Habitats und zur Fluktuation des Bestandes von Schneehasen (*Lepus timidus*) auf einem subarktischen Fjäll im Waldlappland Finnlands*

Selektion des Habitats und Fluktuation des Bestandes von Schneehasen (*Lepus timidus*) wurden im Gebiet des Fjälles Värriö im östlichen Teil des finnischen Waldlapplands in den Wintern 1968/69 bis 1980/81 untersucht. Es ergab sich, daß der Hasenbestand zyklisch variierte. Die Dauer der Zyklen betrug mindestens vier Jahre. Bei geringer Bestandsdichte waren nur die bevorzugten Habitate (d. h. Mischwälder der niedrigen Gelände mit vorherrschendem Fichtenholz, in denen Birken und/oder Wacholder wuchsen) bewohnt, während in den Spitzenjahren Schneehasen auch in den weniger bevorzugten Habitaten, wie z. B. auf den windigen Abhängen der Fjällbirkenzone vorkamen. Bestandsverminderungen werden nicht durch Beutegreifer verursacht. In Jahren mit großer Bestandsdichte stieg die Bewegungsaktivität der Schneehasen während der Nahrungssuche im späten Winter erheblich an.

References

- BARIKMO, J. (1976): Harens utnyhelse av björk som vinter föde. Inst. Nat. Cons. N. L. H., Norway. Trondheim: N. L. H.
- BRYANT, J. P. (1980): The regulation of snowshoe hare feeding behavior during winter by plant antiherbivore chemistry. In: Proc. Int. Lagomorph Conf., 1st., Guelph Univ., Canada, 1979 (in press).

- BRYANT, J. P.; KUROPAT, P. J. (1980): Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: The Role of Plant Chemistry. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**, 261–285.
- DOLBEER, R. A.; CLARK, W. R. (1975): Population ecology of snowshoe hares in the central Rocky Mountains. *J. Wildl. Manage.* **39**, 535–549.
- ERLINGE, S. (1979): Adaptive significance of sexual dimorphism in weasels. *Oikos* **33**, 233–245.
- FINERTY, J. P. (1980): *The Population Ecology of Cycles in Small Mammals*. New Haven and London: Yale University Press.
- GREEN, R. G.; EVANS, C. A. (1940): Studies on a population cycle of snowshoe hares on the Lake Alexander area. I. Gross annual censuses, 1932–1939. *J. Wildl. Manage.* **4**, 220–238.
- HELMÄKI, U. I. (1974): On the climate of Lapland, especially on the hills. *Acta Lapponica Fenniae* **8**, 23–27.
- HOWELL, A. B. (1923): Periodic fluctuations in the numbers of small mammals. *J. Mammalogy* **4**, 149–155.
- HÖRNFELDT, B. (1978): Synchronous Population Fluctuations in Voles, Small Game, Owls, and Tularemia in Northern Sweden. *Oecologia (Berl.)* **32**, 141–152.
- KEITH, L. B. (1963): *Wildlife's Ten-Year Cycle*. Madison: Univ. of Wisconsin Press.
- (1974): Some features of population dynamics in mammals. In: *Proc. Int. Congr. Game Biol.*, Stockholm.
- KEITH, L. B.; TODD, A. W.; BRAND, C. J.; ADAMCIK, R. S.; RUSCH, D. H. (1977): An analysis of predation during a cyclic fluctuation of snowshoe hares. In: *Trans. XIIIth Congr. Game Biol.*, Atlanta.
- KEITH, L. B.; WINDBERG, L. A. (1978): A demographic Analysis of the Snowshoe Hare Cycle. *Wildl. Monographs* **58**, 1–70.
- LEOPOLD, A. (1933): *Game Management*. New York: Scribner's.
- LINDLÖF, B.; LINDSTRÖM, E.; PEHRSON, Å. (1974a): On activity, habitat selection and diet of the mountain hare (*Lepus timidus* L.) in winter. *Viltrevy* **9**, 27–43.
- (1974b): Nutrient content in relation to food preferred by mountain hare. *J. Wildl. Manage.* **38**, 875–879.
- PRUITT, W. O. JR. (1970): Some ecological aspects of snow. In: *Proc. Helsinki Symposium (Unesco)*, Ecology of the subarctic regions. Paris: Unesco.
- PULLIAINEN, E. (1971): Winter nutrition of the snow hare (*Lepus timidus*) in northeastern Lapland. *Suomen Riista* **23**, 72–79.
- (1972): Nutrition of the arctic hare (*Lepus timidus*) in northeastern Lapland. *Ann. Zool. Fennici* **9**, 17–22.
- (1974): Suomen suurpedot. Helsinki: Tammi
- (1976): Birch forest damage caused by *Oporinia autumnata* Bkh. (Lep., Geometridae) in 1965–1966 in eastern Itäkaira, northeastern Lapland. *Ann. Et. Fennici* **42**, 166–170.
- (1978): Wolverine – Our Most Endangered Carnivore. *Suomen Luonto* **37**, 310–312, 344.
- (1981a): Food and feeding habits of the pine marten in Finnish Forest Lapland in winter. In: *Worldwide Furbearer Conference Proceedings*. Ed. by J. A. CHAPMAN; D. PURSLEY. Frostburg: Worldwide Furbearer Conf., Inc.
- (1981b): A 13-winter transect survey of small land carnivore populations on a subarctic fell in Finnish Forest Lapland. *Ann. Zool. Fennici* **18**, 270–278.
- PULLIAINEN, E.; IVANAINEN, J. (1979): Young Arctic Hare killed by a Pygmy Weasel. *Luonnon Tutkija* **83**, 151.
- PULLIAINEN, E.; IVANAINEN, J.; LAITINEN M.; VAARALA, K. (1980): A Wolf's life amongst the reindeer. *Suomen Luonto* **39**, 118–119, 143.
- SEQUEIRA, D. (1980): Comparison of the diet of the Red Fox (*Vulpes vulpes* L.) in Gelderland, Holland, Denmark and Finnish Lapland. *Biogeographica* **18**, 35–51.
- SIIVONEN, L. (1948): Structure of short-cyclic fluctuations in numbers of mammals and birds in the northern hemisphere. *Papers Game Res.* **1**, 1–166.
- TAMARIN, R. H. (1978): Dispersal, population regulation and K-selection in field mice. *Am. Nat.* **112**, 545–555.
- WOLFF, J. O. (1977): *Habitat utilization of snowshoe hares (Lepus americanus) in interior Alaska*. Berkeley: University of California.

Author's address: Prof. DR. ERKKI PULLIAINEN, Department of Zoology, University of Oulu, Kasarmentie 8, SF-90100 Oulu 10, Finland

Quelques observations ethologiques sur l'Hydropote de Chine, *Hydropotes inermis* (Swinhoe, 1870) en captivité

Par F. FEER

Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum, Brunoy, France

Reception du Ms. 5. 10. 1981

Abstract

Some ethological observations on Hydropotes inermis (Swinhoe, 1870) in captivity

Studied the behaviour of *Hydropotes inermis* in captivity. Animals use the vegetation as a hiding place. A particular ritual always precedes resting. They live in relative isolation. Male relationships are characterized by mutual intolerance. Bonds are stronger among related ♀♀. Rivalry among ♂♂ is displayed through marking, threatening and fighting, mostly with their long canines. The coexistence of this archaic behaviour and of a more evolved one such as the "Laufschlag" in the sexual display characterizes the intermediate status of *Hydropotes* among Cervids. Though resembling other solitary Ruminants, *Hydropotes* displays some of the signs of the group pulsion which is at the origin of gregarism.

Introduction

Nombre d'espèces de Ruminants de petite taille habitent les zones forestières ou, d'une manière plus générale, les régions où la végétation est dense près du sol. Ce type de milieu impose certaines caractéristiques morphologiques et éthologiques que devaient posséder également les espèces fossiles qui habitaient des biotopes comparables. Il semble que cela corresponde aux premiers stades de l'évolution de l'ordre des Artiodactyles vers les milieux ouverts.

A ce titre, la connaissance de la biologie de ces petites espèces de milieu dense est nécessaire à une meilleure compréhension de l'évolution de l'ordre tout entier. Comme la plupart d'entre elles, *Hydropotes inermis*, originaire des zones marécageuses de Chine et de Corée, est mal connue. A cause de sa morphologie originale et primitive (absence de bois, canines développées, grande bulle osseuse, fosse lacrymale profonde et membres télémétacarpiciens), l'Hydropote forme à lui seul la sous-famille actuellement la plus archaïque des Cervidés, les Hydropotinae. Aucune étude de cette espèce n'a été réalisée sur le terrain et on ne dispose que de quelques observations en captivité (ALLEN 1938-1940; KIRCHSHOFER 1961; SCHERPE 1971).

Matériel et méthodes

Un groupe de 2 mâles et 3 femelles a été observé pendant 2 mois (Mai et Juin 1980) au parc zoologique de Wuppertal dans un enclos de 1300 m² comprenant une prairie centrale avec des massifs de végétation herbacée dense entourée d'arbres et d'arbustes.

L'âge exact et les relations de parenté des différents individus nous sont inconnus mais nous sommes assurés que tous sont des adultes d'au moins 3 ans.

Les 2 mâles ont été gardés dans le même enclos jusqu'au 22 Mai, date à laquelle il a fallu isoler l'un d'entre eux, probablement le plus vieux, à la suite d'un combat avec l'autre mâle, au cours duquel il fut sérieusement blessé.

Les emplacements de repos et les lieux de marquages ont été cartographiés pour pouvoir analyser le mode d'utilisation de l'espace des différents groupes sociaux en fonction de la végétation. Nous avons

arbitrairement choisi 5 mètres comme distance interindividuelle en deçà de laquelle nous avons considéré qu'il existait une association entre 2 individus.

Les fréquences des différents marquages des 2 mâles quand ils étaient ensemble dans l'enclos ont été calculées par des comptages successifs effectués sur des périodes pendant lesquelles il était possible d'observer les animaux en continu. La comparaison des pourcentages a été faite par le test de X^2 .

Résultats

Comportement individuel

Repos

Nos observations sur le mode de déplacement, les positions de repos, les mouvements de coucher et de lever et les comportements de confort ne sont pas différentes de celles de SCHERPE (1971) sauf pour un comportement qui précède le coucher et qui n'a jamais été remarqué jusqu'ici. Avant de se coucher l'animal flaire la place puis soulève en fléchissant une patte antérieure. Il fait un mouvement de balancement du métacarpe vers l'avant et légèrement sur le côté comme s'il voulait donner un coup d'onglons dans le vide. Il procède ainsi alternativement des 2 pattes antérieures puis fait la même chose avec les 2 pattes postérieures qu'il soulève en fléchissant puis repose. Après avoir à nouveau contrôlé nasalement la place et fait un demi-tour sur lui-même, il refait parfois le même comportement. Il est très rare qu'il n'effectue pas ce comportement avant de se coucher. Il le fait aussi bien quand il se prépare à se coucher sur la pelouse rase que dans la végétation haute, mais il semble que dans ce dernier milieu il lève les pattes plus haut. On constate alors que cela a pour effet d'écartier la végétation à l'endroit choisi par l'animal. Nous pensons donc qu'il s'agit d'un comportement destiné à préparer la place de repos dans la végétation très dense, telle qu'il en existe dans les marécages qu'habite cette espèce.

Aucun comportement semblable n'a jamais été observé chez d'autres petites espèces de milieux denses ni chez aucun autre Ruminant. Un certain rite avant le coucher existe chez la plupart des espèces, mais l'animal se contente alors souvent de sentir le sol, de plier plusieurs fois un métacarpe en hésitant, parfois de se tourner légèrement.

La préparation de la place de repos par grattage du sol est connue chez quelques espèces dont *Moschus moschiferus* (FRÄDRICH 1966). Ce comportement est probablement un marquage comparable à celui effectué dans d'autres situations. Il est possible que le piétinement de l'Hydropote, outre la préparation de la place de repos, serve également de marquage comme chez les espèces précédentes, puisqu'il existe des glandes interdigitales aux pattes antérieures comme aux postérieures.

Le choix des emplacements de repos dépend de la valeur protectrice de la végétation. Les animaux choisissent un couvert dans 90 % des cas (N = 344), avec une nette préférence pour les zones où la végétation herbacée est assez élevée et dense pour les cacher complètement. Ce besoin de sécurité se traduit aussi par l'utilisation des troncs d'arbre, des murs de clôture ou des creux du sol. L'animal se place toujours le dos à l'obstacle, regardant dans la direction d'où peut provenir un danger, ce qui est un comportement général chez les Ruminants.

L'utilisation du couvert végétal par l'Hydropote est tout à fait semblable à celle qui caractérise d'autres Ruminants forestiers comme *Hyemoschus aquaticus*, *Capreolus capreolus*, *Mazama*, *Muntiacus*, *Cervus axis*, *Cephalophus*, *Neotragus*, ect. . . .

Rythme d'activité

Nos observations sur le rythme journalier confirment ce que d'autres auteurs ont déjà observé. Il y a chez cette espèce une augmentation nette de l'activité le soir comme cela est fréquent chez les Ruminants, mais pas de longue période de repos en milieu de journée.

Cette activité en milieu de journée pourrait être dûe à l'apport de nourriture à ce moment là. Comme SCHERPE (1971), nous pensons donc l'Hydropote doit être une espèce fortement diurne dans son milieu naturel. Les conditions météorologiques influencent le rythme d'activité. Pendant les journées chaudes, il y a un léger ralentissement de l'activité en milieu d'après-midi. Avec des températures fraîches, par contre, les animaux étalent leur activité. On observe également des différences selon le sexe. Les mâles sont plus actifs que les femelles: à 43 % de leur temps (N = 1283) contre 27 % pour ces dernières (N = 247) de 6 heures à 22 heures.

Vie sociale

L'Hydropote est décrit comme "solitaire" en dehors de la période de reproduction ou comme vivant en couple et en troupe familiale (HALTENORTH 1963). Cela signifie donc que nous ne connaissons rien de la vie sociale de cette espèce dans la nature. Les seules observations disponibles concernent des individus obligés de vivre ensemble dans un

Tableau 1

Groupement des mâles et des femelles en pourcentage des observations: A/ aus repos; B/ en activité

	seul	avec une ou plusieurs ♀♀	Nombre d'observations
A			
♂ A	81	19	110
♂ B	99	1	91
♂ B			
en l'absence du ♂ A	64	36	123
♀♀	59	41	378
B			
♂ B	37	63	120
en l'absence du ♂ A			
♀♀	25	75	526

espace limité. On constate que dans ces conditions les animaux gardent une distance interindividuelle relativement grande par rapport aux espèces plus grégaires. Cette tendance à l'isolement est particulièrement nette chez les mâles au repos (tableau 1). Quand ils sont actifs, les animaux ont au contraire une légère tendance à se regrouper, le plus souvent par deux (1 mâle avec 1 ou 2 femelles).

Mâle = femelle

Les rapprochements d'un mâle et d'une femelle sont certainement plus fréquents pendant l'époque du rut. En dehors de cette époque, les contacts observés sont rares et brefs. Le léchage des organes génitaux d'une femelle par un mâle n'a été observé que deux fois. Le contrôle urinaire avec "Flehmen" n'a jamais été observé. Le mâle dominant semblait avoir des contacts plus fréquents que l'autre avec les femelles et plus spécialement avec l'une d'entre elles: la seule femelle qui ait mis bas pendant la période d'observation. Des liens privilégiés d'un vieux mâle avec une femelle ont été déjà remarqués par SCHERPE (1971) chez la même espèce. Comme chez *Muntiacus muntjak* (DUBOST 1970), ils pourraient représenter les indices d'une vie de couple rudimentaire. Les comportements agressifs d'un mâle vis-à-vis des femelles semblent indiquer la présence d'une hiérarchie sexuelle.

Mâle = mâle

Les deux mâles faisaient preuve entre eux d'une intolérance accusée. Elle se traduisait par des parades et des chasses permanentes par le mâle dominant jusqu'à ce qu'un combat décisif ait nécessité sa mise à l'écart. KIRCHSHOFER (1961) avait déjà remarqué ce phénomène et si SCHERPE (1971) ne l'a pas observé, c'est que l'un des mâles était jeune. Comme nous l'avons vu, les mâles évitent de se rapprocher au repos. Ils utilisent en commun une large zone de repos mais ne s'y trouvent ensemble que dans 10 % des cas (N = 69). La végétation de cette zone était assez épaisse pour que le contact visuel soit impossible. Ceci explique que nous y avons observé les plus petites distances interindividuelles. Le mâle dominant chasse l'autre mâle des meilleurs emplacements de repos, le plus abrités. Le mâle



Fig. 1. Groupe de trois femelles au repos avec un mâle

dominé se couche donc à découvert dans 23 % des cas (N = 92) contre 10 % seulement (N = 110) pour le mâle dominant ($P < 0,025$). Quand ce dernier a été retiré de l'enclos, le mâle précédemment dominé ne se trouve couché à découvert que dans 15 % des cas (N = 123, $P < 0,025$). Le mâle dominant éloigne également son rival des femelles. Il occupe dans 57 % des cas (N = 110) 3 zones que les femelles fréquentent à 53 % (N = 233) (fig. 1), tandis que le mâle dominé n'a accès qu'à une zone que les femelles fréquentent rarement (9 % des observations). Une fois seul il fréquentait bien plus souvent (42 % des observations, N = 123) les zones que les femelles utilisaient beaucoup (56 % des observations, N = 370). Une telle présence du mâle dans les zones communes des femelles existe également en semi-liberté chez une autre espèce "solitaire", *Muntiacus muntjak* (DUBOST 1970).

Femelles = femelles

Les femelles ont entre elles des contacts relativement plus fréquents que les mâles. Elles ont tendance à se regrouper temporairement surtout lors de la pâture. Au cours de la recherche de la nourriture, il y a alternance plus ou moins rapide d'éclatement et de resserrement du groupe des femelles parfois accompagnées d'un mâle. Pendant le regroupements il arrive

que 2 ou 3 individus se trouvent disposés en parallèle et restent ainsi quelque temps (environ 30 secondes, maximum 5 minutes). Quand les femelles mangent des feuilles d'arbres, elles se trouvent parfois ensemble, l'une contre l'autre: la première femelle commençant à manger avait alors attiré à elle les autres femelles. Ce genre de comportement a déjà été observé par SCHERPE (1971) qui y voit une forme de comportement allomimétique analogue à celui des Gazelles (WALTHER 1968). Quand un animal du groupe se couche les autres restent un moment à pâturer autour de lui avant de se coucher eux-mêmes à côté.

Seule une femelle s'isolait plus souvent lors du repos, surtout avant la période précédent sa mise bas. Elle se retrouvait alors 77 % du temps seule (N = 52), contre 51 % (N = 95) après la naissance de ses jeunes (P < 0,005). Cette femelle avait des relations privilégiées avec une autre femelle. Ces deux animaux pratiquaient des léchages (6 observations dont un léchage mutuel, contre 0 et 3 pour deux autres couples de femelles): sur le front, le tour de l'oeil, l'arrière des oreilles et le cou; ils se frottaient également le front contre le cou de l'autre. Ils étaient plus souvent rapprochés lors du repos (50 % des observations de couples de femelles au repos, N = 58). Par analogie avec ce qui a été observé chez d'autres espèces, comme *Muntiacus*, on peut supposer qu'il s'agissait de deux femelles parentes. La prolongation des liens mère-jeune chez les femelles est en effet un phénomène courant chez les Ruminants sociaux; elle est sans doute à la base de la formation de groupes familiaux assez importants. D'après SHERPE (1971) le lien mère-jeune chez l'Hydropote est plus solide que chez *Muntiacus*, ce qui aurait pour effet de renforcer les relations qui sous-tendent le groupe familial. Les naissances multiples (en captivité en général deux jeunes) ont sûrement aussi une influence puisque le jeune vit, dès le départ, dans des groupes familiaux plus importants que chez beaucoup d'autres espèces.

Bien que non constants, tous ces comportements prouvent l'existence d'une pulsion sociale qui est à la base de la formation des groupes sociaux plus vastes que la cellule familiale stricte. En particulier, si nous avons remarqué un certain isolement chez la femelle prête à mettre bas, comme cela se remarque chez beaucoup de Ruminants grégaires, il n'y a jamais eu d'indice de comportement territorial même à cette époque, contrairement donc à ce qui a été décrit chez *Capreolus* (KURT 1968), *Alces alces* (ALTMANN 1959) et *Cervus elaphus* (BURCKHARDT 1958). Cette absence de territoire femelle en captivité va de pair avec une grande rareté des interactions agonistiques, contrairement donc aux mâles.

Marquages

Description des marquages

Comme chez toutes les espèces solitaires de milieu fermé, les marquages olfactifs revêtent une grande importance pour la communication entre les individus puisque ces derniers vivent dispersés et ne sont que rarement en contact visuel.

L'Hydropote possède une glande pré-orbitaire peu marquée qu'il utilise très rarement (1 seule observation de marquage pré-orbitaire pour 1 mâle). Par contre, il marque beaucoup avec le front; on ne lui connaît pourtant pas de glande frontale, mais il possède peut-être dans cette région un champ de glandes sudoripares non visibles à l'oeil nu comme c'est le cas pour *Odocoileus hemionus columbianus* (QUAY et MÜLLER-SCHWARZE 1970) et peut-être aussi pour *Mazama* (VOLKMAN et RALLS 1973) et *Pudu pudu* (Obs. pers.).

Après un bref contrôle nasal, le mâle frotte son front de 1 à 6 fois contre une branche ou un petit tronc vertical, à hauteur du garrot (fig. 2). Ce marquage bref peut être répété après un 2ème contrôle nasal. Il peut y avoir un râclage alterné du support par les incisives mais il est rare: 4 fois sur 72 observations. Les femelles se frottent aussi le front et parfois le bord des oreilles et l'arrière de la tête contre des branches pendantes. Le contrôle nasal est rare et il a lieu après. A cause de son manque de précision, ce comportement ressemble davantage à

un comportement de confort qu'à un vrai marquage. Il a été rarement observé chez les mâles.

Les glandes interdigitales antérieures et postérieures pourraient avoir un rôle de marquage comme nous l'avons vu lors du grattage du sol. Le mâle montre ce comportement souvent seul (29 % des cas, N = 147 à 47 %, N = 105), ou combiné avec la miction (35 % des cas, N = 147 à 37 %, N = 105), la défécation (24 % des cas, N = 147 à 7 %, N = 105) ou les deux à la fois (12 % des cas, N = 147 à 9,5 %, N = 105). Il flaire le sol, gratte plus ou moins longuement avec une patte ou les deux alternativement puis avance de façon à uriner et déféquer sur la place grattée. Le grattage du sol et son association avec la miction et la défécation n'a jamais été observé chez la femelle.

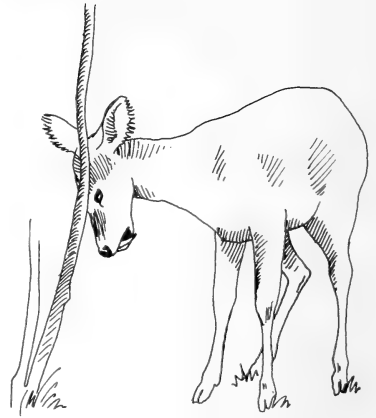


Fig. 2. Marquage frontal du mâle

Evolution du comportement de marquage entre les mâles

La rivalité entre les deux mâles s'est exprimée par une augmentation de la fréquence des marquages et leur répétition au même endroit. Les marquages frontaux des deux mâles ont augmenté mais sont restés égaux (tableau 2). Par contre la fréquence des grattages du sol a surtout augmenté chez le mâle dominant A (tableau 3). A la fin de la période d'observation

Tableau 2

Evolution des fréquences des marquages frontaux des mâles en nombre de marquages par heure
(entre parenthèses: durée totale des comptages en heures)

Date	mâle A	mâle B
7.V.	3.0 (3.25)	3.0 (4.25)
14.V.	6.0 (3.25)	6.6 (4.50)
20.V.	9.0 (5.50)	9.0 (5.00)

Tableau 3

Evolution des fréquences des mictions, des défécations et des grattages du sol des mâles en nombre de comportements par heure

Date	miction	défécation	grattage	durée des comptages en heures
♂ A				
9.V.	47.4	17.4	3.6	1.5
16.V.	40.8	16.8	24.6	1.2
22.V.	60.0	16.2	60.2	0.5
♂ B				
11.V.	47.4	21.0	22.8	1.1
18.V.	29.4	24.6	30.6	1.3
♂ B en l'absence du ♂ A				
du 22 au 24.V.	15.6	10.8	2.4	1.4
du 26.V au 2.VI.	6.6	4.8	0.0	0.9

les mictions du mâle A deviennent plus fréquentes et elles sont proportionnellement plus souvent associées au grattage du sol (44 %, N = 77 à 62 %, N = 37, $P < 0,005$). On observe le contraire pour le mâle B (79 %, N = 56 à 57 %, N = 44, $P < 0,025$).

Après le combat et la séparation des mâles, le mâle restant diminue rapidement la fréquence de ses mictions-éfécatiions et cesse complètement de faire des grattages du sol et des marquages frontaux (tableau 3).

Le mâle dominant se distingue également du dominé puisqu'il superpose plus souvent ses propres marquages frontaux sur ceux de son rival (16 %, N = 78 contre 1 %, N = 89). Mais au plus fort de la concurrence entre les deux mâles, le nombre de marquages effectués par un mâle sur ceux de l'autre est presque identique chez les deux concurrents (83 %, N = 46 pour A et 97 %, N = 34 pour B). La proportion de ces sites utilisés en commun dans la journée passe de 23 % (N = 13) au début de la période d'observation à 57 % (N = 35, différence significative $P < 0,05$) à la fin de la période, où apparaissent des séries de marquages alternés plus ou moins rapprochés sur ces sites communs. Il y a également des successions de grattages du sol et de mictions-défécatiions au même endroit, en particulier les places de repos par un seul mâle ou par les deux alternativement.

Comme chez d'autres espèces, les marquages revêtent donc une grande importance dans les relations hiérarchiques entre mâles.

Comportement agonistique

Les deux mâles que nous avons observé se sont continuellement livrés à une lutte dont la seule issue était l'élimination de l'un d'entre eux par un combat décisif.

Le dominant chassait continuellement l'autre mâle en marchant simplement derrière lui sans attitude particulière à une distance variant entre 3 et 10 mètres. Cette "poursuite" au pas ne cessait que quand le mâle dominant s'arrêtait et se couchait ou quand le mâle dominé prenait suffisamment de distance. Si ce dernier se couchait le premier, le mâle dominant venait sur lui, le faisait lever à distance et reprenait la poursuite.

Menaces

Il existe cependant un certain type de menace utilisé par l'animal poursuivi quand il se retourne pour affronter son poursuivant, ou par ce dernier quand il charge. Le cou est étiré à l'horizontale, le tête dans le prolongement et les oreilles tendues vers l'adversaire. L'animal se dirige d'un pas rapide ou au galop droit sur l'adversaire en émettant une trille aigüe, la mâchoire ouverte. Il peut y avoir entre les deux adversaires un échange rapide de ces trilles, face à face à courte distance, ce qui débouche sur le combat ou la poursuite. Au cours de la poursuite quand le poursuivant est encore loin de l'adversaire et qu'il est très excité, il gémit.

Il existe une attitude de menace oreilles rejetées en arrière semblable à celle de beaucoup de Ruminants. Cette menace, moins sérieuse que la précédente, n'a été observée que chez un mâle vis-à-vis d'un groupe de femelles et chez une femelle qui essayait d'en faire lever une autre.

Nous n'avons observé aucun comportement de menace qui puisse se rattacher à la menace tête basse, ce qui n'est pas étonnant chez cette espèce inerme. La menace tête haute et la parade latérale (WALTHER 1960-1961) n'ont également pas été observées, bien qu'elles soient répandues chez tous les Cervidés. La menace tête haute a été interprétée comme une intention de frapper avec la patte antérieure ou de mordre: ces deux comportements existent chez l'Hydropote mais à un niveau agressif supérieur; et ne sont pas intégrés à la menace proprement dite. La parade latérale est une démonstration de toutes les capacités agressives de l'individu avec présentation des armes à l'adversaire.

Chez l'Hydropote il ne semble pas y avoir de prélude ou combat par présentation des

canines comme cela est également observé chez *Moschus* (MÜLLER-USING et SCHLOETH 1967).

Soumission

Dans le combat observé, le vaincu s'est finalement couché avec le cou et la tête complètement aplatis sur le sol dans l'attitude de complète soumission commune à beaucoup de Ruminants. L'autre mâle ne le mordait que s'il avait réussi à lui soulever un peu la tête. L'attitude complètement couchée avait un effet inhibiteur de la morsure.

L'Hydropote peut utiliser une patte antérieure seule lorsqu'il veut donner des coups sur la croupe ou le dos d'un individu couché pour le faire lever. Pour obtenir le même résultat il monte parfois avec les deux pattes antérieures sur le dos de l'animal couché. Dans ce comportement le coup de patte est porté de haut en bas. Si l'adversaire est debout les femelles effectuent un coup de patte antérieure de bas en haut, dans sa direction. Ce comportement ressemble à un rudiment de "Laufschlag" pratiqué par les mâles lors de la parade sexuelle (SCHERPE 1971).

Combat

Les deux pattes antérieures sont lancées en avant lorsque l'animal veut frapper son adversaire avec les sabots lors de la poursuite. Cette forme primitive de combat se retrouve chez beaucoup de Cervidés évolués inermes: femelles et même mâles entre la chute des bois et la perte du velours.

Les femelles échangent des coups de front dans les flancs, sur le cou et la tête et plus rarement entre les pattes postérieures. La morsure n'a jamais été observée chez les femelles

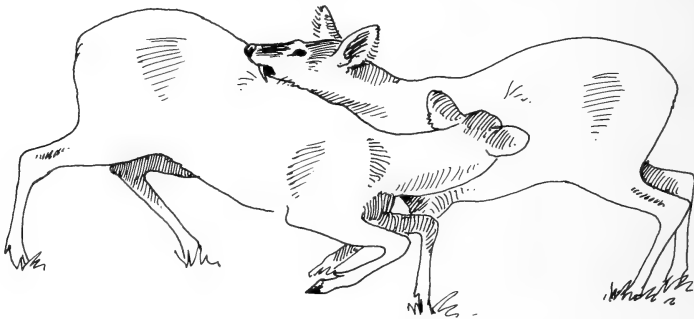


Fig. 3. Combat latéral avec morsure des mâles

bien qu'il existe de courtes canines chez ce sexe. C'est par contre la base du combat chez les mâles. Les coups de dents sont donnés de haut en bas par un rapide mouvement en crochet de la tête. Les combattants sont en position parallèle inversée et se mordent au cou, à l'épaule ou à la croupe (fig. 3). Comme chacun essaye de dérober son flanc et en même temps de mordre l'autre, les deux adversaires tournent en cercle. Ils essayent de se renverser avec de violents coups de front dans la région des épaules, le mâle le plus fort en appuyant son cou sur le garrot de son adversaire pendant qu'il le mord sur le flanc. Le même "combat de cou" avec morsure est connu chez d'autres Ruminants inermes ou à cornes courtes: *Moschus* (KIRCHSHOFER 1961), *Tylopodes* (PILTERS 1956), *Giraffa* et quelques Bovidés qui mordent (WALTHER 1960-1961). Des trilles de menace et quelques gémissements accompagnent le combat.

Le combat de l'Hydropote est très dangereux car les blessures infligées sont nombreuses et profondes et le seul moyen d'échapper aux coups est la fuite. Il est probablement rare dans la nature où les rencontres doivent être peu fréquentes et où le dominé peut fuir.

Avant le combat décisif, il n'a pas été observé de menaces avec la présentation

symbolique des armes. On ne peut cependant pas conclure à l'absence de tels comportements car ils peuvent peut-être apparaître chez des individus ayant une position hiérarchique relative différente de celle observée ici. Pendant le combat il n'y a eu ni cérémonial ni stylisation des mouvements, visant à le rendre plus symbolique, plus hiérarchique et moins meurtrier. Le combat de l'Hydropote est analogue à celui de *Hyemoschus aquaticus* (DUBOST 1975), *Tragulus napu* (RALLS et al. 1975), *Muntiacus* (DUBOST 1970) et probablement à ceux des autres Cervidés mâles possesseurs de canines (*Moschus*, *Elaphodus*).

Le comportement agonistique de l'Hydropote correspond bien à la morphologie rudimentaire et au type d'armes qu'il porte. Il est ainsi proche de celui des autres espèces qui possèdent également des canines proéminentes (*Hyemoschus*, *Tragulus*, *Moschus*, *Muntiacus*, *Elaphodus*) et s'en servent dans un combat de type latéral, que l'on interprète comme le point de départ de l'évolution du comportement de combat des Artiodactyles (WALTHER 1960-1961). Le comportement agonistique de l'Hydropote apparaît également comme peu diversifié et peu stylisé, ce qui peut être une caractéristique d'une espèce primitive et d'un mode de vie solitaire.

Discussion

Différents niveaux évolutifs apparaissent dans le comportement de l'Hydropote. Les plus archaïques comme la morsure et le combat de type latéral sont liés à son anatomie primitive (cf. WALTHER 1960-1961; FRÄDRICH 1966). Le combat sans menace ni stylisation est également archaïque puisque les parades se compliquent chez les Artiodactyles au fur et à mesure que les appendices frontaux se développent. Mais l'absence de parade visant à montrer les armes à l'adversaire est peut-être due à ce que les canines, très longues, dépassent la mandibule ce qui rendrait inutile un comportement démonstratif comme chez les espèces dont les canines sont nettement moins longues. Il subsiste un marquage par l'urine sans cérémonial visuel, qui peut être considéré comme ancien puis qu'il est généralisé dans tous les groupes de Mammifères et qu'il ne fait pas intervenir de glandes bien spécialisées comme le marquage préorbitaire. Le coup de patte lors du combat semble caractériser un niveau moyen car il est absent chez les Suidés et les Bovidés; il est, par contre, courant chez la plupart des Cervidés. Il en serait de même pour le combat de cou (WALTHER 1960-1961). Le coup de front des femelles est plus évolué car on le trouve chez les Cervidés et les Bovidés.

L'Hydropote semble être le seul Cervidé à effectuer le "Laufschlag" au cours de la parade sexuelle, un comportement largement répandu dans le groupe des Bovidés.

En raison de l'éventail des comportements présentés par l'Hydropote, on peut conclure qu'il se place à un niveau moyen ce qui est conforme à la position de son groupe.

L'Hydropote possède des caractéristiques éthologiques qui le rapprochent des autres espèces de Ruminants solitaires ou subsolitaires de milieu couvert. Cette étude en a mis en évidence quelques unes, à savoir l'utilisation intense du couvert végétal, l'importance d'un système de communication à distance (marquages olfactifs), la faiblesse des comportements démonstratifs et hiérarchiques. Néanmoins, une légère pulsion de groupe existe chez les femelles; si elle n'est pas due aux conditions de captivité, elle pourrait être l'indice d'une tendance à la formation de troupes familiales de faible importance ou au moins d'une certaine tolérance chez les femelles. Les mâles adultes pourraient être, au contraire, dispersés et territoriaux sur le domaine commun à plusieurs femelles.

L'Hydropote offrirait ainsi l'exemple d'un stade légèrement supérieur à ceux de *Muntiacus* et peut-être de *Neotragus* (mâle territorial sur le domaine de plusieurs femelles) et se rapprocherait ainsi de celui de *Ourebia ourebi*, une autre petite espèce de prairie: ce serait la première étape menant vers la structure sociale commune à beaucoup de Ruminants sociaux: mâle territorial sur le domaine d'une troupe de femelles. Il conviendrait donc d'étudier l'organisation sociale de l'Hydropote dans la nature.

Remerciements

Ce travail a été réalisé grâce à une bourse du DAAD. Je remercie vivement le Dr. HAAS et le Dr. SCHÜRER auxquels je dois aide et accueil au Zoo de Wuppertal. Je remercie enfin G. DUBOST et A. HEYMER pour leurs critiques et leurs conseils.

Résumé

Le comportement de deux mâles et de trois femelles d'*Hydropotes inermis* a été observé en captivité au Zoo de Wuppertal (RFA).

L'Hydropote est une espèce de milieu couvert qui recherche la protection de la végétation pour le repos. Il existe un rite précédant le coucher qui sert à préparer la place de repos et peut-être à la marquer.

Les individus vivent relativement isolés. Des liens privilégiés d'un mâle avec une femelle pourrait représenter les indices d'une vie de couple rudimentaire. Les mâles font preuve entre eux d'une intolérance accusée. Le mâle dominant écarte son rival de la proximité des femelles et des zones de repos les meilleures. Les femelles ont tendance à se regrouper quand elles sont actives et des liens spéciaux semblent exister entre femelles parentes. Ces comportements sont à la base de la formation de groupes familiaux.

Les mâles effectuent des marquages avec le front et par grattage du sol combiné ou non avec la miction-défécation. Leur rivalité se manifeste par une augmentation de la fréquence des marquages mais surtout des menaces et des combats sérieux dont les armes sont leurs très longues canines.

L'ensemble des comportements de l'Hydropote situe donc cette espèce dans une position moyenne au sein des Cervidés: à côté des comportements archaïques comme le combat de type latéral on trouve en effet des comportements plus évolués, comme en particulier le "Laufschlag" de la parade sexuelle du mâle.

L'Hydropote possède des caractéristiques éthologiques propres aux Ruminants solitaires de milieux couverts. Mais on discerne dans sa vie sociale des rudiments de pulsion de groupe qui sont à l'origine du grégairisme des espèces plus évoluées.

Zusammenfassung

Einige ethologische Beobachtungen am chinesischen Wasserreh, Hydropotes inermis (Swinhoe, 1870), in Gefangenschaft

Das Verhalten von 2 ♂♂ und 3 ♀♀ des chinesischen Wasserrehs konnte während zweier Monate (Mai und Juni 1980) im Zoo Wuppertal beobachtet werden. Das Wasserreh sucht für den Ruheaufenthalt die Deckung der Vegetation, und es zeigt ein dem Niederlegen vorausgehendes Ritual, welches vielleicht auch der Liegeplatzmarkierung dient. Die Tiere leben relativ isoliert, bevorzugte Beziehungen eines ♂ mit einem bestimmten ♀ könnten Indizien für ein rudimentäres Paarleben sein. Die ♂♂ untereinander sind außerordentlich intolerant. Das dominante ♂ hält seinen Rivalen von den ♀♀ fern und vertreibt sie auch aus der Nähe der besten Ruheplätze. Die ♀♀ zeigen eine Tendenz zur Gruppenbildung, außerdem scheinen bevorzugte Beziehungen unter verwandten ♀♀ zu bestehen. Dies sind Verhaltensweisen an der Basis einer Familiengruppenbildung.

Die ♂♂ markieren mit der Stirn und durch Bodenkratzen, kombiniert mit oder ohne Miktions-Defäkation. Ihre Rivalität untereinander manifestiert sich durch Zunahme der Markierungsfrequenz, besonders aber auch durch Drohen und Ernstkampf, wobei die sehr langen Eckzähne als Waffe eingesetzt werden.

Die Summe aller Verhaltensweisen geben dem Wasserreh eine Mittelstellung unter den Cerviden. Neben ursprünglichen Verhaltensweisen wie Lateralkampf findet man auch solche, die als höher entwickelt gelten: z. B. der Laufschlag des ♂ während der Werbung. Das Wasserreh ist nach den ethologischen Merkmalen ein solitärer Wiederkäuer geschlossener Biotop. Man findet aber im Sozialleben Rudimente eines Gruppenstrebens, welche als Ansatz zum Herdenleben höher entwickelter Arten angesehen werden können.

Bibliographie

- ALLEN, C. M. (1938-1940): The Mammals of China and Mongolia. American Mus. of Nat. Hist., New York, 11, 1 et. 2.
- ALTMANN, M. (1959): Group dynamics in Wyoming moose during the rutting season. J. Mammalogy 40, 420-424.
- BURCKHARDT, D. (1958): Observations sur la vie sociale du Cerf (*Cervus elaphus*) du Parc National Suisse. Mammalia 22, 226-244.

- DUBOST, G. (1970): L'organisation spatiale et sociale de *Muntiacus reevesi* Ogilby, 1839, en semi-liberté. *Mammalia* **34**, 331–335.
- DUBOST, G. (1975): Le comportement du Chevrotain africain, *Hyemoschus aquaticus* Ogilby (Artiodactyla, Ruminantia). Sa signification écologique et phylogénétique. *Z. Tierpsychol.* **37**, 403–501.
- FRÄDRICH, M. (1966): Einige Verhaltensbeobachtungen am Moschustier (*Moschus moschiferus* L.). *Zool. Garten* **33**, 65–78.
- HALTENORTH, TH. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. In: Kükenthal, *Zool.* **8**, 32, 1 (18). Berlin: de Gruyter.
- KIRCHSHOFER, R. (1961): Hirschferkel und andere primitive Hirsche. *Kosmos* (Stuttgart) **57**, 76–81.
- KURT, F. (1968): Das Sozialverhalten des Rehes (*Capreolus capreolus* L.) *Mammalia depicta*. Hamburg und Berlin: Paul Parey, 102 p.
- MÜLLER-USING, D.; SCHLOETH, R. (1967): Das Verhalten der Hirsche (Cervidae). In Kükenthal, Hb. *Zool.* **10**, (28) 1–60. Berlin: de Gruyter.
- PILTERS, H. (1956): Das Verhalten der Tylopoden. In Kükenthal, Hb. *Zool.* **8**, 10 (27), 1–24. Berlin: de Gruyter.
- QUAY, W. B., MÜLLER-SCHWARZE, D. (1970): Functional histology of integumentary glandular regions in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). *J. Mammalogy* **51**, 675–694.
- RALLS, K.; BARASH, CH.; MINKOWSKI K. (1975): Behaviour of captive mouse deer, *Tragulid napu*. *Z. Tierpsychol.* **37**, 356–378.
- SCHERPE, W. P. (1971): Beobachtungen am Verhalten des chinesischen Wasserrehs (*Hydropotes inermis* Swinhoe), des indischen Muntjaks (*Muntiacus muntjak muntjak* Zimmermann) und des chinesischen Muntjaks (*Muntiacus muntjak reevesi* Ogilby). Univ. Berlin, 762.
- VOLKMAN, N.; RALLS, K. (1973): Scent Marking in the Red Brocket, *Mazama americana*. *Zoologica* **58**, 55–56.
- WALTHER, F. (1960–1961): Entwicklungszüge im Kampf- und Paarungsverhalten der Horntiere. *Jb. d. G. v. Opel-Freigehege für Tierforschung* **3**, 90–115.
- WALTHER, F. (1968): Verhalten der Gazellen. Die neue Brehmbücherei 373, Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen.

Adresse de l'auteur: FRANCOIS FEER, Attaché de Recherches au CNRS, Laboratoire d'Ecologie du Museum d'Histoire Naturelle, 4, Avenue du Petit Chateau, F – 91800 Brunoy

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

A note on the sexual behaviour in red deer hind

By L. BARTOŠ

Department of Genetics, Research Institute of Animal Production, Prague, Czechoslovakia

Receipt of Ms. 18. 1. 1982

The following observation was made on a semi-tame socially stabilized "white" red deer population in Žehušice game reserve, Czechoslovakia. Additional details are described elsewhere (BARTOŠ 1981).

At the beginning of the rutting season during the autumn 1979, the alpha stag was immobilized and removed. This resulted in a big social friction among the remaining deer. The beta stag and one hind were injured and died. The top hierarchy position was then occupied by a 6-year-old stag, socially and probably sexually unexperienced. The observed behaviour occurred during the first part of the rutting season. At 0900 one hind was noticed as she bounded away at great speed, merely circling and returning to the stag if he had not followed her. However, the stag showed no tendency to keep within the proximity of the hind. The hind then solicited the stag by trotting past him with her head low and

neck extended while making a characteristic chewing action with her mouth open (comp. GUINNESS et al. 1971). The same posture was performed towards the approaching stag when the hind was lying. In this situation preorbital glands of both animals were open. Within 2 h the hind was seen three times running towards the stag, suddenly stopping in front of him, and returning around and running away. Her steps were shorter than usual when running. At 1125 h the hind followed by her calf left the herd to the distance of approximately 200 m. The stag tried to "herd" her back, but when she ignored him, he gave up and followed her, although the herd was immediately joined by another stag, displaying full rutting behaviour except roaring. After 30 min of standing on one place, the hind moved back followed by her calf and the stag. The stag displayed no aggressiveness towards the other male, who then left the herd. The whole herd then rested. At 1530 h the deer started to graze and the hind again became active. She repeatedly "attacked" the stag, running fastly towards him in the same manner as described above. When she stopped in front of the stag, she almost squatted, before she darted away. When she came close to the stag he made a sudden dash towards her, flicking out his tongue with head stretched forwards and nose directed towards her tail. The hind invariably retreated quickly from these advances with her tail sometimes raised in the air. The stag then chased the hind approximately 20 m, after giving a series of loud roars. The stag placed his chin on her rump or licked her vulva during the chases. During one of the chases the hind came to a sudden halt and stood with her back slightly arched, ears back and tail raised. The stag then mounted with penile protrusion and erection. Mounts usually lasted approximately 1 to 5 seconds, but the female avoided the male's intromission by lowering her hindquarters and running out from beneath him. Twelve mounts occurred within a 1.5 h interval. After the 13th mounting, the stag achieved intromission and after a few mild pelvic thrusts, he lunged violently upwards from his hind quarters so that his legs left the ground and his body took in an almost vertical position. The force of his ejaculatory thrust pushed the hind forwards a few steps and the stag dismounted. The hind's calf usually followed the chases of the pair and was barking, but was ignored by the hind (comp. GALLIA 1966). After copulation the hind stayed in a typical postcopulatory posture (GUINNESS et al. 1971) for 20 s, and then went to her calf and nursed it. During the last part of the described behaviour the stag completely lost control of the herd of hinds, chasing off spikers only and ignoring adult subordinate stags. One of the other stags separated a small group of hinds, and the rest of hinds dispersed on a large space. The next morning, however, the herd was again integrated.

The described active precopulatory behaviour of the red deer hind is in a good agreement with other reports in red deer (GUINNESS et al. 1971; TAYLOR 1973), elk (MORRISON 1960), chital (SCHALLER 1967), caribou (BERGERUD 1974), and brow-antlered deer (BLAKESLEE et al. 1979). YAHNER (1979) suggested that multiple mating bouts in muntjac are determined by the courting male. However, in red deer, during using an artificial vagina for semen collection (KRZIWIŃSKI and JACZEWSKI 1978) the stag's ejaculation was achieved usually just seconds after the beginning of the first mounting attempt (KRZIWIŃSKI 1979, pers. comm.). Hence it seems in the red deer (LUCAS 1973), similarly as in other Cervids as in fallow deer (ESPMARK and BRUNNER 1974), that the female determines the precopulatory pattern, as well as the choice of sexual partner (MORRISON 1960; LUCAS 1973; BARTOŠ 1981). Nevertheless, she usually chooses the dominant individual (LINCOLN and GUINNESS 1977).

The knowledge of the female deer sexual behaviour is usually based on incidental observation only. The observed behaviour reminds a well documented precopulatory display of some female laboratory species (e. g. MADLAFOUSEK and HLINÁK 1977). It is suggested that similarly as in these species there might exist plastic changeable female ability in deer, which may gradually increase the soliciting impression of the precopulatory behaviour. Also BLAKESLEE et al. (1979) have stated that the females of most species have

the capacity for some form of proceptive behaviour (BEACH 1976) and they demonstrate the behaviour "when they must encourage more vigorous sexual behavior from a male who is inexperienced, disinterested, tired, old or lethargic". Moreover, by means of this behaviour a female may stimulate and time her internal environment for an optimal stage for insemination. The chewing action of the soliciting hind's open mouth also was observed out of rutting season. It was usually performed by a female as she approached a feeding place by a stag. This suggests a general active manifestation of submissiveness of a hind towards a stag.

References

- BARTOŠ, L. (1981): Reproductive and social aspects of the behaviour of "white" red deer. Säugetierkd. Mitt. (in press).
- BEACH, F. A. (1976): Sexual attractivity, proceptivity and receptivity in female mammals. *Horm. Behav.* 7, 105-138.
- BERGERUD, A. (1974): Rutting behaviour of Newfoundland caribou. In: The behaviour of ungulates. Ed. by V. GEIST and F. WALTHER. ICUN Publs. n. s. Vol. 1, 345-395.
- BLAKESLEE, C. K.; RICE, C. G.; RALLS, K. (1979): Behavior and reproduction of captive brown-antlered deer *Cervus eldi thamin* (Thomas, 1918). Säugetierkd. Mitt. 27, 114-127.
- ESPMARK, Y.; BRUNNER, W. (1974): Observations on rutting behaviour in fallow deer, *Dama dama* (Linné, 1758). Säugetierkd. Mitt. 22, 135-142.
- GALLIA, G. (1966): Roe polygamy. *Deer News* 1, 18-19.
- GUINNESS, F.; LINCOLN, G. A.; SHORT, R. V. (1971): The reproductive cycle of the female red deer, *Cervus elaphus* L. J. *Reprod. Fert.* 27, 427-438.
- KRZWIŃSKI, A.; JACZEWSKI, Z. (1978): Observations on the artificial breeding of red deer. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 43, 271-287.
- LINCOLN, G. A.; GUINNESS, F. (1977): Sexual selection in a herd of red deer. In: *Reproduction and Evolution*. Ed. by J. H. CALABY; C. H. TYNDALE-BISCOE. Canberra City: Aust. Acad. Sci. 33-38.
- LUCAS, C. J. (1973): The world of park deer. *Deer* 2, 988-990.
- MADLAFOUSEK, J.; HLINÁK, Z. (1977): Sexual behaviour of female laboratory rat - inventory, patterning, and measurement. *Behaviour* 63, 129-174.
- MORRISON, J. A. (1960): Characteristics of estrus in captive elk. *Behaviour* 24, 84-92.
- SCHALLER, G. B. (1967): *The deer and the tiger: a study of wildlife in India*. Chicago: Univ. Chicago Press.
- TAYLOR, K. (1973): The courtship of stag and hind. *Deer* 2, 1010.
- YAHNER, R. H. (1979): Temporal patterns in male mating behaviour of captive reeve's muntjac (*Muntiacus-reevesi*). *J. Mammalogy* 60, 560-567.

Author's address: LUDEK BARTOŠ, Department of Genetic, Research Institute of Animal Production, CS-251 61 Praha 10-Uhřetěves

Mausschläfer (*Myomimus* Ognev, 1924) in Afghanistan

Von J. NIETHAMMER

Eingang des Ms. 8. 3. 1982

Schädelreste kleiner Säugetiere, die ich am 10. April 1965 etwa 30 km südlich von Herat in Afghanistan vom Boden einer Höhle aufblas, enthielten neben anderen Arten (Tab. 1) auch die Reste von mindestens 4 Schläfern. Als ich die von mir *Dryomys* zugeordneten Fundstücke Herrn R. DAAMS, Utrecht, schickte, erkannte dieser, daß es sich dabei um *Myomimus* handelte (DAAMS 1981). Vorhanden sind 4 rechte und 4 linke zahnlose, zum Teil beschädigte Mandibeln und je ein rechter und linker Molar, vermutlich M_2 . Zwar ähneln die Unterkiefer denen von *Dryomys*, doch zeigen der kräftigere und höhere

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4703-0187 \$ 02.50/0

Z. Säugetierkunde 47 (1982) 187-189

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Kronenfortsatz (Abb. 1a), das einfachere Kauflächenmuster der Molaren (Abb. 1b) und besonders die Zahl von jeweils 3 Alveolen der unteren Molaren (Abb. 1c) die Zugehörigkeit zu *Myomimus*. Die Unterkiefermolaren von *Dryomys* besitzen nur 2 Wurzeln. Außerdem sind Kiefer und Zahnreihen der afghanischen *Myomimus* kleiner als solche afghanischer *Dryomys* (Tab. 2). Auch die beiden M_2 sind verhältnismäßig klein. Maße (Länge \times Breite in mm): 1,12 \times 0,84 und 1,12 \times 0,91.

Die Maße passen zu denen von *Myomimus personatus* Ognev, 1924, dessen nächster Fundort bei Kutschan etwa 500 km nordwestlich von Herat liegt (ROSSOLIMO 1976a, Abb. 2). Freilich schließen die spärlichen Reste eine Zugehörigkeit zu *Myomimus setzeri* Rossolimo, 1976 nicht aus, der aus den Provinzen Kurdistan und Luristan im Iran beschrieben wurde (ROSSOLIMO 1976b).

Tabelle 2

Mandibellänge (Vorderrand ohne Schneidezahn bis Hinterfläche des Processus articularis) und Alveolarlänge der unteren Backenzahnreihe ($P_4 - M_3$) der 4 linken Mandibeln der *Myomimus* von Herat

Zum Vergleich die Maße von 2 adulten *Dryomys nitedula* aus Ost-Afghanistan (Paghman bei Kabul und Salang-Paß)

<i>Myomimus</i>		<i>Dryomys</i>	
Mandibel mm	Zahnreihe mm	Mandibel mm	Zahnreihe mm
12,3	3,5	15,1	4,2
12,7	3,3	15,5	4,3
12,9	3,5		
13,4	3,6		

Tab. 1 enthält durchweg Arten, die von *Myomimus* abgesehen rezent aus Afghanistan nachgewiesen sind. Allerdings sind zwei von ihnen, der Pfeifhase *Ochotona rufescens* und die Wühlmaus *Microtus afghanus* bisher nur aus größeren Höhen bekannt. Der Herat nächstgelegene, bisher bekannte Fundort ist der Sauzak Kotal, ein 2400 m hoher Paß im Nordosten von Herat (HASSINGER 1973). Dagegen liegt der Fundort der *Myomimus*-Reste

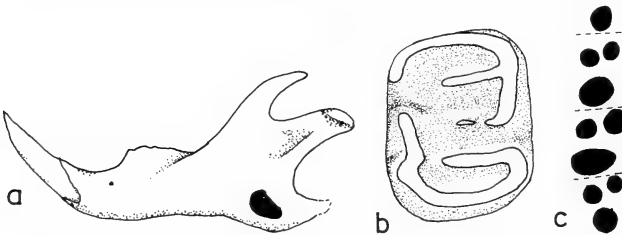


Abb. 1. Fundstücke von *Myomimus* 30 km südlich von Herat, Afghanistan a = linke Mandibel von buccal; b = Aufsicht auf linken, unteren Molaren, vermutlich M_2 ; c = linke, untere Alveolen; rostral ist oben im Bild

Tabelle 1

Artzugehörigkeit der 1965 bei Herat in Afghanistan in einer Höhle gefundenen Säugetier-Reste

Art	Mindestzahl
<i>Hemiechinus auritus</i>	25
<i>Otonycteris hemprichi</i>	2
<i>Lepus capensis</i>	1
<i>Ochotona rufescens</i>	11
<i>Myomimus</i>	4
<i>Alactaga elater</i>	5
<i>Meriones</i> (verschiedene Arten)	26
<i>Cricetulus migratorius</i>	6
<i>Calomyscus bailwardi</i>	1
<i>Nesokia indica</i>	1
<i>Microtus</i> (<i>Blanfordimys</i>) <i>afghanus</i>	2
<i>Ellobius fuscocapillus</i>	1

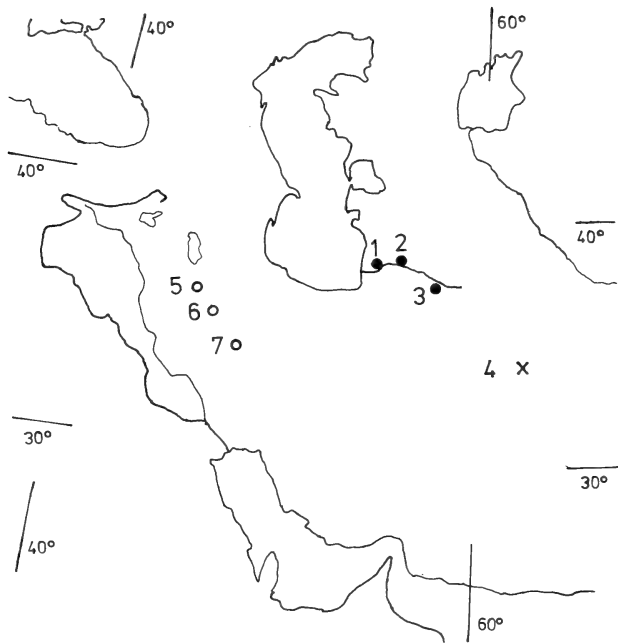


Abb. 2. Fundorte von *Myomimus personatus* (schwarze Kreise), dem *Myomimus*-Fund aus Afghanistan (Kreuz) und *M. setzeri* (weiße Kreise). 1 = Kaine Kassir, 2 = Kara Kala am Sumbar-Fluß, Turkmenien, UdSSR, 3 = 90 km westlich von Kutschan, Nordiran (ROSSOLIMO 1976a), 4 = 30 km südlich von Herat, Afghanistan, 5 = Baneh, 6 = Sanandal in Kurdistan, 7 = Borudscherd, Luristan, Iran (ROSSOLIMO 1976b)

bei nur 1000 m. Zwar können *Ochotona* und *Microtus afghanus* in ihrer Häufigkeit erheblich fluktuieren. Trotzdem ist es unwahrscheinlich, daß sie in den vergangenen Jahrzehnten in unmittelbarer Nachbarschaft der Fundhöhle gelebt haben. Zwar handelt es sich vermutlich um Fraßreste des Uhus (*Bubo bubo*), die aus weiterer Entfernung herbeigetragen worden sein können. Unwahrscheinlich ist das aber bei einem relativ hohen Anteil der Beutetiere. Daher vermute ich, daß die Reste einige Jahrhunderte alt sind. Sie können aus dem Mittelalter stammen, als offenbar ein feuchteres Klima herrschte, wie es die Existenz zahlreicher verlassener Ortschaften in den Trockengebieten Afghanistans vermuten läßt.

Literatur

- DAAMS, R. (1981): The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys*. Utrecht Micropaleontological Bull., Special Publ. 3, 1–115.
- HASSINGER, J. (1973): A survey of the mammals of Afghanistan resulting from the 1965 Street expedition (excluding bats). Fieldiana Zool. 60, 1–195.
- ROSSOLIMO, O. L. (1976a): Taxonomic status of the mouse like dormouse *Myomimus* (Mammalia, Myoxidae) from Bulgaria. Zool. Z. (Moskva) 55, 1515–1525.
- (1976b): *Myomimus setzeri* (Mammalia, Myoxidae) a new species of mouse-like dormouse from Iran. Vestn. Zool. (Kiev) 10, 51–53.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMMER, Zoologisches Institut, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

BUCHBESPRECHUNGEN

ZÖRNER, H.: **Der Feldhase.** Die Neue Brehm-Bücherei 169. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag 1981. 172 S., 48 SW-Fotos, 12 Diagr. DM 15,70.

Nachdem man bis vor kurzem in einer Fachbibliothek vergeblich nach einer zusammenfassenden deutschsprachigen Darstellung über die Biologie des Feldhasen gesucht hätte, sind nun innerhalb kurzer Zeit gleich zwei Beiträge zu diesem Thema erschienen: 1978 das Buch von SCHNEIDER und 1981 in der Neuen Brehm-Bücherei das vorliegende von ZÖRNER. Die Autoren beider Bücher haben eigene Forschungsarbeiten am Feldhasen mit unterschiedlichen Schwerpunkten durchgeführt: SCHNEIDER war mit ethologisch orientierten Freilandarbeiten befaßt, ZÖRNER vor allem mit Untersuchungen zur Populationsstruktur und Fortpflanzungsleistung anhand großer Hasenstrecken. Grundlage des neuen Brehm-Hefes – das an die Stelle des 1956 erschienenen Hefes von KOENEN über den Feldhasen tritt – ist eine 1978 angefertigte Dissertation, deren Ziel es war, „dem interessierten Laien, Jäger und Wildbiologen neues Wissen über die Biologie und Lebensweise, das Verhalten und die Bejagung des Feldhasen zu vermitteln.“ Entstanden ist in der Tat eine umfassende Darstellung über den Europäischen Feldhasen, in der neben den rein biologischen Aspekten wie Lebensweise, Verhalten, Altersstruktur, Lebensdauer, Fortpflanzung, Geschlechterverhältnis, Mortalität, Ernährung und Feinde einleitend auch die Stammesgeschichte, Systematik und Verbreitung, anschließend die Morphologie und Anatomie abgehandelt werden. Den Schluß der Ausführungen bilden Hinweise zur Bewirtschaftung, Jagd und Hege. Der Text wird durch fotografische Aufnahmen ergänzt, die den Feldhasen in verschiedenen Verhaltenssituationen zeigen. Zahlreiche Tabellen und Diagramme informieren rasch über die quantitativen Untersuchungsergebnisse wie Körpergröße und Körpergewicht, Schädellänge und Gewicht innerer Organe, Geburtsgewicht und Wachstumsverlauf, Altersstruktur, Sexualproportionen, Testes- und Ovarien-Gewicht, Zahl der Corpora lutea, Embryonenzahl, Wurfgröße u. a. Über 330 Literaturnachweise zeugen vom Bemühen des Autors, eine möglichst umfassende Abhandlung vorzulegen, die neben den Ergebnissen eigener Untersuchungen auch sonst alles Wissenswerte über dieses zoologisch interessante und wirtschaftlich bedeutsame Säugetier enthält. Der Autor scheut nicht vor kritischen Auseinandersetzungen mit überholten Vorstellungen zurück, so etwa, wenn es darum geht, die Bedeutung der Marderartigen, der Hauskatzen und der Greifvögel und anderer Räuber für die Feldhasenverluste auf das wirklich gesicherte Maß zu reduzieren. Auch die auf STIEVE zurückgehenden Angaben zur Superfötation werden kritisch beleuchtet: „STIEVE (1952) will zu allen Zeiten der Trächtigkeit reife oder fast sprungreife Follikel im Ovar gesehen haben. Die eigenen Untersuchungen ergaben aber, . . .“ und etwas später heißt es: „Das Auffinden von Embryonen verschiedener Größe kann ebenso wie das Überschneiden zweier Tragzeiten oder das Aufeinanderfolgen zweier Trächtigkeiten ohne dazwischenliegende neuerliche Begattung auf einer verspäteten Nidation, einer verzögerten Entwicklung einzelner Keime oder aber dem Tod einzelner Früchte beruhen. So kann eine Superfoetation vorgetäuscht werden.“ Es bedarf keiner besonderen Betonung, daß dieses neue Brehm-Heft in jede säugetierkundliche Fachbibliothek gehört, aber auch Wildbiologen, Jäger, Biologielehrer und interessierte Laien werden aus der Lektüre Gewinn ziehen. Man muß dem Heft nicht erst eine weite Verbreitung wünschen, der niedrige Preis wird ein übriges dazu beitragen.

H. REICHSTEIN, Kiel

PUCEK, Z. (ed.): **Keys to vertebrates of Poland: Mammals.** Warszawa: Polish Scientific Publishers 1981. 367 pp.; figs. ISBN 83-01-02553-0

In einer 2. Auflage ist dieses Bestimmungsbuch für Säugetiere in Polen erstmals in englischer Sprache erschienen. Es basiert auf einer polnischen 1. Auflage von KOWALSKI vor 15 Jahren, ist aber modernisiert und überarbeitet. Mehrere Autoren teilen sich die Aufgaben. Auf den ersten 50 Seiten sind in einem Kapitel von Z. PUCEK allgemeine Kennzeichen der Säugetiere abgehandelt; des weiteren finden sich Instruktionen zum Anlegen wissenschaftlicher Sammlungen, für Vermessungen, Präparation und Fixierung kleinerer Arten, Häuten größerer und zur Aufbewahrung. Auch die benutzten Schädelmaße werden angegeben. Der Hauptteil beginnt mit einer systematischen Übersicht und dem Bestimmungsschlüssel zur Identifikation von Ordnungen, und zwar an äußeren Merkmalen des Tierkörpers und speziell am Schädel. Entsprechende Angaben findet man bei weiterführenden Schlüsseln zu den Familien, Gattungen und Arten. 111 Spezies aus den Ordnungen Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia, Cetacea, Carnivora, Pinnipedia, Perissodactyla und Artiodactyla werden behandelt. Darunter sind solche Arten besonders gekennzeichnet, die nur sporadisch auftreten, gleichzeitig andere, deren Vorkommen in Polen bislang nicht nachgewiesen aber möglich ist, und schließlich solche, die in historischer Zeit ausgestorben sind. Zu den Arten findet man Beschreibungen über anatomische Merkmale, biologische Besonderheiten und Vorkommen. Die Ausführungen sind durch viele Zeichnungen und einige Verbreitungskarten veranschaulicht. Das Buch ist sicherlich für Säugetierkundler von Interesse, insbesondere deshalb, weil es in englischer Sprache einem größeren Kreis in Europa verständlich ist.

D. KRUSKA, Hannover

MILITZER, K.: **Haut und Hautanhangsorgane kleiner Laboratoriumstiere. Teil 1: Morphologie.** Schriftenreihe Versuchstierkunde Bd. 9. Berlin – Hamburg: Paul Parey, 1982. 174 S., 27 Abb., 28 Tab., DM 84,-.

Zusammenfassende Darstellungen zur Morphologie der Haut und ihrer Anhangsorgane sind für die Säugetiere im wesentlichen auf den Menschen beschränkt. Eine Vielzahl von artspezifischen Unterschieden in Bau und Funktion des Integuments erschweren allerdings für diese Tiergruppe eine umfassende vergleichende Betrachtung erheblich. Für kleine Laboratoriumstiere wird in der vorliegenden Arbeit zum erstenmal eine Übersicht der zwar recht zahlreichen, aber auch verstreuten Literatur zur Morphologie der Haut gegeben.

Der in drei Hauptabschnitte gegliederte Band bietet für allgemeine Fragen als auch für tierartspezifische Detailprobleme eine gute Informationshilfe. Der erste, allgemeine Teil behandelt die grundlegenden Aspekte der Haut- und Haarmorphologie, wobei versucht wird, die biologischen Grundlagen knapp, aber verständlich darzulegen. Hierzu werden auch Untersuchungsergebnisse von anderen Säugergruppen einbezogen, da nicht zu allen wichtigen Themenkreisen ausreichende Informationen von kleinen Laborsäugetieren vorliegen. Im zweiten, speziellen Teil sind in jeweils eigenen Abschnitten die Befunde an Haut und Haaren für die kleinen Versuchstierarten (Maus, Ratte, Goldhamster, Meerschweinchen, Kaninchen) wiedergegeben. Arttypische Besonderheiten, quantitative Angaben und die Beschreibung am entsprechenden Versuchstier gewonnener Forschungsergebnisse stehen im Vordergrund.

Aufgrund der sorgfältigen Literaturarbeit des Autors hat die Publikation zweifellos hervorragende Bedeutung in der Behandlung einer für die dermatologische Forschung außerordentlich wichtigen Thematik. Besonders wertvoll ist dabei der ausführliche tabellarische Schlußteil der Arbeit sowie das umfangreiche Literaturverzeichnis. Andererseits macht der Verfasser auch deutlich, daß noch eine Reihe von Fragen ungeklärt bleiben. Dies bezieht sich z. B. auf eine differenzierte Beschreibung der Hautentwicklung, der regionalen Hautunterschiede und der Behaarung u. a. in Abhängigkeit von verschiedenen einflußnehmenden Parametern.

W. MEYER, Hannover

CHIVERS, D. J. (ed.): **Malayen forest Primates. Ten years study in tropical rain forest.** New York, London: Plenum Press 1980. 364 S. US \$ 42.50. ISBN 0-306-40626-8

Der vorliegende Sammelband berichtet über Erfahrungen und Ergebnisse zehnjähriger, kontinuierlicher Studien an den Primaten des Regenwaldes der malayischen Halbinsel. Die Arbeit konzentrierte sich auf Studien an folgenden sechs Arten: *Symphalangus syndactylus*, *Hylobates lar*, *Hylobates agilis*, *Presbytis melalophos*, *P. obscura*, *Macaca fascicularis*. Der besondere Wert des Buches ist darin zu sehen, daß die Untersuchungen zur Ökologie und Ethologie an den gleichen Primatengruppen am gleichen Ort langfristig verfolgt werden konnten. Dadurch war es möglich, Veränderungen in der Gruppenzusammensetzung und Struktur nicht nur zu konstatieren, sondern auch zu erklären. Hervorzuheben ist, daß die Vegetation nach Zusammensetzung und Struktur, qualitativ und quantitativ, sehr eingehend berücksichtigt wurde. Dabei fanden saisonale und langzeitliche Änderungen ebenso Beachtung wie adaptive Besonderheiten der Blätter, Früchte und Vegetationsorgane in Korrelation zur Nutzung durch die Tiere. Das Buch ist ein Musterbeispiel für Notwendigkeit und Wert aufeinander abgestimmter botanischer und zoologischer Arbeit im gleichen Lebensraum. Die Resultate bringen zweifellos für die Vegetationskunde ebenso viele neue Erkenntnisse wie für die Primatologie. Dies erfreuliche Resultat ist allerdings auch der Tatsache zu danken, daß die beteiligten neun Autoren, Mitarbeiter eines wohlkoordinierten Teams verschiedener Fachdisziplinen waren, die es verstanden haben, ein in sich kohärentes, einheitliches Gesamtwerk zu schaffen.

Durch die sorgfältige Analyse der Umwelt und des Verhaltens der Tiere in dieser gelang es, die ökologischen Nischen der sympatrischen Arten weitgehend zu klären und die Einsicht in viele Detailprobleme zu fördern (Ernährungsbiologie, Fortpflanzung, Familien- und Gruppenbildung). So läßt sich kein Zusammenhang zwischen Ernährungsweise und Lokomotionstyp nachweisen. Die große Anpassungsbreite der Makaken beruht nicht auf morphologischen oder physiologischen Spezialisierungen, sondern auf Eigenschaften des Sozialverhaltens und kognitiven Fähigkeiten. Es wird überzeugend nachgewiesen, daß die grobe Einteilung in Frucht- und Blattfresser nicht ausreicht, um die Differenzierung der sechs Arten für die Nutzung verschiedener Nischen zu erklären. Hervorgehoben seien die ausführlichen Ausführungen zum Problem der Anpassung an Blätternahrung (Folivorie).

Besonders zu danken ist dem Herausgeber dafür, daß er ein ausführliches Schlußkapitel beigefügt hat, in dem er aufgrund seiner langjährigen Erfahrungen unter Beigabe von reichlich statistischem Material die Schlußfolgerungen zum Thema: Zerstörung des Primärwaldes, künftiges Schicksal des Biotops und Möglichkeiten zur Erhaltung zieht. Dem Buch sind eine umfangreiche Liste der identifizierten Pflanzen und ein erschöpfendes Literaturverzeichnis beigegeben. Es sollte wegen der Fülle neuen Materials und neuer, origineller Ideen von allen Primatologen, Ökologen, Ethologen und Naturschützern gelesen werden.

D. STARCK, Frankfurt/M.

CHIARELLI, A. B.; CORRUCINI, R. S. (eds.): **Primate Evolutionary Biology**. Selected Papers (Part A) of the VIIIth Congress of the International Primatological Society. Florence, 7.-12. July 1980. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1981. 119 pp., 73 figs. DM 56,-. ISBN 3-540-11023-2.

Der Sammelband enthält 13 (von 30 gehaltenen) Vorträge eines Symposiums des Internationalen Primatologenkongresses 1980, die im weiteren Sinne unter dem Sammelbegriff der Evolutionsmorphologie zusammengefaßt werden können. Die Vorträge stammen aus sehr verschiedenen Teildisziplinen und zeigen die außerordentliche Breite des heute von der Primatologie erfaßten Bereiches. Behandelt werden: Ontogenese der Art. carotis int. von *Galago*, Vergleich eozaener Prosimii (Nicht-Adapidae) mit *Tarsius*, adaptive Bedeutung von Größenunterschieden bei madagassischen Archaeolemuridae, Wachstumsänderungen bei *Macaca*, deskriptive Anatomie einiger Unterschenkelmuskeln, craniofaciale Morphologie, Schmelzstrukturen und Hirnrindenstruktur. Vielfach stehen methodische und funktionelle Überlegungen im Vordergrund. Demgegenüber treten evolutionsmorphologische Fragestellungen stärker in den Hintergrund, als der Titel vermuten läßt. Eine Synthese unter übergeordneten Gesichtspunkten enthält der Band nicht. Die einzelnen Beiträge dürften vor allem für Spezialisten von Wert sein. D. STARCK, Frankfurt/M.

CHIARELLI, A. B.; CORRUCINI, R. S. (eds.): **Primate Behavior and Sociobiology**. Selected Papers (Part B) of the VIIIth Congress of the International Primatological Society. Florence, 7.-12. July 1980. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1981. 182 pp., 65 figs. DM 79,-. ISBN 3-540-11024-0.

Der zweite Teilband (B) der Veröffentlichung des VIII. Internationalen Primatologenkongresses enthält 23 ausgewählte Vorträge über Verhalten und Soziobiologie der Primaten. Untersuchungen zum Sozialverhalten stehen im Vordergrund. Feldbeobachtungen an freilebenden Primaten wurden bei der Auswahl der Vorträge gegenüber Laboruntersuchungen bevorzugt berücksichtigt. Zwei Vorträge befassen sich mit der Sozialorganisation und dem Sozialverhalten von Tupaiidae. Drei Beiträge behandeln Territorialverhalten und Händigkeit bei Prosimiae. 12 Vorträge beziehen sich auf Cercopitheciiden (*Cercopithecus*, *Macaca*, *Papio*; Sozialverhalten, Mutter-Kind-Beziehungen, Dominanzverhalten, Lautäußerungen von Pavianen, Körperpflege). Langzeitbeobachtungen über Sexual- und Fortpflanzungsverhalten freilebender Orangs in Sumatra bringen eine Fülle neuer Beobachtungen. Das Verhalten von Schimpansen gegenüber Raubfeinden (Leopard, Löwe, Fleckenhyäne und Hyänenhund) trägt zur Erweiterung der Kenntnisse bei. Die Entwicklung und Organisation des Intelligenzverhaltens von Schimpansen erweist sich weitgehend als den Verhältnissen beim Menschen (PIAGET) vergleichbar. Der gut ausgestattete und inhaltsreiche Band dürfte nicht nur für Primatologen, sondern auch für Ethologen und Ökologen von großem Interesse sein. D. STARCK, Frankfurt/M.

GUBERNICK, D. J.; KLOPPER, P. H. (eds.): **Parental Care in Mammals**. New York, London: Plenum Press 1981. 459 pp., US \$ 39.50, ISBN 0-306-40533-4.

Im Anschluß an die Bücher über „Maternal Behavior in Mammals“ (H. L. RHEINGOLD 1963) und „Maternal Care in Mammals“ (P. H. KLOPPER, L. MCGEORGE, R. BARNETT 1973) liegt nun eine Fortführung dieses Themenkreises aus der Verhaltensontogenese vor. Darin finden sich elf neuere Übersichtsreferate von 14 nordamerikanischen Wissenschaftlern. Dargestellt wird nicht nur die zentrale Bedeutung der Mutter-Kind-Beziehung, sondern die gesamte elterliche Fürsorge. Die Beiträge behandeln: Hormonale und nichthormonale Faktoren im Mutterverhalten bei Nichtprimaten; elterliche Beeinflussung der Jungen; Einwirkungen der Jungen auf elterliches Verhalten; mütterliche Aggressionen; Erlangung der Unabhängigkeit bei nesthockenden Säugern; Wechselbeziehungen zwischen Eltern und Jungen; geschwisterliche Interaktionen; väterlichen Einfluß; jugendliches Fürsorgeverhalten bei Primaten; sozialen Zusammenhang. Insgesamt wird ein interessanter Überblick über einen besonderen Teilbereich der Verhaltensforschung an Säugetieren geboten. Ein abschließender Index nach Stichworten erleichtert die Suche, ein zusätzlicher Artenindex wäre ebenfalls erwünscht. D. KRUSKA, Hannover

Neuerscheinung

Beiträge zur Verdauungsphysiologie des Pferdes

Contributions to Digestive Physiology of the Horse. Von HELMUT MEYER, unter Mitwirkung von BERNHARD HUSKAMP, VERA GÜLDENHAUPT, GERD LINDEMANN, HEINKE MUUS, MONIKA PFERDEKAMP, MICHAEL SCHMIDT, KARIN SCHWABENBAUER. Heft 13 der „Fort-schritte in der Tierphysiologie und Tierernährung“; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphy-siologie, Tierernährung und Futtermittelkunde“. 1982. 69 Seiten mit 20 Abbildungen und 34 Tabellen. Kartoniert 40,- DM, für Bezieher der Zeitschrift 36,- DM

Eine artgerechte Ernährung setzt entsprechende Kenntnisse der Verdauungsphysiologie voraus, wie sie zwar für das Rind und andere Wiederkäuer gegeben sind, für das Pferd bislang aber kaum verfügbar waren. Erst durch Untersuchungen mit Caecumfisteln ist es gelungen, die Verdauungsvorgänge im Dünn- und Dickdarm des Pferdes unter besonderer Berücksichtigung der Wechselwirkungen zwischen beiden Abschnitten besser zu erfassen. In Beiheft 13 wird darüber eingehend berichtet.

Die Untersuchungen erstrecken sich im einzelnen auf Futterpassage im Dünndarm, Entleerungsmechanismen des Hüftdarms (Ileum), Bildung organischer Säuren und anderer Abbauprodukte im Blinddarm (Caecum) in Abhängigkeit von Futterart, Futtermenge und Fütterungstechnik; sie gelten besonders aber auch dem intestinalen Stickstoff-, Wasser- und Mineralstoffwechsel.

Die Untersuchungsergebnisse erleichtern eine optimale Gestaltung von Futterrationen sowie eine sinnvolle Fütterungstechnik beim Pferd. Sie geben auch Hinweise auf die Entstehung der bei Pferden relativ häufigen Verdauungsstörungen und auf Möglichkeiten ihrer Vorbeuge. Darüber hinaus leisten sie einen wertvollen Beitrag zur vergleichenden Biologie der Verdauungssysteme bei Pflanzenfressern mit und ohne Vormagen.

Neuaufgabe

Tierproduktion

Von ERNST GRANZ. 9., überarbeitete Auflage. 1982. 512 Seiten mit 207 Abbildungen, teilweise mehrfarbig und 119 Tabellen. Balacron broschiert 38,- DM

Das bewährte Buch gibt eine gründliche Einführung in die landwirtschaftliche Tierproduk-tion. Ausgehend von den allgemeinen Grundlagen, der Anatomie und Physiologie des Tierkörpers, der Vererbung und Züchtung sowie der Tierernährung und Fütterung werden Erzeugung, Haltung und Vermarktung der einzelnen Nutztierarten ausführlich und unter verschiedenen Gesichtspunkten dargestellt, wobei nach Möglichkeit betriebs- und markt-wirtschaftliche Erkenntnisse im Vordergrund stehen.

Neben neuen Produktionstechniken, verbesserten Methoden der Leistungsprüfung und Zuchtwertschätzung und rationellen Fütterungsverfahren berücksichtigt die nun bereits vorliegende 9., überarbeitete Auflage des Buches die Nettoenergie-Laktation, die neue Indexbewertung für Bullen, Eber und Schafböcke sowie die Güterverordnung für Milch und Änderungen im Futtermittelrecht.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 232,- DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Hefes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 43,- DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesell-schaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

BARASH

Soziobiologie und Verhalten

Von Prof. Dr. David P. Barash, Washington. Aus dem Amerikanischen übersetzt von Dr. Ingrid Horn, Washington. 1980. 340 Seiten mit 94 Abbildungen. Balacron brotschiert DM 49,—

Als Synthese aus den Erkenntnissen der Entwicklungsbiologie und der Sozialwissenschaft eröffnet die Soziobiologie neue Möglichkeiten zur Erforschung von Verhaltensweisen mit dem Ziel, Gesetzmäßigkeiten herzuleiten, die sich wertungsfrei auf das Verhalten des Menschen übertragen lassen.

Soziobiologie: Das ist die systematische Untersuchung der biologischen Grundlagen des Sozialverhaltens in seinen unterschiedlichsten Erscheinungsformen, die sich auf alle Tierarten erstreckt. Sie ist daher in erster Linie eine vergleichende Wissenschaft. Während sich die Sozialwissenschaft ausschließlich mit einer einzigen Art, dem Menschen, beschäftigt, nutzt die Biologie die überreiche, organische Vielfalt unseres Planeten: Über eine Million Tierarten sind bisher beschrieben worden; davon liefern Zehntausende, die eine gewisse soziale Lebensweise entwickelt haben, der Soziobiologie die Daten und

Informationen, die sie sucht, wobei jede Spezies ein Evolutionsexperiment mit einer breiten Palette von Auswertungsmöglichkeiten verkörpert. Die Vereinigung beider Disziplinen in der Soziobiologie hat bereits zu einigen überraschenden Resultaten geführt, wobei nicht nur die Mechanismen des Sozialverhaltens in einem neuen Licht erscheinen, sondern sich erstmals auch Ansatzpunkte für eine biologische Analyse von Gesellschaftsstrukturen bieten.

David P. Barash, nach Edward O. Wilson einer der Wegbereiter der Soziobiologie, gibt mit diesem Buch eine leichtverständliche Einführung in dieses neue Wissensgebiet. Seine Darstellung der Biologie in ihrer Relation zum Sozialverhalten ist zugleich ein überzeugendes Plädoyer für die Bedeutung der Evolution als der eigentliche Schlüssel zum Verständnis der Ethologie aller Lebewesen, einschließlich des Menschen. Er wendet sich nicht nur an Biologen, Ethologen, Zoologen, Psychologen, Soziologen und die Studierenden dieser Disziplinen, sondern darüber hinaus an den großen Kreis aller, die an naturgeschichtlichen Themen, Problemen und Zusammenhängen interessiert sind.

**PAUL
PAREY**

Berlin
und
Hamburg

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

- Kürten, L.; Schmidt, U.: Die Nasengruben der Vampirfledermaus *Desmodus rotundus*: Sinnesorgane zur Wahrnehmung von Wärmestrahlung. – The nose pits of the vampire bat *Desmodus rotundus*: sense organs for infrared reception 193
- Nadler, C. F.; Hoffmann, R. S.; Vorontsov, N. N.; Koepl, J. W.; Deutsch, L.; Sukernik, R. I.: Evolution in ground squirrels. Part II. – Evolution der Erdhörnchen. Teil II 198
- Bethge, E.: Zyklische Bestandswechsel (Gradationen) bei der Feldmaus (*Microtus arvalis*), festgestellt durch Analyse von Eulen-Gewöllen. – Cyclic population changes of the common vole (*Microtus arvalis*) studied by analysis of owl pellets 215
- Schäfer, M. W.: Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus (*Mus musculus domesticus* Rutty). Teil II. – Analysis of exploratory behaviour in different strains and generations of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Rutty). Part II 220
- Giagia, Eva; Savić, I.; Soldatović, B.: Chromosomal forms of the mole rat *Microspalax* from Greece and Turkey. – Chromosomenformen von Blindmäusen (*Microspalax*) aus Griechenland und der Türkei 231
- Peters, G.: A note on the vocal behaviour of the Giant panda, *Ailuropoda melanoleuca* (David, 1869). – Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Großen Panda, *Ailuropoda melanoleuca* (David, 1869) 236
- Born, E. W.; Clausen, B.; Henriksen, Sv. Aa.: *Trichinella spiralis* in walrusen from the Thule district, North Greenland, and possible routes of transmission. – *Trichinella spiralis* in Walrossen aus dem Thule-Gebiet, Nordgrönland, und mögliche Wege der Übertragung 246
- Wissenschaftliche Kurzmitteilungen
- Schmidt, Christel; Schmidt, U.: Der Einfluß der Domestikation auf die Riechleistung der Hausmaus (*Mus musculus*). – The influence of domestication on the olfactory performance of the house mouse (*Mus musculus*) 251
- Schlosser-Sturm, Evelyn: Zur Funktion und Bedeutung des sekundären Schultergelenks der Microchiropteren. – On the function and significance of the secondary articulation in the shoulder joint of Microchiroptera 253
- Buchbesprechungen 256



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam – W. FIEDLER, Wien – H. FRICK, München – W. HERRE, Kiel – H.-G. KLÖS, Berlin – H.-J. KUHN, Göttingen – B. LANZA, Florenz – T. C. S. MORRISON-SCOTT, London – J. NIETHAMMER, Bonn – H. REICHSTEIN, Kiel – M. RÖHRS, Hannover – D. STARCK, Frankfurt a. M. – F. STRAUSS, Bern – E. THENIUS, Wien – W. VERHEYEN, Antwerpen

SCHRIFTFLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. SCHLIEMANN, Hamburg – D. KRUSKA, Kiel

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Vorbehalt aller Rechte: Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e.V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e.V., dem Bundesverband deutscher Banken e.V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e.V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA): The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distribution, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see "Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List" of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holst.

Z. Säugetierkunde 47 (1982) 4, 193–256
InterCode: ZSAEA 7 47 (4), 193–256 (1982)

Mit zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Die Nasengruben der Vampirfledermaus *Desmodus rotundus*: Sinnesorgane zur Wahrnehmung von Wärmestrahlung

Von L. KÜR TEN und U. SCHMIDT

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 29. 4. 1982

Abstract

The nose pits of the vampire bat Desmodus rotundus: sense organs for infrared reception

Studied was the distribution of thermoreceptive areas in the nose leaf with two vampire bats (*Desmodus rotundus*) that were trained to locate a source of infrared radiation. Applying the local anaesthetic Xylocaine (4 %) in the three nose pits the percentage of correct responses fell to chance level (Xylocaine 1 % resp. water did not influence thermoperception). These results indicate that the nose pits of *Desmodus* are specific sense organs for the reception of infrared radiation.

Einleitung

Die sanguivore Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*) ist in der Lage, thermische Reize wahrzunehmen. SCHMIDT und MANSKE (1982) wiesen nach, daß *Desmodus* bei der Auswahl einer Bißstelle durch Wärmereize beeinflusst werden kann. KÜR TEN und SCHMIDT (1982) untersuchten die Reaktionsschwellen und stellten fest, daß die Vampirfledermäuse Infrarotstrahlung bis zu einer Intensität von $0,5 \times 10^{-4} \text{ W cm}^{-2}$ perzipieren können. Histologische und thermographische Ergebnisse weisen darauf hin, daß die thermorezeptiven Strukturen (freie Nervenendigungen; KÜR TEN in Vorber.) in drei Gruben konzentriert sind, die im Nasenaufsatz von *Desmodus* das zentrale Nasen-, „blatt“ von den umliegenden Polstern trennen (Abb. 1). Die hier vorgestellte Arbeit soll diese Hinweise untermauern.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden mit zwei ♂♂ *Desmodus rotundus* durchgeführt, die aus der Zuchtkolonie des Zoologischen Institutes, Universität Bonn, stammten. Sie waren zur Zeit der Versuche zweieinhalb Jahre alt.

Die Dressuren fanden in einer Zweifach-Wahlanlage (150 × 65 × 70 cm) statt. An deren Rückseite befanden sich die Individualkäfige, davor ein Aufenthaltsraum, sowie der eigentliche Wahlraum (Abb. 2). Alle Teile der Anlage waren durch Schiebetüren getrennt, die vom Experimentator über Seilzüge betätigt werden konnten. An der Vorderseite des Wahlraumes waren zwei Anweiser (AW) angebracht, die je aus einem Heizelement (Fläche 224 cm²), einer dahinterliegenden Kupferplatte (1 mm dick) sowie einem 2 cm starken Holzrahmen bestanden. Beide AW waren leicht austauschbar und in Form, Farbe und Abmessung völlig identisch. Zwischen ihnen befand sich, vom Boden bis zur Decke der Anlage reichend, eine Trennwand (4 cm dick), durch die die AW gegeneinander wärmeisoliert waren. Die Trennwand reichte bis zur Entscheidungslinie in die Anlage hinein (8 bzw. 12 cm). Unter jedem AW war eine 1 × 2 cm große Öffnung ausgespart, durch die ein Fütterungsröhrchen eingeschoben werden konnte. Die Unterkante des Heizelementes lag 5 cm über dem Boden des Wahlraumes. Dieser Boden war so in Stufen angeordnet, daß an der Entscheidungslinie sich der Kopf der Tiere in Höhe der Heizelemente befand. Der Versuchsraum hatte konstante Temperatur (24 °C) und Luftfeuchte (80 %). Die Beleuchtungsintensitäten innerhalb der Anlage lagen unter 0,3 Lx.

Bei den Versuchsläufen war stets ein AW erwärmt (positive Seite), der andere besaß Raumtemperatur. Nach dem Öffnen der Schiebetür lief das Versuchstier zur Entscheidungslinie und wählte einen



Abb. 1. Kopf einer Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*). Die Pfeile weisen auf die Nasengruben (1 = apikale Grube; 2 = linke laterale Grube)

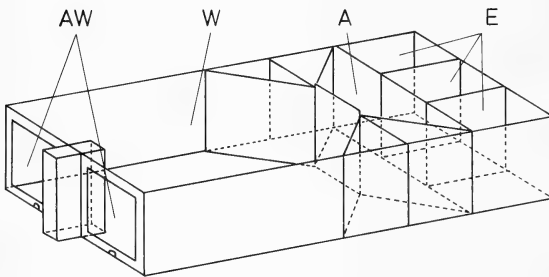


Abb. 2. Versuchsanlage (schematisch). AW = Anweiser (Wärmeplatten); W = Wahlraum; A = Aufenthaltsraum; E = Einzelkäfige zur individuellen Haltung der Versuchstiere

der AW. Bei richtiger Wahl wurde ein Trinkröhrchen eingeschoben, und die Fledermaus konnte ca. 10 s fressen; Negativwahlen durften korrigiert werden. Der Seitenwechsel der AW war zufallsgemäß vorgegeben. Täglich konnten etwa 20 Läufe pro Tier durchgeführt werden. Während der Andressur betrug der Wahlabstand 8 cm; die Temperatur der Heizelemente war auf ca. 50 °C eingestellt. Nach 1200 bzw. 1400 Läufen lag die Wahlsicherheit bei 85 % (Tier A) bzw. 75 % (Tier B).

In einer Eingewöhnungsphase wurden dann den Tieren die Nasengruben mit einem dünnen Pinsel bestrichen. Dieser war in täglichem Wechsel angefeuchtet bzw. trocken. Anschließend erfolgten die Versuchsläufe, bei denen der Wahlabstand 12 cm (Tier A) und 8 cm (Tier B) betrug. Die AW waren auf eine Strahlung von $0,8-1,0 \times 10^{-4} \text{ W cm}^{-2}$ eingestellt; diese Reizintensität hatten die Tiere in der Andressur sicher beantwortet. Um eine akustische Beeinflussung auszuschließen, wurde vor Beginn jedes Laufes der Strom des erwärmten AW ausgeschaltet; der Abfall der Temperatur in der Zeit, die das Tier zum Wählen benötigte, war so gering, daß er vernachlässigt werden konnte.

In der eigentlichen Versuchsphase wurden die Nasengruben mit einem Lokalanästhetikum (Xylocain®) eingepinselt (1%ige bzw. 4%ige Lösung). Die Flüssigkeit wirkte jeweils zwei Minuten ein,

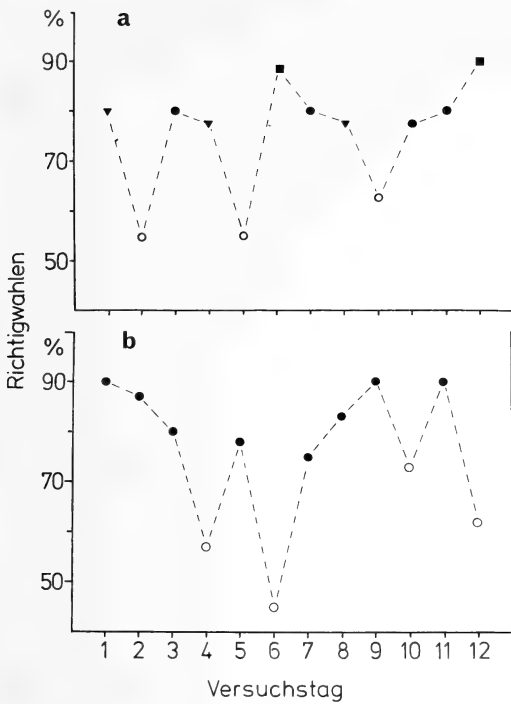


Abb. 3. Veränderung der Wahlsicherheit bei den Ausschaltversuchen. a: Tier A; b: Tier B. Die Haut der Nasengruben wurde folgendermaßen behandelt: ▼ = 1% Xylocain; ● = Wasser; ■ = trocken; ○ = 4% Xylocain

Abbildung 3 gibt den Verlauf des Versuches mit dem täglichen Wechsel des jeweils aufgetragenen Mittels an. Sie zeigt, daß bei Applikation von Wasser, Xylocain 1%, sowie nach Bestreichen mit trockenem Pinsel keine Beeinträchtigung der Wahlsicherheit eintritt, daß jedoch bei den Läufen, bei denen das 4%ige Anästhetikum appliziert worden war (bzw. bei Tier B: 1% Salicylsäure + 4% Xylocain), die Prozentzahl der Richtigwahlen gegenüber allen anderen Tagen stark abfällt. Die Unterschiede sind statistisch hochsignifikant (Vierfeldertest, Abb. 4). Bei Applikation des 4%igen Anästhetikums in die Nasengruben ist die Perception der Wärmestrahlung offensichtlich drastisch reduziert.

	XYLOCAIN 4%	
	A 60% n = 124	B 62% n = 91
FEUCHT	80% n = 99 p < 0,001	84% n = 114 p < 0,001
XYLOCAIN 1%	76% n = 94 p < 0,01	
TROCKEN	81% n = 91 p < 0,001	

Reste wurden anschließend abgetupft. In einem 12 Tage dauernden Versuch fand abwechselnd Wasser, 1%ige oder 4%ige Lösung Verwendung; an zwei Tagen war der Pinsel beim Bestreichen trocken. Bei Tier B zeigte das Anästhetikum allein keine Wirkung. Deshalb fand in einer weiteren Versuchsserie vor Applikation des 4%igen Xylocains eine Vorbehandlung der Haut in den Nasengruben mit einer 1%igen Lösung Salicylsäure statt, die ein Aufweichen der Haut bewirkt.

Ergebnisse

In den Läufen der Eingewöhnungsphase, bei denen die Nasengruben mit Wasser eingepinselt waren, zeigten die Tiere anfangs eine leichte Verunsicherung. Bereits nach wenigen Tagen verhielten sie sich jedoch wieder völlig normal und wählten signifikant den warmen AW. Auch im weiteren Verlauf des Versuches war ihr Verhalten in keiner Weise verändert. Dies zeigt, daß die Substanzen keine schädlichen Auswirkungen auf den Allgemeinzustand der Tiere hatten. Beim Auftragen der Flüssigkeiten wurde darauf geachtet, daß ausschließlich das Innere der Nasengruben benetzt war. Abbil-

Abb. 4. Trennung der Applikationsarten im Vierfeldertest (SACHS 1978). A: Tier A; B: Tier B; % = Prozent Richtigwahlen; n = Stichprobenanzahl

Um zu kontrollieren, ob das Xylocain tatsächlich rezeptive Strukturen in der Haut der Nasengruben ausschaltet, oder aber durch Diffusion in tiefergelegenes Gewebe einen ableitenden Nerv blockiert, wurden bei Tier A an zwei Tagen die Nasenpolster, die halbkreisförmig um die Nasengruben ziehen, mit 4%igem Xylocain behandelt. In diesen Versuchen war die Wärmewahrnehmung nicht eingeschränkt (81 % Richtigwahlen; $p < 0,01$).

Diskussion

Die Fähigkeit zur Wahrnehmung von Wärme ist im Tierreich weit verbreitet (PRECHT et al. 1973); vor allem kutane Thermorezeptoren sind gut untersucht. HENSEL (1975) betont, daß in allen diesen Fällen ein Temperatursinn vorliegt, daß also – unabhängig von der Art der Wärmequelle – die Erwärmung des die Rezeptoren umgebenden Gewebes der adäquate Reiz ist. Die physikalische Ursache dieser Erwärmung kann sehr unterschiedlich sein: in den meisten Fällen dient die Thermoperzeption zur Feststellung der Temperatur des umgebenden Mediums oder zur Perzeption von Kontaktreizen (Erwärmung der Haut durch Konvektion und Leitung); bei einigen Tieren existiert jedoch die Fähigkeit zur Wahrnehmung von Wärmestrahlung. Um die kleinen Energiemengen, die z. B. von einem warmblütigen Beutetier abgestrahlt werden, noch wahrnehmen zu können, ist bei diesen Tieren die rezipierende Region anatomisch und histologisch so gestaltet, daß der Reiz optimal genutzt werden kann. Ein bekannter Fall sind die Grubenorgane der Crotaliden, deren nur 15 µm dicke Membran schon von sehr geringen Strahlungsintensitäten erwärmt wird (BULLOCK und DIECKE 1956; DE COCK BUNING et al. 1981). Die Anordnung dieser Membran in zwei Gruben ermöglicht außerdem eine Richtungswahrnehmung. Dies ist auch bei einigen Boiden durch Anordnung der Rezeptoren in Lippengruben der Fall (WARREN und PROSKE 1968; DE COCK BUNING et al. 1978).

In den hier vorgestellten Versuchen gelang es – durch begrenzte Applikation eines Anästhetikums in die Nasengruben –, die Fähigkeit der Vampirfledermäuse, Infrarotstrahlung wahrzunehmen, reversibel auszuschalten; die Auftragung des Anästhetikums auf benachbarte Gebiete (Kontrollversuch mit Xylocain-Behandlung der Polster) führte dagegen nicht zu einer Beeinträchtigung. Dies weist darauf hin, daß

1. die thermosensitiven Strukturen auf die Nasengruben beschränkt sind, und daß
 2. das Xylocain nicht in benachbarte oder tiefergelegene Gebiete diffundiert.
- Die von uns verwendete Lösung des Anästhetikums (4 %, als Hydrochlorid) ist vom Hersteller für die Anwendung auf Schleimhäuten vorgesehen; bei Verwendung auf keratinisierter Haut werden dagegen eine Öl/Wasser-Emulsion und 60 min Einwirkzeit empfohlen (pers. Mitteilung der Fa. ASTRA, Schweden). Wir mußten bei Tier B zusätzlich Salicylsäure auftragen, um einen Effekt zu erzielen. Man kann daher davon ausgehen, daß das Xylocain nur in oberflächliche Gewebe eindringt und tieferliegende afferente Nerven nicht beeinflusst.

Die Beschaffenheit der Haut in den Gruben erfüllt alle Voraussetzungen für eine optimale Ausnutzung eines Infrarotreizes (KÜRTEEN und SCHMIDT 1982). So fehlen dort z. B. jegliche Drüsen, deren Sekrete die Aufnahme der Strahlung behindern könnten. Das dichte Bindegewebe, das der Nasenregion unterlegt ist, hat in diesem Zusammenhang zwei Funktionen: Durch seine isolierenden Eigenschaften verhindert es zum einen die Leitung der von der Haut aufgenommenen Wärme in Gewebeschichten unterhalb der Rezeptoren, zum anderen schirmt es die Gruben von der Körperwärme ab und erleichtert so die Rezeption niedriger Strahlungsenergien.

Die Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß die Nasengruben von *Desmodus* ein Sinnesorgan zur Wahrnehmung von Wärmestrahlung darstellen. Die Anordnung der rezeptiven Strukturen in einem Organ, das eine optimale Ausnutzung des Reizes ermöglicht, gleicht den Nachteil der geringen Größe der Tiere und der deshalb geringen rezeptiven Fläche aus.

Die Vampire vermögen die Wärmestrahlung, die von einem Warmblüter ausgeht, noch in 13–16 cm Entfernung wahrzunehmen (KÜRTEEN und SCHMIDT 1982). Diese Fähigkeit könnte bei der Lokalisation und Selektion einer geeigneten Bißstelle eingesetzt werden. Freilanduntersuchungen haben z. B. gezeigt, daß die Vampirfledermäuse bei ihren Beutetieren (Rinder, Pferde) oft direkt oberhalb des Hufes beißen oder alte Bißwunden neu öffnen (SCHMIDT 1978). Die Temperaturdifferenz zwischen dem Huf und dem durchbluteten Gewebe kann ohne Schwierigkeiten von den Vampiren perzipiert werden. *Desmodus* ist es damit gelungen, sich beim Nahrungserwerb die Wärmestrahlung der Beutetiere als zusätzliche Orientierungshilfe nutzbar zu machen.

Zusammenfassung

Bei zwei Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus*), die in einer Zweifach-Wahlanlage darauf dressiert waren, eine Wärmequelle zu lokalisieren, wurde untersucht, welche Bereiche des Nasenaufsatzes für die Perzeption von Infrarotstrahlung verantwortlich sind. Bei Applikation des Lokalanästhetikums Xylocain® (4%ig) in die drei Nasengruben fiel die Wahlsicherheit in den Zufallsbereich (1%iges Xylocain bzw. Wasser beeinflussten die Thermoperzeption nicht). Aus diesen Ergebnissen wird geschlossen, daß die Nasengruben von *Desmodus* ein spezifisches Sinnesorgan zur Wahrnehmung von Wärmestrahlung darstellen.

Literatur

- BULLOCK, T. H.; DIECKE, F. P. J. (1956): Properties of an infrared receptor. *J. comp. Physiol.* **134**, 47–87.
- DE COCK BUNING, T.; POELMANN, R. E.; DULLEMEIJER, P. (1978): Feeding behavior and the morphology of the thermoreceptors in *Python reticulatus*. *Netherlands J. Zool.* **28**, 62–93.
- DE COCK BUNING, T.; TERASHIMA, S.; GORIS, R. C. (1981): Crotaline pit organs analysed as warm receptors. *Cell. Mol. Neurobiol.* **1**, 69–85.
- HENSEL, H. (1975): Static and dynamic activity of warm receptors in *Boa constrictor*. *Pflügers Arch.* **253**, 191–199.
- KÜRTEEN, L.; SCHMIDT, U. (1982): Thermoperzeption in the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). *J. comp. Physiol.* **146**, 223–228.
- PRECHT, H.; CHRISTOPHERSEN, J.; HENSEL, H.; LARCHER, W. (1973): *Temperature and life*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- SACHS, L. (1978): *Angewandte Statistik*. 5. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- SCHMIDT, U. (1978): Vampirfledermäuse. Die neue Brehm Bücherei 515. Wittenberg: Ziemsen.
- SCHMIDT, U.; MANSKE, U. (1982): Thermopräferenz bei der Gemeinen Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*). *Z. Säugetierk.* **47**, 118–120.
- WARREN, J. W.; PROSKE, U. (1968): Infrared receptors in the facial pits of the australian python *Morelia spilotes*. *Science* **159**, 439–441.

Anschrift der Verfasser: LUDWIG KÜRTEEN, Prof. Dr. UWE SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Evolution in ground squirrels

II. Biochemical comparisons in Holarctic populations of *Spermophilus*

By C. F. NADLER, R. S. HOFFMANN, N. N. VORONTSOV, J. W. KOEPL, L. DEUTSCH,
and R. I. SUKERNIK

Department of Medicine, Northwestern University Medical School, Chicago, Museum of Natural History and Department of Systematics and Ecology, University of Kansas, Lawrence, Institute of Developmental Biology, Academy of Sciences of the USSR, Moscow, and Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Academy of Sciences of the USSR, Novosibirsk

Receipt of Ms. 16. 12. 1981

Abstract

A comparison of biochemical similarities among 21 of 23 recognized species in the subgenus *Spermophilus* was made. Thirteen proteins, representing at least 18 loci were studied, and electromorphic variations described. A phenogram and a Wagner network of genetic resemblance are presented, and, together with morphological, chromosomal, and distributional data, used to interpret the systematics of *Spermophilus*. Two lineages diverged in North America, the Nearctic "small-eared" and "big-eared" ground squirrels. Most of the Recent species in these lineages evolved during the late Pleistocene.

Introduction

Ground squirrels (*Spermophilus* = *Citellus*) are widely distributed in and restricted to North America and Eurasia, and probably comprise the most recently evolved of the terrestrial squirrels (BLACK 1963, 1972). Up to twenty-three species are currently recognized in the subgenus *Spermophilus* (sensu lato): 12 in the Palearctic, and 10 in the Nearctic, with one additional species shared (GROMOV et al. 1965; HALL 1981; LYAPUNOVA and VORONTSOV 1970; ROBINSON and HOFFMANN 1975). GROMOV et al. (1965) subdivided *Spermophilus* into three subgenera, *Spermophilus* (= *Citellus*) (sensu stricto), *Urocitellus*, and *Colobotis*, but others have not recognized this subdivision. The subgenus *Spermophilus* (s. s.) may be further subdivided into informal "groups". DAVIS (1939) proposed that the Nearctic species could be allocated to a "big-eared" group and a "small-eared" group. Evidence concerning these groups, and a subgeneric classification will be presented below.

Taxa included within the genus *Spermophilus* illustrate the effects of varying periods of geographical isolation by the Bering Strait on evolutionary patterns of cytological, morphological and biochemical characters. Among the long-tailed ground squirrels (*Urocitellus*) is found the only species with a Holarctic distribution, the arctic ground squirrel (*S. parryi*). This species occupied Beringia during the last glacial period (Würm-Wisconsin) (REPENNING et al. 1964). Eastern Siberian and western North American populations were isolated by the Bering Strait about 13,000 years ago as ocean levels rose with glacial retreat (HOPKINS 1972). Since then, morphological and biochemical differences have accumulated (ROBINSON and HOFFMANN 1975; NADLER et al. 1976), but gross chromosomal morphology has remained unchanged (NADLER 1966; LYAPUNOVA 1969). The other two species of long-tailed ground squirrels, *S. undulatus* and *S. columbianus*, comprise sister-species (sensu HENNIG 1966) in the Palearctic and Nearctic respectively. They also retain apparent chromosomal identity while diverging in morphology and

biochemistry to a greater degree than *parryii* (NADLER et al. 1975; ROBINSON and HOFFMANN 1975).

The Palearctic subgenus *Colobotis* has no representative in the Nearctic so other Holarctic relationships must be sought within the subgenus *Spermophilus* (s. s.). In an earlier paper we presented detailed comparison of transferrins (NADLER et al. 1974). In this paper, we extend this comparison to other biochemical systems and relate these data to other systematic characters of Holarctic ground squirrels. A revised classification of the subgenus *Spermophilus* is presented, in which we employ the concept of the superspecies, and the notation proposed by AMADON (1966). This is necessary because of the many allo- and parapatric populations in the subgenus, and the occurrence of sporadic hybridization between allospecies (= semispecies) (LORKOVIC 1960; MAYR 1969; PETROV and ZIVKOVIC 1977; REIG et al. 1980).

Materials and methods

Specimens analyzed

A total of 1087 specimens were examined. Voucher specimens of most North American specimens reported are deposited in the Museum of Natural History, University of Kansas, and Eurasian specimens are in the collection of the Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR, Leningrad.

Spermophilus townsendii townsendii (Bachman). USA, Washington: Benton County, S. of Yakima River, vic. of Prosser, 27 specimens; Yakima County, Yakima airport, 15 specimens.

S. mollis mollis (Kennicott). Idaho: Cassia County, Burley, 47 specimens.

S. m. idahoensis (Merriam). Idaho: Elmore County, vic. of Mountain Home, 9 specimens.

S. m. nancyae Nadler. Washington: Benton County, N. of Yakima River, vic. of Prosser, 26 specimens; Yakima County, Yakima, 10 specimens.

S. vigilis vigilis (Merriam). Oregon: Malheur County, vic. of Ontario, 16 specimens; vic. of Vale, 39 specimens.

S. v. canus (Merriam). Oregon: Harney County, Narrows, 3 specimens; Hines, 1 specimen.

S. washingtoni (A. H. Howell). Washington: Franklin County, Scootenay Reservoir, 31 specimens.

S. brunneus (A. H. Howell). Idaho: Adams County, 3 mi. S, 0.5 mi. E of Bear Post Office, 8 specimens.

S. beldingi beldingi Merriam. California: Inyo County, Rock Lake, 10 mi. SW of Tom's Place, 13 specimens; Mono County, Rock Creek Lodge, 9–10 mi. SW of Tom's Place, 3 specimens.

S. b. creber (Hall). Idaho: Cassia County, Burley, 2 specimens.

S. b. oregonus (Merriam). Oregon: Grant County, 3.5 mi. S of Mount Vernon, 5 specimens; Harney County, Burns, 3 specimens; Multnomah County, vic. of Portland, 1 specimen.

S. armatus (Kennicott). Montana: Gallatin County, 3.5 mi. S, 1.5 mi. W of Gallatin Gateway, 2 specimens; Madison County, 6.5 mi. S, 1.5 mi. W of Harrison, 19 specimens; 3 mi. W of McAllister, 7 specimens; 4 mi. N, 3 mi. E of McAllister, 9 specimens. Utah: Cache County, vic. of Logan, 5 specimens; Tony Grove Lake, 15 mi. NE of Logan, 10 specimens. Wyoming: Lincoln County, 12 mi. NE of Cokeville, 8 specimens.

S. columbianus columbianus (Ord). Montana: in Granite County, 15 mi. S of Clinton, 1 specimen; Jefferson County, 0.5 mi. E of Whitehall, 2 specimens; in Madison County, 12.5 mi. S, 4 mi. E of Whitehall, 1 specimen; Madison County, 1.5 mi. N, 2 mi. E of Harrison, 83 specimens; 1.5 mi. N of Harrison, 4 specimens; 1.25 mi. S, 1 mi. W of Harrison, 19 specimens; 6.5 mi. S, 1.5 mi. W of Harrison, 1 specimen; Missoula County, 12 mi. E of Potomac, 1 specimen; 5 mi. N of Missoula, 56 specimens. Idaho: Adams County, 1 mi. N of Bear Guard Station, 3 specimens; 5 mi. E of Cuprum, 1 specimen; Idaho County, 4 mi. S, 4 mi. E of Lowell, 1 specimen. Canada, Alberta: vic. of Edmonton, 6 specimens.

S. richardsonii (Sabine). Montana: in Broadwater County, 2 mi. N 0.5 mi. W of Three Forks, 3 specimens; 0.5 mi. N of Jefferson R., 5 mi. SW of Three Forks, 1 specimen; 1.5 mi. N., 2 mi. E of Sappington, 23 specimens; Gallatin County, 5 mi. NW of Bozeman, 32 specimens; W bank, Gallatin R., 7 mi. W of Bozeman, 7 specimens; 3 mi. N of Gallatin Gateway, 3 specimens; 0.5 mi. SW of Three Forks, 3 specimens; 0.5–1 mi. E of Madison R., 15 mi. S. of Three Forks, 5 specimens; S bank, Jefferson R., 0.6 mi. N of Three Forks, 1 specimen; 4.25 mi. S, 2.25 mi. W of Willow Creek, 23 specimens; Jefferson County, 15 mi. SE of Boulder, 1 specimen. Canada, Alberta: vic. of Edmonton, 3 specimens.

S. elegans elegans (Kennicott). Colorado: Gilpin County, 1.75 mi. N of Rollingsville, 10 specimens; Eagle County, 6.5 mi. SE of Eagle, 3 specimens; Moffat County, 14 mi. N, 3 mi. W of

Greystone, 1 specimen. Wyoming: Lincoln County, 5 mi. S of Cokeville, 2 specimens; 5 mi. N of Fontenelle, 5 specimens; Sweetwater County, 1.25 mi. NE of Superior, 1 specimen.

S. e. aureus (Davis). Montana: Madison County, 5 mi. E of Cameron, 3 specimens; Wall Creek, 17 mi. S, 1 mi. W of Cameron, 3 specimens; 0.5 mi. S, 2 mi. E of Harrison, 32 specimens; 1.5 mi. S, 3–3.5 mi. E of Harrison, 3 specimens; 3.5 mi. S, 1.5 mi. E of Harrison, 1 specimen; 4.5 mi. S, 6 mi. E of Harrison, 22 specimens; 6.5 mi. S, 1.5 mi. W of Harrison, 8 specimens; 3 mi. N, 2 mi. W of McAllister, 1 specimen; 1 mi. N, 2 mi. E of Norris, 1 specimen; 1.25 mi. N, 0.25 mi. E of Pony, 19 specimens.

S. e. nevadensis (Howell). Nevada: Elko County, 6.5 mi. W of Halleck, 5 specimens.

S. citellus citellus (Linnaeus). USSR, Moldavian ASSR, no exact locality, 2 specimens.

S. suslicus suslicus Guldenstaedt. USSR, Ukraine SSR, Kiev Obl., 75 mi. S of Kiev, 10 specimens; vic. of Odessa, no exact locality, 2 specimens.

S. major major Pallas. USSR, Tatarsk ASSR, Ul'yanovsk. Obl., vic. of Cherdakly, 19 specimens.

S. major ungae Martino. USSR, RSFSR, Sverdlovsk. Obl., no exact locality, 4 specimens.

S. dauricus dauricus Brandt. USSR, RSFSR, Chitinisk. Obl., 15 mi. SW of Chindet, 9 specimens.

S. musicus Menetrie. USSR, RSFSR, Karachaevo-Cherkessk. Aut. Obl., no exact locality, 56 specimens.

S. pygmaeus brauneri Martino. USSR, RSFSR, Rostovsk. Obl., vic. of Zernograd, 21 specimens; Rostovsk. Obl., no exact locality, 4 specimens.

S. erythrogegens erythrogegens Brandt. USSR, RSFSR, Novosibirsk. Obl., Toguchin, 24 specimens.

S. fulvus nigrimontanus Antipin. USSR, Kazakh SSR, Dzhambil'sk. Obl., vic. of Otar, 2 specimens; in Kazakh SSR, 28 mi. NE of Frunze, 6 specimens.

S. relictus relictus Kashkarov. USSR, Uzbek SSR, Tashkent'sk. Obl., Kuraminsk. Mts., Angren Plateau, 23 specimens.

S. relictus ralli Kuznetsov. USSR, Kirgiz SSR, Issyk-Kul'sk. Obl., vic. of Przhval'sk, 2 specimens.

S. undulatus undulatus Pallas. USSR, RSFSR, Irkutsk. Obl., vic. of Angarsk, 4 specimens.

S. u. eversmanni Brandt. USSR, RSFSR, Altaisk. Krai, Gorno-Altai'sk. Aut. Obl., 1.5 mi. N of Shebalino, 1 specimen.

S. u. jacutensis Brandt. USSR, RSFSR, Yakutsk. ASSR, 52 mi. N of Yakutsk, W bank, Lena R., 5 specimens.

S. u. menzbieri Ognev. USSR, RSFSR, Amursk. Obl., 15 mi. S of Belogorsk, 1 specimen.

S. parryii parryii Richardson. Canada, Manitoba: 5 mi. N of Seal River, W shore, Hudson Bay, 12 specimens; Northwest Territories: Thelon R., 22 mi. NW of Baker Lake, 17 specimens; 32 mi. NW of Baker Lake, 29 specimens; Thelon R. at E end of Schultz Lake, 1 specimen. USA, Alaska: East Fork, Chandalar R., Arctic Village, 2 specimens; 25 mi. N of Arctic Village, 22 specimens 30 mi. N of Arctic Village, 5 specimens.

S. p. ablusus Osgood. Alaska: Alaska Peninsula, Cold Bay, 8 specimens; 13 mi. N of Egegik, 3 specimens; Alaska Range, Otto Lake, 2 specimens; Tikchik Lake, 6 specimens.

S. p. plesius Osgood. Alaska: Wrangel Mts., no exact locality, 6 specimens.

S. p. leucostictus Brandt. USSR, RSFSR, Khabarovsk. Krai, Chukotsk. Nats. Okr., Pevek, 14 specimens; Magadansk. Obl., vic. Atka, 19 specimens; 125 mi. NNW of Magadan, 1 specimen; Yakutsk. ASSR, Cherskii, 10 specimens; E bank, Kolyma R., 15 mi. below Sredne Kolym'sk, 10 specimens.

Laboratory methods

Blood was drawn from live animals into heparinized syringes, then centrifuged at ambient temperatures in the field or in a refrigerated centrifuge in the laboratory to separate plasma and red cells. Red cells were washed twice in normal saline and following centrifugation were hemolyzed with an equal volume of distilled water and 0.1 M of CCl_4 . The hemolysate was shaken vigorously, centrifuged and the supernatant stored at -20° to -60°C . Multiple small samples of both plasma and red cell hemolysates were stored in separate vials for multiple electrophoretic analyses, thus avoiding thawing and refreezing. Livers and kidneys removed in the laboratory were minced in distilled water and ground in a glass homogenizer on ice; after centrifugation (10,000 rpm at $0-4^\circ\text{C}$) for 30 min, the supernatant was lyophilized and stored at -20°C until use. Tissues collected in the field were placed directly into plastic vials and stored in a liquid nitrogen freezer until return to the laboratory where they were thawed, homogenized, and lyophilized as described above. At the time of electrophoresis whole plasma and red cell hemolysates were thawed and analyzed in undiluted form; 10 mg of lyophilized tissue was reconstituted with 0.1 ml of distilled water. Samples were absorbed on 5×9 mm pieces of Whatman #3 filter paper prior to insertion in the gel.

Starch-gel electrophoresis on horizontal or vertical apparatus in a cold room was used for the analysis of all proteins; size of the horizontal tray was $6 \times 14 \times 0.9$ cm and that of the vertical $18 \times 13 \times 0.9$ cm. Each gel could be cut into three slices which permitted the examination of several proteins separated simultaneously during a sample run. Reference samples of known electrophoretic mobilities were included in each run and isozymes of each polymorphic protein were arbitrarily designated by numbers or letters according to their time of discovery, rather than their relative mobilities.

Serum transferrin (Tf-one locus) was analysed by horizontal starch-gel electrophoresis on 14% Connaught starch according to the methods of POULIK (1957) and POULIK and SMITHIES (1958); these data were reported previously (NADLER et al. 1974). Serum albumin (ALB-2 loci?) were examined on the half of the gel used to separate transferrins after staining with Buffalo Black. Hemoglobin (Hgb-two loci), serum leucine aminopeptidase (LAP-one locus), red cell aldolase (ALD-one locus), red cell alpha glycerophosphate dehydrogenase (α GPD-one locus), and red cell lactic dehydrogenase (LDH-two loci) were run on a 14% electrostarch gel made with pH 8.1 gel buffer (0.05 M Tris, 0.0018 M EDTA disodium salt, 0.0075 M boric acid) and pH 8.1 electrode buffer (0.3 M boric acid, 0.0625 M NAH) and stained according to the techniques of SHAW and PRASAD (1970). Glucose-6-phosphate dehydrogenase (G6PD-one locus), 6-phosphogluconate dehydrogenase (6PGD-one locus), red cell and liver malate dehydrogenase (MDH-two loci), liver and kidney isocitric dehydrogenase (ICD-two loci), and liver glutamate oxalate transaminase (GOT-two loci) were analyzed on 12.5% electrostarch utilizing the buffers of ENGEL et al. (1970) and the stains of SHAW and PRASAD (1970). Red cell phosphoglucomutase (PGM-two loci) was analyzed in the vertical apparatus utilizing 14% electrostarch, the buffer system of KOEN (1971) and the stain of SHAW and PRASAD (1970).

Computation methods

Heterozygosity (h), average heterozygosity (\bar{H}), and its variance (V_H) were all calculated following NEI (1975).

For systematic analysis, electromorphs at each locus for each taxon were coded for presence (1) or absence (0) and arranged in two-dimensional arrays for analysis on a Honeywell 66/60 Computer using FORTRAN IV programs. Two methods for determining relationships were employed, the association coefficient (S) of Jaccard (SNEATH and SOKAL 1973), and a rootless Wagner network (FARRIS 1970; SNEATH and SOKAL 1973). The association coefficient is given by $S = a/(a + u)$, where a and u are the number of respective matched (1:1) and mismatched (0:1 or 1:0) electromorphs, respectively. S values were arranged in a similarity matrix and using the NT-SYS program package at The University of Kansas Computation Center, we performed an unweighted pair group cluster analysis (UPGMA, SOKAL and SNEATH 1963; SNEATH and SOKAL 1973) from which a phenogram was derived. We chose Jaccard's measure of relationship rather than other measures that have been proposed (SELANDER 1970; HEDRICK 1971; NEI 1972; ROGERS 1972) because (1) preliminary analysis showed it was highly correlated with the four measures we tested (see also HEDRICK 1975); (2) sample sizes for many of the populations considered were small and variable, and Jaccard's S is less sensitive to sample size differences; and (3) it was more appropriate for systematics in that presence of electromorphs is more important than relative frequency (AVISE 1974).

Results

Protein mobility

Ten of the 13 variable proteins (representing at least 11 loci) in Holarctic *Spermophilus* are listed in the table together with electromorphs observed at the various loci. Figure 1 illustrates their relative mobilities. Interspecific variation was observed in ALD, LAP, Hgb and ICD₁, with different electromorphs fixed in different species. Polymorphism within populations was observed in Tf, Alb, PGM₁, PGM₂, G6PD, 6GPD, and MDH₁. Seven additional loci were monomorphic in all species examined, and are not listed (see also SEROV et al. 1974).

Monomorphic loci

Two lactate dehydrogenase loci, LDH₁ and LDH₂, were monomorphic in all North American and Eurasian species, as was the malate dehydrogenase found in red cell hemolysates, (MDH_{1bc}) (cf. SEROV et al. 1974). A second locus, MDH₁ of liver, was polymorphic (see below) (cf. SUKERNIK 1975). Isocitrate dehydrogenase (ICD₂) from kidney was invariant, whereas the liver enzyme (ICD₁) displayed three electromorphs (see below). GOT exhibited a fast fraction migrating toward the anode and a slow fraction migrating cathodally from the origin, each considered to be under the control of a separate locus. These two fraction appeared with identical mobilities in all Holarctic taxa, as did the single α GPD fraction observed.

Table
Polymorphic electromorphs of Holarctic *Spermophilus*

Group/Taxon	2n	ICD ₁	ALD	LAP	Hgb	Tf	ALB	MDH ₁	6PGD	PGM ₁	PGM ₂	G6PD	H	V _H	N
Nearctic "small-eared"															
<i>S. (t.) townsendi</i>	36	1	1-2	1	A-B	1, 3	C-2	A-1	2, 4	A	A, B, C	B	7.2	.157	42
<i>S. (t.) vigilis</i>	46	2	1-2	1	A-B	1	C-2	A-0, A-1	4	A, B	A, B, C	B	3.5	.085	59
<i>S. (t.) mollis</i>	38	2	1-2	1	B-0	1, 3, 17	C-2	A-1	4	A	A, B	C	4.3	.094	47
<i>S. (t.) m. idahoensis</i>	38	2	1-2	1	A-B	1	C-2	A-1	4	A	A, B	B	2.8	.075	9
<i>S. (t.) m. ? nancyae</i>	38	2	1-2	1	A-B	3	C-2	A-1	2	A	A, B	B	2.8	.075	36
Nearctic "big-eared"															
<i>S. (a.) armatus</i>	34	1	1-2	1	A-0	18	B-1	A-0, A-1	3	A	A, B	A, B	8.2	.194	62
<i>S. (a.) beldingi</i>	30	1	1-2	1	A-0	3	B-1	A-1	3	A	A, B	A	2.8	.075	27
<i>S. (r.) richardsonii</i>	36	1	1-2	1	A-0	2, 4	C-3	A-0, A-1	3	A	A, B, C	A	5.0	.091	105
<i>S. (r.) elegans</i>	34	1	1-2	1	A-0	4	C-0, C-3	A-0, A-1	3	A	A, B	A	4.4	.086	120
<i>S. washingtoni</i>	36	1	1-2	1	A-B	3	B-0	A-1	5	A	A, B, C	A	3.2	.098	31
Long-tailed															
<i>S. columbianus</i>	32	1	1-2	1	A-0	1, 3, 4, 7	C-0, C-3	A-0, A-1	1, 3	A, B	A, B, C	A	10.4	.197	179
<i>S. undulatus</i> ssp.	32	1	1-2	1	A-0	10	C-2	A-1	3	A	A, B	A, B, D	6.0	.183	5
<i>S. u. menzibieri, jacutensis</i>	32	1	1-2	1	A-0	11	A-1	A-1	3	A	A, B	A, B	0.0	-	6
<i>S. parryii, Siberia</i>	34	1	1-2	1	A-0	6, 7	C-0	A-1	3	A	A, B	A, B	6.2	.139	54
<i>S. parryii, N. Amer.</i>	34	1	1-2	1	A-0	5, 6, 7	C-0	A-1	3	A	A, B, C	B	4.9	.116	113
"Intermediate"															
<i>S. relictus</i>	36	3	1-2	2	E-F	12	B-0	A-1	3	A	A, B	B	1.9	.038	25
<i>S. dauricus</i>	36	2	2-3	2	A-C	4, 7	B-0	A-1	3	A	A, B	A	0.8	.007	9
<i>S. brunneus</i>	38	2	1-2	2	A-0	5	B-0	A-1	4	A	A, B	A	2.7	.073	8
Palearctic "small-eared"															
<i>S. suslicus</i>	36	2	2-3	2	C-D	2, 4	B-0	A-1	3	A	A, B	B	2.4	.057	12
<i>S. citellus</i>	40	2	2-3	2	B-0	2	B-0	A-1	3	A	A, B	B	0.0	-	2
<i>S. musicus</i>	36	2	2-3	2	B-0	4	B-0	A-1	3	A	A, B	B	0.0	-	56
<i>S. pygmaeus</i>	36	2	2-3	2	B-0	15, 16	B-0	A-1	3	A	A, B	B	1.5	.023	25
Palearctic "desert-steppe"															
<i>S. erythrogenys</i>	36	2	2-3	2	B-0	6	B-0	A-1	3	A	A, B	A	0.0	-	24
<i>S. major</i>	36	2	2-3	2	B-0	2, 5	B-0	A-1	3	A	A, B	A	3.5	.123	23
<i>S. fulvus</i>	36	2	2-3	2	B-0	12, 13	B-0	A-1	3	A	A, B	A	1.8	.035	8

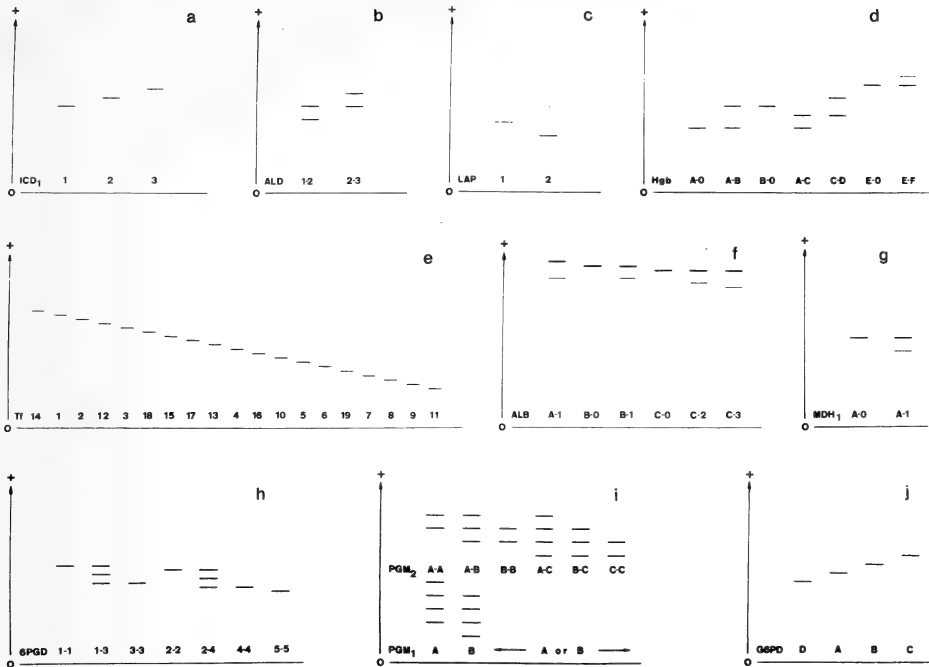


Fig. 1. Relative mobilities of isozymes in the subgenus *Spermophilus*. a Isocitrate dehydrogenase; b Aldolase; c Leucine aminopeptidase; d Hemoglobin; e Transferrin; f Albumin; g Malate dehydrogenase; h 6-phosphogluconate dehydrogenase; i Phosphoglucumutase; j Glucose-6-phosphate dehydrogenase

Interspecifically variable loci

Isocitrate dehydrogenase. ICH₁ in liver displayed three electromorphs, each controlled by a single fraction (Fig. 1a).

Aldolase. Two different, double-banded patterns, of unknown genetic control, were observed (Fig. 1b).

Leucine aminopeptidase. Two LAP electromorphs, 1 and 2, characterized the species studied and they occurred monomorphically as single, presumably homozygous fractions in all taxa (Fig. 1c).

Hemoglobin. Electrophoretic analysis of hemoglobin revealed species patterns containing either one or two fractions. Where two fractions were found (*S. townsendii* group except *S. mollis*; *S. suslicus*, *S. dauricus*; *S. relictus*), intrapopulational polymorphism was absent (Fig. 1d). The lack of polymorphism indicates that the double fractions are not heterozygotes resulting from segregation of two alleles at a single locus and instead suggested that two loci were operative in the production of double-banded hemoglobin pattern. Subsequent studies, to be published in detail elsewhere, indicate presence of a β -chain gene duplication. For the purpose of the present taxonomic analysis we have scored hemoglobin according to phenotypic pattern with fractions designated by letters A through F depending on electrophoretic mobility; single fractions were designated A-O, B-O and E-O and double fractions A-B, A-C, C-D and E-F (Fig. 1d).

Both Palearctic and Nearctic species exhibited two hemoglobins (Table) which suggest that the gene duplication responsible for the phenomenon occurred at an early time in the evolutionary history of these ground squirrels or that the duplication occurred independently in the two regions. In the case of *S. suslicus* (Hgb C-D) and *S. relictus* (Hgb E-F)

both loci have undergone mutational divergence from the Hgb A-B pattern seen in Nearctic species. Furthermore, the Hgb B-O pattern of one species of the *townsendii* group, *S. mollis*, indicates that the locus responsible for Hgb A production was deleted during evolution of that group.

Polymorphic loci

Transferrin. Nineteen alleles plus two additional variants of undetermined relative mobility (TfA and TfB of *S. erythrogegens*) have now been identified (Fig. 1e). *S. parryii* populations exhibited six alleles (Tf 5, 6, 7, 8, 9, 19), the greatest number of alleles observed at any locus or in any species (NADLER and HOFFMANN 1977). Transferrin polymorphism was generally associated with those species examined most extensively both in numbers and distribution (Nearctic *S. parryii*, *S. columbianus*).

Albumin. Albumin patterns appeared electrophoretically as single or double fractions (Fig. 1f). In species exhibiting double fractions, specimens were never observed with single fast or slow fractions which would be anticipated if the double fractions represented the heterozygous expression of two alleles. We therefore scored albumins on the basis of their patterns of phenotypes, the faster fractions designated by letters and the slower fractions by a numerical designation or, if absent, a zero. Two loci probably account for the two observed fractions in some species. Only *S. columbianus*, characterized predominantly by Alb C-0, displayed intraspecific variation with Alb C-3 appearing in two populations at Harrison and Missoula, Montana.

Malate dehydrogenase. The locus for this enzyme in liver exhibited two patterns of undetermined genetic control: pattern A-0 consisted of a single fraction whereas pattern A-1 was comprised of fraction A and a second, more slowly migrating fraction (Fig. 1g).

6-Phosphogluconate dehydrogenase. Both red cell hemolysates and liver homogenates yielded single fractions with identical mobilities in the case of homozygotes and triple fractions in the case of heterozygotes (Fig. 1h); five electromorphs were observed.

Polymorphism occurred in one large population of *S. columbianus* from Missoula, Montana (6PGD-1 and -3), but not in the other populations from Montana. A similar polymorphism involving 6PGD-2 and -4 occurred in *S. t. townsendii* from the Yakima Airport colony, Yakima County, Washington. All populations of other species were monomorphic for a single electromorph.

Phosphoglucumutase. The multiband PGM pattern was considered to be controlled by at least two loci, the faster constellation of fractions assignable to PGM₂ and the slower group to PGM₁ (Fig. 1i). In PGM₂, ground squirrels followed the pattern of genetic regulation described in humans where each allele controlled two electrophoretic fractions (HOPKINSON and HARRIS 1969); thus, homozygotes displayed two fractions whereas heterozygotes exhibited either four fractions, or three, when one fraction controlled by each allele had similar mobilities. Three electromorph designated A, B and C were observed at the PGM₂ locus (Fig. 1i).

The slower fractions were all assigned to PGM₁ in the present study; two patterns of unknown genetic control designated PGM₁ A and B were observed (Fig. 1i). Attempts to explain intrapopulation of variations by postulating control of two fractions by each allele, as was possible with PGM₂, were not successful, and a third homozygous locus with its resultant two fractions added to those of PGM₁ may exist. Nevertheless, PGM₁ was scored as either PGM₁ phenotype A or B for the taxonomic purposes of this study.

At the PGM₁ locus two pattern, A and B, were recorded in *S. columbianus* and *S. vigilis* whereas the other Nearctic taxa and Palearctic *S. parryii* and *S. undulatus* were monomorphic for the A pattern. SUKERNIK (1975) reported both A and B from *S. major*. PGM gene frequency data for certain extensively analyzed species including *S. parryii*, *S. columbianus*, *S. richardsonii*, *S. elegans*, and *S. armatus* will be published elsewhere.

Glucose 6-phosphate dehydrogenase. Four electromorphs, G6PD A, B, C, and D, appeared in *Spermophilus*, each reflecting a sex-linked allele controlling a single fraction (VORONTSOV et al. 1980), and with identical electrophoretic mobility in both red cell hemolysates and liver (Fig. 1j). Although both G6PD-A and -B occurred in the same population of *S. armatus*, heterozygotes with double-banded patterns were not identified, even in females.

Discussion

Biochemical comparisons and systematic relationships

Biochemical similarity. A phenogram based on the association coefficient of Jaccard (proportion of electromorphs in common) between pairs of species and subspecies is displayed in Figure 2a. The major division separates most Palearctic from most Nearctic species. Among Palearctic *Spermophilus*, *S. relictus* is quite isolated; Nearctic *S. brunneus* and *S. dauricus* are also isolated, but form a small cluster of their own. The remainder from two clusters, *S. erythrogegnys*, *S. major* and *S. fulvus* in one ("subgenus *Colobotis*"), and the remaining species in the other (subgenus *Spermophilus* [s. s.]).

Among Nearctic *Spermophilus*, the *townsendii* complex is quite isolated from the other species. Almost as distant is *S. washingtoni*, usually considered on morphological grounds as close to *S. townsendii* (HOWELL 1938). The remaining Nearctic "big-eared" and Holarctic "long-tailed" ground squirrels do not separate along conventional lines, as proposed in the subgeneric classification of GROMOV et al. (1965). The closest relationships are shown by Siberian and North American populations of *S. parryii*, only recently separated by the Bering Strait (NADLER et al. 1973b; NADLER and HOFFMANN 1977), and the sibling species *S. richardsonii* and *S. elegans*, whose divergence is probably also postglacial in age (NADLER et al. 1971; NEUNER 1975).

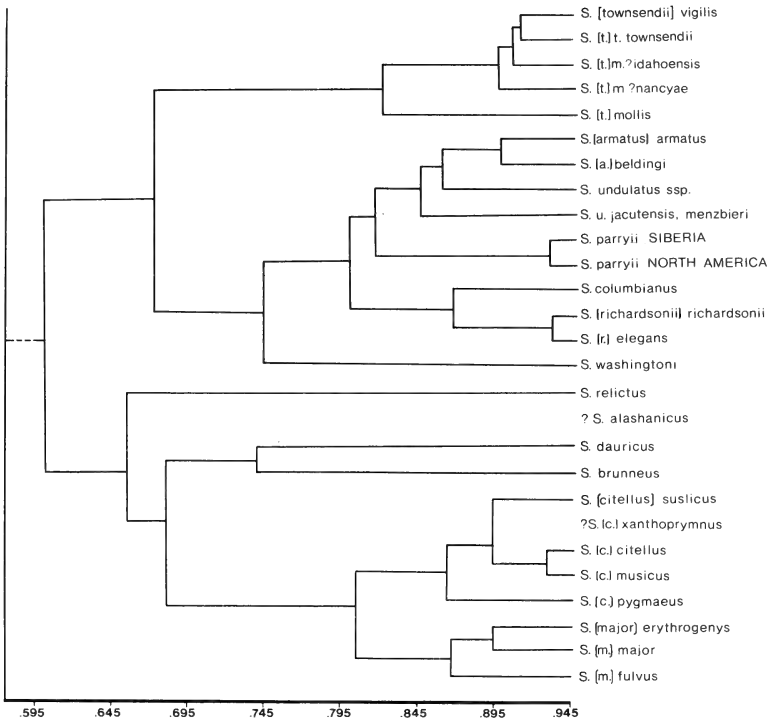
The above description also fits the results of the unrooted Wagner network, the only difference being the somewhat greater distance between the two *S. parryii* groups (Fig. 2b).

Systematic relationships. Other available evidence—morphological and chromosomal as well as biochemical—should be considered in evaluating systematic relationships within the Holarctic ground squirrels. We make summary comparisons here, since a detailed phylogeny of the subgenus of *Spermophilus* is not yet feasible.

Spermophilus in the Old World exhibit somewhat less diversity in chromosome number and form, and in external and cranial morphology, than do New World ground squirrels of this subgenus (s. l.). The majority belong to a group morphologically similar, allopatrically distributed taxa sharing the same gross chromosomal morphology ($2n = 36-42$) (Fig. 3). *S. xanthoprimum* is sometimes considered conspecific with *S. citellus* on the basis of external morphology (CORBET 1978; FLINT et al. 1965) but the two differ in chromosome number ($2n = 42$ and 40 , respectively). *S. suslicus* is morphologically distinctive with its white dorsal spotting, but is known to hybridize with *S. pygmaeus* (DENISOV 1963; DENISOV and SMIRNOVA 1976) with which it shares a chromosome number of $2n = 36$, in the zone of potential contact (Fig. 3a). *S. musicus* consists of several isolated, montane populations (Fig. 3a) that have often been considered conspecific with *S. pygmaeus* (CORBET 1978; FLINT et al. 1965). Biochemically *S. musicus* is very close to *S. citellus* but shares $2n = 36$ with *S. suslicus* and *S. pygmaeus*, and resembles the latter in external and cranial morphology (GROMOV et al. 1965).

S. pygmaeus is slightly more divergent biochemically, and morphologically appears to link the Palearctic small-eared ground squirrels with the larger, more specialized "desert-steppe" ground squirrels some-times referred to the subgenus *Colobotis* (GROMOV et al. 1965). This latter group includes three taxa with largely allopatric ranges. *S. fulvus* to the south shares a zone of potential contact with *S. major* to the northwest and *S. erythrogegnys* to the northeast (Fig. 3b); the ranges of the former pair of species overlap in the steppe

a



b

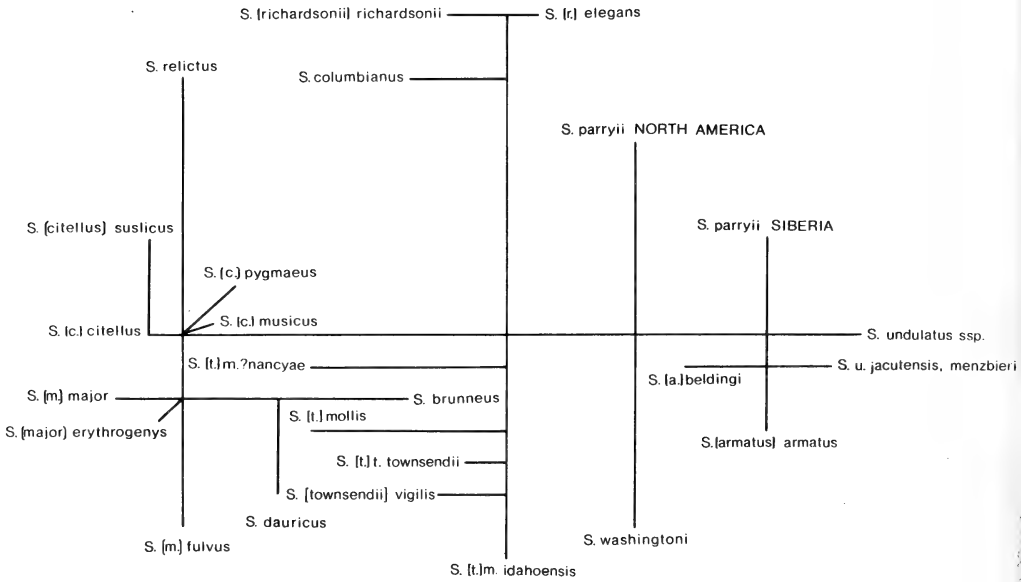


Fig. 2. Dendrograms based on biochemical similarity. a: Jaccard's Coefficient; b: rootless Wagner network

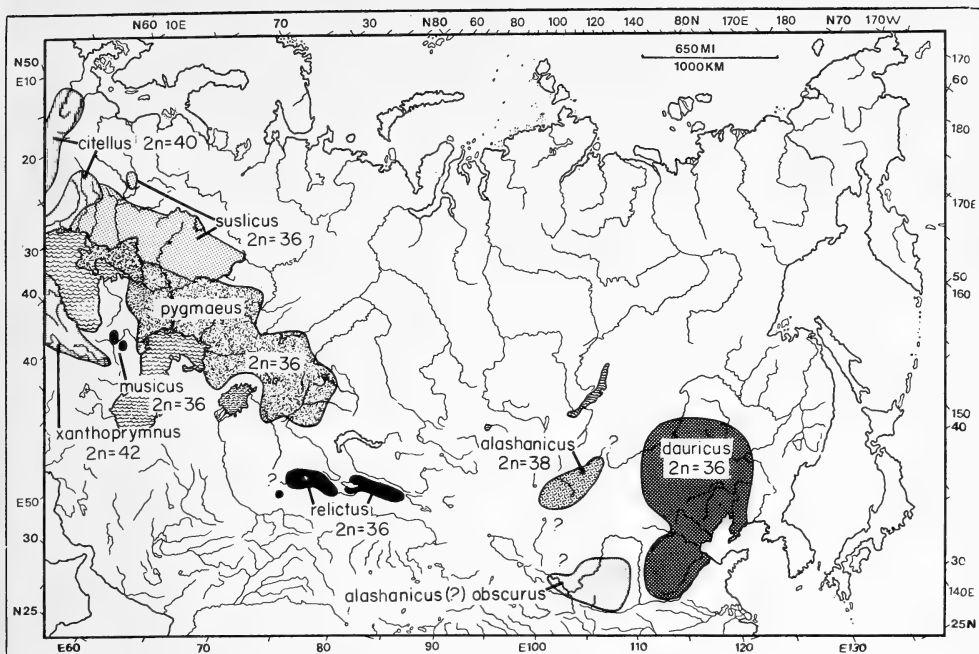


Fig. 3a

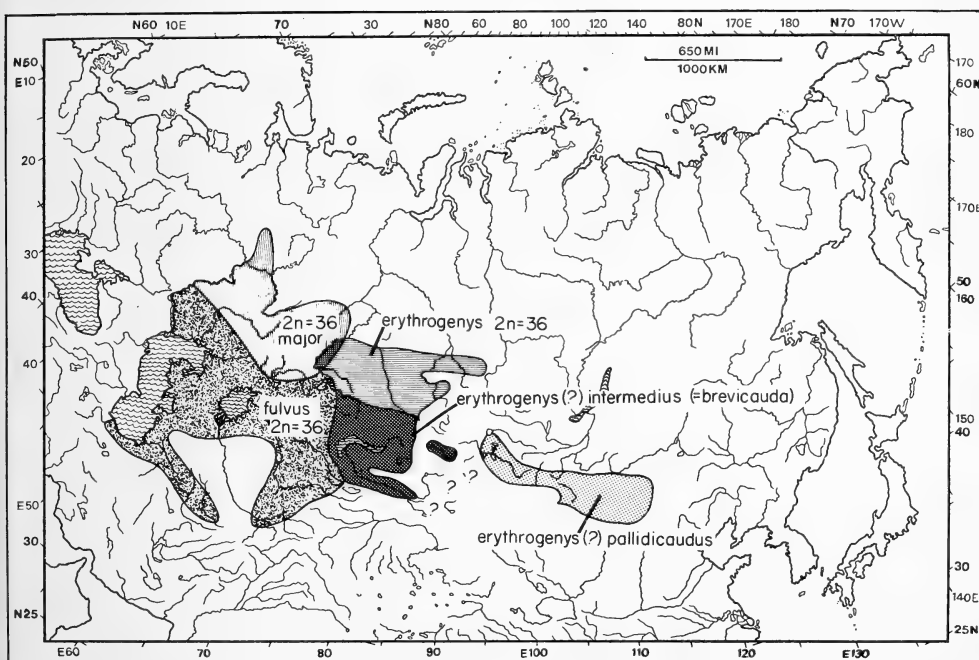


Fig. 3b

Fig. 3. Range of the superspecies *S. [citellus]*, including *S. [c.] citellus*, *S. [c.] xanthoprimum*, *S. [c.] suslicus*, *S. [c.] pygmaeus*, and *S. [c.] musicus*, and the *dauricus* species group including *S. dauricus*, *S. alashanicus*, and *S. relictus* (a); the superspecies *S. [major]*, including *S. [m.] erythrognys*, *S. [m.] fulvus*, and *S. [m.] major* (b)

zone of central Kazakhstan, while the latter two taxa are reported to overlap in distribution between the Toböl and Ishim rivers southeast of Tyumen', also in Kazakhstan (Fig. 3b). Within these zones of sympatry, hybridization is known (DENISOV 1963; OGNEV 1947). The range of *S. pygmaeus* overlaps those of two semidesert-steppe taxa (*fulvus*, *major*; Fig. 3a, b) but though they too share $2n = 36$ chromosomes, hybridization between them and *S. pygmaeus* in the zone of sympatry is rare (BAZHANOV 1944, 1945; DENISOV 1964).

Thus, both of these groups of allopatric Palearctic ground squirrels may best be regarded as superspecies, listed, in AMADON's (1966) notation, as *S. [citellus]* and *S. [major]*. The low level of morphological differentiation, close biochemical resemblance, and identical chromosome morphology argue against conferring subgeneric recognition to the desert-steppe ground squirrels; accordingly we do not recognize the subgenus *Colobotis*.

Of the remaining three taxa of Palearctic *Spermophilus*, *S. dauricus* (Fig. 3a) is morphologically similar to the *S. [citellus]* superspecies, and was considered conspecific with *S. citellus* by ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951); it also shares the common chromosome number, $2n = 36$. Detailed morphological study of *S. dauricus* by GROMOV et al. (1965) subsequently supported its specific distinction while confirming its close morphological to *S. citellus*. However, *S. dauricus* shares a sufficient number of electromorphs in common with Nearctic *S. brunneus* that it clusters with it, rather than its Palearctic congeners, although at a low level. *S. alashanicus* is a poorly known species with a montane distribution (Fig. 3a), sometimes considered conspecific with *dauricus* (ALLEN 1940; ELLERMAN and MORRISON-SCOTT 1951), and sharing certain morphological characters with that species and with *S. relictus* (GROMOV et al. 1965). Its biochemical characteristics are unknown, but it possesses $2n = 38$ (ORLOV and DAVAA 1975), a karyotype otherwise not seen in Palearctic ground squirrels, but fairly common in Nearctic taxa, including *S. brunneus* (NADLER et al. 1973a). *S. relictus* ($2n = 36$), also with a montane distribution (Fig. 3a), although clustering biochemically with the Palearctic species, does so at a very low level; morphologically it bears some resemblance to the Nearctic species *S. richardsonii* ($2n = 36$) (GROMOV et al. 1965).

The Nearctic *townsendii* group proper forms a cluster of its own on both biochemical and morphological evidence (Fig. 2). However, chromosomal differentiation is considerable. No chromosomally intermediate individuals have been described among *townsendii* ($2n = 36$), *mollis* ($2n = 38$), and *vigilis* ($2n = 46$), and judging from other species within the genus, a difference of this magnitude is likely to indicate a specific difference (LYAPUNOVA and VORONTSOV 1970). We consider these allopatric taxa as species or semispecies belonging to a single superspecies, *S. [townsendii]* (Fig. 4a). Although HOWELL (1938) in the most recent revision of North American ground squirrels affiliated *S. brunneus* with *S. washingtoni* and the *townsendii* group of "small-eared" squirrels, DAVIS (1939) noted that *brunneus* shares many morphological characters with the "big-eared" squirrels. As noted above, *S. brunneus* is also distinct biochemically, and its restricted range (Fig. 4a) indicates a relict distribution. *S. washingtoni* may also be a relict species (Fig. 4a). Its morphology places it with the small-eared group (HOWELL 1938), but biochemically it clusters with the big-eared group, albeit at a fairly low level.

The remaining Nearctic big-eared ground squirrels include species placed by some authors in two subgenera *Spermophilus* (s. s.) and the long-tailed ground squirrels, *Urocitellus*. The first includes *S. beldingi* ($2n = 30$), *S. armatus* ($2n = 34$), *S. elegans* ($2n = 34$), and *S. richardsoni* ($2n = 36$). Within this chromosomally diverse group, sympatry and ecological niche segregation is considerable (DURRANT and HANSEN 1954). However, the pairs exhibiting parapatric distributions (*armatus-beldingi*; *elegans-richardsoni*) (Fig. 4b, c) are also most similar to one another biochemically (Fig. 2) and morphologically (ROBINSON and HOFFMANN 1975). While hybridization has been confirmed between *elegans* and *richardsonii*, it is very limited (NADLER et al. 1971), and between *armatus* and *beldingi*, it has only been inferred (DAVIS 1939; but see HANSEN 1956). No

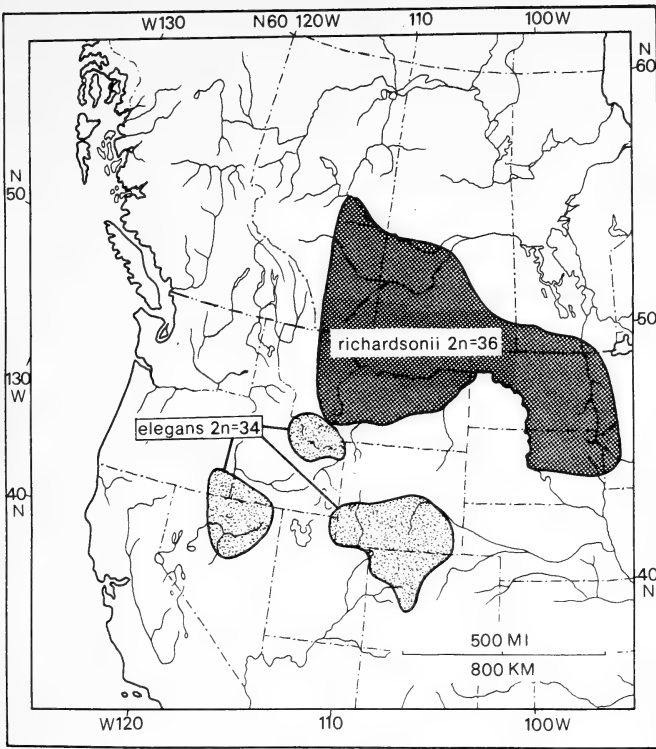


Fig. 4a

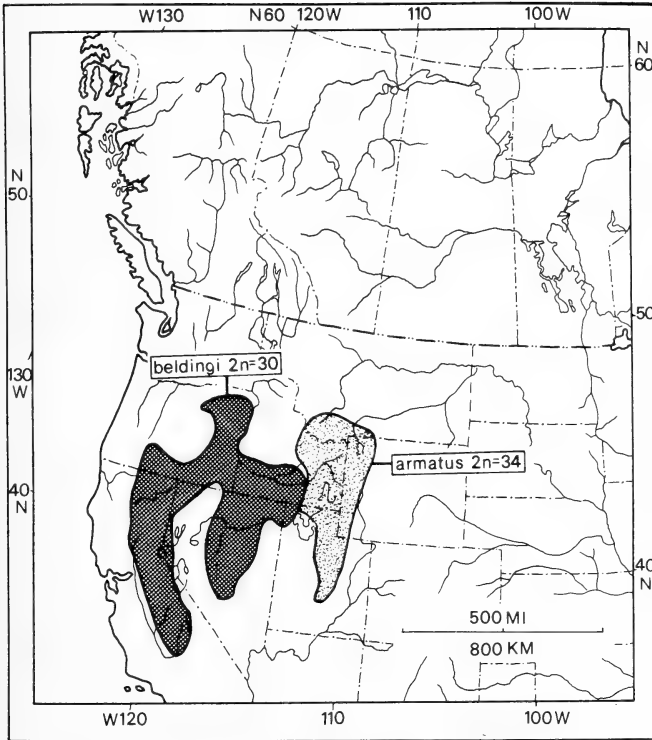


Fig. 4b

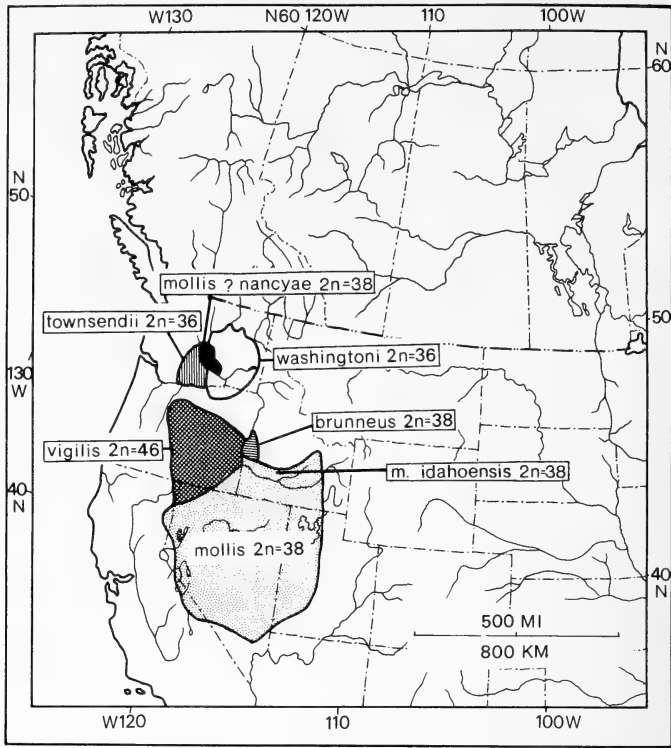


Fig. 4c

Fig. 4a-c. Range of the *townsendii* superspecies including *S. [t.] townsendii*, *S. [t.] mollis*, and *S. [t.] vigilis*, with the range of the relict species *S. brunneus* and *S. washingtoni* also shown (a); the superspecies *S. [armatus]*, including *S. [a.] armatus* and *S. [a.] beldingi* (b); and *S. [richardsonii]*, including *S. [r.] elegans* and *S. [r.] richardsonii* (c)

hybrids between *elegans* and *beldingi* or *armatus* are known, although they are sympatric in some places. Thus, each pair may best be regarded as comprising a distinct superspecies, *S. [armatus]* and *S. [richardsonii]*.

The last Nearctic species placed by DAVIS in the big-eared group was *S. columbianus*. However, this taxon, together with *S. parryii* and *S. undulatus*, is best regarded as forming the group of long-tailed ground squirrels sometimes placed in a distinct subgenus, *Urocitellus*. Together they have allopatric ranges from central Siberia to northwestern North America, centering on the Beringian region (Fig. 5).

Of the three extant species, *S. undulatus* is the most variable, and has the widest distribution (Fig. 5). All subspecies of *S. undulatus* have a $2n = 32$ karyotype which is indistinguishable in gross morphology from that of North American *S. columbianus*, and GROMOV et al. (1965) regarded the two species as derived from the same lineage, suggesting that the sister species may have diverged as early as the Pliocene (VORONTSOV and LYAPUNOVA 1976). NADLER et al. (1975) suggested, however, that the isolation between Siberian and North American populations probably dates from the end of the Mindel-Kansas glacial period. In any event, the level of biochemical similarity between *S. undulatus* and *S. columbianus* is quite low, and parallels the pattern of cranial divergence (ROBINSON and HOFFMANN 1975).

The only taxon ground squirrels with a Holarctic distribution at the species level is *S. parryii* (Fig. 5). Its morphological resemblance to *S. undulatus* is attested to by the fact that

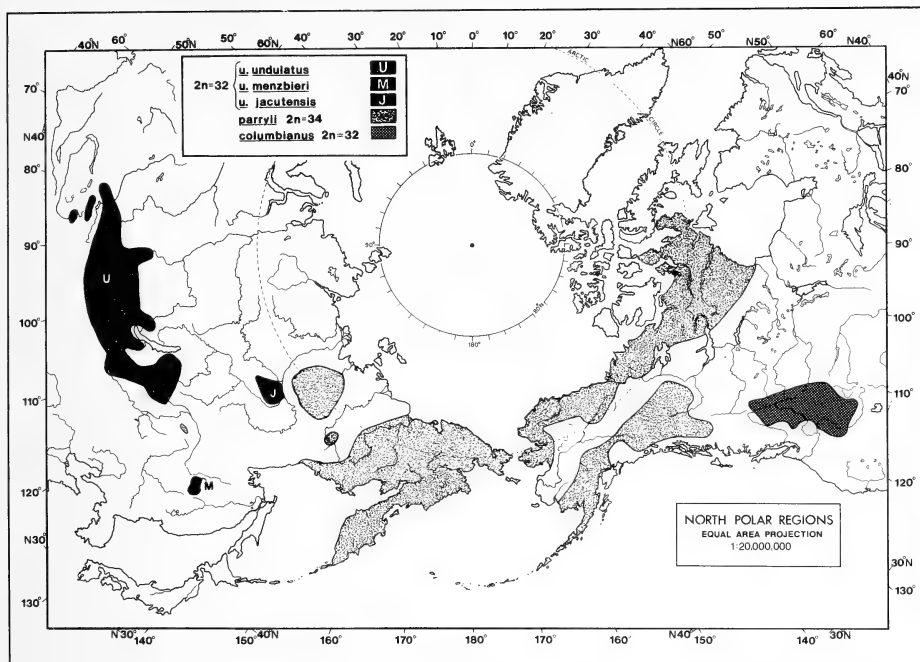


Fig. 5. Range of the long-tailed species group, including *S. undulatus*, *S. parryii*, and *S. columbianus*

they were considered conspecific (HEPTNER 1941; OGNEV 1947; RAUSCH 1953; HALL and KELSON 1959) until GROMOV et al. (1963) separated them on morphological grounds. Their specific distinctness was later supported by chromosomal evidence (VORONTSOV and LYAPUNOVA 1969). Biochemically, the Siberian and North American populations of *S. parryii* have a very high coefficient of similarity, not surprising in view of their very recent (13,000 yr. B. P.) post-glacial isolation (NADLER et al. 1975). However, as in the case of *S. columbianus* and *S. undulatus*, *S. parryii* shows rather low biochemical resemblance to the other two long-tailed ground squirrels, and this is also true of cranial morphology (ROBINSON and HOFFMAN 1975). In fact, while *S. parryii* and *S. undulatus* cluster with *S. (armatus)*, *S. columbianus* clusters with *S. (richardsoni)*.

A revised classification of the subgenus *Spermophilus*

Genus *Spermophilus*

Subgenus *Spermophilus*

Nearctic "small-eared" group

Spermophilus [townsendii] townsendi

[t.] *vigilis*

[t.] *mollis* (incl. *idahoensis* and *nancyae*?)

Spermophilus washingtoni

Nearctic "big-eared" group

Spermophilus [armatus] armatus

[a.] *beldingi*

Spermophilus [richardsonii] richardsonii
[r.] *elegans*

Spermophilus brunneus incertae sedis

Intermediate; *dauricus* group

Spermophilus dauricus
Spermophilus alashanicus
Spermophilus relictus

Palaearctic "small-eared" group

Spermophilus [citellus] citellus
[c.] *xanthoprymnus*
[c.] *suslicus*
[c.] *musicus*
[c.] *pygmaeus*

Spermophilus [major] major
[m.] *fulvus*
[m.] *erythrogenys*

Long-tailed group (= subgenus *Urocitellus*?)

Spermophilus undulatus
Spermophilus columbianus
Spermophilus parryi

Acknowledgements

This paper is part of a joint research project co-sponsored by the Academies of Sciences of the US and USSR, and the bilateral Environmental Protection Agreement (Project 0.2.05-7104). Funding was provided by National Science Foundation grants DEB 72-01851 and 73-01449, the University of Kansas General Research Fund, the Institutes of Biology and Pedology, Vladivostok; Cytology and Genetics, Novosibirsk; and Biological Problems of the North, Magadan, all of the Academy of Sciences of the USSR. We thank the directors of the latter two institutes, Acad. D. K. BELYAEV, and Dr. V. L. KONTRIMAVICHUS, for their support. E. A. LYAPUNOVA, L. V. FRISMAN, Yu. W. DROZDOVA, N. I. KALABUKOV, N. Y. NEKIPELOV, A. F. POPKOV, and E. G. POTAPOVA assisted us in the Altai and eastern Siberia; R. R. PATTERSON, K. GREER, R. L. RAUSCH, P. B. ROBERTSON, L. TURNER, R. BARNES, E. H. CARLSON, J. BAUMGARNER, in North America, and N. W., C., and C. F. NADLER, Jr., S. A. J. F., D. R., and B. E. HOFFMANN in both Siberia and North America, either in the field or by supplying specimens. L. P. MOLOKOVA, D. POZIN, O. L. SEROV and I. V. KARTAVTSEVA provided laboratory advice or assistance. We also acknowledge the cooperation of the various state and provincial game departments in granting us permission to collect.

Zusammenfassung

Evolution der Erdhörnchen II. Biochemische Vergleiche holarktischer Populationen von Spermophilus
Biochemische Ähnlichkeiten innerhalb 21 von 23 anerkannten Arten der Untergattung *Spermophilus* wurden verglichen. Dreizehn Proteine, wenigstens 18 Loci vertretend, wurden untersucht und die elektromorphen Variationen beschrieben. Phänogramm und Wagner Netzwerk der genetischen Ähnlichkeiten sind dargestellt und zusammen mit morphologischen Daten, mit Daten ihrer Chromosomen und Verbreitung benutzt, um die Systematik des holarktischen *Spermophilus* zu interpretieren. Zwei Entwicklungslinien spalten in Nordamerika voneinander ab, die nearktischen „klein-ohrigen“ und „groß-ohrigen“ Erdhörnchen. Die meisten der rezenten Arten in diesen Entwicklungslinien haben sich im späten Pleistozän entwickelt.

References

- ALLEN, G. M. (1940): The mammals of China and Mongolia. Natural history of Central Asia. Vol. 11, 2. New York: Amer. Mus. Nat. Hist.
AMADON, D. (1966): The superspecies concept. Syst. Zool. 15, 245-249.

- AVISE, J. C. (1974): Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.* **23**, 465-481.
- AYALA, F. J.; TRACEY, M. L.; HEDGECOCK, D.; RICHMOND, R. C. (1975): Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila*. *Evolution* **28** (for 1974), 576-592.
- BAZHANOV, V. S. (1944): Gibridy suslikov. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* **42**, 321-322.
- BAZHANOV, B. S. (1945): K sistematike dvukh vidov suslikov iz Kazakhskoi SSR. *Vest. Kazakh. Fil., Akad. Nauk SSSR* **5**, 37-39.
- BLACK, C. C. (1963): A review of the North American Tertiary Sciuridae. *Bull. Mus. Comp. Zool. (Harvard Univ.)* **130**, 109-248.
- BLACK, C. C. (1972): Holarctic evolution and dispersal of squirrels (Rodentia: Sciuridae). In: *Evolutionary biology* Vol. 6, 10. Ed. by T. DOBZHANSKY, M. K. HECHT, and W. C. STEERE. Appleton-Century-Crofts, New York. Pp. 305-322.
- CORBET, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. London: Brit. Mus. Nat. Hist. and London and Ithaca, N. Y.: Cornell Univ. Press.
- DAVIS, W. B. (1939): The recent mammals of Idaho. Caldwell, Idaho: Caxton Printers.
- DENISOV, V. P. (1963): O gibrizatsii vidov roda *Citellus* Oken. *Zool. Zhur.* **42**, 1887-1889.
- DENISOV, V. P. (1964): Rasprostranenie malova (*Citellus pygmaeus* Pallas) i rzhizhatovo (*Citellus major* Pallas) suslikov v Zavolzh'e. *Nauch. Dokl. Vysshe Shkol., Biol. Nauki* **2**, 49-54.
- DENISOV, V. P.; SMIRNOVA, N. I. (1976): Immunological relationships of sousliks genus *Citellus* in the Povolgie region. *Acta Theriol.* **21**, 267-278.
- DURRANT, S. D.; HANSEN, R. M. (1954): Distribution patterns and phylogeny of some western ground squirrels. *Syst. Zool.* **3**, 82-85.
- ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758-1946. London: Brit. Mus. Nat. Hist.
- ENGEL, W.; BENDER, K.; KADIR, S.; OP'T HOS, J.; WOLK, U. (1970): Zur Genetik der 6-Phosphogluconate-dehydrogenase (EC:1.1.1.44) bei Säugern. *Humangenetik* **10**, 151-157.
- FARRIS, J. S. (1970): Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* **19**, 83-92.
- FLINT, V. E.; CHUGUNOV, YU. D.; SMIRIN V. M. (1965): Mlekopitayushchie SSSR. "Misl'", Moscow.
- GROMOV, I. M.; GUREEV, A. A.; NOVIKOV, G. A.; SOKOLOV, I. I.; STRELKOV, P. P.; CHAPSKII, K. K. (1963): Mlekopitayushchie fauni SSSR. Vol. 2, Moscow-Leningrad: Acad. Sci.
- GROMOV, I. M.; BIBIKOV, D. I.; KALABUKHOV, N. I.; MEIER, M. N. (1965): Fauna SSSR. Mlekopitayushchie. Vol. 3, 2. Nazemnye Belich'i (Marmotinae). Moscow-Leningrad: Nauka.
- HALL, E. R. (1981): *Mammals of North America*. Vol. 1, New York: J. Wiley.
- HALL, E. R.; KELSON, K. R. (1959): *The mammals of North America*. Vol. 1, New York: Ronald Press.
- HANSEN, R. M. (1956): Remarks on reported hybrid ground squirrels, *Citellus*. *J. Mammalogy* **37**, 550-552.
- HEDRICK, P. W. (1971): A new approach to measuring genetic similarity. *Evolution* **25**, 276-280.
- (1975): Genetic similarity and distance: comments and comparisons. *Evolution* **29**, 362-366.
- HENNIG, W. (1966): *Phylogenetic systematics*. Urbana: Univ. Illinois Press.
- HEPTNER, V. G. (1941): Taxonomic and zoogeographical interrelations of some Asiatic and North-American ground-squirrels. *Zoogeographica* **4**, 21-27.
- HOPKINSON, D. A.; HARRIS, H. (1969): Red cell acid phosphatase, phosphoglucomutase and adenylate kinase. In: *Biochemical methods in red cell genetics*. Ed. by G. YUNIS. New York: Academic Press.
- HOPKINS, D. M. (1972): The paleogeography and climatic history of Beringia during late Cenozoic time. *Inter-Nord, Paris*, **12**, 121-150.
- HOWELL, A. H. (1938): Revision of the North American ground squirrels, with a classification of the North American Sciuridae. *North American Fauna* **56**, 256 pp.
- KOEN, A. L. (1971): Use of blood clots as enzyme source in gel electrophoresis. *Biochemical Genetics* **5**, 449-450.
- LORKOVIĆ, Z. (1962): Wesen, Anwendungsbereich und Nomenclatur des Taxon Semispecies. XI Intern. Kongr. Entom., Wien, 1960, **3**, 325-328.
- LYAPUNOVA, E. A. (1969): Opisanie khromosomnovo nabora i podtverzhenie vidovoi samostoyatel'nosti *Citellus parryi* (Marmotinae, Sciuridae, Rodentia). In: *Mlekopitayushchie*. Ed. by N. N. VORONTOV. Novosibirsk: Acad. Sci. USSR, Pp. 53-54.
- LYAPUNOVA, E. A.; VORONTOV, N. N. (1970): Chromosomes and some issues of the evolution of the ground squirrel genus *Citellus* (Rodentia: Sciuridae). *Experientia* **26**, 1033-1038.
- MAYR, E. (1969): *Principles of systematic zoology*. New York: McGraw-Hill.
- NADLER, C. F. (1966): Chromosomes and systematics of American ground squirrels of the subgenus *Spermophilus*. *J. Mammalogy* **47**, 579-596.
- NADLER, C. F.; HOFFMANN, R. S. (1977): Patterns of evolution and migration in the arctic ground squirrel, *Spermophilus parryi* (Richardson). *Can. J. Zool.* **55**, 748-758.
- NADLER, C. F.; HOFFMANN, R. S.; GREER, K. (1971): Chromosomal divergence during evolution of ground squirrel populations (Rodentia: *Spermophilus*). *Syst. Zool.* **20**, 298-305.
- NADLER, C. F.; HOFFMANN, R. S.; VORONTOV, N. N.; SÜKERNIK, R. I. (1976): Evolyutsionnye

- svyazi nekotorykh Beringiiskikh mlekopitayushchikh. Pp. 325–336. In: Beringia in Cenozoic. Ed. by V. L. KONTRIMAVICHUS. Vladivostok: Acad. Sci.
- NADLER, C. F.; LYAPUNOVA, E. A.; HOFFMANN, R. S.; VORONTOV, N. N.; MALYGINA, N. A. (1975): Chromosomal evolution in Holarctic ground squirrels (*Spermophilus*). 1. Giemsa-band homologies in *Spermophilus columbianus* and *S. undulatus*. Z. Säugetierkunde 40, 1–7.
- NADLER, C. F.; SUKERNIK, R. I.; HOFFMANN, R. S.; VORONTOV, N. N.; NADLER, C. F. Jr.; FOMICHOVA, I. I. (1974): Evolution in ground squirrels. I. Transferrins in Holarctic populations of *Spermophilus*. Comp. Biochem. Physiol. 47a, 663–681.
- NADLER, C. F.; TURNER, L. W.; HOFFMANN, R. S.; DEUTSCH, L. (1973a): Chromosomes and Giemsa-bands of the Idaho spotted ground squirrel, *Spermophilus brunneus* (Howell). Experientia 29, 893–894.
- NADLER, C. F.; VORONTOV, N. N.; HOFFMANN, R. S.; FOMICHOVA, I. I.; NADLER, C. F. Jr. (1973b): Zoogeography of transferrins in arctic and long-tailed ground squirrel populations. Comp. Biochem. Physiol. 44b, 33–40.
- NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. Amer. Nat. 106, 283–292.
- (1975): Molecular population genetics and evolution. Frontiers of biology. Vol. 40, Amsterdam: North-Holland.
- NEUNER, M. (1975): Evolution and distribution of the *Spermophilus richardsonii* complex of ground squirrels in the middle and late Pleistocene: a multivariate analysis. Unpubl. M.A. thesis, Univ. of Kansas, Lawrence.
- OGNEV, S. I. (1947): Zveri SSSR i prilozhashchikh stran. Vol. 5. Gryzuny. Moscow-Leningrad: Akad. Nauk.
- ORLOV, V. N.; DAVAA, N. (1975): O sistematscheskom polozenii Alashanskovo suslika *Citellus alashanicus* Buch. (Sciuridae, Rodentia). In: Sistematika i tsitogenetika mlekopitayushchikh. Ed. by V. N. ORLOV. Moscow: Nauka. Pp. 8–9.
- PETROV, B.; ZIVKOVIĆ, S. (1977): Some questions of the actual systematics in the light of use of karyological methods. Biosistematika (Beograd) 3, 13–22.
- POULIK, M. D. (1957): Starch-gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers. Nature 180, 1477–1479.
- POULIK, M. D.; SMITHIES, O. (1958): Comparison and combination of the starch-gel and filter-paper electrophoretic methods applied to human sera: two-dimensional electrophoresis. Biochem. J. 68, 636–643.
- RAUSCH, R. (L.) (1953): On the status of some arctic mammals. Arctic 6, 91–148.
- REIG, O. A.; AQUILERA, M.; BARROS, M. A.; USECHE, M. (1980): Chromosomal speciation in a Rassenkreis of Venezuelan spiny rats (genus *Proechimys*, Rodentia, Echimyidae). In: Animal genetics and evolutions. Ed. by N. N. VORONTOV and J. M. VAN BRINK. The Hague: Junk. Pp. 291–312.
- REPPENING, C. A.; HOPKINS, D. M.; RUBIN, M. (1964): Tundra rodents in a late Pleistocene fauna from the Tofty placer district, central Alaska. Arctic 17, 177–197.
- ROBINSON, J. W.; HOFFMANN, R. S. (1975): Geographical and interspecific cranial variation in big-eared ground squirrels (*Spermophilus*): a multivariate study. Syst. Zool. 24, 79–88.
- ROGERS, J. S. (1972): Measures of genetic similarity and genetic distance. Studies in Genetics VII (Univ. Texas Publ. 7213), 145–153.
- SELANDER, R. K. (1970): Biochemical polymorphism in populations of house mouse and old field mouse. In: Variation in mammalian populations. Ed. by R. J. BERRY and H. N. SOUTHERN. New York: Acad. Press.
- SEROV, O. L.; VORONTOV, N. N.; FRISMAN, L. V. (1974): A comparison of enzyme and other protein spectors in some species of *Citellus* (Rodentia). Trans. 1st Intern. Theriol. Congr. Moscow, 1974, 2, 145.
- SHAW, C. R.; PRASAD, R. (1970): Starch-gel electrophoresis of enzymes – a compilation of recipes. Biochem. Genetics 4, 297–320.
- SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. (1973): Numerical taxonomy. San Francisco: W. H. FREEMAN.
- SOKAL, R. R.; SNEATH, P. H. A. (1963): Principles of numerical taxonomy. San Francisco: W. H. FREEMAN.
- SUKERNIK, R. I. (1975): Geneticheskie vzaimootnosheniya mezhd u vosem'yu vidami suslikov (*Citellus*) po resul'tatami elektroforeza belkov i izofermentov krovi. Izv. Akad. Nauk SSSR, Ser. Biol. 5, 713–718.
- VORONTOV, N. N.; LYAPUNOVA, E. A. (1969): Stroenie khromosom *Citellus undulatus* i istoriya stanovleniya arealov *C. undulatus* i *C. parryi*. Dokl. Akad. Nauk SSSR 187, 207–210.
- (1976): Genetika i problemy transberingiiskikh svyazei Golarkticheskikh mlekopitayushchikh. In: Beringia in Cenozoic. Ed. by V. L. KONTRIMAVICHUS. Vladivostok: Acad. Sci. Pp. 337–353.
- VORONTOV, N. N.; FRISMAN, L. V.; LYAPUNOVA, E. A.; MEZHOVA, O. N.; SERDYUK, V. A.; FOMICHOVA, I. I. (1980): The effect of isolation on the morphological and genetical divergence of populations. In: Animal genetics and evolution. Ed. by N. N. VORONTOV and J. M. VAN BRINK. The Hague: Junk. Pp. 339–359.

VORONTSOV, N. N.; LYAPUNOVA, E. A.; BORISSOV, Yu. M.; DOVGAL, V. E. (1980): Variability of sex chromosomes in mammals. In: Animal genetics and evolution. Ed. by N. N. VORONTSOV and J. M. VAN BRINK. The Hague: Junk. Pp. 361-372.

Authors' addresses: CHARLES F. NADLER, LJERKA DEUTSCH, Dept. of Medicine, Northwestern Univ. Medical School, 303 E. Chicago Ave., Chicago, IL 60611, USA; ROBERT S. HOFFMANN, JAMES W. KOEPL, Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, Lawrence, KS 66045, USA; NIKOLAI N. VORONTSOV, Inst. Develop. Biol. Acad. Sciences, 26 Vavilov St., Moscow 117334, USSR; REM I. SUKERNIK, Inst. Cytol. and Genetics, Acad. Sciences, Novosibirsk 630090, USSR.

Zyklische Bestandswechsel (Gradationen) bei der Feldmaus (*Microtus arvalis*), festgestellt durch Analyse von Eulen-Gewöllen

VON E. BETHGE

Eingang des Ms. 29. 12. 1981

Abstract

*Cyclic population changes of the common vole (*Microtus arvalis*) studied by analysis of owl pellets*

Studied over 13 years (1968/69 until 1980/81) the pellets of longeared owls, which regularly winter in a park at the edge of Würzburg. The pellets contained the remains of 51 682 small vertebrates. The numbers of the main prey animals common vole (*Microtus arvalis*) and longtailed fieldmouse (*Apodemus sylvaticus*) and of the captured birds fluctuated regularly with peaks of 3 year intervals, except for one 2 year interval. The yearly portion of the common vole and the longtailed fieldmouse together was rather constantly 82-95%. Therefore there was a reciprocal relationship of the occurrence of these two species. It was concluded that these fluctuations reflect the real fluctuations of the population density of the common vole. The 3 year cycle of the longtailed fieldmouse seemed to be dependent upon the course of the cycle of the common vole.

Einleitung

Jedes Jahr erscheinen in Deutschland Waldohreulen, um hier den Winter zu verbringen. Die Ankunftszeiten dieser wohl aus dem Norden und Osten einfliegenden Eulen liegen in Norddeutschland 2-3 Wochen früher als in Unterfranken. Frühester Zeitpunkt war nach meinen Beobachtungen in Hamburg der 20. August, in Würzburg der 10. September. Die Verweildauer beträgt 5-6 Monate.

Untersuchungsgebiet und Methodik

Seit dem Winter 1968/69 wurden an verschiedenen Stellen um Würzburg, seit 1974/75 vor allem in einem Park am Stadtrand von Würzburg, Ansammlungen von Waldohreulen regelmäßig beobachtet (BETHGE 1975). Dieser auf der „Sieboldshöhe“ gelegene Park ist etwa 8 ha groß und erhält jeden Herbst Besuch von 14 bis 40 Eulen. Unter den Ruhebäumen, 20 m hohen Schwarzkiefern (es sind fast immer die gleichen Bäume besetzt) wurden regelmäßig Gewölle aufgesammelt, um ihren Inhalt auszuwerten. So entstand in 13 Wintern zwischen 1968/69 und 1980/81 eine Gesamt-Beutelliste von 51 682 Wirbeltieren in etwa 30 000 Gewöllen. Käfer und andere Wirbellose spielen bei der Winternahrung keine Rolle.

Ergebnisse und Diskussion

Die Tabellen 1 und 2 zeigen die Zahlen der von den Waldohreulen der Sieboldshöhe erbeuteten Kleinsäuger. Die Feldmaus stand, wie vorauszusehen war, in der Nahrung der Waldohreulen an der Spitze. Sie war mit einem Anteil von 69,5 % (im Durchschnitt der 13 Jahre) in der Beute vertreten. Von den *Apodemus*-Arten kommen Gelbhalsmaus (*A. flavicollis*) und Waldmaus (*A. sylvaticus*) in Frage. Sie sind im Knochenbau, der für die Bestimmung aus den Gewöllen maßgebend ist, schwer zu unterscheiden. Jedoch kann man nach MOHR (1954) die beiden Arten durch Messung der Unterkieferzahnreihen trennen. Es wurden 1600 Messungen an den *Apodemus*-Exemplaren aus der Waldohreulen-Beute der Sieboldshöhe vorgenommen und mit 800 *Apodemus*-Schädelteilen aus Waldkauz-Gewöllen eines 10 km entfernten Waldes verglichen (Tab. 3). Aus den Zahlenwerten läßt sich folgern, daß die *Apodemus*-Beute der Waldohreulen von der Sieboldshöhe vorwiegend aus Waldmäusen bestand. Bedenkt man weiter, daß die Waldohreule im offenen Gelände

Tabelle 1

Waldohreulen-Winternahrung von 1968/69 bis 1980/81 = 13 Winter

Zahl der in den Gewöllen gefundenen wichtigsten Beutetiere
(nur Wirbeltiere), aufgeteilt nach Jahren

	Feldmaus	Waldmaus	sonstige Säuger	Vögel	Gesamtzahl
1968/69	1090	649	155	19	1913
1969/70	4691	430	479	63	5663
1970/71	137	188	24	93	442
1971/72	7434	1334	429	128	9325
1972/73	3882	329	177	48	4436
1973/74	2467	1456	278	403	4604
1974/75	4144	374	305	109	4932
1975/76	1126	747	128	276	2277
1976/77	1061	648	143	244	2096
1977/78	1311	47	76	12	1446
1978/79	3102	930	408	328	4768
1979/80	2203	1810	355	307	4675
1980/81	3273	1201	437	192	5103
Summe	35921	10143	3394	2222	51682 ¹
= Anteil	69,5 %	19,6 %	6,6 %	4,3 %	100 %

¹ davon 2 Anuren.

Tabelle 2

Gesamtzahlen erbeuteter Kleinsäuger, die nicht in Tabelle 1 aufgeführt sind

Endsummen von 13 Wintern

Erdmaus	1619	Ratte spec.	43
Rötelmaus	1522	Mauswiesel	4
Scherm Maus	22	Maulwurf	2
Haselmaus	33	Hamster	4
Zwergmaus	22	Kaninchen	5
Hausmaus	10	Siebenschläfer	3
Weißzahnspezmaus	64		
Waldspitzmaus	34		
Zwergspitzmaus	7		

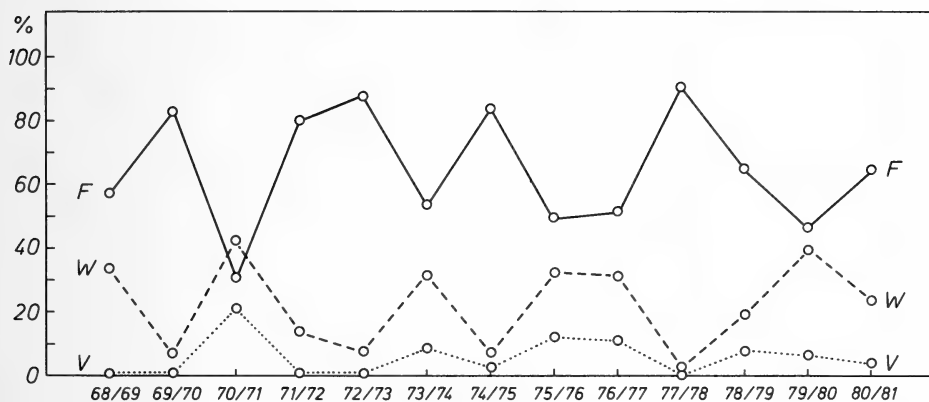
Tabelle 3

Länge der Unterkieferzahnreihe (UKZ) bei *Apodemus*-Schädeln aus Eulen-Gewöllen
Würzburger Herkunft und Vergleichswerte bei Mohr (1954)

Eulenart	Zahl der Messungen	UKZ-Längen in mm (Mittelwerte)
Waldohreule	1600	3,57
Waldkauz	800	3,90
Vergleichswerte von MOHR:		
Waldmaus		3,4–3,8
Gelbhalsmaus		4,0–4,2

jagt, wo die Waldmaus lebt, so kommt man zu dem Schluß, daß die den Wald bewohnende Gelbhalsmaus bei der Ernährung der hiesigen Waldohreulen keine Rolle spielt und in der Aufstellung weggelassen werden kann.

4,3 % der erbeuteten Wirbeltiere waren Vögel, in mindestens 30 verschiedenen Arten. Am meisten kamen Haussperlinge (690 Exemplare), Kohlmeisen (230) und Feldsperlinge (208) vor. Gewichtsmäßig würden allerdings die Amseln (152 Stück) an die zweite Stelle rücken.



Beute-Anteil (in %) von Feldmaus (F), Waldmaus (W) und Vögeln (V) im Verlauf der Jahre (Winter 1968/69 bis Winter 1980/81)

Die Zusammensetzung der Beute im Verlauf der Jahre ist in der Abbildung dargestellt. Der Beuteanteil sowohl der Feldmaus als auch der Waldmaus und der Vögel schwankt in sehr ausgeprägten Jahreszyklen, wobei die Kurven für die Waldmaus und die Vögel genau spiegelbildlich zur Feldmaus-Kurve verlaufen. Die Summe der Anteile von Feldmaus und Waldmaus bleibt während der ganzen sich über 13 Winter erstreckenden Beobachtungszeit annähernd konstant bei 82–95%. (Vom Winter 1970/71 wurde dabei wegen der geringen Beutemenge abgesehen.) Die Feldmaus allein deckt schon mit durchschnittlich 69,5% über 2/3 des Nahrungsbedarfs. Ihr Kurvenbild, also der jeweilige Beuteanteil, zeigt 1969/70 mit 83%, 1972/73 mit 88%, 1974/75 mit 84%, 1977/78 mit 91% und 1980/81 mit 64% ausgesprochene Höhepunkte, die in dreijährigem Abstand folgen. Dieser Rhythmus wird einmal unterbrochen: Zwischen 1972/73 und 1974/75 liegen nur 2 Jahre. Wenn auch das hier benutzte Material nur den Zeitraum von jeweils 5 Wintermonaten umfaßt, kann man doch schließen, daß in unserem Fall bei der Feldmaus die Höhe des Anteils an der Beute

vom jeweiligen Bestand bestimmt wird (vgl. WENDLAND 1981). Damit weist die Populationsdichte also ebenfalls einen im allgemeinen dreijährigen Rhythmus auf.

Die Höhepunktsjahre und die Zeitabstände solcher Gradationen brauchen nicht in verschiedenen Gebieten die gleichen zu sein. Doch müssen solche Unterschiede umso kleiner sein, je geringer der räumliche und klimatische Abstand ist. Nun hat KAUS (1977) ebenfalls in Franken das Jahr 1974 als Gradationsjahr der Feldmaus besonders erwähnt. Für die Schwäbische Alb gibt ROCKENBAUCH (1978) als Höhepunktsjahre der Feldmaus 1966, 1969/70, 1974, 1977 an, wobei auch er 1974 hervorhebt. Daß der Feldmausbestand im Würzburger Raum zwischen 1972 und 1974 nur eine zweijährige Erholungszeit bis zum nächsten Höhepunkt brauchte, hat vielleicht seinen Grund in besonders günstigen klimatischen Bedingungen, die zu dieser Zeit hier herrschten. WENDLAND (1981) hat im Berliner Raum für die Feldmaus einen vierjährigen Zyklus und für die, der Waldmaus nahe verwandte Gelbhalsmaus einen dreijährigen Zyklus im Wechsel der Populationsdichte gefunden: In den Beutelisten nicht nur der Waldohreulen, sondern auch der Waldkäuze wies die Gelbhalsmaus alle 3 Jahre einen Höhepunkt auf, der in 3 gemeinsamen Beobachtungsjahren fast die gleichen Prozentwerte erreichte. Einen dreijährigen Rhythmus beim Auftreten von Feldmausplagen hat BOHNSACK (1966) aus Kirchenbüchern Dithmarschens schon für die Zeit zu Ende des 18. Jahrhunderts (1772, 1775, 1778, 1781) ermittelt. Er selbst hat in Westholstein Wintergewölle von Schleiereulen untersucht. Hauptbeutetier war auch hier die Feldmaus mit den Höhepunktsjahren 1952, 1955, 1957, 1960, 1963. Wie im Würzburger Gebiet wird der Dreijahreszyklus auch hier einmal durch ein zweijähriges Intervall abgelöst. Auch dort besteht die Nahrung zu über 80 % aus 2 Wirbeltier-Gruppen. In diesem Fall sind neben der Feldmaus nicht die Waldmaus, sondern verschiedene Spitzmausarten die wichtigsten Beutetiere. So entstehen auch bei BOHNSACK (1966) 2 spiegelbildlich verlaufende Kurven, und auch er hält die Kurve der Feldmaus für die ursprüngliche und entscheidende. Auch er schließt von den Höhepunktsjahren in der Beute auf echte Gradationsjahre der Feldmaus. Ähnlich schreibt BECKER (1955, vgl. auch BECKER 1958): „Von der Waldspitzmaus (*Sorex araneus*) sind ebenfalls seit langem Jahre mit großer Populationsdichte bekannt, die in auffälligem Gegensatz zu solchen mit dünner Siedlungsdichte stehen. . . . Ob diese Bestandsschwankungen mit einem echten Massenwechsel gleichzusetzen sind, . . . dürfte allerdings noch unbekannt sein.“

In den Würzburger Untersuchungen war die Waldmaus das zweithäufigste Beutetier. Ihr Anteil an der Gesamtbeute zeigt zwar Höhepunkte, diese sind aber immer vom Feldmaus-Anteil abhängig und ihm jeweils entgegengesetzt gerichtet. Ein direkter Zusammenhang mit eigenen rhythmisch verlaufenden Bestandsänderungen läßt sich demnach bei der Waldmaus aus dem Kurvenbild nicht ableiten. Vielleicht zeigt der Kurvenverlauf nur an, daß die Waldmaus für die Sieboldshöhen-Eulen einfach eine Ersatznahrung in Tiefpunktjahren der Feldmaus darstellt, eine Nahrungsquelle, die immer in ausreichender Menge zur Verfügung steht und keine regelmäßig verlaufenden Schwankungen erkennen läßt. Das gleiche gilt für die Vögel, deren Gesamtkurve der der Waldmaus parallel verläuft.

Die Frage nach den Ursachen solcher Gradationen bei Wühlmäusen wie den Feldmäusen und Lemmingsen ist noch nicht geklärt. Äußere Einwirkungen, etwa durch Änderung des Kleinklimas, kommen wohl höchstens als Auslöser in Frage. FRANK (1953, 1956) gibt innere Gründe, nämlich einen Wechsel im Hormonhaushalt, an. Auch KREBS und MYERS (1974) halten endogene Faktoren für ausschlaggebend.

Danksagungen

Meinem Freund VICTOR WENDLAND möchte ich für seine Hilfe bei Entwurf und Durchsicht dieser Arbeit herzlich danken, ebenso Herrn WALTER FÜCHTBAUER für Hilfe bei der Abfassung des Manuskripts und Herrn DAVID UNGER für Mitarbeit beim Aufsammlen und Zerlegen der Gewölle.

Zusammenfassung

Von Waldohreulen, die regelmäßig in einem Park am Stadtrand von Würzburg überwintern, wurden 13 Jahre hindurch Gewölle gesammelt und analysiert. Die Zahlen der in den Gewölle gefundenen Feldmäuse, Waldmäuse und Vögel schwankten in regelmäßigen Jahreszyklen. Die beiden wichtigsten Beutetiere, Feldmaus und Waldmaus, machten zusammen einen weitgehend gleich bleibenden Anteil von 82–95 % der Gesamtnahrung aus; ihre Kurven, die diese Anteile chronologisch darstellen, verlaufen demnach spiegelbildlich: In Wintern großer Feldmaus-Beute wurden nur wenige Waldmäuse und Vögel erbeutet, und umgekehrt. Für die Feldmaus, deren Beuteanteil im Durchschnitt 69,5 % beträgt, kann man aus dem Beuteanteil der einzelnen Jahre auf den jeweiligen Bestand der Population schließen. Es ergaben sich die Höhepunktsjahre 1969, 1972, 1974, 1977, 1980; die Gradationen folgten also in einem Abstand von 3 Jahren, einmal von 2 Jahren. Die Schwankungen im Beuteanteil der Waldmaus sind eine Folge der Gradationen der Feldmaus und von diesen abhängig. Ein eigenständiger Rhythmus ist demnach bei der Waldmaus nicht erkennbar.

Literatur

- BECKER, K. (1955): Über Art- und Geschlechtsunterschiede am Becken einheimischer Spitzmäuse (*Soricidae*). *Z. Säugetierkunde* 20, 78–88.
- (1958): Die Populationsentwicklung von Feldmäusen (*Microtus arvalis*) im Spiegel der Nahrung von Schleiereulen (*Tyto alba*). *Z. Angew. Zoologie* 45, 403–431.
- BETHGE, E. (1975): Eulen im Würzburger Raum und ihre Ernährung, vor allem im Hinblick auf das Vorkommen von Kleinsäugetern. *Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg* 16, 19–34.
- BOHNSACK, P. (1966): Über die Ernährung der Schleiereule, *Tyto alba*, insbesondere außerhalb der Brutzeit, in einem westholsteinischen Massenwechselgebiet der Feldmaus, *Microtus arvalis*. *Corax* 1–4, 162–172.
- FRANK, F. (1953): Zur Entstehung übernormaler Populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus (*Microtus arvalis*). *Zool. J.* 81, 610–624.
- (1956): 5 Jahre Zyklenforschung an einheimischen Kleinsäugetern. *Beiträge z. Naturk. Niedersachsens, Weigold-Festschrift*, 88–95.
- KAUS, D. (1977): Zur Populationsdynamik, Ökologie und Brutbiologie der Schleiereule *Tyto alba* in Franken. *Anz. Orn. Ges. Bayern* 16, 18–44.
- KREBS, C. J.; MYERS, J. H. (1974): Population Cycles in Small Mammals. *Adv. Ecol. Res.* 8, 267–399.
- MOHR, ERNA (1954): Die frei lebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. Jena: VEB Gustav Fischer.
- ROCKENBAUCH, D. (1978): Brutbiologie und den Bestand steuernde Faktoren bei Waldkauz (*Strix aluco*) und Waldohreule (*Asio otus*) in der Schwäbischen Alb. *J. Orn.* 119, 429–440.
- WENDLAND, V. (1981): Cyclic Population Changes in Three Mouse Species in the same Woodland. *Oecologia* 48, 7–12.

Anschrift des Verfassers: ERICH BETHGE, Unterer Katzenbergweg 3/b, D-8700 Würzburg-H.

Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus (*Mus musculus domesticus* Ruddy)

II. Vergleichende Betrachtungen der Parental- und Filialgenerationen

Von M. W. SCHÄFER

Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität Frankfurt a. M.

Eingang des Ms. 5. 11. 1981

Abstract

*Analysis of exploratory behaviour in different strains and generations of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Ruddy). II. Comparative investigations of different generations*

Tested were white and grey strains of house mice kept under similar laboratory conditions demonstrating significant differences in their exploratory and escaping behaviour under "open-field" - conditions.

The behavioral strategies of the grey individuals still included distinctive changes from sitting and hiding to fast movements and jumping, expressing adaptations to natural conditions. The white strain lost the ability of effective escaping tendencies demonstrating phases of movement in continuity.

The hybrids of the F_1 - and F_2 -generations showed behavioral patterns of both parents in opposite combinations; although, however, some results pointed out a certain "dominant" influence of "wild" behaviour, i.e. the F_1 -hybrids especially appeared to be more equal to the grey parents, a fixed combination between coat colour and behaviour could not be found.

The differences between white and grey parents are interpreted as results of different times - and therefore different genetic patterns! - of inbred conditions which are resulting in decreasing avoidance strategies in the albinos.

Hybrid-generations are containing individuals of "mixed" types combining parameters of the parental generations with much more variability than fixed relations to their origin (combination of parental sexes) and coat colours. Therefore, parameters of exploration and neophobia are accepted as expressions of genetic effects but, based on a differentiated analysis of hybrid-behaviour, the interpretation of "wildness" as an outcome of some dominant genes is rejected.

Einleitung

Verschiedene Stämme der Hausmaus (NMRI-Albinos, graue „Wildformen“) aus identischen Haltungsbedingungen zeigen auf einer weitgehend deckungslosen Lauffläche („open-field“) deutliche quantitative Unterschiede in ihrem Explorationsverhalten (SCHÄFER 1982). In der vorliegenden Arbeit wird das Verhalten von F_1 -Hybriden aus reziproken Kreuzungsansätzen beider Stämme sowie von F_2 -Hybriden aus Kreuzungen der ersten Filialgenerationen unter dem Aspekt genetischer Grundlagen vergleichend geprüft.

Zur Methodik der Verhaltensaufnahme und zur Klassifizierung der abgekürzt aufgeführten Verhaltensparameter siehe Teil I, Kap. „Material und Methode“

Ergebnisse

„Erstarrtes Sitzen“ und „klebendes Laufen“

Zwei gut abgrenzbare Verhaltensweisen sind das „erstarrte Sitzen“, ein bewegungsloses Verharren in relativ beliebiger Körperstellung und das „klebende Laufen“, eine zögernde,

mit Schnupern und starker Körperstreckung einhergehende Fortbewegungsart. Bereits qualitativ sind die beiden Parentalstämme „weiß“ und „grau“ nach Auftreten dieser beiden Verhaltensformen trennbar: Weiße Tiere (w, w') zeigen nie erstarrtes Sitzen, graue (g, g') nie klebendes Laufen.

Prüft man nun jeweils den prozentualen Anteil der Individuen, die in den Filialgenerationen die genannten Verhaltensweisen zeigen, so lassen sich Hinweise auf Beziehungen zur Fellfärbung, zum Geschlecht der Elterntiere oder zum Heterozygotiegrad in der Parentalgeneration entnehmen. So liegt der Anteil erstarrt sitzender Individuen der F_1 bei Tieren mit grauer Mutter ($F_1 [g]$) höher als bei solchen mit weißer ($F_1 [w]$), graue wie weiße Tiere der F_2 (gF_2, wF_2) mit dieser Verhaltensweise sind auffindbar, der Anteil grauer Individuen ist jedoch in beiden Fällen größer (Abb. 1B).

„Klebendes Laufen“ findet sich unabhängig von der Kombination der Elterntiere jeweils etwa nur bei 10 % der F_1 , in der F_2 liegt der Anteil bei weißen wie grauen Tieren mit weißer Großmutter (im folgenden als $wF_2[w]$ und $gF_2[w]$ bezeichnet) höher als bei den Gruppen wF_2 und gF_2 mit grauer Großmutter. In jedem Fall scheint auch die Fellfärbung additiv Wirkung zu zeigen: So finden sich mehr Tiere der $F_2(w)$ mit „klebendem Laufen“ als solche der $F_2(g)$, jedoch liegt der Anteil der $wF_2(w)$ wie auch der $wF_2(g)$ jeweils höher als der der zugehörigen grauen Tiere $gF_2(w)$ und $gF_2(g)$. Ein Summationseffekt kann dahingehend vermutet werden, daß von den Tieren der $wF_2(w)$ 2/3, von jenen der $gF_2(g)$ jedoch nur etwa 1/20 „klebendes Laufen“ zeigen (Abb. 1B).

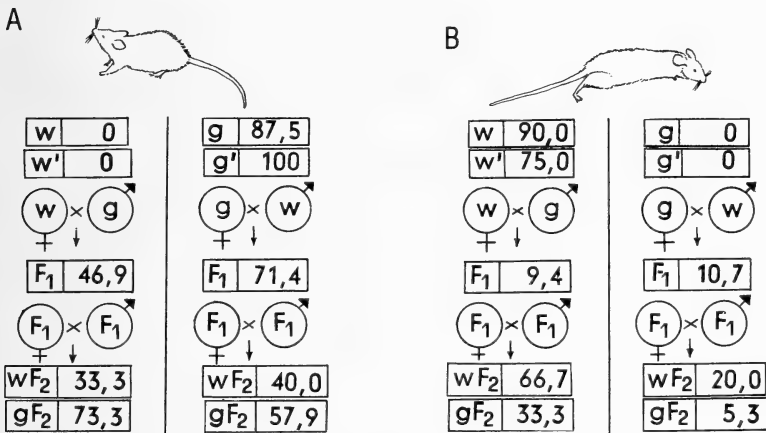


Abb. 1. Prozentuale Anteile an Individuen verschiedener Gruppen und Generationen, die „erstarrtes Sitzen“ (A) und „klebendes Laufen“ (B) zeigen. Die jeweils linken Spalten geben die Verteilungen aus der Kreuzung weißer Weibchen mit grauen Männchen wieder, die rechten Spalten den reziproken Ansatz. w' und g' repräsentieren transplantierte Individuen, wF_2 und gF_2 weiße bzw. graue Tiere der zweiten Filialgeneration. (Stichprobenumfänge entspr. Tab. 1, SCHÄFER 1982)

Vergleich der Parentalgenerationen w und g mit den Filialgenerationen F_1 und F_2

In den Abb. 2 und 3 sind die Ergebnisse eines relativ pauschalen Vergleichs aufgeführt, der die Werte der Gruppen w und g sowie der gesamten F_1 ($F_1[w] + F_1[g]$) und der gesamten F_2 ($wF_2[w] + gF_2[w] + wF_2[g] + gF_2[g]$) umfaßt.

Pro Vierergruppe wurde auf signifikante Unterschiede mittels des H-Tests (KRUSKAL und WALLIS, modifiziert nach RAATZ 1966) geprüft, im Falle eines signifikanten H -Wertes wurde paarweise der Vergleich nach NEMENYI (in SACHS 1978) angewandt; Signifikanzniveau 0,01.

Die zusammenfassende Wertung der statistischen Vergleichsverfahren innerhalb der Vierergruppen sowie paarweiser Vergleiche ergibt im einzelnen folgendes Bild:

Für die Parameter $a.B.$, $t/a.B.$ und $t/i.B.$ sowie „Urin“ sind keine Unterschiede sicherbar.

Für die Gruppen w und g sind in sieben Fällen paarweisen Vergleichs keine Unterschiede sicherbar.

Signifikant größere Anteile zeigen die weißen Tiere bei „Schnuppern“ und „Putzen“ (t/Sch , t/P ; Sch/Akt , P/Akt), auch erreicht die aktiv verbrachte Zeit höhere Werte (Akt), die mittlere Dauer t/Akt ist allerdings nicht von jener der grauen Tiere signifikant verschieden, da offenkundig die weißen Individuen eine größere Anzahl aktiver Verhaltensweisen zeigen. Umgekehrt sitzen die grauen Mäuse mehr und länger (Sit und t/Sit , Abb. 2 und 3), wodurch die mittlere Dauer der gesamten Verhaltensweisen größer wird (t/Ges , Abb. 3). Auch nimmt dadurch der Anteil der Bewegungen an der verbleibenden aktiven Zeit genauso zu wie die Zahl überlaufener Felder der Versuchsfläche während der Aktivität (Bew/Akt und $F/akt.min$). Schließlich nehmen Aktivitäten am Becher ($a.B./Akt$) ebenfalls einen größeren Anteil ein. Besonders zu betonen ist die hohe Sprungaktivität der grauen Tiere (Abb. 3), während die weißen fast nie springen (ein Tier einmal).

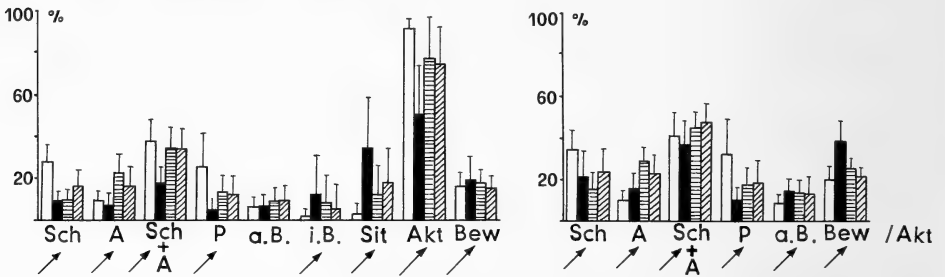


Abb. 2. Vergleich der Gruppen w (weiße Säulen), g (schwarze Säulen), F_1 (waagerechte Schraffur) und F_2 (Schrägschraffur) bezüglich der Dauer verschiedener Verhaltensweisen, aufgetragen als mittlerer Prozentwert mit Standardabweichung der Gesamtbeobachtungszeit (linkes Diagramm) und bezüglich der Dauer als mittlerer prozentualer Anteil der Aktivitätszeit (rechtes Diagramm). Die Existenz signifikanter Unterschiede innerhalb der jeweiligen Vierergruppen wird pro Verhaltensparameter durch einen Pfeil gekennzeichnet. Weitere Erläuterungen im Text sowie im Kapitel Material und Methode, SCHÄFER 1982

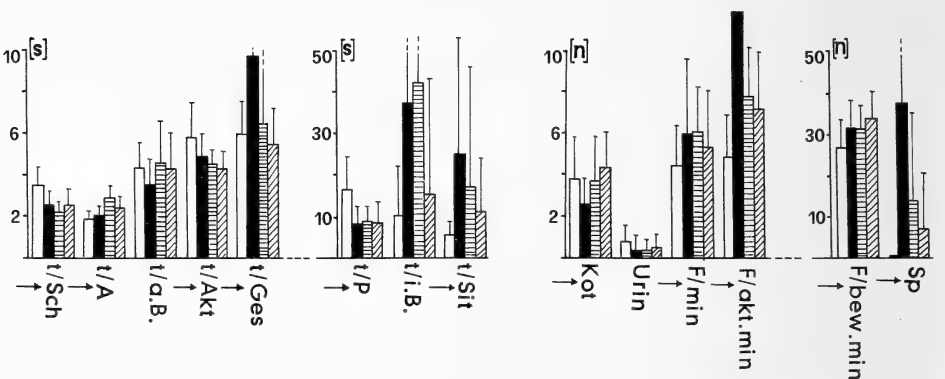


Abb. 3. Vergleich der Gruppen w , g , F_1 und F_2 (Säulen entspr. Abb. 2 zugeordnet) bezüglich der mittleren Dauer verschiedener Verhaltensweisen in Sekunden (linkes Diagramm) sowie der mittleren Anzahl der Ereignisse „Kot“, „Urin“, „überlaufene Felder“ pro verschiedener Zeitintervalle und „Springen“ (rechtes Diagramm). Signifikante Unterschiede durch Pfeile gekennzeichnet. Weitere Erläuterungen im Text

Setzt man die mittlere Dauer der Aktivität ins Verhältnis zur Dauer der gesamten Verhaltensweisen, so ergibt sich für w : $t/Akt : t/Ges = 0,98$, für g : $0,49$. Die aktiven Verhaltensweisen dauern also bei den weißen Tieren etwa genauso lang wie die inaktiven, bei den grauen sind letztere deutlich länger.

Weißer Mäuse putzen sich mehr, schnuppern mehr und sind insgesamt weniger mobil als graue Tiere, diese verbringen einen größeren Teil der Beobachtungszeit bewegungslos, zeigen jedoch größere Mobilität in den verbleibenden aktiven Phasen. Die beiden Parentalgenerationen sind damit deutlich im Explorationsverhalten unterscheidbar. Hinweise auf eine genetische Basis dieser Befunde sollten den Daten der Filialgenerationen entnommen werden können.

Aus den in Abb. 2 und 3 dargestellten Daten ergeben sich unter Anwendung des H -Testes lediglich Hinweise auf mögliche signifikante Unterschiede innerhalb der Vierergruppe $w-g-F_1-F_2$, der sich anschließende paarweise Vergleich läßt eine Gruppierung der Befunde aller jeweils signifikanten Unterschiede wie folgt zu:

1. w und g sind unterschiedlich, F_1 und F_2 sind voneinander und von einer der Parentalgenerationen nicht unterscheidbar. Dies gilt zum einen für P/Akt , t/Sch und t/P , wo die Filialgenerationen nicht voneinander und nicht von g zu unterscheiden sind und ihre Werte einheitlich unter denen der weißen Tiere liegen; es gilt also:

$$(F_1 = F_2 = g) < w.$$

Umgekehrt gilt für Springen: $(F_1 = F_2 = g) > w$.

Für $Sch + A$ gilt: $(F_1 = F_2 = w) > g$, für t/Ges und $a.B./Akt$: $(F_1 = F_2 = w) < g$, und mit Einschränkung für t/Akt : $F_1 = F_2 = g < w$ bzw. für $F/bew.min$: $F_1 = F_2 = g > w$.

2. w und g sind unterschiedlich, F_1 gleicht einer Parentalgeneration, F_2 liegt wertemäßig dazwischen; dies gilt für Sch : $w > (g = F_1 < F_2)$, für t/Sit : $w < (g = F_1 > F_2)$, allerdings sind hier F_1 und F_2 nicht signifikant trennbar, und schließlich mit einer gewissen Abweichung für Bew/Akt : $g > (w = F_2 < F_1 = F_2)$, d.h. die F_1 -Werte liegen zwar zwischen jenen der grauen und weißen Tiere, allerdings ist die F_2 zwischen w und g liegend, von F_1 nicht signifikant trennbar und auch nicht von w !
3. w und g sind unterschiedlich, die Filialgenerationen liegen mit \pm mittleren Werten zwischen den Eltern; entsprechend gilt für P und Akt : $w > F_1 = F_2 > g$ und für Sit und $F/akt.min$: $w < F_1 = F_2 < g$.
4. w und g sind relativ gleich, in den Filialgenerationen treten stärkere Merkmalsausprägungen auf. So gilt für A : $w = g < F_1 = F_2$, für A/Akt und t/A : $w = g < F_1 > F_2$. Schließlich gilt für die Parameter $Sch + A/Akt$ und „Kot“, daß w , g und F_1 nicht voneinander sicherbar sind, auch F_1 und F_2 nicht, wohl aber F_2 signifikant größere Werte zeigt als g , und für Sch/Akt , daß die weißen Tiere mehr schnuppern als g und F_1 , allerdings nicht signifikant trennbar von F_2 sind, die wiederum einen größeren Wert zeigt als g und F_1 .

Datenverteilungen der Filialgenerationen

Sicherbare Unterschiede zwischen $F_1(w)$ und $F_1(g)$ sind geeignet, mögliche Beziehungen zur Kombination der Elterntiere zu liefern, wobei mit dem U -Test (in MÜHLENBERG 1976 und SACHS 1978) für $p < 0,01$ geprüft wurde. In der vorliegenden Stichprobe sind die F_1 -Hybriden weißer Mütter durch eine höhere „Schnupperrate“ ausgezeichnet. D.h. gegenüber $F_1(g)$ haben die Parameter Sch , $Sch + A$, Sch/Akt und $Sch + A/Akt$ den höheren Anteil, entsprechend der längeren Dauer einer „Schnupperfolge“ (t/Sch). Gleichsinnig verhalten sich die mobilitätsbezogenen Parameter Bew , Bew/Akt , F/min , $F/akt.min$ und $F/bew.min$, die alle jene der $F_1(g)$ übertreffen.

Auch in der F_2 finden sich für „Bewegung“ und überlaufene Felder (Bew , Bew/Akt und F/min) die größeren Werte bei den von weißen Weibchen abstammenden Tieren ($F_2[w]$). Die $F_2(g)$ liefert hingegen größere Werte für Putzen als Aktivitätsanteil (P/Akt) und für

Sitzen (*t/Sit*). Unter Berücksichtigung zunehmender Heterozygotie der Hybriden und möglicher Heterozygotie der Eltern müssen mögliche Hinweise auf eine „Geschlechtskopplung“ (besser heterosomaler Einfluß) spärlich und widersprüchlich erscheinen.

Sicherbare Unterschiede zwischen wF_2 und gF_2 (*U-Test*) prüfen abstammungsunabhängig die Beziehungen zwischen Fellfarbe und Verhalten, also eine mögliche Albinismuskopplung: Es ergibt sich eine höhere Schnupperrate (*Sch*) der weißen Tiere, sowie eine unterschiedliche, allerdings so nicht sicherbare Anzahl der Sprünge (*Sp*). Eine Sichtung der Individuen ergab, daß 37 % der Tiere der gF_2 nicht sprangen, bei wF_2 sprangen 57 % der Tiere nicht. Der unterschiedliche Anteil dieser „Null-Ereignisse“ in den beiden Gruppen ist nach LACHENBRUCH (1976) mit $p < 0,01$ signifikant ($L = 9,47 > 9,21 = \chi^2$), die grauen Tiere der F_2 sind also „sprungfreudiger“.

Damit sind lediglich zwei Parameter zwischen wF_2 und gF_2 sicherbar, Verhaltensweisen, die in stärkerer Differenz zwischen den Parentalgenerationen ganz entsprechend ausgeprägt sind.

Eine quasi kombinierte Aufschlüsselung der F_2 kann schließlich nach Abstammung und Fellfärbung vorgenommen werden: $wF_2(w)$, $gF_2(w)$, $wF_2(g)$ und $gF_2(g)$. Die Prüfung auf Signifikanz auftretender Unterschiede innerhalb der genannten Vierergruppe liefert zwar in vier Fällen (lediglich!) statistisch begründbare Aussagen (*H-Test*), und zwar bezüglich Schnupperrate (*Sch*), mittlere Sitzdauer (*t/Sit*), Bewegungsdauer (*Bew*) und Aktivitätsanteil (*Bew/Akt*). Insgesamt folgen jedoch die Datenverteilungen der Verhaltensparameter nicht jener groben Einteilung der zweiten Filialgeneration nach Abstammung und Fellfarbe, vielmehr nehmen die auftretenden „widersprüchlichen Kopplungen“ gegenüber den Unterschieden zwischen den Parentalgenerationen den größten Wertanteil ein.

Tabelle 1 faßt die sicherbaren Unterschiede in den Datenverteilungen der Filialgenerationen zusammen.

Diskussion

Ausgangspunkte und Begründung der vorgenommenen Verhaltensprüfungen an Filialgenerationen reziproker Kreuzungsansätze weißer und grauer Hausmäuse ergaben sich zunächst aus dem Nachweis deutlicher Unterschiede in den Explorationsstrategien der Parentalstämme und weiterhin aus der nachgewiesenen Bedeutungslosigkeit von Aufzuchtbedingungen und sozialem Umfeld (SCHÄFER 1982).

Neben postnatalen Umwelteinflüssen sind weiterhin Faktoren der Ontogenie als mögliche Einwirkungen der „Umwelt“ des Uterus auf die Ausdifferenzierung körperlicher wie verhaltensphysiologischer Eigenschaften zu bedenken. Zweifellos wurden diese Einflüsse oft unterschätzt bzw. nur im Falle aufgetretener Mißbildungen, die die Ausprägung genetisch „intakter“ Programme verhinderten oder modifizierten, beachtet. Tatsächlich sind jedoch bis hinaus zum Menschen morphologische wie psychologische Folgen pränataler Entwicklungsbedingungen z. B. bei der Ausbildung der Geschlechtsidentität zu berücksichtigen (MONEY und EHRHARDT 1975). Neben anderen, später darzustellenden Befunden, sind bezüglich der Verhaltensmuster „erstarrtes Sitzen“ und „klebendes Laufen“ Unterschiede auffindbar, die neben pauschaler Korrelation zur Pigmentierung auch solche zur Herkunft, vereinfacht zur Fellfarbe der Eltern bzw. Großeltern in reziproker Geschlechtskombination erkennen lassen könnten. Vergleiche der Filialgenerationen $F_1(w)$ und $F_1(g)$ sind zwar nicht geeignet, Aussagen über postnatale Einflüsse zu machen, da bis zur Entwöhnung beide Elternteile anwesend waren. Der Vergleich solcher Generationen aus reziproken Kreuzungsansätzen kann jedoch zur Prüfung pränataler Einflüsse im Sinne „geschlechtsgekoppelter“ (besser heterosomal fixierter) Vererbung herangezogen werden (siehe auch BROADHURST 1961). Voraussetzungen sind der Nachweis der Bedeutungslosigkeit postnataler Einwirkungen (s. Transplantationen) und das Fehlen geschlechtsspezifischer Verhaltensunterschiede. Tatsächlich unterscheiden sich Weibchen und Männchen

Tabelle 1

Beispiele zur Datenverteilung in den Filialgenerationen

Aufgeführt sind jene Parameterwerte, die im paarweisen Vergleich signifikante Unterschiede aufweisen. Nähere Erläuterungen s. Text bzw. Kap. Material und Methode, SCHÄFER 1982

Gruppe	n	Parameter				
		Sch	Sch + A	Bew.	Sch/Akt	Sch + A/Akt
$F_1(w)$	32	12,8 ± 4,7	37,0 ± 10,2	20,6 ± 5,6	16,6 ± 6,1	46,5 ± 7,6
$F_1(g)$	28	9,8 ± 2,9	32,3 ± 10,2	17,3 ± 5,1	14,7 ± 9,5	43,2 ± 7,5
		Bew/Akt	t/Sch	F/min	F/akt.min	F/bew.min
$F_1(w)$	32	26,1 ± 5,8	2,3 ± 0,4	6,9 ± 2,2	8,8 ± 2,2	33,5 ± 4,1
$F_1(g)$	28	23,1 ± 4,4	2,0 ± 0,5	5,1 ± 1,9	6,8 ± 1,8	29,3 ± 5,8
		Bew	P/Akt	Bew/Akt	t/Sit	F/min
$F_2(w)$	48	17,8 ± 5,8	14,8 ± 9,2	22,7 ± 4,7	9,1 ± 10,8	6,1 ± 3,0
$F_2(g)$	29	12,4 ± 4,2	22,5 ± 12,7	18,1 ± 4,9	16,2 ± 14,9	4,3 ± 1,8
		Sch	Sp			
w F_2	28	20,8 ± 7,8	2,3 ± 4,3	-	-	-
g F_2	49	15,0 ± 5,6	9,5 ± 15,9			
		Bew				
g $F_2(w)$	30	17,8 ± 5,4				
g $F_2(g)$	19	12,2 ± 4,5				
		Bew/Akt				
g $F_2(w)$	30	23,5 ± 4,3				
w $F_2(g)$	10	17,2 ± 4,2				

(gleicher Gruppen, w oder g) im open-field-Verhalten nicht. Die Tatsache, daß bei den $F_1(w)$ -Hybriden eine weiße Mutter bis zur Entwöhnung anwesend war, im Falle der $F_1(g)$ jedoch ein weißer Vater ist deshalb nicht von Belang. Liegen also verhaltensrelevante Genomanteile ganz oder zu einem Teil auf dem weiblichen Geschlechtschromosom, so sollten die Nachkommen mehr ihren Müttern ähneln. Die heterosomale Fixierung kann jedoch nur als wahrscheinlich gelten, wenn uteruspezifische Einflüsse auf den Keim ausgeschlossen wurden. Hierbei kommt erschwerend der notwendig höhere Heterozygotegrad der Hybriden gegenüber ihren Eltern hinzu. Dieses Problem versuchten DEFRIES et al. (1967) durch die Transplantation von Ovarien ingezüchteter Spender in hybride Empfänger zu lösen. Als Ergebnis entstanden so ingezüchtete Nachkommen, die von Hybrid-Müttern ausgetragen wurden und deren open-field-Verhalten mit dem ingezüchteter Nachkommen, die von ihren genetischen Müttern geboren worden waren, verglichen werden konnte. Es ergaben sich in keinem Fall Hinweise darauf, daß prä- oder postnatale, durch die Mutter erzeugte Effekte das Verhalten beeinflussen. In diesem Sinne könnte man bezüglich in dieser Arbeit aufgefundener Unterschiede zwischen Nachkommen reziproker Kreuzungsansätze der Deutung als heterosomal fixierter Vererbung den Vorzug geben. Dabei ist selbstverständlich nicht an die „klassischen“ Beispiele geschlechtsgebundener Vererbung gedacht, die ja auf der Basis zweier Allele (z. B. „gesund“ und „Bluter“) die Gültigkeit MENDELScher Regeln lehrbuchhaft demonstrieren. Es sollte lediglich herausgestellt werden, daß die reziproke Gruppierung weißer und grauer Elternteile zuordbare unterschiedliche Merkmalsverteilungen in der F_1 und/oder F_2 bewirken kann, wobei

natürlich der Heterozygotiegrad von Filialgeneration zu Filialgeneration ansteigt und mangelnde Homozygotie schon für die Parentalgenerationen der weißen und ganz besonders der grauen Tiere zu berücksichtigen ist. So steht zwar fest, daß Tiere der Gruppe *w* niemals „erstarrt sitzen“ und Tiere der Gruppe *g* niemals „klebend laufen“, das heißt jedoch umgekehrt nicht, daß diese Eigenschaften bei sämtlichen Individuen der jeweils anderen Gruppe (also 100 %) vorhanden wären. Auch ist keine Aussage darüber möglich, welche Allel-Anzahlen und -Kombinationen letztlich die phänotypische Ausprägung bedingen und wie sich diese bei F_1 - und F_2 -Heterozygotie durchzusetzen vermögen. So ist der Nachweis abstammungsspezifischer Einflüsse bezüglich der Parentalgenerationen (neben solchen der Pigmentierung) zwar anhand der Befunde der Abb. 1A und B in Erwägung zu ziehen, nicht jedoch die Isolation einfacher „mendelnder“ Erbgänge. Für *Rattus norvegicus* wurde übrigens eine an die Geschlechtschromosomen gekoppelte Vererbung bezüglich des open-field-Verhaltens von wilden und Labor-Ratten in reziproker Kreuzung weitgehend ausgeschlossen (PRICE und LOOMIS 1973).

Offenbar erweist sich, daß der Homozygotie-Grad beider Parentalgenerationen für die gemessenen Verhaltensparameter nicht eindeutig festlegbar ist; das Ziel der vorliegenden Untersuchung wird primär durch die Frage des wahrscheinlichen Nachweises erbgebundener Verhaltensweisen bestimmt und nicht durch die Aufdeckung von Erbgängen, die erst im zweiten Schritt, aufbauend auf wahrscheinlicher Genomfixierung zu erfolgen hat. Der Homozygotiegrad bezüglich der Pigmentierung (grau versus Albino) liegt jedoch eindeutig fest. Die Frage, ob Verhaltensweisen in Kopplung entsprechend vorliegen, also analog der dominant-rezessiven „grau-weiß-Vererbung“, muß jedoch weitgehend verneint werden, da mit zunehmender Hybridisierung widersprüchliche Kombinationen (z. B. weiße Tiere mit erstarrtem Sitzen und höherer Sprungrate) auftreten, also zunehmend auch Austauschprozesse und Aufhebungen möglicher Kopplung erreicht werden.

Auch für die in Abb. 1 dargestellten Abhängigkeiten zwischen reziproken Elternkombinationen und ungleichen Merkmalskombinationen der Hybriden können alternativ ungleiche (und unbekannt) Homozygotiegrade der Parentalindividuen verantwortlich gemacht werden: Da z. B. weiße Tiere der Parentalgeneration niemals „erstarrt sitzen“, graue jedoch überwiegend, können u. a. folgende Gen-Beziehungen hypothetisch formuliert werden:

1. „Erstarrtes Sitzen“ wird durch ein dominantes Gen *E* bedingt, Tiere ohne diese Eigenschaften sind homozygot rezessiv (*ee*). Da die Tiere der F_1 nicht alle „erstarrt sitzen“, müssen heterozygote graue Tiere (*Ee*) in der Parentalgeneration vorhanden gewesen sein, und zwar neben homozygoten Individuen (*EE*).
- 2a. Aus $P = ee \times EE$ entsteht die F_1 einheitlich als *Ee*, 100 % der Individuen „sitzen erstarrt“, die F_2 (aus $F_1 \times F_1 = Ee \times Ee$) liefert zu 75 % „erstarrt sitzende“ Tiere (*Ee* und *EE*) und zu 25 % Tiere ohne diese Eigenschaft (*ee*).
- 2b. Aus $P = ee \times Ee$ entsteht die F_1 uneinheitlich als *Ee* (50 %) und *ee* (50 %), die F_2 kann zu 100 % nicht „erstarrt sitzen“ (*ee* aus $F_1 \times F_1 = ee \times ee$) oder zu 50 % „erstarrt sitzen“ (*Ee* neben *ee* aus $F_1 \times F_1 = Ee \times ee$) oder schließlich zu 75 % „erstarrt sitzen“ (*Ee* und *EE* neben *ee* aus $F_1 \times F_1 = Ee \times Ee$).

Da nun aus laufenden Zuchten jeweils Stichproben der einzelnen Gruppen und Generationen entnommen wurden, muß bezüglich der jeweils vorhandenen Parentalgenerationen mit unterschiedlichen Genotypen in verschiedenen Kombinationen gerechnet werden. Es läßt sich dann leicht ableiten, daß die in Abb. 1 dargestellten Unterschiede lediglich Folgen dieser unterschiedlichen Kombinationen sind, wobei die Annahme eines dominanten Gens für „erstarrtes Sitzen“ natürlich ohne weiteres als Simplifizierung abgetan werden könnte. Für die Werteverteilungen des „klebenden Laufens“ sind analoge Betrachtungen anzustellen. Wichtig erscheint dennoch, daß die Pigmentierung in der F_2 jeweils die Wichtung der Merkmalsausprägungen parentalkonform verschiebt (weiße Tiere in jeder F_2 enthalten weniger „erstarrt sitzende“ und mehr „klebend laufende“ Individuen als ihre grauen

Geschwister), eine strenge Kopplung mit der Pigmentierung ist jedoch eindeutig abzulehnen.

Zur Problematik möglicher Kopplungen zwischen Verhaltensmustern, maternalen Effekten und/oder Albinismus sei ergänzend auf weitere Befunde hingewiesen. In der F_1 ermittelbare Unterschiede könnten bei fünf Parametern auf maternale Einflüsse hindeuten, wobei diese Parameter sämtlich das Schnuppen betreffen. Fünf andere Meßwerte bezüglich der Bewegungsaktivität stehen dem jedoch entgegen. In der F_2 schließlich ergibt sich eine positive Korrelation zu deren Großmüttern in nur einem Fall. In vier anderen Vergleichsmöglichkeiten ist das Resultat negativ. Auf die möglichen Beziehungen von mangelnder Homozygotie und entsprechenden (scheinbaren) Widersprüchlichkeiten der Merkmalsverteilungen wurde bereits oben hingewiesen.

Die weißen Nachkommen in der F_2 springen weniger und schnuppen mehr als ihre grauen Geschwister. Auch zeigen die Parameter der Fortbewegungsart und des Sitzens (siehe oben) sowie die der Latenzzeiten (SCHÄFER 1982) Entsprechungen zwischen den Individuen der zweiten Filialgenerationen und den ihnen jeweils gleich gefärbten Parentalstämmen. Hingegen sind die Gruppen wF_2 und gF_2 bezüglich ihrer Bewegungsaktivität gleich. Allerdings gibt FULLER (1967) hier einen Unterschied an, berichtet jedoch von gleichen Aktivitäten beider Gruppen im Laufrad. Nun ist zu bedenken, daß die Pigmentlosigkeit der Albinos auch Schutzlosigkeit gegenüber Strahlung bedeutet, hohe Lichtintensitäten entsprechend für Albinos aversive, mit Verharren beantwortete Stimuli darstellen und Unterschiede in der Bewegungsaktivität zwischen grauen und weißen Formen durch die Anwendung von Rotlicht egalisiert werden können (FULLER und THOMPSON 1978). Bezüglich erhöhter Streßanfälligkeit der Albinos schließt z. B. FULLER (1967) durchaus auf eine Kopplung des Locus für Albinismus mit verhaltensbestimmenden Loci. Aus (bislang unveröffentlichten) vergleichenden Untersuchungen des Labyrinthlernens grauer und weißer Stämme ist auch dem Verfasser eine solche erhöhte Streßsensibilität der Albinos bekannt, die durchaus zu Todesfällen führen kann. Ob die erhöhten Kot- und Urinwerte der Albinos streß- oder lediglich stoffwechselbezogen sind, wäre differenziert zu prüfen.

Der primäre Geneffekt der Pigmentlosigkeit liegt jedenfalls im Mangel an Phenoloxydase (Tyrosinase), der das Ausbleiben der Melaninbildung zur Folge hat. Auch wird die Aktivität der Dopa-Oxydase gesenkt und damit die Noradrenalin-Bildung beeinflusst. Beziehungen zu Streß- und anderen Verhaltensreaktionen sind zu vermuten. Allerdings sind die zentralnervösen Auswirkungen der genannten Veränderungen bislang nicht aufgedeckt worden (KARLSON 1967; FULLER 1967; FULLER und THOMPSON 1978).

Domestizierte Formen zeigen allgemein in höherer Frequenz Abwandlungen der Pigmentierung und Albinismus, da die fitnessmindernde Auffälligkeit bei Übernahme in den Hausstand bedeutungslos wird. Geringere Erregbarkeit (auch in den wF_2 -Gruppen im open-field erkennbar) und reduziertes Fluchtverhalten sind geradezu züchterisch erwünscht, die künstliche Selektion wird also Genfrequenzen dieser Wirkungen erhöhen. So deutet etwa HEMMER (1978) auch die gering ausgeprägte Tagesperiodik weißer Mäuse gegenüber pigmentierten und Wildformen als Haustiermerkmal im Sinne erwünschter permanenter Aktivierbarkeit. DEFRIES et al. (1978) berichten schließlich über Selektionswirkungen auf hohe bzw. niedrige Aktivität über 30 Generationen: die auf niedrige Aktivität gezüchteten Linien bestanden ab der 8. bzw. 23. Generation nur noch aus Albinos. Ob hierin direkte Genwirkungen des Albinismus-Locus, Gen-Kopplungen im weiteren Sinne oder Parallelerscheinungen der inzuchtbedingten Homozygotie-Steigerung zu sehen sind, ist einstweilen nicht entscheidbar.

Da Gefangenschaft, Haltungs- und Zuchtbedingungen im Labor durchaus Verhalten zu ändern vermögen, muß natürlich allgemein nach der Zulässigkeit des Vergleichs weißer und grauer Formen im Sinne des Gegensatzes „domestiziert-wild“ gefragt werden. Nach SMITH und CONNOR (1978) ergaben sich beim Verhaltensvergleich „wilder“ Mäuse der 3. und der 13. gezüchteten Generation keine Änderungen, die nicht auch in mindestens einem

Stamm parallel gehaltener Inzuchtstämme auftraten. Laborhaltung vermag also heterozygote Wildpopulationen über zahlreiche Generationen genetisch stabil und gegenüber freilebender Vorfahren identisch zu halten. Untersuchungen an frischen „Wildfängen“ sind wegen der Stressoren der Gefangenschaft und des Eingewöhnungsprozesses auf keinen Fall sinnvoll.

Die Resultate der vorliegenden Arbeit weisen die grauen Mäuse als Individuen aus, die einen größeren Teil der Versuchsdauer bewegungslos sitzend verbringen, in der übrigen Zeit jedoch höhere Mobilität, Springen und intensivere Beschäftigung mit dem Becher zeigen als weiße Mäuse. Diese schnuppern mehr und sind fast ständig aktiv, erreichen jedoch durch ihre kontinuierlich-verzögernde Fortbewegungsart ein geringeres Mittel zurückgelegter Strecken sowie erhöhte Putzfrequenzen. Die hier untersuchten grauen Tiere ordnen sich dabei durchaus dem Typus einer Wildart zu, auch wenn einschränkend die kommensale Hausmaus eher als Zwischenstadium zwischen Wild- und Haustier mit zu berücksichtigendem Verhaltenspolytypismus anzusehen ist (FRICK und NORD 1963; PLOMIN und MANOSEVITZ 1974). Wildtiere sind allgemein durch hohe Fluchttendenz (HEDIGER 1938) zu charakterisieren, für die unter starkem Feinddruck stehenden Muriden gilt dies besonders. So ergibt sich für die freilebende Maus die grundsätzliche Ambivalenz zwischen kryptischem Verhalten und der Notwendigkeit, neue Territorien und Nahrungsquellen durch Exploration unter Aufgabe der Deckung zu erschließen. Das aktive Erkunden wird dabei immer wieder von Deckungssuche und Verharren (bewegungsloses Sitzen in gespannter Aufmerksamkeit) unterbrochen (BROCK 1934; SCHLEIDT 1951). Die Vertrautheit mit der zunächst unbekanntem Umgebung wird dabei durch Markierungsverhalten gesteigert (EIBL-EIBESFELDT 1958). Entsprechend betont die „Zwei-Faktoren-Theorie“ nach MONTGOMERY (zit. in RUSSELL 1973) die Ambivalenz zwischen Erkundungs-, „Trieb“ und „Furcht“, als deren Resultierende das Ausmaß der Explorationsaktivität erscheint. In dieser Situation unterbleiben andere Verhaltensweisen, wie z. B. Komfortverhalten. Individuen ohne genetische Fixierung der geschilderten angepassten Strategien erfahren „automatisch“ Fitnessminderungen, wenn etwa Feindvermeidung erst gelernt werden müßte.

Demgegenüber zeigt die weiße Maus deutliche Verluste kryptischer Reaktionen („Sitzen“, „erstarrtes Sitzen“), Zunahme des Komfortverhaltens („Putzen“) bei schneller Habituation („Gewöhnung“) und hohe Schnupperraten zur Kompensation der größeren Unbeweglichkeit als Folge der Größen- und Gewichtszunahme. Die Ursache der letzteren Eigenschaft ist dabei durch Verhaltensprotokolle am normalen Haltungskäfig mit unbegrenztem Futtermittel leicht zu ermitteln. Die weißen Tiere der Parentalgeneration fressen ganz einfach mehr und länger als graue Formen. Bemerkenswert ist, daß andererseits weiße Tiere der F_2 sich gewichtsmäßig nicht mehr von ihren grauen Geschwistern unterscheiden und alle Filialgenerationen etwa intermediär (nach ihren Gewichtsdaten, s. SCHÄFER 1982) zwischen den Eltern liegen. Als Kuriosum sei angemerkt, daß F_1 -Hybriden nicht nur etwa halb so viel wie graue Tiere springen, sondern – bedingt durch ihr höheres Gewicht – auch nur halb so hoch!

Prüft man die Verteilung von Merkmalen, die signifikante Unterschiede zwischen Filial- und Parentalgenerationen erkennen lassen, so entfallen 56,8 % auf Unterschiede zu den weißen Eltern. Pauschal erscheinen demnach Hybriden den grauen Stammformen ähnlicher. Die Zuordnung wird allerdings mit zunehmender Hybridisierung (F_2 !) auch zunehmend uneinheitlicher. Verhaltensmuster beider Elterngruppen treten in Mischung und „widersprüchlichen“ Kombinationen („Springen“ + „klebendes Laufen“) auf, wobei die Streuung der Gesamt- F_2 im Bereich der w -, g - und F_1 -Gruppen bleibt. Auf angedeutete Zweigipfligkeiten kann bislang nicht eingegangen werden. Bei der einleitend angesprochenen Alternative, ob „Wildheit“ auf wenige dominante Gene rückführbar ist oder vielmehr ein multifaktorielles Charakteristikum darstellt, muß zweifellos letzterer Möglichkeit der Vorzug gegeben werden. Der Nachweis der genetischen Fixierung von Anteilen des Erkundungsverhaltens gelingt gerade mittels des Nachweises gesteigerter Heterozygotie in

den Filialgenerationen. Die relativ beliebige Kombinierbarkeit der Verhaltensmerkmale weist dabei den experimentellen Ansatz nicht als Nachweismöglichkeit starrer Kopplungen an den Albinismus aus, sondern vielmehr als Vergleichsmöglichkeit eines stärker domestizierten Stammes (der „zufällig“ weiß ist) mit einem Stamm, der Wildformereigenschaften unter kurzzeitiger Laborhaltung bewahrte.

Im Vergleich erweisen sich zahlreiche Komponenten des Explorationsverhaltens entsprechend ihrem Stellenwert unter natürlichen Bedingungen als genetisch fixiert. Eine höhere Differenziertheit der Verhaltensanalyse bewirkt jedoch, daß „Wildtierverhalten“ als komplexes Mosaik erscheinen muß, für dessen einzelne Meßwerte und Parameter sich durchaus „Erbgänge“ vorschlagen lassen, die jedoch höchst unterschiedlich sind. Dies gilt sogar für den Vergleich von Meßwerten eines Verhaltensmusters, wenn dieses nach „Dauer als Anteil der Gesamtzeit“, „Dauer pro Aktivitätszeit“ oder „mittlerer Dauer“ definiert und quantifiziert wird. Folglich wird eine Verhaltensweise nicht durch ein Gen bestimmt, vielmehr entscheiden komplexe Steuerungs- und Regelmechanismen in Interaktionen von Genen und Umwelt (passende Reizkonfiguration) darüber, ob, wie häufig, wie lange und mit welchen mittleren Anteilen an einer übergeordneten Sequenz ein Verhaltensmuster zu Tage tritt.

Unter Verwendung der im Ergebnisteil aufgelisteten unterschiedlichen Merkmalsverteilungen in den Parental- und Filialgenerationen (Vergleich von w , g , F_1 und F_2) gibt Tab. 2

Tabelle 2

Zusammenfassender Versuch, aus signifikanten quantitativen Beziehungen und Unterschieden zwischen den Gruppen und ihren Verhaltensparametern „Erbgänge“ von Komponenten des Explorationsverhaltens zu postulieren

Heterosis kennzeichnet dabei eine relativ zu beiden Elternteilen stärkere Merkmalsausprägung der Hybridengenerationen; s. BRESCH, HAUSMANN 1970 u. a. Zur näheren Erläuterung der Parameter s. Kap. Material und Methode, SCHÄFER 1982

Parameter	Beziehungen zwischen den Gruppen						Erbgang
	w:g	w:F ₁	w:F ₂	g:F ₁	g:F ₂	F ₁ :F ₂	
A	=	<	<	<	<	=	} Heterosis
A/Akt	=	<	<	<	<	>	
t/A	=	<	<	<	<	>	
Sch + A/Akt	=	=	=	=	<	=	
Kot	=	=	=	=	<	=	
P	>	>	>	<	<	=	} intermediär
Akt	>	>	>	<	<	=	
Sit	<	<	<	>	>	=	
F/akt.min	<	<	<	>	>	=	
Sch	>	>	>	=	<	<	} partiell dominant
t/Sit	<	<	<	=	>	=	
Bew/Akt	<	<	=	>	>	=	
t/Sch	>	>	>	=	=	=	} dominant-rezessiv
t/P	>	>	>	=	=	=	
P/Akt	>	>	>	<	=	=	
Sch + A	>	=	=	<	<	=	
t/Ges	<	=	=	>	>	=	
a.B./Akt	<	=	<	=	=	=	
Sp	<	<	<	=	=	=	
t/Akt	=	>	>	=	=	=	
F/bew.min	=	<	<	=	=	=	?

abschließend Denkmöglichkeiten unterschiedlicher „Erbgänge“ einzelner Verhaltensparameter wieder.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Frau CLAUDIA RÖTER für die im Rahmen ihrer Diplom-Schrift im Fachbereich Biologie, Frankfurt, geleistete Mitarbeit sowie Frau MARGOT NAUMANN für die tierpflegerische Betreuung.

Zusammenfassung

Die Explorationsstrategien von weißen und grauen Hausmaus-Stämmen sowie zwei Hybrid-Filialgenerationen wurden im „open-field-Verfahren“ nach zahlreichen Verhaltensparametern quantifiziert und verglichen.

Graue und weiße Stammformen erwiesen sich als trennbar, wobei die Erkundungsstrategien der grauen Tiere durch höhere Anteile erstarrten Sitzens im Wechsel mit hoher Mobilität und Sprungversuchen als unverändert angepaßt an selektive Anforderungen des natürlichen Biotops charakterisiert werden konnten.

Hingegen waren die weißen Tiere durch Verlust kryptischer Verhaltensanteile sowie verzögernde Bewegungsabläufe unter hoher Schnupperaktivität gekennzeichnet.

Die Filialgenerationen erwiesen sich zunehmend durch erhöhte Heterozygotie (gegensätzliche Merkmalskombinationen aus dem Verhaltensrepertoire beider Elternteile) charakterisiert. Kopplungen zur reziproken Geschlechtskombination der Elterntiere oder zur Pigmentierung wurden diskutiert und weitgehend ausgeschlossen. Vielmehr ergab die Auflösung der Verhaltensabläufe unterschiedliche Möglichkeiten der Vererbbarkeit, wobei Unterschiede auch innerhalb einer Verhaltensweise deren unterschiedliche Meßparameter betreffen konnten.

So erscheinen Anteile des Explorationsverhaltens von *Mus musculus* genetisch fixiert, die eindeutig multifaktorielle Bestimmtheit erlaubt jedoch keine Zuordnung von „Wildheit“ versus „Domestikation“ zu wenigen dominant-rezessiven Mechanismen, wie dies in der Vergangenheit mehrfach für Stämme der Hausmaus postuliert wurde.

Literatur

- BROADHURST, P. L. (1961): Analysis of Maternal Effects in the Inheritance of Behaviour. *Anim. Behav.* **9**, 129–141.
- BROCK, F. (1934): Jahrmaktsdressuren wilder Mäuse als Grundlage einer wissenschaftlichen Verhaltensanalyse. *Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., Suppl. Bd. 7*, 235–246.
- DEFRIES, J. C.; THOMAS, E. A.; HEGMANN, J. P.; WEIR, M. W. (1967): Open-Field Behaviour in Mice: Analysis of Maternal Effects by Means of Ovarian Transplantation. *Psychol. Sci.* **8**, 207–208.
- DEFRIES, J. C.; GERVAIS, M. C.; THOMAS, E. A. (1978): Response to 30 Generations of Selection for Open-Field Activity in Laboratory Mice. *Behav. Genetics* **8**, 3–14.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1958): Das Verhalten der Nagetiere. In: KÜENTHAL, Hb. *Zool.* **8** (10), 13, 1–88.
- FRICK, H.; NORD, H. J. (1963): Domestikation und Hirngewicht. *Anat. Anz.* **113**, 307–316.
- FULLER, J. L. (1967): Effects of the Albino Gene upon Behaviour of Mice. *Anim. Behav.* **15**, 467–470.
- FULLER, J. L.; THOMPSON, W. R. (1978): *Foundations of Behavior Genetics*. Saint Louis: Mosby Comp.
- HEDIGER, H. (1938): Tierpsychologie und Haustierforschung. *Z. Tierpsychol.* **2**, 29–46.
- HEMMER, H. (1978): Zusammenhänge zwischen Fellfarbe und Ausprägung des Aktivitätsrhythmus bei Labormäusen und wilden Hausmäusen. *Säugetierkd. Mitt.* **26**, 256–259.
- KARLSSON, P. (1967): Kurzes Lehrbuch der Biochemie. Stuttgart: Thieme.
- LACHENBRUCH, P. A. (1976): Analysis of Data with Clumping at Zero. *Biometr. Zeitschr.* **18**, 351–356.
- MONEY, J.; EHRHARDT, A. (1976): Männlich-weiblich. Die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. *rororo*-Sexologie. Reinbek bei Hamburg: Rowohlt Taschenbuch Verlag.
- PLOMIN, R.; MANOSEVITZ, M. (1974): Behavioral Polytypism in Wild *Mus musculus*. *Behav. Genetics* **4**, 145–157.
- PRICE, E.; LOOMIS, S. (1973): Maternal Influence on the Responses of Wild and Domestic Norway Rats to a Novel Environment. *Develop. Psychobiol.* **6**, 203–208.
- RUSSELL, P. A. (1973): Relationships between Exploratory Behaviour and Fear: A Review. *Br. J. Psychol.* **64**, 417–433.
- SACHS, L. (1978): *Angewandte Statistik, Statistische Methoden und ihre Anwendung*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- SCHÄFER, M. W. (1982): Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus (*Mus musculus domesticus* Rutty). I. Methodik, Datenzuordnung und Einflüsse des sozialen Umfeldes. *Z. Säugetierkunde* **47**, 149–162.
- SCHLEIDT, W. M. (1951): Nest und „Zuflucht“ bei Mäusen. *Z. Tierpsychol.* **8**, 137–140.

SMITH, R. H.; CONNOR, J. L. (1978): Behavioral Effects of Laboratory Rearing in Wild *Mus musculus*. Behav. Biol. 24, 387-392.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. M. WALTER SCHÄFER, Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt a. M.

Chromosomal forms of the mole rat *Microspalax* from Greece and Turkey

By EVA GIAGIA, I. SAVIĆ and B. SOLDATOVIĆ

Zoological Laboratory, University of Patras, and Institute for Biological Research "Simiša Stanković",
University of Belgrade

Receipt of Ms. 29. 1. 1982

Abstract

The karyotype of several populations from different regions of Greece and Turkey was analysed. On the basis of the analysis, the existence of five different karyotypes is recorded: *Microspalax leucodon makedonicus* with $2n = 52$ and $NF = 86$, *M. l. epiroticus* $2n = 56$ and $NF = 84$, *M. l. hellenicus* $2n = 58$ and $NF = 88$, *M. l. turcicus* $2n = 56$ and $NF = 78$ and the newly described karyotype from the western part of Asia Minor and from the island of Lesbos (probably *M. nebringi anatolicus*) with $2n = 38$ and $NF = 74$.

It is interesting to note that the karyotype of the population Polychnitos from the Aegean island of Lesbos is identical to the karyotype of the populations Havran and Selçuk from the western part of Asia Minor.

Although there are great differences in respect of the number of chromosomes between the Asian and Aegean populations *M. nebringi anatolicus* on the one hand, and the population *M. leucodon turcicus* on the other, it can be assumed on the basis of the NF value and the number of subacrocentric chromosomes that these two karyotypes are phylogenetically closely linked.

Introduction

Karyotype studies of the populations of the complex species *Microspalax leucodon* (Nordmann, 1840) from south-eastern Europe reveal obvious chromosome polymorphism. Several different karyotypes from this region have been described until now. Their diploid chromosome number vary from 46 to 58, while their NF ranges from 76 to 98 (SAVIĆ and SOLDATOVIĆ 1979a; PESHEV 1980).

The first karyological analyses of mole rat populations in Greece were made by SAVIĆ and SOLDATOVIĆ (1978, 1979a) and SAVIĆ (1981). They recorded two new karyotypes: *M. l. epiroticus* (the population of Lefkothea) and *M. l. hellenicus* (the population of Hag. Spyridon).

Karyotype studies of the mole rat in Turkey were initiated by SOLDATOVIĆ and SAVIĆ (1978) and SAVIĆ and SOLDATOVIĆ (1979a, b). They described the karyotype *M. l. turcicus* in two populations in Balkan Turkey (the Çorlu and Karaevli populations). Another karyotype was discovered in Turkey in two populations in western Asia Minor (the Havran and Selçuk populations), most probably belonging to the species *M. nebringi* (*M. n. anatolicus* Méhely, 1909). Since the karyotype of these latter two populations was only analysed in the female however, the sex chromosomes could not be determined.

The analysis of the karyotype of mole rat populations on the island of Lesbos (the Polychnitos population), whose results are shown here, represents a contribution to knowledge of the karyotype of the mole rat populations on this Aegean island for the purpose of explaining problems of taxonomy and speciation of representatives of the genus *Microspalax* on the Balkan peninsula and in neighbouring regions. The study also includes a comparative survey of all the karyotypes found in Greece and Turkey.

Results and discussion

SAVIĆ and SOLDATOVIĆ (1978, 1979a) and SAVIĆ (1981) described two karyotypes from Greek territory: *M. l. epiroticus* (the Lefkothea population) with $2n = 56$ and $NF = 84$ and *M. l. hellenicus* (the Hag. Spyridon population) with $2n = 58$ and $NF = 88$ (Fig. 1). Both karyotypes have a great number of acrocentric autosomes – 14 pairs, six pairs each of subacrocentric and one pair each of metacentric autosomes. The only difference between these two karyotypes lies in the number of submetacentric autosomes – *M. l. epiroticus* has six and *M. l. hellenicus* seven. Since the sex chromosomes of both these forms are identical, it may be concluded that their karyotype is extremely similar.

SAVIĆ and SOLDATOVIĆ (1979b) analysed two populations in the Balkan part of Turkey (Çorlu and Karaevli) which belong to the subspecies *M. l. turcicus* and have an identical karyotype – $2n = 56$ and $NF = 78$. In the western part of Asia Minor, there was an analysis made of the karyotype of two populations (Havran and Selçuk) which probably belong to a quite different species – *M. nebringi* (according to MURSAOĞLU 1978 – *M. leucodon*, to MÉHELY 1909 and ONDRIAS 1966 – *M. l. anatolicus* and to LYAPUNOVA et al. 1974 – *M. nebringi*) and they were found to have an identical karyotype = $2n=38$ and $NF = 74$. Compared with all the karyotypes of the mole rat described, the form *M. l. turcicus* has by

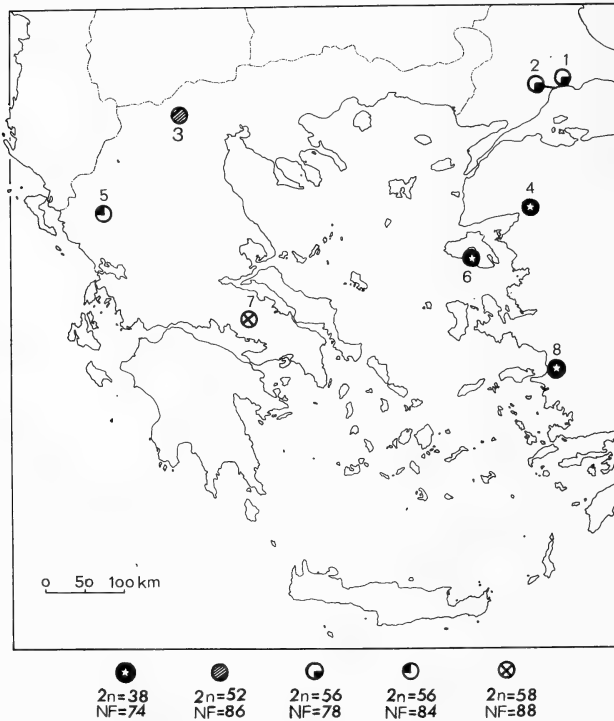


Fig. 1. Survey of the localities of the populations analysed karyologically from Greece and Turkey. 1 = Çorlu, 2 = Karaevli, 3 = Armissa, 4 = Havran, 5 = Lefkothea (and Eleousai), 6 = Polychnitos (Island of Lesbos), 7 = Hag. Spyridon, 8 = Selçuk

far the greatest number of acrocentric autosomes – 17 pairs. It has two pairs of metacentric chromosomes, five pairs of submetacentric and only three pairs of subacrocentric autosomes, which is at the same time one of the lowest values for subacrocentric autosomes among all the other karyotypes of the mole rat in Europe.

Of the studies of the karyotypes of mole rat populations in the Balkan peninsula and Asia Minor, studies of populations from the Aegean islands are of particular significance as they can offer appropriate information on mutual phylogenetic relations.

On this occasion, the results of the analysis of the karyotype of one population of the Aegean islands are given for the first time. The analysis was made on the Polychnitos population from the island of Lesbos (Fig. 1), using two males and one female. Chromosome preparations were obtained by the direct method from the bone marrow (HSU and KELLOG 1960).

This karyotype is characterized by a diploid number of chromosomes $2n = 38$ and $NF = 74$ (Fig. 2). According to the morphology and position of the centromere, the chromosomes can be divided into four groups. The first contains six pairs of metacentric autosomes of greater and medium length, as well as two pairs of the smallest autosomes in the karyotype. The group of submetacentric chromosomes has eight pairs of mainly larger autosomes, only the last pair of which is considerably smaller. In the third – the group of subacrocentric chromosomes, there are three pairs of autosomes, of which the first two pairs are the longest chromosomes in the karyotype. It is interesting to point out that in the fourth group, the group of acrocentric chromosomes, there is only one pair of autosomes – which are very small. The X chromosome is larger and subacrocentric, while the Y chromosome is acrocentric, very small and corresponding in size to a pair of acrocentric autosomes.

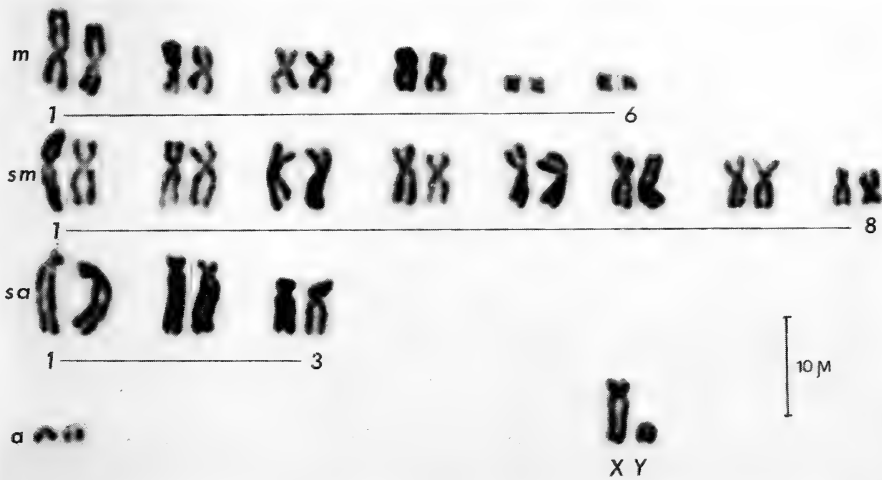


Fig. 2. Karyogram of the population Polychnitos from the island of Lesbos-male (probably *Microspalax nehringi anatolicus*)

According to the morphology of the chromosomes of the population Polychnitos from the island of Lesbos, it can easily be perceived that this karyotype could be identical to the karyotype of the populations Havran and Selçuk from the western part of Asia Minor (SAVIĆ and SOLDATOVIĆ 1979b). It could therefore be assumed that the sex chromosomes

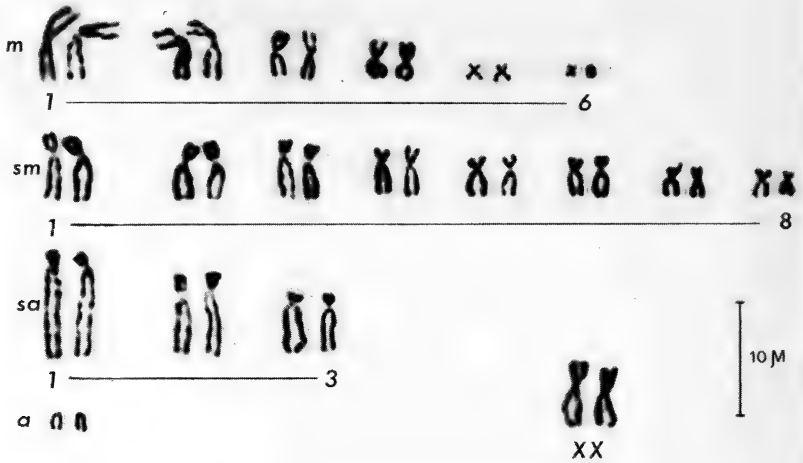


Fig. 3. Karyogram of the population Havran from the western part of Asia Minor-female (probably *Microspalax nebringi anatolicus*)

of the two populations from Asia Minor are also the same as in the population Polychnitos (Fig. 3).

The karyotype of the population Arnissa (two males and two females) was analysed in northern Greece. The diploid number of chromosomes in this population is 52 and $NF = 86$ (Fig. 4). According to the position of the centromere, we distinguish four groups of chromosomes. There are two pairs of autosomes in the group of metacentric chromosomes. There are seven pairs each of submetacentric and subacrocentric autosomes. The subacrocentric autosomes are the longest chromosomes in the karyotype. There are nine

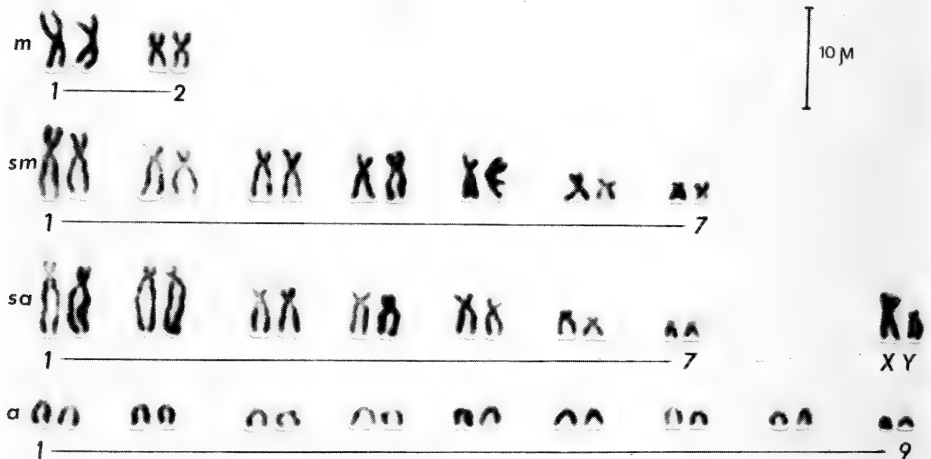


Fig. 4. Karyogram of the population Arnissa from northern Greece-male (*Microspalax leucodon makedonicus*)

pairs of autosomes in the group of acrocentric chromosomes. These chromosomes are the smallest in the karyotype. The X chromosome is of medium size and submetacentric while the Y chromosome is small and acrocentric. The mole rat populations of western Macedonia in Yugoslavia have a similar karyotype.

The table gives a comparative survey of all populations analysed to date of the genus *Microspalax* from Greece and Turkey. On the basis of comparative analysis of karyotypes, it can be concluded that there is great chromosome polymorphism in this region which is manifested in the differences in respect of the number and morphology of the chromosomes. The diploid number of chromosomes of the majority of the populations is over 50

Comparative survey of the morphology of the karyotypes from Greece and Turkey

Karyotypic form	Autosomes				Sex chromosomes		2n	NF
	m	sm	sa	a	X	Y		
<i>M. nebringi</i>	6	8	3	1	sa	a	38	74
<i>M. l. makedonicus</i>	2	7	7	9	sm	a	52	86
<i>M. l. turcicus</i>	2	5	3	17	sm	a	56	78
<i>M. l. epiroticus</i>	1	6	6	14	sm	a	56	84
<i>M. l. hellenicus</i>	1	7	6	14	sm	a	58	88

m = metacentric, sm = submetacentric, sa = subacrocentric, a = acrocentric

(52–58), which is within the borders of the corresponding values with other populations of the Balkan peninsula and other regions of their range (SAVIĆ and SOLDATOVIĆ 1979a; PESHEV 1980). However, the extremely small number of chromosomes in the population of the island of Lesbos and two populations (Havran and Selçuk) from Asia Minor is particularly striking. This number also deviates greatly in comparison with the lowest number of chromosomes registered until now in representatives of the genus *Microspalax* (population Kozarevets $2n = 46$, PESHEV 1980; *M. l. hungaricus* $2n = 48$, SAVIĆ and SOLDATOVIĆ 1977). Apart from this, it is also significant to stress the fact that the karyotype of the populations from the island of Lesbos as well as from two localities in Asia Minor contains only one pair of acrocentric autosomes. In all the karyotypes of mole rats on the Balkan peninsula described, the number of acrocentric chromosomes was considerably greater and varied from 6 in the subspecies *M. l. serbicus* (SAVIĆ and SOLDATOVIĆ 1974) to 17 in *M. l. turcicus* (SOLDATOVIĆ and SAVIĆ 1978). Such a karyotype, which differs extremely from all karyotypes of *Microspalax* representatives known to-day, has introduced a degree of confusion into our knowledge of the cytogenetics of the mole rat. Nevertheless, if the NF is analysed, its relative closeness to the karyotype of the subspecies *M. l. turcicus* is to be seen. This fact leads us to believe that there is a close mutual phylogenetic link between these two karyotypes, whereby one could have sprung from the other mainly by means of Robertson's fusion or fission, by the transformation of chromosomes in groups of meta- and submetacentric or acrocentric autosomes. Analysis of the phylogenetic links between the other karyotypes is mainly in line with the earlier conclusions of SAVIĆ and SOLDATOVIĆ (1979a, b).

Zusammenfassung

Chromosomenformen von Blindmäusen (*Microspalax*) aus Griechenland und der Türkei

Neu beschrieben werden die Karyogramme je einer Population von *Microspalax* aus Nordgriechenland und von der Insel Lesbos. Aus Griechenland und der Türkei sind damit insgesamt fünf Karyotyp-Formen bekannt: $2n = 52$, NF = 86 (*Microspalax leucodon makedonicus*); $2n = 56$, NF = 84 (*M. l. epiroticus*); $2n = 58$, NF = 88 (*M. l. hellenicus*); $2n = 56$, NF = 78 (*M. l. turcicus*); $2n = 38$, NF = 78 (wahrscheinlich *M. nebringi anatolicus*). Der Karyotyp von Lesbos stimmt mit dem aus West-Kleinasien (Havran und Selçuk) überein.

Obwohl sich die Chromosomenzahlen zwischen europäischen und kleinasiatischen *Microspalax* stark unterscheiden, dürften die Karyotyp-Formen namentlich von *anatolicus* und *turcicus* verwandt sein. NF-Werte und Zahlen subakrozentrischer Chromosomen lassen nämlich vermuten, daß die Unterschiede durch Robertsonsche Fusionen bzw. Fissionen zustande gekommen sind.

Literature

- Hsu, T; KELLOG, D. (1960): Primary cultivation and continuous propagation in vitro of tissue from small biopsy specimens. *J. Nat. Canc. Inst.* **25**, 221–235.
- LYAPUNOVA, E. A.; VORONTOV, V.; MARTYNOVA, L. (1974): Cytogenetical differentiation of burrowing mammals in the Palaearctic. *Symp. theriol. II, Proc., Academia, Praha* 203–215.
- MÉHELY, L. (1909): Species generis *Spalax*. A földi kutyák fajai származás és rendszertani tekintetben. A Magyar Tudományos Akadémia Kiadása, Budapest.
- MURSALOGLU, B. (1978): The taxonomic status and distribution of *Spalax* (Rodentia) in Turkey. II. *Congressus theriologicus internationalis, Abstracts of Papers, 24*, Brno.
- ONDRIAS, J. C. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. *Säugetierkundl. Mitt.* **14** (Sonderheft), 1–136.
- PESHEV, D. (1981): On the karyotypes in some populations of the mole rat (*Spalax leucodon* Nordmann) in Bulgaria. *Zool. Anz.* **1/2**, 129–133.
- SAVIĆ, I. R. (1982): Familie Spalacidae Gray, 1821 – Blindmäuse. In: NIETHAMMER, J.; KRAPP, F. (eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 2/I. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. (in press).
- SAVIĆ, I.; SOLDATOVIĆ, B. (1974): Die Verbreitung der Karyotypen der Blindmaus *Spalax* (*Mesospalax*) in Jugoslawien. *Arh. biol. nauka* **26**, 115–122.
- (1977): Prilog poznavanju ekogeografskog rasprostranjenja i evolucije hromozomskih formi Spalacidae Balkanskog poluostrva. *Arh. biol. nauka* **29**, 145–156.
- (1978): Studies on the karyotype and distribution range of the mole rat (*Spalax leucodon* Nordmann) in Greece. *Caryologia* **31**, 63–73.
- (1979a): Distribution range and evolution of chromosomal forms in the Spalacidae of the Balkan Peninsula and bordering regions. *J. Biogeography* **6**, 363–374.
- (1979b): Contribution to the knowledge of the genus *Spalax* (*Microspalax*) karyotype from Asia Minor. *Arh. biol. nauka* **31**, 1P–2P.
- SOLDATOVIĆ, B.; SAVIĆ, I. (1978): Karyotypes in some populations of the genus *Spalax* (*Mesospalax*) in Bulgaria and Turkey. *Säugetierkundl. Mitt.* **26**, 252–256.

Authors' addresses: Dr. EVA GIAGIA, Zoological Laboratory, University of Patras, Patras, Greece; Dr. IVO SAVIĆ and Dr. BOGOSAV SOLDATOVIĆ, Institute for Biological Research "Siniša Stanković", University of Belgrade, 142, 29th November St., 11060 Belgrade, Yugoslavia

A note on the vocal behaviour of the Giant panda, *Ailuropoda melanoleuca* (David, 1869)

By G. PETERS

*Department of Zoological Research, National Zoological Park, Smithsonian Institution,
Washington, D.C.*

Receipt of Ms. 22. 12. 1981

Abstract

The vocal repertoire of adult giant pandas as observed in the pair living at the National Zoo, Washington, D.C., was studied with the help of sound spectrographic analysis. Vocal activity in the ♂ and the ♀ is nearly exclusively restricted to pro-oestrus and oestrus period of the ♀. The vocal repertoire of the species consists of several vocal forms, the ♀ exhibiting more vocal types than the ♂. Most of the vocalizations form a graded system with at least one other form in the repertoire, one

vocalization seems to be discrete. With the exception of the vocal forms typical of agonistic behaviour, the functional significance of the other forms is hard to establish. The vocalization accounting for most of the vocal activity in the ♂ and the ♀ during the oestrus period of the ♀ is unlike any vocal form known in the Ursidae. It is structurally quite similar to a vocalization in the red panda (*Ailurus fulgens*) which is also its functional equivalent. Corresponding vocal forms are known in the Procyonidae.

Introduction

Since the discovery and first scientific description of the giant panda disagreement on the systematic position of this species has continued (for reviews see CHORN and HOFFMANN 1978; THENIUS 1979). For various reasons this little known species has remained appealing to zoologists and laymen alike.

With the recent policy of the government of the People's Republic of China to donate a pair of giant pandas to several major zoos in Europe, America and Japan, it has become possible to fill part of the gap in our knowledge of this species' behavioural biology. Detailed field studies of giant panda behaviour are lacking (a large-scale field project has begun [SCHALLER 1981]) and the data from captive animals have been rather fragmentary to date. Moreover, a detailed study of the vocal behaviour of this species in its natural habitat might be difficult, thus a study of this aspect of behaviour in captive animals is advantageous.

A few anecdotal reports on field observations of giant panda vocalizations were published by SHELDON (1937, 1975), SCHÄFER (1938) and SCHALLER (1981) and some notes on captive animals by SCHNEIDER (1939) and HAAS (1963). However, no structural details were presented. Good general accounts of the vocal behaviour of giant pandas in captivity were published by MORRIS and MORRIS (1966) and especially by KLEIMAN et al. (1979), the latter paper based on observations of the same two individuals that are dealt with here.

The object of this paper is to contribute to the knowledge of the giant panda's behaviour and to provide some additional characteristics to be considered in discussions of the systematic position of this species.

Material and methods

The vocal behaviour of the adult pair of giant pandas living at the National Zoological Park, Smithsonian Institution, Washington, D.C. was studied during spring and summer 1980. At the time of observation both animals were about 9 years old. Details on housing, maintenance, behaviour, and development of the two individuals have been published elsewhere (e.g. COLLINS and PAGE 1973; KLEIMAN 1974; MELUN 1975; KLEIMAN et al. 1979). From April 21st 1980 until June 2nd 1980 the two giant pandas were observed daily – mainly during their early morning activity period after 0700 hours. A total of 131 hours was spent observing the animals during which 20 reels (13 cm reels = 5 hours) of vocal activity were recorded on tape. After June 2nd sporadic observations of at least one hour each were made once or twice a week until July 15 and few tape recordings were made during these.

The recordings were made with a portable tape recorder UHER Report IC 4000 Automatic at 19 cm/s and a microphone SENNHEISER MKH 816. The tape recordings were analyzed on a sound spectrograph KAY Sonagraph model 7029 A in wide band setting (some also in narrow band) and shaping flat with different frequency ranges. In the range most often used (20–2000 Hz) the effective temporal resolution is 0.013 s and the effective frequency resolution 75 Hz in the wide band mode. A total of 262 sonagrams was evaluated, most of them comprising several vocalizations (cf. Fig. 5). Tape recordings of the vocal behaviour of these individuals from previous years were available for comparison. Data on their vocal behaviour during the 1981 oestrus period of the ♀ as well as that of the ♂ giant panda of the London Zoo which was at the National Zoo as a loan during this time were kindly provided by Dr. D. G. KLEIMAN and included in this paper.

The following statements on the vocal repertoire of the giant panda, structure of its vocalizations and functional context(s) are limited by the fact that the study was based on only two individuals of this species, one of either sex, (there are only relatively few data for the London ♂), living in captivity. Preliminary results of field observations of giant panda vocal behaviour are in full agreement with the data presented here (G. SCHALLER, in litt.).

All spectrograms figured are in wide band.

Results

The vocal repertoire of the giant panda

As stated by KLEIMAN et al. (1979) vocal activity in the ♂ and the ♀ is mainly restricted to the pro-oestrus and oestrus period of the ♀. Both individuals showed a significant increase in rate of vocalizing some days before the ♀'s peak heat on May 16, 1980, and a steady and relatively rapid decrease after that date. Both the increase and the decrease in rate of vocalizing stretched over a longer time in the ♂, the ♀ being highly vocal only during a few days around her peak heat. The vocal activity of both individuals very probably was affected by the procedures of electro-ejaculation and artificial insemination carried out on May 17 and 18 such that the decrease in rate of vocalizing observed was probably more rapid than normal. During the remainder of the observation period the animals vocalized only infrequently; generally there is little vocal activity in both individuals except during the oestrus period of the ♀.

In the ♀ two types of vocalization occurred nearly exclusively during the oestrus period; they were rarely heard at other times of the year. Thus in addition to other behavioural changes, the ♀'s oestrus was marked by a significant increase in rate of vocalizing and the occurrence of specific vocalizations, the bleat and the chirp (cf. KLEIMAN et al. 1979). In the ♂ one vocalization, the bleat, accounted for nearly all vocal activity, other vocalizations being uttered only occasionally. In 1981 the London ♂ did not perform any bleating and was less vocal than the National Zoo ♂.

The ♂'s repertoire comprised four vocal forms: honking, bleating, growling and squealing. The latter two vocalizations were not heard in the 1980 observation period but were identified on tape recordings from previous years. Honking (Fig. 1) (duration: 0.37–0.45 s; frequency range: 0.2–2 kHz, tonal, up to 4 harmonics, the fundamental has the highest amplitude) is a highly stereotyped short call of low to medium intensity with a rapid downfall in pitch towards its end. Usually it is produced in bouts with relatively regular intervals between the calls. Bleating (Figs. 2, 5) (duration: 0.06–2.8 s; frequency range: 0.18–5.4 kHz, up to 5 and more harmonics, the fundamental and the first harmonic usually have the highest amplitude) is a tonal call of medium intensity with a rapid

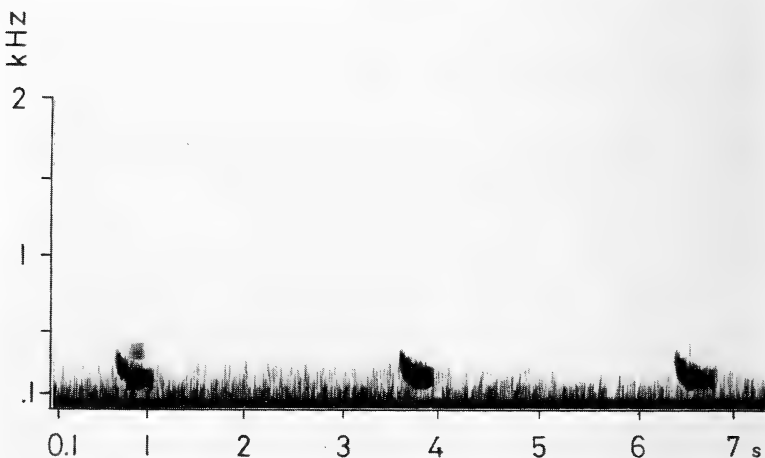


Fig. 1. Series of honks by the ♂ giant panda

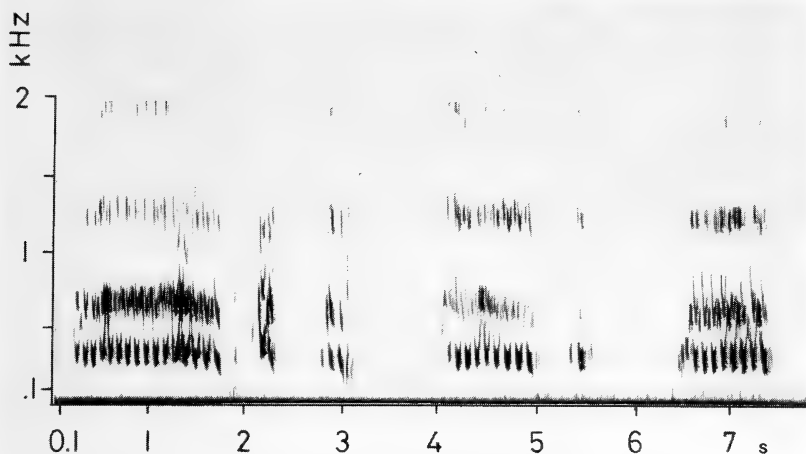


Fig. 2. Bleating by the δ . Note the high rate of vocalizing and the variable duration of the bleat, due to the number of phases of frequency modulation

frequency and amplitude modulation, its basic structural pattern being that of a twitter. The duration of the bleat varies according to the number of phases of regular frequency and amplitude modulation in the call. Compared with the size of the giant panda the bleat is rather high in pitch.

The vocal repertoire of the f comprised more forms than that of the δ , including all types that were observed in the δ . In addition to bleating, honking, squealing and growling the f articulates moans, barks and chirps; none of the latter three vocalizations was ever heard in the National Zoo δ during this study and in previous years (B. BINGHAM, J. BLOCK, F. DREHER, D. KLEIMAN, pers. comms.). KLEIMAN (in litt.), however, recorded moans from the London δ giant panda in April 1981.

Honking (Fig. 3) and bleating (Fig. 4) in the f have the same basic structure as the equivalent vocalizations of the δ . Growling is a drawn-out, relatively low-pitched, noisy and pulsed vocalization (duration: 0.6–2.2 s; frequency range: 0.1 – above 8 kHz, with some tonal structure below 4 kHz and purely noisy in the upper range). These structural characteristics apply to this vocal type in the f as well as in the London Zoo δ . Squealing (duration: 0.19–1.1 s; frequency range: 0.16–8 kHz, noisy beginning and end, tonal in the middle, the fundamental has the highest amplitude) is a short to medium-length, high-pitched piercing call of high intensity. The noisy beginning and end of the call are lower in pitch than its more tonal middle section which is rapidly frequency modulated. Its structure is similar in the δ and the f ; the data given are of vocalizations recorded in previous years because it could not be recorded during the 1980 observation period. Chirping (Fig. 5) (duration: 0.08–0.99 s; frequency range: 0.14–8 kHz, up to 5 and more harmonics, the fundamental and sometimes the first harmonic have the highest energy) is a short to medium-length, high-pitched and tonal call of variable intensity with a rapid frequency modulation; generally it descends in pitch towards its end. The frequency modulation in the beginning of chirping is highly variable. In relation to the size of the giant panda chirping is remarkably high in pitch, even more so than bleating. Moans (Figs. 6, 7, 9) (duration: 0.13–2.46 s; frequency range: 0.08–4 kHz, rarely above this range, up to 10 harmonics, but usually less, the fundamental and the first two harmonics have the highest amplitude) usually are low- to medium-intensity calls of variable duration with a

relatively low pitch and little frequency modulation. Moans quite often are truncated in the beginning, thus forming one or several short starting elements in front of the main portion of the call (cf. Fig. 6) or a vocalization may just consist of one or several such fragmentary elements (cf. Fig. 7). The same structural characteristics were found in the moans of the London Zoo ♂ recorded by KLEIMAN in 1981. Barks (Figs. 6, 8) (duration: 0.13–0.29 s; frequency range: 0.06–6 kHz) are short, fairly tonal to totally noisy medium- to high-intensity vocalizations somewhat similar to the barking of a medium-sized dog.

All vocalizations mentioned so far in the ♂ and the ♀ can be clearly defined in their structural characteristics and thereby distinguished from one another. In the ♀ all call types with the exception of honking formed a graded system with at least one other type of vocalization. Intermediate vocal forms were especially frequent during peak oestrus. No

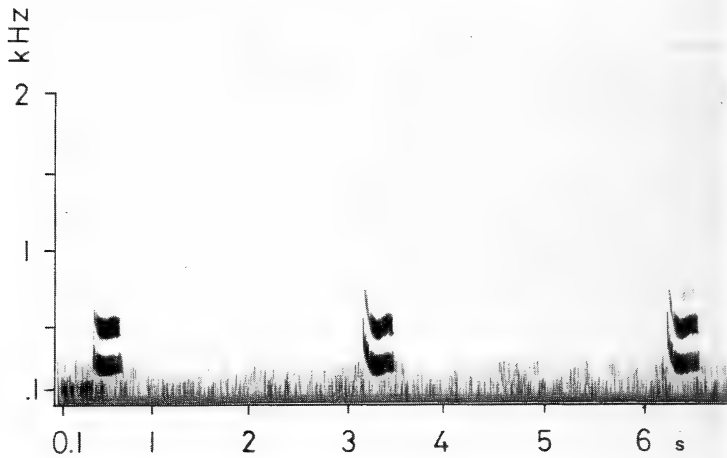


Fig. 3. Series of honks by the ♀ giant panda

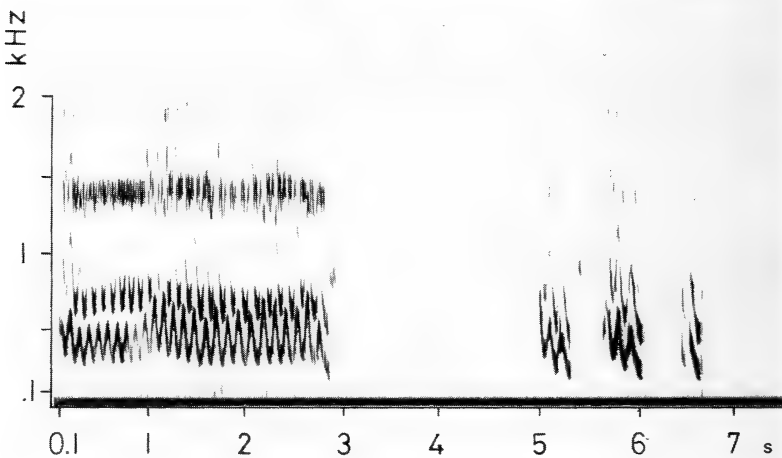


Fig. 4. Bleating by the ♀. This vocalization in the ♀ is structurally as variable as in the ♂

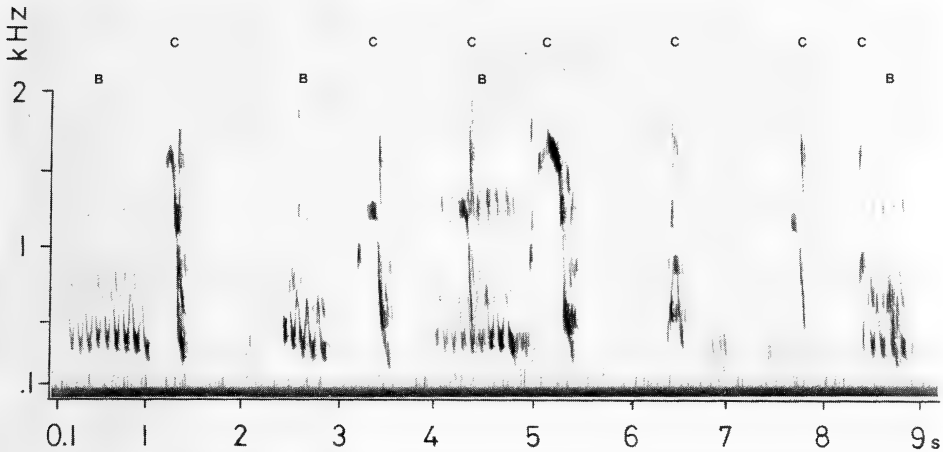


Fig. 5. Chirps (C) by the ♀ and bleats (B) by the ♂. The high rate of vocalizing in both sexes is typical of the peak oestrus of the ♀

grading was found in the vocal repertoire of the National Zoo ♂, the London Zoo ♂ produced intermediate vocal forms between moaning and growling. Bleating, present in the repertoire of the ♂ and the ♀, formed a graded system with chirping and moaning which were not heard in the National Zoo ♂. In 1981 the London Zoo ♂ did not perform bleating during the observation period, therefore no statement as to the occurrence of intermediates between bleating and moaning in ♂♂ can be made at present.

Functional aspects of vocalization

With the exception of vocalizations emitted during agonistic behaviour (barking, growling, squealing) the functional significance of the giant panda's other vocal forms was difficult to establish. There was hardly any evidence as to consistent behavioural patterns associated with any other type of vocalization, either in the sender of the signal or its addressee. Growling and barking probably function as aggressive threats, and squealing may denote defensive threatening and/or submission. As squealing occurs when an animal is bitten it may also be an expression of pain. The nearly exclusive occurrence of chirping and bleating during the ♀'s oestrus period strongly suggests a functional correlation with physiological status. The ♂'s increased rate of bleating during this period also is probably related to the mating season, and the male rut, as well as the ♂'s attempts to approach the ♀. Bleating – among other functions – may also indicate appeasement and reassurance since the giant panda is a solitary animal in which the sexes rarely meet except for mating. Neither bleating nor chirping (in the ♀) probably function as long distance advertisement calls to attract a partner for mating nor help in mutual localization when animals alternately vocalize since the intensity of these calls seems insufficient to carry far in the dense vegetation of the giant panda's natural habitat. However, this needs experimental verification as to the relative absorption of the sound signal with increasing distance from the source under these conditions. Olfactory communication is probably the main method for bringing the partners together for mating, as indicated by the significant increase in scent marking activity of the ♀ during pro-oestrus and oestrus (KLEIMAN et al. 1979). The quantitative change in vocal activity observed during the oestrus period of the ♀ in these two

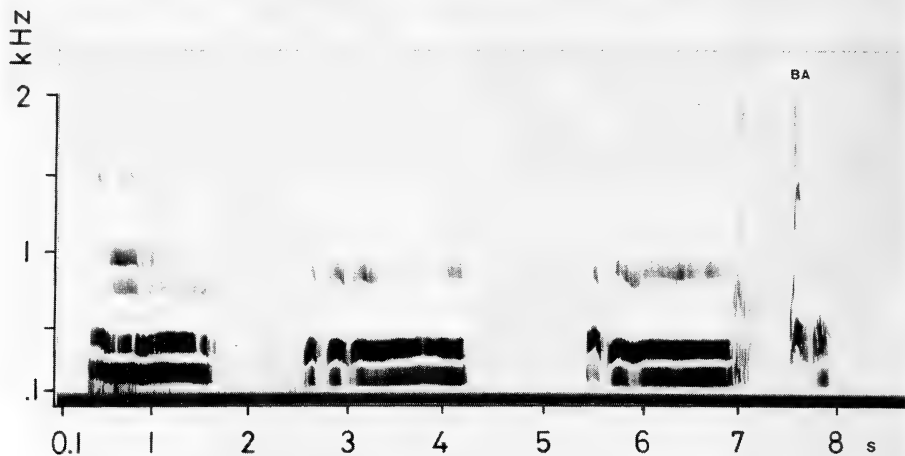


Fig. 6. A series of moans and a bark (BA) by the ♀. The beginning of the 2nd and 3rd moan are truncated, forming 2 resp. 1 short starting element(s)

individuals very probably was influenced by the fact that they are living in adjacent enclosures all year round with visual and olfactory contact between each other, a situation different from the wild.

Moaning may denote a slightly aggressive threat. Its structural affinity to barking and the fact that both vocalizations quite often occur in the very same behavioural context support this view. Moreover, the increasing aggressiveness of the ♀, signified by lunges towards the ♂, was accompanied by the occurrence of intermediate forms of moans and barks and – with more aggressive behaviour – a progressive replacement of the former by

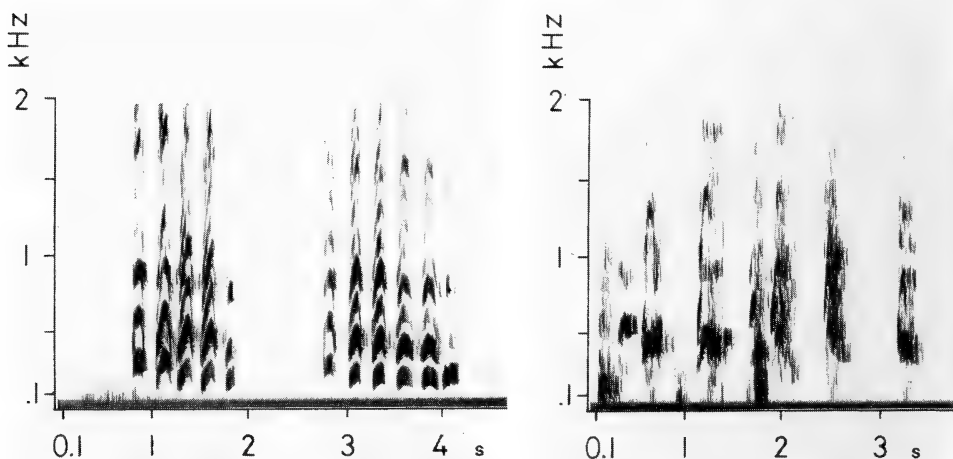


Fig. 7 (left). Two fully truncated moans by the ♀, split into 5 resp. 6 short elements. – Fig. 8 (right). A series of noisy barks by the ♀. In highly agonistic contexts barks are uttered in bouts in rapid succession

the latter. The structural relationship between growling and moaning and their occurrence in the same behavioural situations supports the functional interpretation of moaning given above. The situations in which honking was observed in both individuals gave no unequivocal hint as to the function of this vocalization. The ♂ occasionally honked when he was locked in his den and appeared to want to be released to his main cage. Several times the ♂ and the ♀ uttered bouts of honks when they were resting or even seemed to be sleeping. On the other hand, the ♂ performed a long series of honks on seeing the zoo's veterinarian after the first electro-ejaculation had been performed on him. Among other functions honking may probably denote frustration. Of the different vocal forms of *Ailuropoda* observed and analyzed in this study honking is the most highly stereotyped call structurally, not showing any grading with other vocal types and usually is produced in relatively regular sequences even though no intra-specific communicatory function is obvious as it was never heard during interactions between the animals.

In only a few cases the occurrence of intermediate type vocalizations, i.e. the phenomenon of grading, in the ♀ (and in the London ♂ in 1981) seemed to be correlated with motivational changes inferred from changes in the ♀'s behaviour in her interaction with the ♂. The increase in aggressive threat behaviour accompanied by the occurrence of moan/bark intermediates has already been mentioned. However, the highest incidence of vocal grading in the ♀ was observed during long bouts of vocalizing which were accompanied by the ♀ masturbating (rubbing the genital region with a forepaw). During masturbation she mainly performed bleat/chirp/(moan) intermediates without any changes in behaviour nor any interaction with the ♂. In 1981 the London Zoo ♂ performed moan/growl intermediates during agonistic interactions with the ♀ as did the ♀ in these situations.

Discussion

It is not known whether the vocal repertoire of the giant panda presented here is complete. D. G. KLEIMAN (pers. comm.) and G. SCHALLER (pers. comm. through KLEIMAN) heard explosive breaths and jaw clapping which may constitute vocal signals and perhaps there are further vocal types in this species not observed until now. However, if the differences

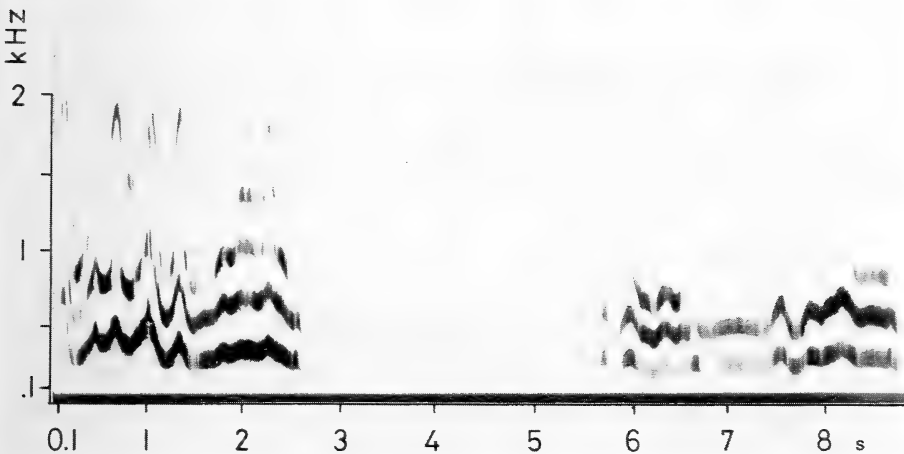


Fig. 9. Two intermediate moans by the ♀ with significant frequency modulation and relatively high in pitch. The beginning of the 1st call structurally represents a transition to bleating

in the vocal repertoire found in these two individuals (and the London Zoo ♂) are species-typical, it would suggest a significant sex-specific difference in the vocal repertoire of *Ailuropoda*, the ♀ having more forms than the ♂. In most mammals the species-specific vocal repertoire is genetically fixed (PETERS 1978a; EHRET 1980) and thus not influenced by captivity.

To my knowledge comparisons of vocalizations between mammalian families have not been evaluated as taxonomic evidence and therefore the phylogenetic significance of differences or conformities in vocalizations at this taxonomic level is not yet established. In the Pinnipedia STIRLING and WARNEKE (1971) and TRILLMICH and MAJLUF (1981) argued that the intermediate position of *Arctocephalus pusillus* between the two sub-families Arctocephalinae and Otariinae of the family Otariidae is also evident in the vocal repertoire of this species. In birds the significance of vocalization above the generic level has been questioned (THORPE 1961; THIELCKE 1964; LANYON 1969). Nevertheless, the available data of vocalization of the giant panda (with vocalizations assumed to be genetically fixed behavior characteristics) should be incorporated in the discussions of the systematic position of this species.

In no bear species (Ursidae) studied so far (PETERS 1978b; JORDAN 1979) has a vocalization like bleating, a predominant form in *Ailuropoda*, been described, whereas the twitter call of the red panda (*Ailurus fulgens*) represents the same structural pattern as the giant panda's bleat and appears to be functionally equivalent to it (ROBERTS and KESSLER 1979; ROBERTS 1981). Similar vocalizations in corresponding functional contexts are known in procyonid species like the ringtail (*Bassariscus astutus*) (WILLEY and RICHARDS 1981) and juvenile raccoons (*Procyon lotor*) (personal observations). Vocal forms with a basic structural pattern of a twitter call in the relevant functional contexts are quite uncommon in the Carnivora (personal observations), therefore this similarity is striking. Although no conclusive arguments can be made without more details on ursid, procyonid and *Ailurus* vocalizations, some comments can be made.

It seems doubtful that the conformity in *Ailuropoda*, *Ailurus* and procyonid twitter/bleat vocalizations is a result of convergent evolution. Nor are these forms likely to represent symplesiomorphic characteristics. A convergence would imply the adaptive significance of this structural pattern in the vocalizations of *Ailuropoda*, *Ailurus* and procyonids as opposed to the different phylogenesis of the functionally equivalent vocalizations in other carnivores and especially in the Ursidae. On the other hand, to argue that the twitter/bleat pattern is a symplesiomorphic character requires an explanation why this supposedly original structural pattern was retained in some species (especially in those mentioned here) but not in the majority of carnivore species known so far in this respect and specifically not in the Ursidae. Moreover, the bleating and chirping of *Ailuropoda* (the latter is also not known in any ursid species) are extremely high in pitch compared with the species' size, for which there is no plausible explanation, either functional or anatomical. According to DAVIS (1964) the larynx of the giant panda resembles that of the Ursidae.

Although the data on vocalizations presented here cannot offer any conclusive evidence as to the phylogenetic position of the giant panda, they are, however, inconsistent with the view published by THENIUS (1979) that *Ailuropoda* is an early offshoot of the Ursidae (deserving family rank because of its many peculiar characteristics) and is not related to the red panda (considered the sole species of the sub-family Ailurinae in the Procyonidae), more so with the view of CHORN and HOFFMANN (1978) that the giant panda is a species belonging to the family Ursidae.

Note added in proof: One ♂ was heard to chirp in a recent study in China (KLEIMAN in litt.). Thus, ♂♂ and ♀♀ seem to have the same basic vocal repertoire but differ in the frequency of use of the different vocalizations.

Acknowledgements

This study was done under a contract within the Smithsonian Scholarly Studies Program "Analysis of Animal Communication". I am especially grateful to Dr. D. G. KLEIMAN for inviting me to do this study and to the Smithsonian Institution for providing the grant. My thanks go to the whole staff of the Department of Zoological Research at the National Zoo for the encouragement and help I received and for including me in the cooperative and friendly atmosphere of the institute. Thanks are also due to the administration, curators and keepers of the zoo for their assistance, especially the keepers of the giant pandas for their understanding patience and help. Drs. J. F. EISENBERG, J. G. FRAZIER, S. L. GISH, D. G. KLEIMAN, and E. MORTON made valuable comments on earlier drafts of the manuscript, their help is highly appreciated.

Zusammenfassung

Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Großen Panda, *Ailuropoda melanoleuca*
(David, 1869)

Das Lautgebungsverhalten des Paares Großer Pandas im National Zoological Park, Washington, D.C., wurde zwischen 15. April und 15. Juli 1980 131 h lang beobachtet. Die Lautäußerungen wurden auf Tonband aufgezeichnet und lautspektrographisch ausgewertet. Tonbandaufnahmen vom Lautgebungsverhalten dieser beiden Individuen aus den vorhergehenden Jahren lagen zum Vergleich vor.

Bei ♂ und ♀ ist die lautliche Aktivität im wesentlichen auf die Hitzeperiode des ♀ beschränkt, wo beide Tiere sehr lautfreudig sind. Während der übrigen Zeit des Jahres äußern sie nur sporadisch Laute. ♀ und ♂ haben mehrere strukturell eindeutig definierte Lautformen, die jedoch bis auf einen Lauttyp jeweils mit zumindest einer anderen Lautform ein Kontinuum vielfältiger Übergangslaute bilden. Das ♀ besitzt ein reichhaltigeres Lautrepertoire als das ♂; anhand der bisherigen Beobachtung ist allerdings keine Aussage möglich, ob schon alle Lautformen dieser Art erfaßt sind.

Die Funktion der einzelnen Lauttypen ist bis auf diejenigen, die für agonistische Verhaltenszusammenhänge charakteristisch sind, nur ungefähr zu bestimmen. Da beim ♀ zwei Lautformen nahezu ausschließlich während ihrer Hitzeperiode auftreten, dürfte ihr physiologischer Zustand dafür mit auslösend sein.

Einige Lauttypen des Großen Panda sind angesichts der Körpergröße der Art von ganz ungewöhnlich hellem Klang. Strukturell zeigt eine dieser Lautformen deutliche Übereinstimmungen mit einem auch funktional entsprechenden Laut von Procyoniden und dem Kleinen Panda (*Ailurus fulgens*), bei Ursiden sind keine derartigen Lautäußerungen bekannt. Im Hinblick auf das Problem der stammesgeschichtlichen Ableitung von *Ailuropoda* erscheint dies als ein Hinweis, Beziehungen dieser Art zu den Ursiden neu zu interpretieren.

Literature

- CHORN, J.; HOFFMANN, R. S. (1978): *Ailuropoda melanoleuca*. Mammalian Spec. No. 110. 6 pp. Am. Soc. Mammalogists.
- COLLINS, L. R.; PAGE, J. K. (1973): Ling-Ling and Hsing-Hsing: Year of the Panda. New York: Anchor Press, Doubleday.
- DAVIS, D. D. (1964): The giant panda: a morphological study of evolutionary mechanisms. Fieldiana: Zool. Mem. 3, 1-339.
- EHRET, G. (1980): Development of sound communication in mammals. In: Advances in the Study of Behavior. Vol. 11, pp. 179-225. Ed. by ROSENBLATT, J. S.; HINDE, R. A.; BEER, C.; BUSNEL, M.-C. New York, London: Academic Press.
- HAAS, G. (1963): Beitrag zum Verhalten des Bambusbären (*Ailuropus melanoleucus*). Zool. Garten N. F. 27, 225-233.
- JORDAN, R. H. (1979): An observational study of the American black bear (*Ursus americanus*). Ph. D. Diss., Univ. of Tennessee, Knoxville (unpubl.).
- KLEIMAN, D. G. (1974): Activity rhythms in the Giant panda *Ailuropoda melanoleuca*: an example of the use of checksheets for recording behaviour data in zoos. Int. Zoo Yb. 14, 165-169.
- KLEIMAN, D. G.; KARESH, W. B.; CHU, P. R. (1979): Behavioural changes associated with oestrus in the Giant panda *Ailuropoda melanoleuca* with comments on female proceptive behaviour. Int. Zoo Yb. 19, 217-223.
- LANYON, W. E. (1969): Vocal characters and avian systematics. In: Bird Vocalizations: Their Relations to Current Problems in Biology and Psychology. pp. 291-310. Ed. by HINDE, R. A. London: Cambridge Univ. Press.
- MELUN, N. C. (1975): Giant panda exhibit at the National Zoological Park, Washington. Int. Zoo Yb. 15, 263-265.
- MORRIS, R.; MORRIS, D. (1966): Man and Pandas. London: Hutchinson.

- PETERS, G. (1978a): Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae). Spixiana, Suppl. 1, 1–206.
- (1978b): Einige Beobachtungen zur Lautgebung der Bären: Bioakustische Untersuchungen im Zoologischen Garten. Z. Kölner Zoo 21, 45–51.
- ROBERTS, M. S. (1981): Reproductive biology of the red panda, *Ailurus fulgens*, in captivity. M. S. Thesis, Univ. Maryland, College Park (unpubl.).
- ROBERTS, M. S.; KESSLER, D. S. (1979): Reproduction in Red pandas, *Ailurus fulgens* (Carnivora: Ailuropodidae). J. Zool. 188, 235–249.
- SCHÄFER, E. (1938): Der Bambusbär (*Ailuropus melanoleucus*). Zool. Garten N. F. 10, 21–31.
- SCHALLER, G. B. (1981): Pandas in the wild. Nat. geogr. Mag. 160, 735–749.
- SCHNEIDER, K. M. (1939): Einiges vom Großen und Kleinen Panda. I. Vom Großen Panda. Zool. Garten N. F. 11, 203–232.
- SHELDON, W. G. (1937): Notes on the giant panda. J. Mammalogy 18, 13–19.
- (1975): The Wilderness Home of the Giant Panda. Amherst: Univ. Massachusetts Press.
- STIRLING, I.; WARNEKE, R. M. (1971): Implications of a comparison of the airborne vocalizations and some aspects of behaviour of the two Australian fur seals, *Arctocephalus* spp., on the evolution and present taxonomy of the genus. Aust. J. Zool. 19, 227–241.
- THENIUS, E. (1979): Zur systematischen und phylogenetischen Stellung des Bambusbären: *Ailuropoda melanoleuca* David (Carnivora, Mammalia). Z. Säugetierkunde 44, 286–305.
- THIELCKE, G. (1964): Lautäußerungen der Vögel in ihrer Bedeutung für die Taxonomie. J. Orn. 105, 78–84.
- THORPE, W. H. (1961): Bird Song: The Biology of Vocal Communication and Expression in Birds. Cambridge Monographs in Experimental Biology. No. 12. London: Cambridge Univ. Press.
- TRILLMICH, F.; MAJLUF, P. (1981): First observations on colony structure, behavior, and vocal repertoire of the South American Fur Seal (*Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783) in Peru. Z. Säugetierkunde 46, 310–322.
- WILLEY, R. B.; RICHARDS, R. E. (1981): Vocalizations of the ringtail (*Bassariscus astutus*). SWest. Nat. 26, 23–30.

Author's address: Dr. GUSTAV PETERS, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1

Trichinella spiralis in walrus from the Thule district, North Greenland, and possible routes of transmission

E. W. BORN, B. CLAUSEN and Sv. AA. HENRIKSEN

Receipt of Ms. 5. 2. 1982

Abstract

Examined samples of muscle tissue from 126 Atlantic walrus, *Odobenus rosmarus rosmarus* (L.), collected in the Thule district, North Greenland (1975, 77 and 78), for *Trichinella spiralis*.

Two adult males were found to be infected with *Trichinella spiralis* (prevalence of 1.6%).

It is suggested that the walrus in the Thule district contracts trichinosis from scavenging on carcasses of polar bears or/and sled dogs.

Introduction

The parasite *Trichinella spiralis* in the walrus (*Odobenus rosmarus* Linnaeus) is a potential threat to the Inuit health. An epidemic disease in 1947 among the Inuit of central West Greenland was caused by the eating of trichinous walrus meat (THORBORG et al. 1948; ROTH 1949). Since then, trichinous walrus have been reported from different arctic areas

(e. g. ROTH and MADSEN 1953; RAUSCH et al. 1956; BROWN et al. 1949; KUITUNEN 1954; THORSHAUG and ROSTED 1956; FAY 1960; MADSEN 1961; KOZLOV 1971; THING et al. 1976; MARGOLIS et al. 1979).

In the Thule district, North Greenland, the walrus is a cornerstone in the subsistence catch and trichinous walruses do occasionally cause trichinosis in humans. In the fall 1977 a woman and two children were severely sick of trichinosis after having eaten raw walrus meat which was insufficiently frozen.

The Inuit of Grise Fjord at Ellesmere Island, Canada, take a limited number of walruses from the same population (BOWLER 1976, fide REEVES 1978).

Materials and methods

Samples of diaphragma, the masseter and the intercostal muscles from 126 walruses (64 males, 59 females and 3 with no sex recorded) in the Thule district were collected in 1975, 1977 and 1978 (Fig. 1). The total sample represents about 60% of the Inuit annual subsistence catch of walrus on the stretch, Saunders Island (Agpat, 76°30'N) to Cape Inglefield (Anoritoq, 78°30'N) in the period 24 April until 28 July. The samples were kept frozen at minus 12°C until examination in the laboratory where 15–20 g muscle from each individual were examined in a trichinoscope and by digestion (HENRIKSEN 1978).

The ages of 106 walruses caught in 1977 and 1978 were determined from growth layers in the cement of the lower cheek teeth as described in MANSFIELD (1958) and KRYLOV (1965). No teeth for age determination were obtained from 20 walruses in 1975 (reported in THING et al. 1976). However, an approximate age has been determined for these specimens by comparison of: 1. nosetail length and 2. tusk length and circumference, with age-dependent growth curves established on measurement results of walruses of known age collected in 1977 and 1978.

Results

Trichinella spiralis was detected in two adult males. One was killed 28 May 1975 off Neqe in Murchison Sound. According to tusk and body dimensions this male was about 12 years old and in good condition. No larvae were detected in the trichinoscope, but 1–2 larvae per gram muscle tissue were found after digestion, this indicating a low infection level. The other infected walrus was a 20-year-old, apparently healthy, male killed 6 June 1978 off the northeastern point of Northumberland Island (Kiataq). This animal was infected with about 50 *Trichinella* larvae per gram muscle tissue, indicating a moderate infection level.

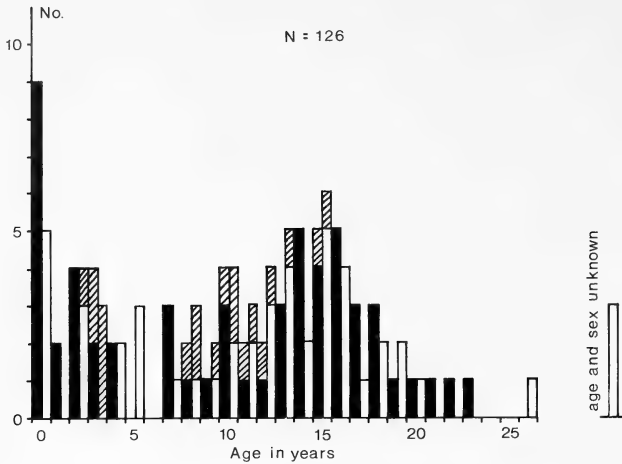
The results of the present study are shown in the Table together with the results of other studies for comparative purposes. In this study the overall infection prevalence in the walrus from the Thule district is 1.6%. Including the 74 walruses recorded in MADSEN (1961) the infection prevalence in the Thule area is 1.0%.

Although there is no criterion for determining whether a walrus is trichinous or not, from physical appearance alone, it should be mentioned that the infected male taken in 1978 had an abnormal hump on its shoulders. By a superficial inspection this hump consisted of normal-looking somatic muscle tissue and blubber.

In the fall 1977 three persons in the Thule district became severely sick of trichinosis after having eaten infected meat from an old bull which had been caught at Northumberland Island. Judged from the skull of this walrus it was estimated to be at least 20 years old.

Discussion

The finding of *Trichinella spiralis* in the walrus and other marine mammals is puzzling. The walrus is an inshore bottom-feeder whose main diet consists primarily of bivalve molluscs. Occasionally an insignificant number of fish and decapod crustaceans are also found in the



Age composition of the combined sample of walrus analyzed for *Trichinella spiralis* (1975, 1977 and 1977), Thule district North Greenland. Black columns = males; White columns = females; Cross hatched columns = animals with age determined from tusk and body measures

Table

Prevalence of *Trichinella spiralis* among walrus (*Odobenus rosmarus*) in different arctic areas

Area	No. examined	No. infected	% infected	Source
Alaska	104 ¹	1	1.0	RAUSCH et al. (1956); FAY (1960)
Eastern Canada	401 ¹	17	4.2	BROWN et al. (1949); KUITUNEN (1954)
The Svalbard Area	74 ¹	7	9.5	THORSHAUG and ROSTED (1956)
Greenland				
East Greenland	1 ¹	0	0.0	} MADSEN (1961)
Upernavik (NW. Greenl.)	18 ¹	0	0.0	
Egedesminde (W. Greenl.)	271 ¹	5	1.8	
Frederikshåb (W. Greenl.)	10 ¹	0	0.0	
Thule district (N. Greenl.)				
(1961)	74 ¹	0	0.0	MADSEN (1961)
1975	24 ²	1	4.2	THING et al. (1976); this study
1977	49 ²	0	0.0	This study
1978	53 ²	1	1.9	This study

¹ Trichinoscopical detection. - ² Trichinoscopical detection and digestion.

stomach (DUNBAR 1949; VIBE 1950; MANSFIELD 1958; FAY and LOWRY 1981). Because *Trichinella* is absent from these food items different alternative routes of infection in the walrus have been proposed. VIBE (1950), RAUSCH et al. (1956) and FAY (1967) suggested that *Trichinella* is transferred from carcasses of polar bears and sled dogs to marine mammals, with amphipods serving as „intermediate hosts“. The transfer of *Trichinella* via amphipods (FAY 1967) and via fish (KOZLOV 1971) has been experimentally demonstrated. Although the ringed seal (*Phoca hispida* Schreber) feeds extensively on amphipods and other crustaceans (e.g. MCLAREN 1958), only 0.06 % (one of 1775 examined) *Trichinella* infected ringed seals have been found in Greenland (MADSEN 1961) and 0,7 % (two of 300 examined) in Alaska (FAY 1960). These findings indicate that transfer of *Trichinella* via amphipods to marine mammals is very unusual and may be even more unlikely in the case of the walrus, which does not feed on crustaceans to any extent. FAY (1960), underlining the occasional carnivorous habits of the walrus, suggested that walrus might be infected

from bearded seals (*Erignathus barbatus* Erxleben) and ringed seals. The walrus kills seals during periods of famine, and there are several reports of walruses with remnants of seals in the stomach (e.g. JOHANSEN 1910; DEGERBØL and FREUCHEN 1935; VIBE 1950; LOUGHREY 1959; FAY 1960). MANNING (1960) drew attention to the low frequency of seals infected with *Trichinella* and suggested that a polar bear-walrus-polar bear cycle could not be ruled out. It is most likely that the walrus is infected when scavenging on polar bear carcasses, as suggested by MANNING (1960) or on polar bear and sled dog carcasses (VIBE 1950). In the Thule district 20 % of the polar bears (3 of 15 examined) was found to be infected with *Trichinella* and 91 % (38 of 42 examined) of the sled dogs was also infected (MADSEN 1961).

KOZLOV (1971) was also of the opinion that the main source of *Trichinella* infection in pinnipeds and whales is carcasses of terrestrial and marine mammals.

In the Thule district the Inuit kill diseased and old sled dogs and leave them on the ice in the tidal zone before ice break-up in June-July (VIBE 1950 and own information). This activity is designed to eliminate the necessity of feeding surplus dogs during the open water period. About 200-300 dogs of a total of about 1500-1600 sled dogs in the Thule district are disposed in this manner every year. If the walrus contracts trichinosis when scavenging on polar bear and dog carcasses this route of infection could also explain why trichinous bearded seals have been found, as reported by MADSEN (1961). The bearded seal is also a bottomfeeder (VIBE 1950) which has never been reported to prey on other seals, to our knowledge.

The average annual catch of walruses in the Thule district is about 200 animals of which about 53 % are males (own information). Thus, probably three to four trichinous walruses are taken in the district annually. The yield of the annual walrus catch is about 80 tons of meat, blubber and hide. While most of the yield is used for dog food an unknown proportion is eaten by humans. In the case of the walrus the epidemiological risk to humans is theoretically large because walrus meat is distributed to many households in the communities in contrast to the meat of other pinnipeds and of the polar bear. About 77 % of the annual catch of walrus is taken in the period from May until October (own information) where temperatures in the Thule district are often about or above freezing point which increases the risk of walrus meat being infectious.

Temperatures in household freezers are not low enough to reduce infectivity of arctic *Trichinella* ssp. (ANON. 1981). For example, portions of infected meat of the Alaskan black bear (*Ursus americanus* Pallas) held at minus 15 °C for up to 35 days showed no loss of infectivity for laboratory animals (ANON. 1979, fide ANON. 1981).

Thus, walrus meat must be cooked thoroughly, which according to RANSOM and SCHWARTS (1919) means that all parts of the meat must be raised to 58 °C (137 F) in order to kill the encysted *Trichinella* larvae. In the Thule district the walrus meat is boiled on kerozene burners, and at least when on hunting trips the Inuit often eat the meat while parts of it are only half done. Furthermore, raw walrus meat which previously has been frozen for a variable period is also eaten.

Acknowledgements

We wish to thank the Inuit of the Thule district for their great help during our work in the area. Furthermore, we wish to express our gratitude to Dr. THERESE KRISTENSEN, Zoological Museum of Copenhagen, for collecting some of the samples, and Dr. HOLGER MADSEN, Zoology Laboratory University of Copenhagen, for offering useful criticism during the preparation of this paper.

This study was supported by grants from the Danish Natural Science Research Council and from the Commission for Scientific Research in Greenland.

Zusammenfassung

Trichinella spiralis in Walrossen aus dem Thule-Gebiet, Nordgrönland,
und mögliche Wege der Übertragung

Fleischproben von 126 Atlantischen Walrossen, *Odobenus rosmarus rosmarus* (L.) aus dem Thule-Gebiet, Nordgrönland (1975, 1977 und 1978), sind auf Befehl durch den Parasiten *Trichinella spiralis* analysiert geworden.

Zwei erwachsene Bullen waren mit *Trichinella spiralis* infiziert (Häufigkeit 1,6 %).

Es wird angenommen, daß das Walroß aus dem Thule-Gebiet durch Fressen von Eisbären- und/oder Hundekadavern infiziert wird.

References

- ANONYMOUS (1979): Trichinosis surveillance annual summary 1978. Center for Disease Control, Sept., 1979.
- ANONYMOUS (1981): Trichinosis Associated with Meat from a Grizzly Bear. Morbidity and Mortality Weekly Report, Center for Disease Control, March 20, Vol. 30, 15-21
- BROWN, M.; CRONK, B.; de SINNER, F.; GREEN, J. E.; GIBBONS, J. E.; KUITUNEN-EKBAUM (1949): A Note on Trichinosis in Animals of the Northwest Territories. Can. Public Health 40, 20-21.
- DEGERBØL, M.; FREUCHEN, P. (1935): Mammals. Report of the Fifth Thule Expedition 1921-1924, (4-5): 278 pp. Copenhagen: Gyldendalske Boghandel. Nordisk Forlag.
- DOWLER, D. H. (1976): Average marine mammal harvest 1973 to 1975. Northwest Territories. (Unpubl. tables received from H. R. TRUDEAU. Fish. and Marine Service, Yellowknife, N. W. T.).
- DUNBAR, M. J. (1949): The pinnipedia of the arctic and subarctic. Fisheries Research Board of Canada. Bulletin 85, 1-22.
- FAY, F. H. (1960): Carnivorous walrus and some arctic zoonoses. Arctic 13, 111-122.
- FAY, F. H. (1967): Experimental transmission of *Trichinella spiralis* via marine amphipods. Can. J. Zool. 46, 597-599.
- FAY, F. H.; LOWRY, L. F. (1981): Seasonal use and feeding habits of walrus in the proposed Bristol Bay clam fishery area. Final Report to North Pacific Management Council P.O. Box 3136 DT, Anchorage, Alaska 99510, U.S.A. Contract No. 80-3.
- HENRIKSEN, Sv. Aa. (1978): A new technique for demonstration of *Trichinella spiralis* larvae in suspensions of digested muscle tissue. Acta vet. scand. 19, 466-68.
- JOHANSEN, F. (1910): Observations on Seals (Pinnipedia) and Whales (Cetacea) on the Denmark Expedition, 1906-1908. Meddelelser om Grønland 45, 203-224.
- KOZLOV, D. P. (1971): K voprosu o putyakh zarazheniya lastonogikh trikhinellezom. Trudy Gel' mintologicheskoi Laboratorii Akademii Nauk SSSR 21, 36-40. (Sources of *Trichinella spiralis* infection in pinnipeds. Fisheries Research Board of Canada 1974, Translation Series No. 3010).
- KRYLOV, V. I. (1965): Opredelenie vozrasta, temp rosta i analiz vozrastnoi struktury poboek tikhookeanskogo morzha. Morskije mlekopitayushchie. Akademiya Nauk SSSR. Izdatel'stvo Nauko, Moskva: 201-210. Determination of age, rate of growth and analysis of the age structure of the Pacific walrus catch. Fisheries Research Board of Canada 1968. Translation Series No. 1004).
- KUITUNEN, E. (1954): Walrus meat as a source of trichinosis in Eskimos. Can. J. Public Health 45, 30.
- LOUGHREY, A. G. (1959): Preliminary Investigation of the Atlantic Walrus *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus). Can. Wildl. Serv., Wildlife Management Series 1, No. 14.
- MADSEN, H. (1961): The distribution of *Trichinella spiralis* in sledge dogs and wild mammals in Greenland under a global aspect. Meddelelser om Grønland 159.
- MANNING, T. H. (1960): Comments on "Carnivorous Walrus and Some Arctic Zoonoses". Arctic 14, 76-77.
- MANSFIELD, A. W. (1958): The Biology of the Atlantic Walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus* L.) in Eastern Canadian Arctic. Journal of Fisheries Research Board of Canada. Manuscript Report Ser. Biol. 653.
- MARGOLIS, H. S.; MIDDAGH, J. P.; BURGESS, R. D. (1979): Arctic Trichinosis: Two Alaskan Outbreaks from Walrus Meat. J. Infect. Diseases 139, 102-105.
- MCLAREN, I. A. (1958): The Biology of the Ringed Seal (*Phoca hispida* Schreber) in the Eastern Canadian Arctic. Journal of Fisheries Research Board of Canada. Bulletin 118.
- RANSOM, B. H.; SCHWARTZ, B. (1919): Effect on heat on trichinae. J. Agricult. Res. 17, 201-221.
- RAUSCH, R.; BABERO, B. B.; RAUSCH, R. V.; SCHILLER, E. L.; (1956): Studies on the helminth fauna of Alaska. XXVII. The occurrence of larvae of *Trichinella spiralis* in Alaskan mammals. Parasitology 42, 259-271.
- REEVES, R. R. (1978): Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*): A literature survey and status report. Unites Staates Department of the Interior. Fish and Wildlife Service. Wildlife Res. Report 10.
- ROTH, H. (1949): Trichinosis in arctic animals. Nature 163, 805-806.

- ROTH, H.; MADSEN, H. (1953): Die Trichinose in Grönland, abschließender Bericht der Jahre 1948–1953. Proc. 14th Int. Congr. Zoology. Section X, Copenhagen, 340–341.
- THING, H.; CLAUSEN, B.; HENRIKSEN, Sv. Aa. (1976): Finding of *Trichinella spiralis* in a walrus (*Odobenus rosmarus* L.) in the Thule district, Northwest Greenland. Nordisk Vet. Med. 28, 59.
- THORBORG, N. B.; TULINIUS, S.; ROTH, H. (1948): Trichinosis in Greenland. Acta Pathologica 25, 778–794.
- THORSHAUG, K.; ROSTED, A. F. (1956): Researches on the prevalence of trichinosis in animals in Arctic and Antarctic waters. Nordisk Vet. Med. 8, 115–129.
- VIBE, C. (1950): The marine mammals and the marine fauna in the Thule district (Northwest Greenland) with observations on ice conditions in 1939 in 1939–1941. Meddelelser om Grønland 150.

Authors' addresses: E. W. BORN, Greenland Fisheries Investigations, Tagensvej 135, DK-2200 Copenhagen N; B. CLAUSEN and Sv. AA. HENRIKSEN, State Veterinary Serum Laboratory, 27 Bülowsvej, DK-1870 Copenhagen V

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Der Einfluß der Domestikation auf die Riechleistung der Hausmaus (*Mus musculus*)

Von CHRISTEL SCHMIDT und U. SCHMIDT

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 6. 1. 1982

Domestizierte Tiere unterscheiden sich von ihren freilebenden Wildformen nicht nur durch Veränderungen im äußeren Erscheinungsbild (Größe, Fellfärbung, Schädelform etc.), sondern auch durch die Kapazität ihrer Hirnschädel. DARWIN (1859) wies erstmals auf dieses Phänomen hin; inzwischen wird die Abnahme der Hirngröße als ein Charakteristikum der Domestikation angesehen (HERRE und RÖHR 1973). Nieder evolvierte Gehirne, wie die der Nager, weisen dabei mit bis zu 9 % (Laborratte: 8,3 %; KRUSKA 1975b) jedoch weit geringere Gewichtsverluste auf als in der Evolution höher stehende (Hausschwein: 33 %; KRUSKA 1970). Eine Ausnahme macht die Labormaus, bei der sich im Vergleich mit der westlichen Hausmaus keinerlei Hirngrößenunterschiede ergaben (NORD 1963).

Veränderungen des Hirngewichtes sagen jedoch nicht unbedingt etwas über die Leistungsfähigkeit einzelner Funktionsbereiche aus, da Teilstrukturen wesentlich stärkere Umwandlungen aufweisen können als das Gesamtsystem. So besitzt z. B. die Laborratte, trotz einer Gesamthirngewichtsabnahme von 8,3 %, einen um 4,5 % größeren Bulbus olfactorius und ein um 11,2 % vergrößertes Tuberculum olfactorium als die Wanderratte (KRUSKA 1975a).

Elektrophysiologische Untersuchungen am olfaktorischen System der wilden Hausmaus und der Labormaus sollten klären, ob bei dieser Art, die als einzige keinerlei Abweichungen im Hirngewicht aufweist, Divergenzen in der Leistungsfähigkeit des olfaktorischen Systems auftreten.

Als Versuchstiere dienten adulte Männchen der wilden Hausmaus (Wildfänge und F 1). Mit Hilfe fest implantierter Elektroden (Methode: SCHMIDT 1978) wurden neurale olfakto-

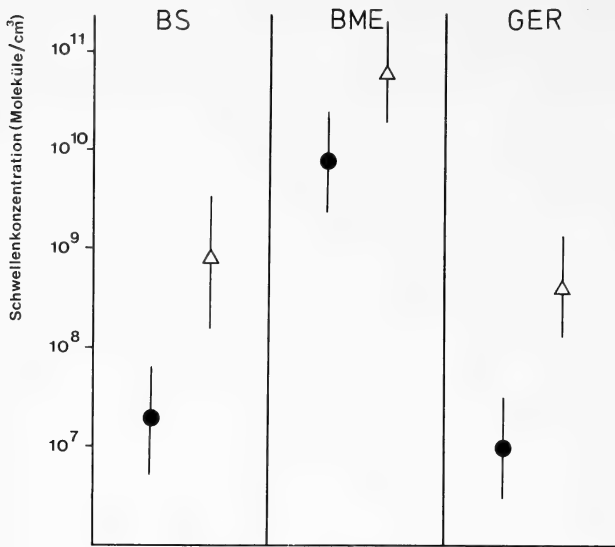


Abb. 1. Neurale olfaktorische Reaktionsschwellen bei wilden Hausmäusen (●; $n = 7$) und Labormäusen (Δ ; $n = 24$), (geometr. Mittel $\bar{x}_G \pm s_G$). Ordinate: Schwellenkonzentrationen (Moleküle/cm³); BS: Buttersäure, BME: Buttersäuremethylester, GER: Geraniol

rische Reaktionsschwellen für Geraniol, Buttersäure und Buttersäuremethylester bestimmt. Die Duftreize wurden in log Abstufung (Faktor 10) präsentiert. Die Versuche begannen immer mit unerschwelligem Konzentrationen. Als positive Reaktion auf einen Duftreiz wurde das Auftreten des olfaktorisch evozierten Potentials gewertet. Die Schwellenwerte der wilden Hausmäuse wurden mit den bei $\delta\delta$ Albinomäusen gewonnenen Daten verglichen (SCHMIDT 1982).

Die neuronalen Antwortmuster sind bei beiden Versuchsgruppen völlig identisch. Wie aus der Abbildung hervorgeht, besitzen die wilden Hausmäuse jedoch für alle 3 Testsubstanzen eine ca. um den Faktor 10 niedrigere Schwelle als die Labortiere.

In vergleichenden elektrophysiologischen und verhaltensphysiologischen Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß die neuronalen Reaktionsschwellen bei der hier verwendeten Methode mit Duftkonzentrationen korreliert sind, die vom Versuchstier bei einer Zweifachwahldressur gerade noch positiv beantwortet werden (SCHMIDT 1982). Aus den hier vorliegenden Ergebnissen kann man somit schließen, daß die olfaktorische Sensitivität der wilden Hausmaus ca. um den Faktor 10 größer ist als die der domestizierten Form. Berücksichtigt man die Bedeutung des Geruchssinnes, so scheint eine bessere olfaktorische Sensitivität der bei Nahrungssuche, Orientierung und sozialen Interaktionen auf den Geruchssinn sehr viel stärker angewiesenen freilebenden Tiere biologisch überaus sinnvoll.

Literatur

- DARWIN, CH. (1859): The origin of species by means of natural selection. London: Murray.
 HERRE W.; RÖHRS, M. (1973): Haustiere – zoologisch gesehen. Stuttgart: G. Fischer Verlag.
 KRUSKA, D. (1970): Vergleichend cytoarchitektonische Untersuchungen an Gehirnen von Wild- und Hausschweinen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **131**, 291–324.
 KRUSKA, D. (1975a): Vergleichend-quantitative Untersuchungen an den Gehirnen von Wander- und Laborratten. I. Volumenvergleich des Gesamthirns und der klassischen Hirnteile. J. Hirnforsch. **16**, 469–483.
 KRUSKA, D. (1975b): Vergleichend-quantitative Untersuchungen an den Gehirnen von Wander- und Laborratten. II. Volumenvergleich allokokortikaler Hirnzentren. J. Hirnforsch. **16**, 485–496.
 NORD, H.-J. (1963): Quantitative Untersuchungen an *Mus musculus* dom. (Rutty 1772). Zool. Anz. **170**, 311–335.
 SCHMIDT, U. (1978): Evoked-potential measurements of olfactory thresholds of laboratory mice (*Mus musculus*) to carboxylic acids. Chem. Senses Flav. **3**, 177–182.
 SCHMIDT, C. (1982): Behavioural and neurophysiological studies of the olfactory sensitivity in the albino mouse. Z. Säugetierkunde **47**, 162–168.

Anschrift der Verfasser: Dr. CHRISTEL SCHMIDT und Prof. Dr. UWE SCHMIDT, Zoologisches Institut, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Zur Funktion und Bedeutung des sekundären Schultergelenks der Microchiropteren

Von EVELYN SCHLOSSER-STURM¹

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 24. 6. 1982

Dreizehn der achtzehn rezenten Microchiropteren-Familien sind durch ein Körperbaumerkmal gekennzeichnet, das MILLER (1907) erstmalig beschrieben und „sekundäres Schultergelenk“ genannt hat. Dieses Gelenk – als Parallelentwicklung unabhängig voneinander in allen vier Überfamilien entstanden – ist bisher zu wenig beachtet worden; denn schon auf Grund der mehrmaligen Entstehung kann man erwarten, daß ihm eine wichtige Bedeutung zukommt. Auffallend ist, daß alle Kleinfledermausarten, die ausgedehnt rüteln, große jahreszeitliche Wanderungen oder stundenlange Jagdflüge unternehmen, bzw. schwalbenartig schnell und geschickt fliegen, mit dem sekundären Schultergelenk ausgerüstet sind. In den fünf Familien mit herkömmlichem Gelenk, die auch in anderen Merkmalen ursprünglich sind (WEBER 1928), finden sich dagegen solche Flugspezialisten nicht.

Das sekundäre Schultergelenk besteht hauptsächlich aus einer zweiten Gelenkfläche auf der Dorsalseite der Scapula, die mit dem stark vergrößerten Tuberculum majus der proximalen Humerusepiphyse artikuliert. Es handelt sich dabei um den seltenen Fall, daß ein Anlagerungsgelenk sekundär an einem Abgliederungsgelenk entstanden ist (STARCK 1979). Zu seiner Funktion sagt MILLER – ohne näher auf die biologische Bedeutung einzugehen –: “. . . thus giving the shoulder joint a very unusual strength, while limiting its motion strictly to a single plane.”

Bei Untersuchungen zur funktionellen Morphologie dreier Microchiropteren-Arten stieß auch VAUGHAN (1959) auf diese Struktur, interpretierte sie jedoch ganz anders. Seiner Meinung nach schließen sich eine Bewegungseinschränkung im Schultergelenk und ein funktionierender Flügelschlag aus. Er sieht in dem Gelenk eine Sperrvorrichtung, die den Flügelaufschlag im oberen Kulminationspunkt abbremst und über die passive Vordehnung des mächtigen *M. serratus ventralis* den Abschlag des Flügels einleitet. Die Funktion der einzelnen Schultermuskeln und auch des *Serratus* deutete VAUGHAN jedoch ausschließlich aus deren Lage und Faserverlauf. Seine Interpretation wurde in den folgenden Jahren von mehreren Autoren übernommen.

Eigene umfangreiche, vergleichend-morphologische Untersuchungen am Schultergürtel der Microchiropteren lassen die Richtigkeit der VAUGHANSchen Vorstellungen bezweifeln. Neueste elektromyographische Befunde über die Aktivitätsmuster einiger Schultermuskeln während des Fluges widersprechen den von VAUGHAN postulierten Verhältnissen ebenfalls (HERMANSON und ALTENBACH 1981), so daß es an der Zeit scheint, eine neue Deutung der Funktion des sekundären Schultergelenks der Microchiropteren anzubieten:

Manipulationen an frischtotem Chiropterenmaterial und an herauspräparierten Schulterknochen bestätigten im wesentlichen die von MILLER beschriebene Bewegungseinschränkung durch das sekundäre Gelenk. Diese tritt jedoch nicht bei jeder Armbewegung

¹ Diese Veröffentlichung ist Teil einer Dissertation, die am Fachbereich Biologie der Universität Hamburg angefertigt wird.

auf. Bei *Nyctalus noctula* z. B. befindet sich nur in Abduktionsstellung des Humerus – in einem Winkel von etwas weniger als 90° zur Wirbelsäule – das Tuberculum majus in vollem Kontakt mit der dorsalen Gelenkfläche der Scapula. Gleichzeitig greift ein Zapfen oberhalb der Cavitas glenoidalis, der Processus supraglenoidalis, in eine Grube am proximalen Humerusende. In dieser Stellung ist jede Rotation um die Humeruslängsachse ausgeschlossen. Diese „starre“ Gelenkverbindung wird erst bei Adduktion, nämlich dann, wenn der Humerus in einen Winkel von etwa 50° zur Körperlängsachse gebracht wird, gänzlich gelöst und läßt dann wieder die volle Beweglichkeit des Humeruskopfes um drei Achsen zu. Die Wirkung des Gelenkes kommt also nur bei bestimmten Bewegungen der Tiere, bei weitgehend abduziertem Oberarm zum Tragen und bedingt eine Einschränkung der Rotationsmöglichkeit um die Humeruslängsachse.

Die funktionelle Deutung dieser Rotationsperre ergab sich aus der sorgfältigen morphologischen Analyse des Flugapparates der Kleinfeldermäuse sowie aus der Beschäftigung mit der Flugmechanik dieser Tiere.

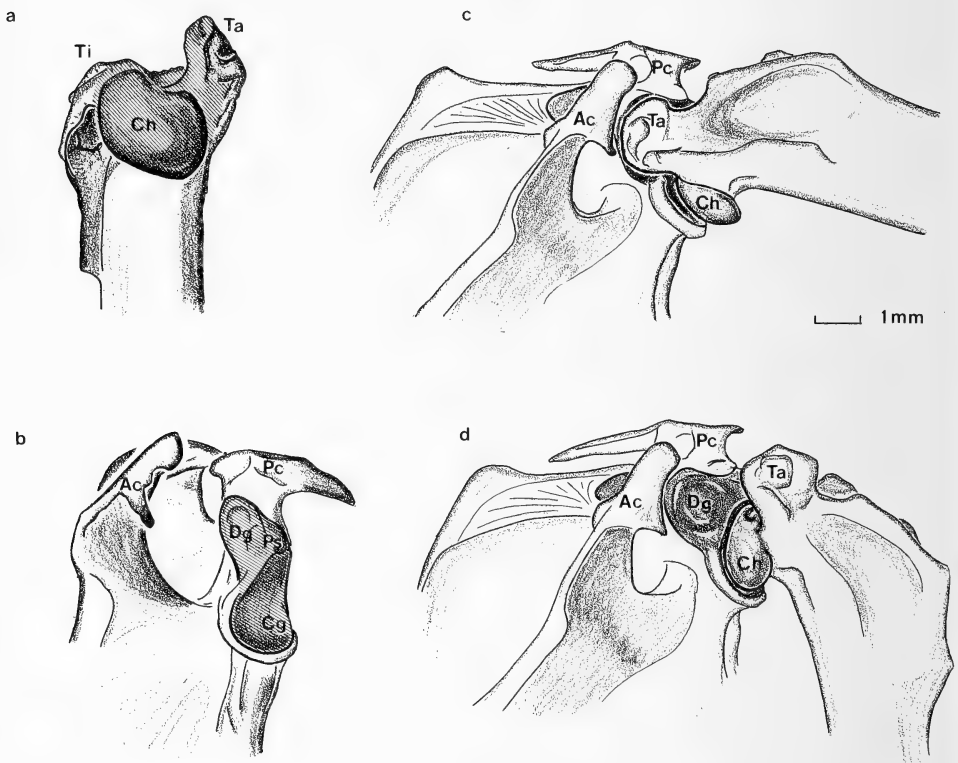


Abb. Humerus und Scapula von *Molossus ater*. a: Medialansicht der proximalen Epiphyse des rechten Humerus zur Darstellung von Caput humeri und der Gelenkfläche des Tuberculum majus; b: Laterodorsalansicht der Scapula mit Cavitas glenoidalis, dorsaler Gelenkfläche und Processus supraglenoidalis des sekundären Schultergelenks. Bei a und b knorpelbedeckte Gelenkflächen schraffiert. Rand der Schraffur = Rand der Gelenkkapsel. c: Dorsalansicht des Schultergelenks in Abduktionsstellung des Humerus. Gelenkflächen des sekundären Schultergelenks in vollem Kontakt; Einwärtsrotation nicht möglich; d: Dorsalansicht des Schultergelenks mit adduziertem Humerus. Elemente des sekundären Schultergelenks ohne Kontakt zueinander; Humerus um drei Achsen beweglich. Ac = Acromion; Cg = Cavitas glenoidalis; Ch = Caput humeri; Dg = Dorsale Gelenkfläche des sekundären Schultergelenks; Pc = Processus coracoideus; Ps = Processus supraglenoidalis des sekundären Schultergelenks; Ta = Tuberculum majus; Ti = Tuberculum minus

Der Flügelschlag der Kleinfledermäuse wurde schon 1936 von EISENTRAUT als komplexe Rotationsbewegung beschrieben: Die Schwingen werden dabei während des Abschlages ausgestreckt von oben hinten „am Körper“ vorbei, kräftig nach vorn unten geschlagen (siehe auch VAUGHAN 1970; ALTENBACH 1979). Zu Beginn des Aufschlages werden Arm und Hand leicht an den Körper des Tieres herangezogen (Adduktion des Humerus, Beugung in Ellenbogen- und distalen Gelenken), dann nach oben hinten geführt und dort wieder ausgestreckt.

Nur während des Abschlages ist der Arm so stark abduziert, daß das sekundäre Gelenk zum Einsatz kommt. Ohne zusätzlichen oder zumindest mit stark reduziertem Muskelaufwand kompensiert es dabei eine Reihe von Kräften, die auf den Flügel sämtlich einwärtsrotierend wirken. Ein Drehmoment im Sinne einer solchen Einwärtsrotation wird, um nur zwei Faktoren zu nennen, durch die Kontraktion des *M. pectoralis major*, des wichtigsten Abschlagsmuskels, zwangsläufig ausgeübt. Gleichsinnig wirkt der Druck der Luft unter den abwärts bewegten Schwingen, die nur an ihrem vorderen Rand durch das stützende Armskelett mit dem Rumpf verbunden sind.

Eine derartige, unbeabsichtigte Einwärtsrotation hätte aber nachteilige Folgen für den Flug. Zum einen würde die volle Kontraktionskraft des *M. pectoralis major* nur zum Teil in Hubkraft umgewandelt, zum anderen würde die Einwärtsrotation den Anstellwinkel des Flügels verändern. Jedes Flügelprofil arbeitet aber nur bei Anströmung unter bestimmten, relativ eng begrenzten Winkeln optimal, d. h. es erzeugt möglichst viel Auftrieb bei möglichst geringem Luftwiderstand. Jede unkontrollierte Verschwenkung des Profils in der Luftströmung ist also zu vermeiden, da sonst die aufgewendete Muskelkraft nicht effektiv in Flugleistung umgesetzt werden kann.

Das sekundäre Schultergelenk der *Microchiropteren* stellt somit eine Zwangsführung dar, die in der kraftkostenden, auftrieberzeugenden Abschlagsphase des Fluges (NORBERG 1976) eine ungünstige Bewegung des Oberarmes unterdrückt, die optimale Übertragung der Muskelkraft auf den Arm gewährleistet und gleichzeitig eine vorübergehend mechanische Festigung der Nahtstelle Arm/Rumpf im Sinne einer Steifigkeit des Flügels bewirkt. Durch seine besondere Konstruktion bleibt jedoch die volle Drehbarkeit des Humerus um drei Achsen grundsätzlich erhalten, so daß die Kleinfledermäuse beim Laufen, Klettern etc. durch dieses Gelenk nicht behindert werden.

Literatur

- ALTENBACH, J. S. (1979): Locomotor Morphology of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. 6, 1–137.
- EISENTRAUT, M. (1936): Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges. Z. wiss. Zool. 148, 159–188.
- HERMANSON, J. W.; ALTENBACH, J. S. (1981): Functional Anatomy of the Primary Downstroke Muscles in the Pallid Bat, *Antrozous pallidus*. J. Mammalogy 62, 795–800.
- MILLER, G. S. (1907): The families and genera of bats. US. Nat. Mus. Bull. 57.
- NORBERG, U. M. (1976): Aerodynamics, kinematics and energetics of horizontal flapping flight in the long-eared bat *Plecotus auritus*. J. exp. Biol. 65, 179–212.
- STARCK, D. (1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Bd. 2: Das Skelettsystem. Berlin, Heidelberg: Springer.
- VAUGHAN, T. A. (1959): Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kan. 12, 1–153.
- (1970): Flight patterns and aerodynamics. In: Biology of Bats Vol. I. Ed.-by W. A. WIMSATT. London, New York: Academic Press.
- WEBER, M. (1928): Die Säugetiere. Bd. II. Jena: Gustav Fischer.

Anschrift der Verfasserin: EVELYN SCHLOSSER-STURM, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

BUCHBESPRECHUNGEN

NIEVERGELT, B.: **Ibexes in an African Environment.** Ecology and Social System of the Walia Ibex in the Simen Mountains, Ethiopia. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1981. 189 S., 40 Abb. DM 89,-.

Der Autor versucht eine Zusammenschau alles dessen, was er durch eigene Forschungstätigkeit (1968/69 und zwei weitere Kurzaufenthalte) und aus den Beobachtungen der leitenden „Park Wardens“ (1971-77) zur Ökologie und Ethologie des Walia-Steinbockes erarbeiten konnte. Der Anlaß zur intensiven Beschäftigung mit diesem paläarktischen Ungulaten in einer ungewöhnlichen, afroalpinen Umgebung war vorranglich die Beschaffung des Grundlagenwissens zum Schutz und zur Erhaltung dieser inzwischen hochgefährdeten Tierart. Dabei mußten, wie aus der Darstellung vielfach deutlich erkennbar wird, erhebliche methodische Schwierigkeiten überwunden werden. Die faunistische Sonderstellung der Walia-Steinböcke regte aber auch zu mehr theoretischen Überlegungen zur Herkunft wie Geschichte, Einnischung und ethologischen Sonderentwicklung an.

Die beiden Blickwinkel, das praktische Naturschutzinteresse und die methodisch theoretische Aufarbeitung wie Interpretation der Beobachtungen, lassen sich sicher nicht ganz nahtlos miteinander verbinden. Dennoch ist es schon etwas ungewöhnlich, daß es dem Autor notwendig erscheint, dem Leser einleitend eine „Gebrauchsanweisung“ geben zu müssen. Eine weniger auf die Behandlung von Einzelfragen konzentrierte, kontinuierlichere Darstellung hätte das wohl überflüssig gemacht. So muß man sich einige Zusammenhänge in mehreren Kapiteln zusammensuchen.

Der angesprochene formale Mangel schmälert den sachlichen Gewinn nur sehr wenig. Zunächst erschließt sich mit der Schilderung der Simien-Berge ein wohl allgemein wenig bekannter, afrikanischer Lebensraum. Ein weiterer Schwerpunkt liegt bei der technischen Durchführung und der Auswertung der Steinbockbeobachtungen. Alle Daten wurden durch planvolle Beobachtung gewonnen. Eine Markierung oder gar der Einsatz der Radiotelemetrie waren anscheinend nicht möglich. Erstaunlich ist, was bei gut durchdachtem Vorgehen auch mit einfachsten Mitteln möglich wird.

Es wird soviel über die Habitatwahl, die Populationsstruktur und das Sozialverhalten der Walia-Steinböcke und ihrer möglichen Konkurrenten, Klipspringer und Gelada, bekannt, daß ein recht umfassendes Lebensbild entsteht. Aus dem hier nicht lang ausgeführten Vergleich zwischen Walia- und Alpensteinbock werden doch die aus den stark verschiedenen Klimabedingungen ableitbaren, divergierenden Entwicklungen sichtbar.

Der abschließende Ausblick auf die Zukunft des Semien-Nationalparks und damit auch der außerhalb dieses Gebietes nur noch in geringsten Beständen vorkommenden Steinböcke zeigt Gefährdungen und Gefährdungsursachen auf, die auf dieser menschenüberfluteten Erde fast überall die gleichen sind. Die hier, wie bei manchem anderen ähnlichen Projekt, aus dem starken Engagement und dem tätigen Einsatz erstehende Hoffnung nötigt zur Anerkennung. H. HOERSCHELMANN, Hamburg

CHAPMAN, J. A.; PURSLEY, D. P. (eds.): **Worldwide Furbearer Conference Proceedings.** Vol. 1-3. Worldwide Furbearer Conference, Inc.: Baltimore 1981. 2056 pp. Total set US-\$ 60,-. Zu beziehen durch: Worldwide Furbearer Conference, Inc., Book Distribution Center, 1111 E. Cold Spring Lane, Baltimore, Maryland 21239, USA.

Vom 3. bis zum 11. August 1980 fand in Frostburg, Maryland, der 1. internationale Kongreß über Pelztiere statt. Die Referate sind in den vorliegenden Bänden für Interessenten veröffentlicht. Insgesamt 110 Einzelreferate sind 14 weitgefaßten Themenkreisen zugeordnet. Der Leser erhält vielfältige Informationen zur Biologie verschiedener Arten (Systematik, Zoogeographie, Evolution, Habitat, Physiologie, Morphologie, Reproduktion, Ernährung, Parasiten, Krankheit, Verhalten, Territorialität, Fluktuationen, Populationsdynamik) und darüber hinaus auch zu Management, Bejagungstechnologie, toxischer Belastung, Schäden durch Pelztiere, Ökonomie, Geschichte des Pelzhandels in USA und sozialer Situation der Trapper. Die behandelten Arten sind in der überwiegenden Mehrzahl fissipede und pinnipede Carnivora sowie Rodentia, Lagomorpha und Marsupialia. Den drei Bänden sind viele interessante Ergebnisse an Arten aus mehreren Kontinenten zu entnehmen. Diese umfangreiche Dokumentation stellt eine willkommene Bereicherung dar. Sie kann allen Säugetierkundlern empfohlen werden, zumal der Preis nicht zu hoch erscheint. D. KRUSKA, Hannover

Neuerscheinung

Beiträge zur Verdauungsphysiologie des Pferdes

Contributions to Digestive Physiology of the Horse. Von HELMUT MEYER, unter Mitwirkung von BERNHARD HUSKAMP, VERA GÜLDENHAUPT, GERD LINDEMANN, HEINKE MUUS, MONIKA PFERDEKAMP, MICHAEL SCHMIDT, KARIN SCHWABENBAUER. Heft 13 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung“; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde“. 1982. 69 Seiten mit 20 Abbildungen und 34 Tabellen. Kartoniert 40,- DM, für Bezieher der Zeitschrift 36,- DM

Eine artgerechte Ernährung setzt entsprechende Kenntnisse der Verdauungsphysiologie voraus, wie sie zwar für das Rind und andere Wiederkäuer gegeben sind, für das Pferd bislang aber kaum verfügbar waren. Erst durch Untersuchungen mit Caecumfisteln ist es gelungen, die Verdauungsvorgänge im Dünn- und Dickdarm des Pferdes unter besonderer Berücksichtigung der Wechselwirkungen zwischen beiden Abschnitten besser zu erfassen. In Beiheft 13 wird darüber eingehend berichtet.

Die Untersuchungen erstrecken sich im einzelnen auf Futterpassage im Dünndarm, Entleerungsmechanismen des Hüftdarms (Ileum), Bildung organischer Säuren und anderer Abbauprodukte im Blinddarm (Caecum) in Abhängigkeit von Futterart, Futtermenge und Fütterungstechnik; sie gelten besonders aber auch dem intestinalen Stickstoff-, Wasser- und Mineralstoffwechsel.

Die Untersuchungsergebnisse erleichtern eine optimale Gestaltung von Futterrationen sowie eine sinnvolle Fütterungstechnik beim Pferd. Sie geben auch Hinweise auf die Entstehung der bei Pferden relativ häufigen Verdauungsstörungen und auf Möglichkeiten ihrer Vorbeuge. Darüber hinaus leisten sie einen wertvollen Beitrag zur vergleichenden Biologie der Verdauungssysteme bei Pflanzenfressern mit und ohne Vormagen.

Neuaufgabe

Tierproduktion

Von ERNST GRANZ. 9., überarbeitete Auflage. 1982. 512 Seiten mit 207 Abbildungen, teilweise mehrfarbig und 119 Tabellen. Balacron broschiert 38,- DM

Das bewährte Buch gibt eine gründliche Einführung in die landwirtschaftliche Tierproduktion. Ausgehend von den allgemeinen Grundlagen, der Anatomie und Physiologie des Tierkörpers, der Vererbung und Züchtung sowie der Tierernährung und Fütterung werden Erzeugung, Haltung und Vermarktung der einzelnen Nutztierarten ausführlich und unter verschiedenen Gesichtspunkten dargestellt, wobei nach Möglichkeit betriebs- und marktwirtschaftliche Erkenntnisse im Vordergrund stehen.

Neben neuen Produktionstechniken, verbesserten Methoden der Leistungsprüfung und Zuchtwertschätzung und rationellen Fütterungsverfahren berücksichtigt die nun bereits vorliegende 9., überarbeitete Auflage des Buches die Nettoenergie-Laktation, die neue Indexbewertung für Bullen, Eber und Schafböcke sowie die Güterverordnung für Milch und Änderungen im Futtermittelrecht.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 232,- DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 43,- DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Die umfassende Monographie über das Schwarzwild

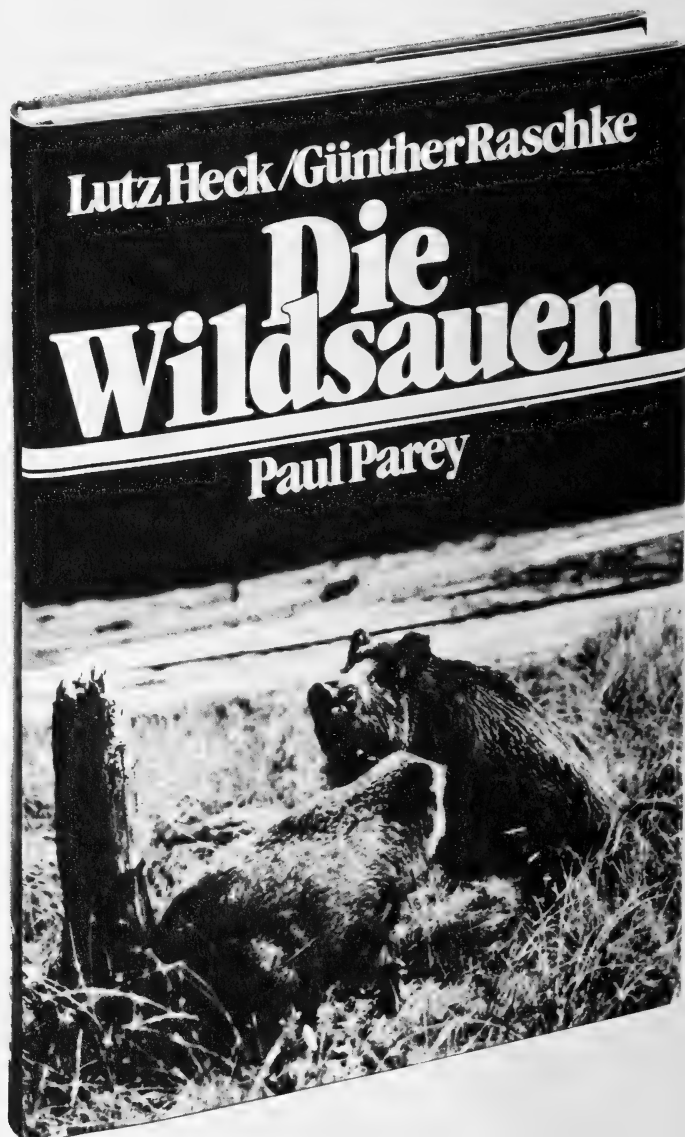
Dieses Werk schließt eine Lücke in der Jagdliteratur, denn es umfaßt alle Aspekte, die für den Jäger heute von Bedeutung sind: Wildschweinzooologie, das heimische Schwarzwild, Sausjagden in vergangenen Zeiten, Sauparks, heutige Jagdarten, Schwarzwildhege und Bestandsregulierung, Altersschätzung, Trophäen, Waffen- und Kaliberfrage, Brauchtum und jagdwirtschaftliche Bedeutung des Schwarzwildes. Die Monographie ist mit vielen Photos hervorragend ausgestattet. Geschrieben wurde sie von zwei renommierten Kennern: Lutz Heck, international engagierter Jäger, Verfasser zahlreicher Jagdbücher, Zoologe, Wildbiologe und ehemaliger Direktor des Zoologischen Gartens in Berlin; Günther Raschke, Forstamtsleiter in einem der besten Schwarzwildgebiete Deutschlands und vorzüglicher Spezialist in der praktischen Wildstandsbewirtschaftung.

*Lutz Heck/Günther Raschke
Die Wildsau
Naturgeschichte, Ökologie,
Hege und Jagd. 1980. 216 Sei-
ten mit 134 Einzeldarstellungen
in 90 Abbildungen, davon
14 farbig, und 16 Tabellen.
Kunstdruckpapier. Leinen
58,- DM*

Zu beziehen
durch Buchhandlungen
und Fachgeschäfte

**Verlagsbuchhandlung
Paul Parey
Postfach 10 63 04
2000 Hamburg 1**

**PAUL
PAREY**



Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

- de Jong, W. W.; Goodman, M.: Mammalian phylogeny studied by sequence analysis of the eye lens protein α -crystallin. – Untersuchung der Stammesgeschichte der Säugetiere durch Sequenzanalysen des Augenlinsenproteins α -Kristallin 257
- Ohannesson-Gross, Kristina; Gross, H.: Lernversuche mit Maulwürfen (*Talpa europaea* L.) unter Anwendung einer speziellen Labyrinthmethode. – Learning experiments with moles (*Talpa europaea* L.) applying a special maze method 277
- Vendland, V.: Häufigkeitsschwankungen der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). – Fluctuations of Bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) 283
- Leal, B. R.: Reproductive biology of three species of gerbils (Genus *Tatera*) in East Africa. – Fortpflanzungsbiologie von drei Gerbilliden-Arten (Gattung *Tatera*) in Ostafrika 287
- Melson, B. B.; Chapman, J. A.: Age determination and population characteristics of red foxes from Maryland. – Altersbestimmung und Populationsmerkmale beim Rotfuchs in Maryland 296
- Weldhamer, G. A.; Dixon, K. R.; Chapman, J. A.: Home range and movement of sika deer (*Cervus nippon*) in Maryland. – Reviergröße und Ortswechsel beim Sika-Hirsch (*Cervus nippon*) in Maryland 311
- Wissenschaftliche Kurzmitteilungen
- Rock, D.; Kinzelbach, R.: Der Dachs, *Meles meles* (Linnaeus, 1758), in NW-Syrien. – The badger, *Meles meles* (Linnaeus, 1758), in NW-Syria 316
- Hamperl, Roswitha: Tandem-Fusion als chromosomaler Evolutionsmechanismus bei *Microtus agrestis* (Rodentia, Microtinae). – Tandem fusion in chromosomal evolution of *Microtus agrestis* (Rodentia, Microtinae) 317

Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin



HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam – W. FIEDLER, Wien – H. FRICK, München – W. HERRE, Kiel – H.-G. KLÖS, Berlin – H.-J. KUHN, Göttingen – B. LANZA, Florenz – T. C. S. MORRISON-SCOTT, London – J. NIETHAMMER, Bonn – H. REICHSTEIN, Kiel – M. RÖHRS, Hannover – D. STARCK, Frankfurt a. M. – F. STRAUSS, Bern – E. THENIUS, Wien – W. VERHEYEN, Antwerpen

SCHRIFTFLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. SCHLIEMANN, Hamburg – D. KRUSKA, Kiel

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Vorbehalt aller Rechte: Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsendedung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e.V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e.V., dem Bundesverband deutscher Banken e.V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e.V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA): The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distribution, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see "Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List" of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holst.

Z. Säugetierkunde 47 (1982) 5, 257–320
InterCode: ZSAEA 7 47 (5), 257–320 (1982)

Mit 3 Beilagen des Verlages Paul Parey

Mammalian phylogeny studied by sequence analysis of the eye lens protein α -crystallin

W. W. DE JONG and M. GOODMAN

Receipt of Ms. 3. 2. 1982

Abstract

Analyzed the amino acid sequences of the eye lens protein α -crystallin in 41 mammalian species with the aim to resolve phylogenetic relationships among mammalian orders. The species represented 17 orders of mammals. Chicken and frog (*Rana esculenta*) were included as outgroups. The observed amino acid differences were used to construct cladograms, either solely on the basis of the lowest numbers of required nucleotide replacements in the DNA, or also taking into account certain well-established phylogenetic relationships. The α -crystallin A sequences indicate that: the paenungulate orders Proboscidea, Hyracoidea and Sirenia are a monophyletic group to which the Tubulidentata (aardvarks) also belong; the paenungulates are not related to the ungulates, but together with the edentates represent the oldest offshoots of the eutherian stem; the pangolins show no relationship with edentates and are most parsimoniously placed close to the carnivores; the ungulates, whales, and carnivores form a monophyletic grouping; among the carnivores the seals and sea lions are monophyletic; the investigated bat (Microchiroptera) appeared not to be related to insectivores or primates. The α -crystallin A sequences left the rodents, lagomorphs, insectivores, primates and *Tupaia* as an unresolved cluster of orders, but within the primates the prosimians are clearly set apart from the Anthroptera. The results are compared with current opinions about mammalian phylogeny and related to other comparative protein sequence data.

Introduction

Evolutionary trees can be constructed from genealogical analyses carried out by the parsimony method on the amino acid sequences of homologous proteins of different organisms. Such trees are capable of offering important insights on phylogeny despite the limitations of current algorithms (DAYHOFF 1972; PEACOCK and BOULTER 1975; FITCH 1977; HENDY et al. 1978; GOODMAN et al. 1979; FITCH 1979; GOODMAN 1981). Previously, an analysis of the amino acid sequences of the A chain of the eye lens protein α -crystallin from 17 mammalian species showed its usefulness in the study of mammalian phylogeny, especially at the ordinal level (DE JONG et al. 1977). We now have extended the number of mammalian species from which α -crystallin A sequences have been determined to 41. The aim was to obtain information about the phylogenetic affinities among mammalian orders and about certain phylogenetic relationships within orders. Representatives from all eutherian orders, except Dermoptera, and from many of the major subordinal groups have therefore been studied. A considerable number of species whose phylogenetic affinities are not at stake, has been included to provide a framework in which to place the phylogenetic problem cases.

Evolutionary trees have been constructed from the α A sequence data using the chicken and frog *Rana esculenta* as outgroups. Our major conclusions are based on the most parsimonious trees found in a computer search which was not constrained in any way by evidence from other sources on the phylogenetic relationships of the 41 species represented by the sequences. This search was guided solely by those changes in branching arrangement of the trees which most lowered the number of nucleotide replacements (i.e. point mutations) required for the descent of the contemporary sequences from a common ancestor.

Certain peculiar branching arrangements in the lowest nucleotide replacement (NR) length trees for the αA sequences, such as the grouping of marsupials with chicken rather than other mammals, do not agree with the results obtained in lowest NR length trees constructed for other proteins or with classical zoological evidence. To resolve this dilemma, we have used a newly developed parsimony procedure (GOODMAN et al. 1979), which incorporates phylogenetic evidence from other proteins or from classical taxonomic sources to decide whether the branching arrangement of a set of homologous sequences (in this case, αA sequences) should be made concordant with other phylogenetic evidence on the species represented by the sequences or should show gene duplications in some regions of the phylogeny. Obviously we only incorporated in the decision making process concepts on phylogenetic relationships which we considered firmly established such as the monophyly of therian mammals (in the species phylogeny marsupials should group with other mammals not with a chicken). Since almost nothing was assumed about mammalian relationships at such higher taxonomic levels as the interordinal, the parsimonious trees found by constraining the computer search with a limited number of a priori assumptions, lead to phylogenetic conclusions which were relatively independent of any prior bias. Our findings indicate that such a synthesis of classical taxonomy and amino acid sequence data may contribute to the eventual elucidation of the most probable course of events in mammalian evolution.

Material and method

α -crystallin A sequences

α -crystallin is a water-soluble structural protein which occurs exclusively in the epithelial and fiber cells of the vertebrate eye lens (for a review see BLOEMENDAL 1981). It makes up a variable proportion of the total lens protein; the amount depends on the species and age of the animal. In many species α -crystallin constitutes 25 to 50 % of the total lens protein. α -crystallin forms large aggregates, of average molecular weight from 400,000 to 800,000, and is composed of two types of chains, αA and αB . The ratio of αA to αB chains varies between species, ranging from 9 : 1 in the kangaroo to 1 : 4 in the spiny dogfish. The αA and αB chains of the ox show 58 % homology between their amino acid sequences, thus reflecting an ancient common ancestry of their genes.

α -crystallin can easily be obtained in considerable quantities from most vertebrate species, and the amino acid sequence of the αA chain, 173 residues long in most species, is relatively simple to establish. The procedures involved in the isolation and sequence determination of the αA chains are described in DE JONG and TERWINDT (1976). In most cases αA chains were isolated from pooled lenses from different specimens of the same species. Apart from hyrax αA chain (where both alanine and threonine were found at position 55), no polymorphisms were ever detected in the amino acid sequences of mammalian αA chains. The amino acid sequences of bovine, kangaroo, chicken and frog αA chains have been completely established by identifying all residues in these chains by the Edman-degradation method. Because only 10 % of the residues in the sequences of bovine and kangaroo αA chains are different, a simplified procedure has been used to study other mammalian αA chains. Their sequences have largely been deduced from the amino acid composition of small peptides obtained by enzymatic and chemical cleavage of the chains. When the amino acid composition of such peptides were found to be the same as those from the corresponding peptides of bovine or kangaroo αA chain, it was assumed that their sequences were also identical. When a difference in composition was found, such a peptide was usually subjected to Edman-degradation in order to confirm the position and type of the underlying substitution.

Using this approach there is a risk of overlooking double substitutions which change the sequence but not the composition of a peptide. It has been established, however, that the risk of overlooking such reciprocal substitutions is extremely small if the analyzed peptides are small (VAN DRUTEN et al. 1978).

The choice of species to investigate was directed by their phylogenetic relevance; species were selected either because they pose particular taxonomic problems or to increase the denseness of the phylogenetic tree in appropriate places. An important limiting factor was obviously the availability of the desired lens material. For this reason several interesting taxa have not yet been studied. The names and sources of all mammalian species of which the αA chain sequences have now been determined are given in Table 1. As already mentioned, 17 of these sequences had been employed in a previous study (DE JONG et al. 1977). Details of the chemical determination of the 24 new mammalian αA sequences added to the present study are being described elsewhere (DE JONG et al. in preparation). Certain

findings concerning trends in amino acid substitutions in the reconstructed phylogeny of mammalian α A sequences have already been reported (DE JONG *et al.* 1980).

The observed differences between α A chain sequences are summarized in Table 2. From inspection of the sequence differences it is easy to identify at certain positions residues which apparently are ancestral, primitive ones, and others which are derived ones. For example, at position 3 Ile occurs both in the outgroups (frog and chicken) and in the marsupials, whereas Val only occurs in several eutherian orders. It thus seems likely that at this position Ile is the primitive and Val the derived character. Similarly, at position 4 Thr seems to be primitive and Ala derived. Also some shared derived (synapomorphic) amino acid substitutions in certain species can easily be recognized, as for instance 13 Pro and 61 Val in the prosimians lemur, potto and galago. Table 2 also shows, however, that certain substitutions, such as 55 Ser and 61 Val, must have occurred more than once in entirely unrelated taxa, and that back substitutions, for instance 101 Asn \rightarrow Ser, may complicate the interpretation. Because convergent substitutions and back substitutions occur frequently, it is obvious that rigorous computer handling of the data is required to assess objectively the numerous possible branching patterns.

Construction of cladograms

A maximum parsimony approach (MOORE *et al.* 1973; GOODMAN *et al.* 1979) was employed to construct cladograms for the 43 α -crystallin A chain sequences. In this approach the contemporary amino acid sequences, i.e. the operational taxonomic units (OTUs), are mapped, through the genetic code, into corresponding messenger ribonucleic acid (mRNA) sequences. The object then is to find an ancestral order of branching and ancestral mRNA sequences which account for the descent of the OTUs by the fewest possible nucleotide replacements (NRs). Such a parsimony tree maximizes the number of nucleotide identities among descendant sequences ascribable to shared common ancestry rather than to convergence or parallelisms and back mutations.

As indicated in the Introduction, it has been found (e.g. GOODMAN *et al.* 1979; MAEDA and FITCH 1981) that the trees with the fewest NRs constructed from different proteins can yield non-concordant branching arrangements for the same animal species and thus violate in each tree some of the features of the animal phylogeny strongly supported by the evidence from other proteins. Such violations could be indicative of incorrect groupings of sequences that happen to have an excess of convergent residues. Alternatively, such violations could be due to real differences in the branching arrangement between the gene phylogeny and the species phylogeny. This latter possibility indeed opens the way for the construction of more accurate genealogical trees by an extension of the parsimony criterion. Not only are base replacements counted, but also the additional cost in gene duplication (GD) and gene expression (GE) events that must be assumed to fit the putative gene phylogeny into well established features of the species phylogeny. The object is to minimize the total NR + GD + GE length. (Computer algorithms for counting the number of GDs and GEs are described in Appendix A-2 and A-3 of GOODMAN *et al.* 1979.)

Lowest NR length trees

For a set of contemporary amino acid sequences the only sure way to find the tree or trees of lowest NR length is by examining all unrooted trees that the OTUs can possibly form and then choosing the tree or trees with the lowest score. Unfortunately this method is prohibitive in computer time when there are more than 8 or 9 OTUs in the data set. For larger sets of data, such as that employed in the present study, heuristic approaches can be used which limit the search procedure to practical dimensions.

We started the search by calculating a matrix of minimum mutation distances for the 43 α -crystallin A sequences by the method of FITCH and MARGOLIASH (1967). Then two initial dendrograms were constructed from this matrix, the distance Wagner tree by the method of FARRIS (1972) and the unweighted pair group tree by the clustering algorithm of SOKAL and MICHENER (1958). With the initial dendrograms and with the computer file of α -crystallin A sequences, we employed the maximum parsimony branch swapping algorithm described in Appendix A-1 of GOODMAN *et al.* (1979) to search for the lowest NR length trees. In order to test a wide range of phylogenetic possibilities the search was continued using 33 further starting dendrograms, from which literally thousands of alternative dendrograms were examined in the progression of branch swaps. The trees found with the lowest NR score each required 152 NRs. Representative examples of the major different branching arrangements exhibited by these trees are shown in Figs 1-3. In a few local regions of each of these three trees minor changes in the branching arrangement also yield trees of the lowest NR length, 152 NRs.

The lowest NR length tree shown in Fig. 1 differs from the distance Wagner tree only in the position of the bear (with the whale-porpoise branch in the Wagner tree and with the pangolin in Fig. 1) and in containing one less NR. The distance Wagner tree itself costs 153 NRs. The NR score of this Wagner tree could not be lowered when the Wagner tree itself was the starting dendrogram, i.e.

Table 1

Names of species from which the α -crystallin A sequences have been studied, and sources of the investigated lens material

Scientific name	Common name	Number of lenses	Source
Cetacea			
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	Minke whale	5	Mr. I. CHRISTENSEN, Institute of Marine Research, Bergen, Norway
<i>Phocaena phocaena</i>	Common porpoise	5	Dr. C. SMEENK, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Neth., and Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon. Zoology, Univ. of Amsterdam
Perissodactyla			
<i>Equus caballus</i>	Horse	19	Municipal slaughterhouse, Utrecht, Neth.
<i>Tapirus indicus</i>	Malayan tapir	2	Dr. L. DE BOER, Blijdorp Zoo, Rotterdam
<i>Ceratotherium simum</i>	White rhinoceros	6	Mr. M. KEEP, Hluhluwe Game Reserve, South Africa
Artiodactyla			
<i>Sus scrofa</i>	Pig	50	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Giraffa camelopardalis</i>	Giraffe	2	Safaripark Beekse Bergen, Hilvarenbeek, Neth.
<i>Hippopotamus amphibius</i>	Hippopotamus	2	Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon. Zool., Univ. of Amsterdam
<i>Bos taurus</i>	Ox	many	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Camelus dromedarius</i>	Dromedary	2	Dr. R. YAGIL, Univ. of the Negev, Beer-Sheva, Israel
Carnivora			
<i>Canis familiaris</i>	Dog	10	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Felis catus</i>	Cat	8	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Melursus ursinus</i>	Sloth bear	2	Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon. Zool., Univ. of Amsterdam
<i>Mustela vison</i>	American mink	50	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Halichoerus grypus</i>	Gray seal	3	Dr. J. VAN HAAFTEN, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, Neth.
<i>Zalophus californianus</i>	California sea lion	2	Dr. L. CORNELL, Seaworld, San Diego, California
Pholidota			
<i>Manis javanica</i>	Malayan pangolin	4	Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon. Zool., Univ. of Amsterdam
<i>Manis (Phataginus) tricuspis</i>	Tree pangolin ¹	4	Dr. K. JOYSEY, Univ. Museum of Zoology, Cambridge, U.K.
Chiroptera			
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Jamaican fruit-eating bat	20	collected by W. W. DE J. in Panama Canal Zone
Insectivora			
<i>Ermaceus europaeus</i>	European hedgehog	42	Dr. W. PETERS, traffic casualties around Nijmegen
Scandentia			
<i>Tupaia belangeri</i>	Treeshrew	20	Dr. A. SCHWAIER, Battelle Institut, Frankfurt am Main
Rodentia			
<i>Rattus norvegicus</i>	Rat	100	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>M. mus</i>	Golden hamster	100	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen

<i>Lemur fulvus</i>	Brown lemur	6	Mr. D. ANDERSON, Duke Primate Facility, Durham, N.C.
<i>Galago crassicaudatus</i>	Galago	4	Mr. D. ANDERSON, Duke Primate Facility, Durham, N.C.
<i>Perodicticus potto</i>	Potto	4	Prof. M. GOFFART, Univ. of Liège, Belgium
<i>Macaca mulatta</i>	Rhesus monkey	10	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Homo sapiens</i>	Human	14	Dept. of Anatomy, Univ. of Nijmegen School of Medicine
Proboscidea			
<i>Loxodonta africana</i>	African elephant	11	Dr. U. DE V. PIENAAR, Kruger National Park, South Africa
Hyracoida			
<i>Procavia capensis</i>	Cape hyrax	30	Dr. V. DE Vos, Kruger National Park, South Africa
Sirenia			
<i>Trichechus inunguis</i>	Brazilian manatee	6	Dr. R. BEST, Inst. Nac. Pesq. da Amazonia, Manaus, Brazil
Tubulidentata			
<i>Orycteropus afer</i>	Aardvark	3	Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon. Zool., Univ. of Amsterdam, and Mr. J. SHOSHANI (Detroit) collected in South Africa
Edentata			
<i>Choloepus hoffmanni</i>	Two-toed sloth	12	collected by W. W. DE J. in Panama Canal Zone
<i>Bradypus variegatus</i>	Three-toed sloth	16	collected by W. W. DE J. in Panama Canal Zone
<i>Tamandua mexicana</i>	Ant bear	2	Dr. G. MONTGOMERY, Smithsonian Trop. Res. Inst., Panama
Marsupialia			
<i>Macropus rufus</i>	Red kangaroo	120	commercial hunter, Australia
<i>Didelphis marsupialis</i>	North American opossum	36	Dr. P. STENZEL, Dept. of Biochemistry, Univ. of Oregon, Portland, Oregon
Aves			
<i>Gallus gallus</i>	Chicken	200	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
Amphibia			
<i>Rana esculenta</i> ²	Frog	150	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen

¹ The amino acid sequence of the α A chain of the tree pangolin has only partially been determined. — ² At the time of collection of these frogs the distinction between the *Rana esculenta* complex and *R. lessonae* had not yet been made.

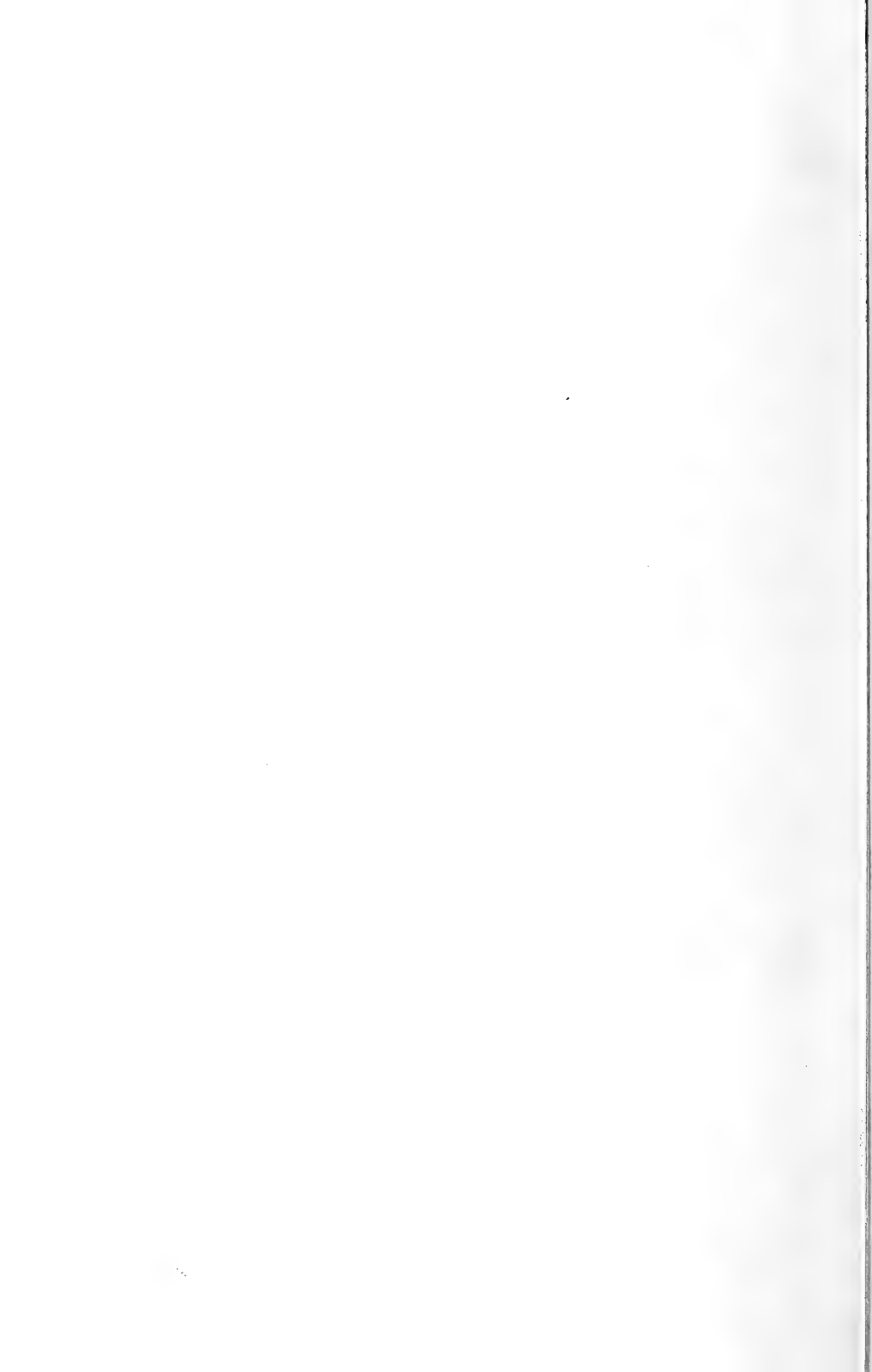


Table 1

Names of species from which the α -crystallin A sequences have been studied, and sources of the investigated lens material

Scientific name	Common name	Number of lenses	Source
Cetacea			
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	Minke whale	5	Mr. I. CHRISTENSEN, Institute of Marine Research, Bergen, Norway
<i>Phocoena phocoena</i>	Common porpoise	5	Dr. C. SMILEN, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Neth., and Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon Zoology, Univ. of Amsterdam
Perissodactyla			
<i>Equus caballus</i>	Horse	19	Municipal slaughterhouse, Utrecht, Neth.
<i>Tapirus indicus</i>	Malayan tapir	2	Dr. L. DE BOER, Blijdorp Zoo, Rotterdam
<i>Ceratotherium simum</i>	White rhinoceros	6	Mr. M. KIEP, Hluhluwe Game Reserve, South Africa
Artiodactyla			
<i>Sus scrofa</i>	Pig	50	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Giraffa camelopardalis</i>	Giraffe	2	Salarijpark Beekse Bergen, Hilvarenbeek, Neth.
<i>Hippopotamus amphibius</i>	Hippopotamus	2	Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon Zool., Univ. of Amsterdam
<i>Bos taurus</i>	Ox	many	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Camelus dromedarius</i>	Dromedary	2	Dr. R. YAGIL, Univ. of the Negev, Beer-Sheva, Israel
Carnivora			
<i>Canis familiaris</i>	Dog	10	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Felis catus</i>	Cat	8	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Melolontha uranina</i>	Sloth bear	2	Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon Zool., Univ. of Amsterdam
<i>Mustela vison</i>	American mink	50	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Halictopus gryppus</i>	Gray seal	3	Dr. J. VAN HAAREN, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, Neth.
<i>Zalophus californianus</i>	California sea lion	2	Dr. L. CORNELL, Seaworld, San Diego, California
Pholidota			
<i>Manis javanica</i>	Malayan pangolin	4	Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon Zool., Univ. of Amsterdam
<i>Manis (Phataginus) tricuspis</i>	Tree pangolin ¹	4	Dr. K. JOYSEY, Univ. Museum of Zoology, Cambridge, U.K.
Chiroptera			
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Jamaican fruit-eating bat	20	collected by W. W. DE J. in Panama Canal Zone
Insectivora			
<i>Ermacrus europaeus</i>	European hedgehog	42	Dr. W. PETERS, traffic casualties around Nijmegen
Scandentia			
<i>Tapirus belangeri</i>	Treeshrew	20	Dr. A. SCHWAIBER, Battelle Institut, Frankfurt am Main
Rodentia			
<i>Rattus norvegicus</i>	Rat	100	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Meriones tristatus</i>	Golden hamster	100	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Mesomys mungitellus</i>	Mongolian gerbil	27	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Rabbit	12	collected by Dr. M. C. KENNA in collaboration with local butcher, Nijmegen
Primates			
<i>Lemur fulvus</i>	Brown lemur	6	Mr. D. ANDERSON, Duke Primate Facility, Durham, N.C.
<i>Galago crassicaudatus</i>	Galago	4	Mr. D. ANDERSON, Duke Primate Facility, Durham, N.C.
<i>Perodicticus potto</i>	Potto	4	Prof. M. GOSFART, Univ. of Liège, Belgium
<i>Macaca mulatta</i>	Rhesus monkey	10	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
<i>Homo sapiens</i>	Human	14	Dept. of Anatomy, Univ. of Nijmegen School of Medicine
Proboscidea			
<i>Loxodonta africana</i>	African elephant	11	Dr. U. DE V. PIENAAR, Kruger National Park, South Africa
Hyrracoidea			
<i>Procavia capensis</i>	Cape hyrax	30	Dr. V. DE VOS, Kruger National Park, South Africa
Sirenia			
<i>Trichechus inunguis</i>	Brazilian manatee	6	Dr. R. BEST, Inst. Nac. Pesq. da Amazonia, Manaus, Brazil
Tubulidentata			
<i>Oryzteropus afer</i>	Aardvark	3	Dr. P. VAN BREE, Inst. Taxon Zool., Univ. of Amsterdam, and Mr. J. SHOSHANI (Detroit) collected in South Africa
Edentata			
<i>Choloepus hoffmanni</i>	Two-toed sloth	12	collected by W. W. DE J. in Panama Canal Zone
<i>Bradypus variegatus</i>	Three-toed sloth	16	collected by W. W. DE J. in Panama Canal Zone
<i>Tamandua mexicana</i>	Ant bear	2	Dr. G. MONTGOMERY, Smithsonian Trop. Res. Inst., Panama
Marsupialia			
<i>Macropus rufus</i>	Red kangaroo	120	commercial hunter, Australia
<i>Didelphis marsupialis</i>	North American opossum	36	Dr. P. STENZEL, Dept. of Biochemistry, Univ. of Oregon, Portland, Oregon
Aves			
<i>Gallus gallus</i>	Chicken	200	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen
Amphibia			
<i>Rana esculenta</i> ²	Frog	150	Central Animal Facilities, Univ. of Nijmegen

¹ The amino acid sequence of the α A chain of the tree pangolin has only partially been determined. — ² At the time of collection of these frogs the distinction between the *Rana esculenta* complex and *R. lessonae* had not yet been made.

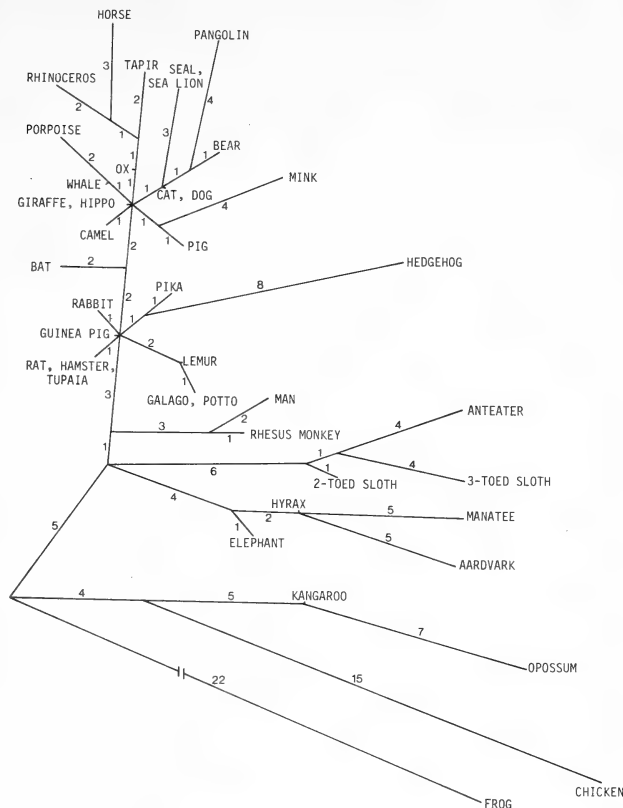


Fig. 1. Lowest NR length tree (152 NRs) of α -crystallin A sequences obtained on starting the search from the distance Wagner tree. Unaugmented NR values are given for all branches in this tree and the following ones. A computer algorithm was used which selected a particular set of most parsimonious ancestral residues, called the A-solution set (GOODMAN et al. 1974). Wherever possible, these A-solution residues had the nucleotide replacements fall on terminal links to contemporary species rather than between ancestral nodes. By this means, the synapomorphic residues characterizing each monophyletic grouping of the proposed cladograms are kept to a minimum. Springhaas and gerbil are not shown in Figs. 1-3, but are identical in position to guinea pig and rat, respectively

GOODMAN et al. (1979). The modification allows one to designate nodes within the tree as though they were the roots of monophyletic subtrees; it then prevents branch swaps across each particular edge (the link connecting two adjacent nodes) which joins such an hypothesized monophyletic subtree to the rest of the tree. This modification helped us find trees of lowest NR score that did not require hypothetical GDs and GEs. We could then evaluate whether the NR score of these trees was less than the NR + GD + GE scores of the lowest NR length trees (those in Figs 1-3), or conversely whether it would be more parsimonious to have some paralogous gene lineages rather than have only orthologous lineages.

Our a priori cladistic assumptions were:

- all mammals are more closely related to each other than to chicken or frog;
- the grouping of the investigated species into their respective traditional orders (e.g. rabbit and pika in Lagomorpha) is accepted, with tree shrew in its own higher taxonomic group (order Scandentia) rather than assigned, as it sometimes has been, to either Primates or Insectivora;
- the classical intra-order relationship within the Edentata is adhered to (i.e. Bradypodidae and Myrmecophagidae are each considered monophyletic groups).

The main freedom then allowed in the search for parsimonious trees that did not require hypothetical GDs and GEs was the reshuffling of the mammalian orders in relation to each other as well as appreciable reshuffling of species within their orders. The two major trees of lowest NR score that required no GDs and GEs are shown in Figs 4 and 5. Each had a score of 157 NRs. Equally parsimonious variants placed rhinoceros first with horse rather than with tapir. These alternative positions of rhinoceros were also found for the 152 NR length trees, and are caused by the sharing of residue 13 Thr by tapir and rhinoceros, and residue 146 Ile by horse and rhinoceros (Table 2).

Before we could conclude that the trees with score 157NR + 0GD + 0GE were the lowest NR + GD + GE length trees found we had to determine the numbers of GDs and GEs in the 152 NR length trees, i.e. we had to evaluate the score in total genetic events of these trees. By our criteria, the trees shown in Figs 2 and 3 are clearly more parsimonious than the tree shown in Fig. 1 because they violate fewer of the a priori assumed relationships. Nevertheless, these Figs 2 and 3 trees still each require, in addition to the 152 NRs, 5 GDs and 15 GEs. The extra genetic events are needed to account

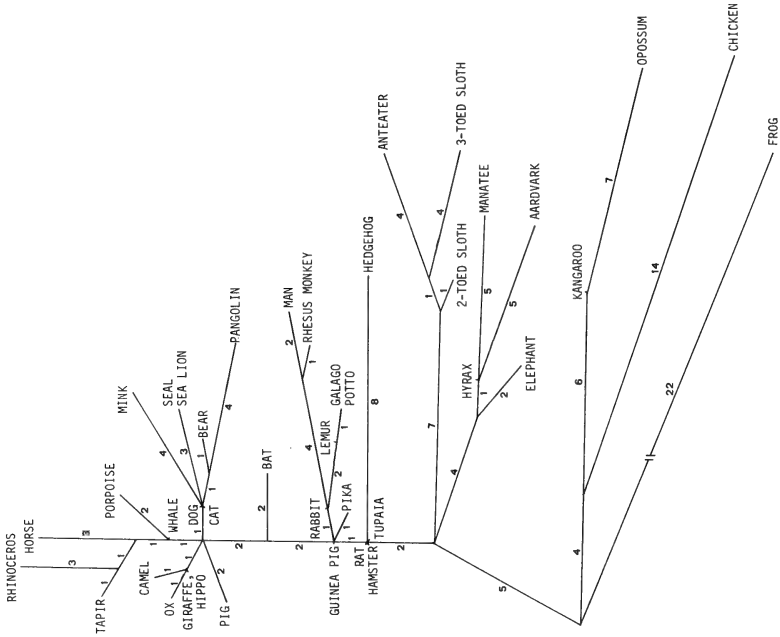


Fig. 3. Alternative 152 NR tree of α -crystallin A sequences

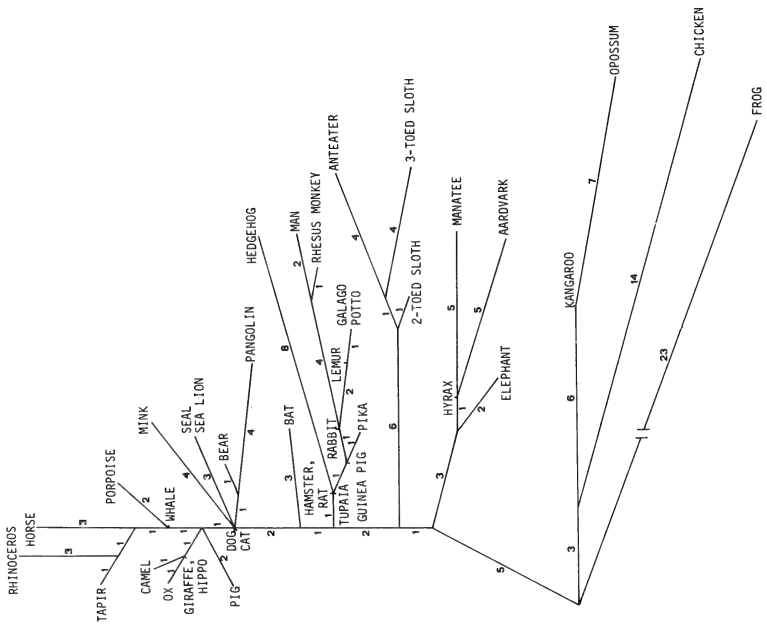


Fig. 2. Lowest NR length tree (152 NRs) of α -crystallin A sequences obtained on starting with phylogenetically plausible dendrograms and carrying out the search by maximum parsimony branch swapping, not constrained by a priori cladistic assumptions

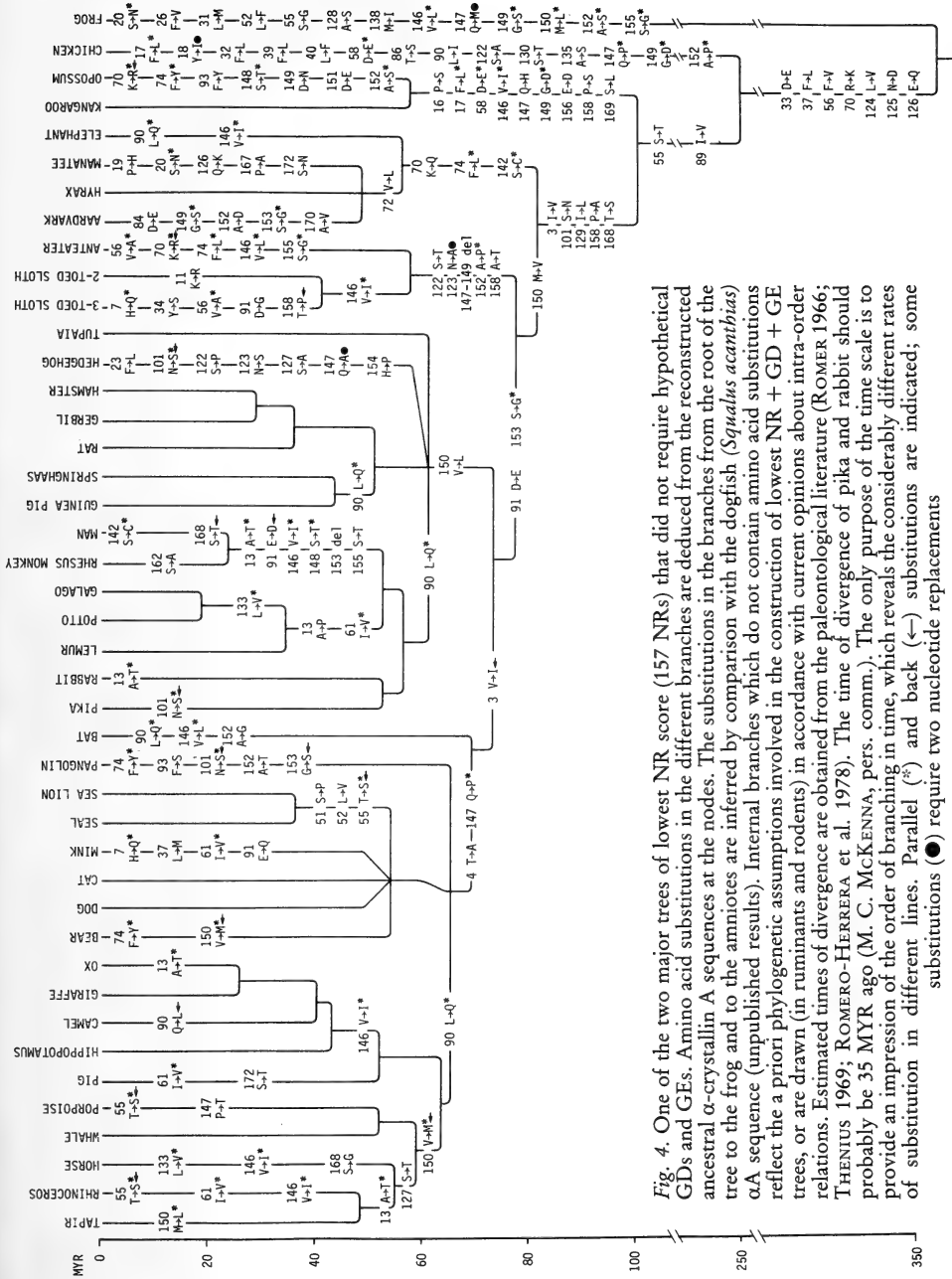


Fig. 4. One of the two major trees of lowest NR score (157 NRS) that did not require hypothetical GDs and GEs. Amino acid substitutions in the different branches are deduced from the reconstructed ancestral α -crystallin A sequences at the nodes. The substitutions in the branches from the root of the tree to the frog and to the amniotes are inferred by comparison with the dogfish (*Squalus acanthias*) α A sequence (unpublished results). Internal branches which do not contain amino acid substitutions reflect the a priori phylogenetic assumptions involved in the construction of lowest NR + GD + GE trees, or are drawn (in ruminants and rodents) in accordance with current opinions about intra-order relations. Estimated times of divergence are obtained from the paleontological literature (ROMER 1966; THENIUS 1969; ROMERO-HERRERA et al. 1978). The time of divergence of pika and rabbit should probably be 35 MYR ago (M. C. MCKENNA, pers. comm.). The only purpose of the time scale is to provide an impression of the order of branching in time, which reveals the considerably different rates of substitution in different lines. Parallel (\leftarrow) and back (\bullet) substitutions are indicated; some substitutions (\bullet) require two nucleotide replacements

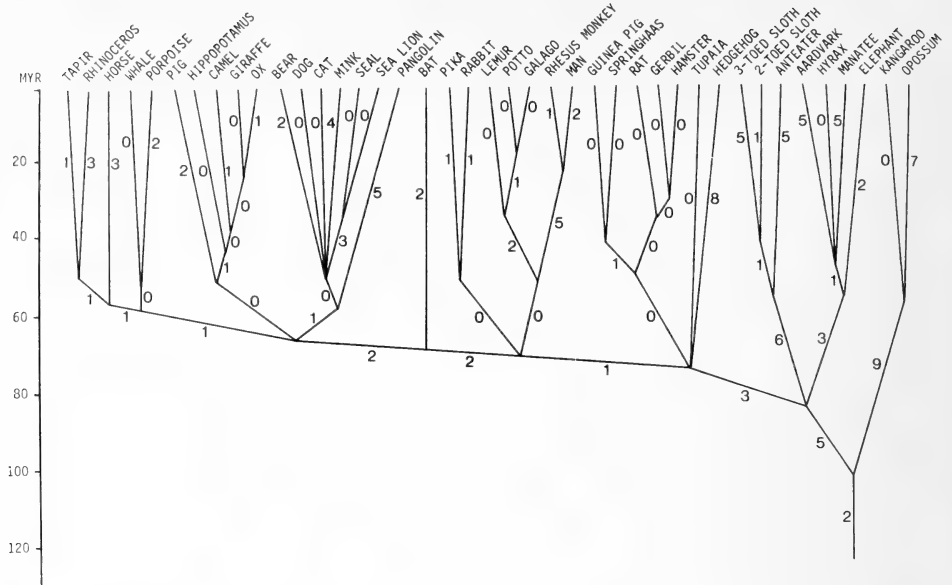


Fig. 5. Alternative major tree requiring 157 NRs and no GDs and GEs. Only the numbers of NRs are indicated for the different branches; internal 0-links are due to a priori phylogenetic assumptions. The chicken and frog branches (not shown) are as in Fig. 4

for: 1) the marsupial branch being closer to chicken than to the eutherian branch; 2) the three-toed sloth being closer to anteater than to the two-toed sloth; 3) rabbit being closer to Primates than to pika; 4) guinea pig and springhaas being closer to Lagomorpha and Primates than to Muroidea; 5) bear being closer to pangolin than to other carnivores. These violations of well accepted cladistic relationships each cost 1 GD + 3GEs. In contrast the orthologous arrangement can be had for only 1 NR more in each case. Thus it is indeed more parsimonious (total genetic score 157 compared to 172) to have the α A sequences in the orthologous branching arrangement to one another, as shown in Figs 4 and 5.

Results

Phylogenetic inferences

The most unbiased and therefore strongest inferences obtainable from the α -crystallin A sequences come from the lowest NR length trees (Figs 1–3). The constant features in these trees provide important indications of possible phylogenetic relationships. There are, however, several conspicuous deviations from generally accepted opinions about mammalian phylogeny. Most disturbing is the joining of chicken to the marsupial branch; in addition several species belonging to the same orders fail to group together, albeit often separated by the presence of only a single amino acid difference.

These shortcomings are overcome by the introduction of some a priori phylogenetic assumptions, resulting in the lowest NR+GD+GE trees shown in Figs 4 and 5. The introduction of such reasonable constraints may result in a more realistic branching pattern of those OTUs of which we would like to study the phylogenetic relationships and which have been left free in their positioning.

The differences in the branching patterns of equally parsimonious trees (Figs 1–3 and Figs 4–5) reveal the limitations of the method and indicate those regions of the tree where no firm phylogenetic conclusions can be made. The relative significance of a branching arrangement increases with the length (in NRs) of the branches involved. A 1 NR connection between two OTUs is more likely to be due to a parallel or back mutation than

a longer branch. Also the position and type of a substitution has some importance, for instance: the substitutions 13 Ala→Thr or 61 Ile→Val occur scattered over four orders (Table 2), and thus have less diagnostic value than 13 Pro, which only occurs in prosimians, or 127 Thr, which only occurs in Perissodactyla. We therefore have included in Fig. 4 the positions and directions of all inferred amino acid substitutions, and indicated all instances of supposed parallel or back mutations.

In the following sections we will successively discuss the major branching characteristics of the α -crystallin A cladograms in relation to prevailing ideas on mammalian phylogeny; i.e., the phylogenetic information which can be deduced from these cladograms is judged and weighed in relation to the prevailing opinions about mammalian phylogeny. For this purpose we have relied mainly upon some recent authoritative works (SIMPSON 1945; ROMER 1966; THENIUS 1969; VAN VALEN 1971; HOFFSTETTER 1973; MCKENNA 1975; SZALAY 1977). We have also taken into account evidence from other comparative biochemical studies of myoglobin (ROMERO-HERRERA et al. 1978), hemoglobin (GOODMAN et al. 1979), pancreatic ribonuclease (BEINTEMA and LENSTRA 1982), cytochrome *c* (FOULDS et al. 1979; BABA et al. 1981) and fibrinopeptides (O'NEIL and DOOLITTLE 1974; DAYHOFF 1972; GOODMAN 1981). The immunological comparisons of mammalian albumins are also relevant (SARICH 1976, 1982).

Monophyly of therian mammals

There seems to be little reason to doubt the monophyletic origin of the eutherian and metatherian mammals from an advanced synapsid reptilian stem in the Upper Triassic (MARSHALL 1979). Nevertheless our lowest NR trees (Figs 1–3) depict marsupials and birds as sister groups. A single additional NR restores the therian monophyly, but it is still amazing that no greater number of synapomorphies should have accumulated in the estimated 200 million years of supposed evolution of the common therian ancestor. A marked reduction in the number of amino acid substitutions in the mammalian ancestral stem has also been observed in myoglobin (ROMERO-HERRERA et al. 1978; GOODMAN 1981), hemoglobin (GOODMAN 1981) and cytochrome *c* (BABA et al. 1981). However, the lowest NR length trees for globin sequence data support the monophyly of therian mammals.

Metatherian-eutherian divergence

Both in the lowest NR and lowest NR + GD + GE trees the marsupials are well separated from the placental mammals, each being characterized by a convincing number of apomorphous (unique) substitutions. This agrees well with traditional taxonomic evidence that Metatheria and Eutheria are each monophyletic. However, this therian dichotomy is not always reflected in the lowest NR length trees constructed for globins and cytochrome *c* sequences.

Edentate relationships

The three investigated edentate species (2-toed sloth, 3-toed sloth and tamandua) share 5 or 6 substitutions and a rare deletion of 3 residues, clearly reflecting a monophyletic origin. The phylogenetic unity of the South American edentates (= Xenarthra) has indeed never seriously been questioned (ENGELMANN 1982). The α A trees depict the edentates as one of the oldest offshoots of the eutherian stem. The trichotomy in Fig. 5 indicates that the α A sequences cannot discriminate between three possibilities: the edentates are the oldest eutherian branch and the paenungulates the next oldest; the paenungulates are the oldest eutherian branch and the edentates the next oldest; the edentates and paenungulates are sister groups and together constitute the oldest eutherian branch.

The relationship of the edentates to the other mammals is obscure, although pangolins and armadillos have been considered as relatives (reviews by GLASS 1982; ENGELMANN

1982). Placement of the Edentata within the Eutheria appears to be preferred. It has recently been hypothesized that the Edentata are a sister group to all other eutherians (MCKENNA 1975; ENGELMANN 1982), which is compatible with the α -crystallin data.

The two investigated sloth genera *Bradypus* and *Choloepus* are grouped together in the Bradypodidae, although it recently has been recognized that many similarities may be regarded as convergent features and important differences have been noted (ENGELMANN 1982). It is therefore not surprising that the two sloth α A chains show no synapomorphies in the lowest NR trees, and that *Bradypus* α A chain joins the anteater branch on the basis of the unique substitution 56 Val \rightarrow Ala. There is, however, little need to conjecture that the sloths represent a grade rather than a clade, because one additional NR restores the accepted division between Bradypodidae and Myrmecophagidae.

The only other edentate protein sequence data are of sloth ribonuclease (BEINTEMA and LENSTRA 1982) and armadillo β -hemoglobin (DE JONG et al. 1982). Sloth ribonuclease, as compared with rodent, whale, ungulate and kangaroo ribonucleases, indicates that sloths are on the oldest branch among the eutherians. Armadillo Hb β joins in the most parsimonious solutions the branch leading to elephant Hb β , but does not specifically appear as the oldest eutherian branch. Immunological comparisons of albumin supported the traditional grouping of three-toed and two-toed sloths in Bradypodidae and of anteater in Myrmecophagidae, but did not reveal the position of edentates among the eutherians, although they were especially distant from ungulates and rabbits (SARICH 1982). The immunological distances between sloths, anteaters and armadillos suggests that the period of edentate monophyly has been rather brief, and that they have diverged from each other at about the same time as bats, primates and carnivores diverged. Preliminary results did not indicate a special relationship of any edentate to either pangolin or aardvark.

Aardvark-paenungulate relationships

From both Table 2 and the computer-constructed cladograms it can be seen that elephant, hyrax, manatee and aardvark, as compared to all other investigated mammals, share 3 to 4 apparently derived substitutions, of which 70 Lys \rightarrow Gln and 72 Val \rightarrow Leu are unique for this group, while 74 Phe \rightarrow Leu and 142 Ser \rightarrow Cys also occur as supposedly parallel substitutions in *Tamandua* and *Homo*, respectively.

Most authors agree on the grouping together of Proboscidea, Sirenia and Hyracoidea in the superorder Paenungulata, although SIMPSON (1945) as he proposed this grouping, clearly stated that superorders are theoretical constructions, not necessarily reflecting common origins. In fact Sirenia and Proboscidea are usually considered to be most closely related among the three orders. To bring elephant and manatee together on the same branch in Figs. 1-5 would require one additional NR, most likely a back substitution 72 Leu \rightarrow Val in elephant. It has been proposed that Hyracoidea might be more closely related to Perissodactyla than to Proboscidea and Sirenia (MCKENNA 1975). Removing hyrax from the paenungulates (Fig. 4) and placing it with Perissodactyla costs at least 10 additional NRs, and therefore seems unjustified. Similarly, bringing all paenungulates together with Perissodactyla (VAN VALEN 1971; SZALAY 1977) costs 5 additional NRs and therefore also seems improbable. Paenungulate monophyly is further supported by immunological crossreactivity between hyrax and elephant (WEITZ 1953).

Most significant is the strong connection of the aardvark α A sequence to those of the paenungulates. The aardvark is clearly a phylogenetic problem case. The hypothesis that aardvark is related to edentates and pangolins seems to have been largely abandoned. Indeed, to separate the aardvark α A chain from the paenungulates and connect it, without GDs and GEs, to the edentate branch would cost an additional 4 NRs. It is now usually suggested that the Tubulidentata originated from a condylarthran stem, and thus should be most closely related to the ungulates (PATTERSON 1978). Because the paenungulate orders

Proboscidea, Sirenia, and Hyracoidea are generally thought to be descended like the true ungulates from a common condylarth stock, the joining of aardvark and paenungulates is not incompatible with the current vague opinion that aardvark ancestry also traces back to a common condylarth stock. Morphological resemblances between aardvarks, hyraxes and elephants have been noted (LE GROS CLARK and SONNTAG 1926), and some recent immunological and osteological findings further support such a relationship (SHOSHANI et al. 1978). Furthermore, both Tubulidentata and the paenungulates apparently originated in Africa. Unfortunately no other protein sequence or immunological data from the aardvark are as yet available to help further elucidate its phylogenetic relationships.

Position of the Paenungulata

In all the most parsimonious trees of the α -crystallin A chains the enlarged Paenungulata (including Tubulidentata) are far apart from the true ungulates, in disagreement with the view of a common condylarth ancestry. Placing the paenungulates with Perissodactyla, which is its most parsimonious position if constrained to be in the ungulate-cetacean region of the tree, costs, as already mentioned, 5 NRs more than when it is separated from other eutherians as one of the most ancient branches. The early divergence of the paenungulates in these trees is mainly caused by the lack of some derived substitutions shared by most of the other eutherians: 91 Glu, 150 Leu or Val, and 153 Gly. The ancient branches of paenungulates and edentates can be changed to a more recent and simultaneous radiation of eutherian orders, at a cost of 2 NRs, by placing an edentate-paenungulate branch next to the branch of primates, insectivores, rodents and lagomorphs (cf. Fig. 4).

The only other paenungulate protein sequences known are elephant β hemoglobin, myoglobin and fibrinopeptides. In a recent analysis of the combined sequences of up to 7 proteins in 49 vertebrate taxa, the most parsimonious trees had the Paenungulata (represented by Proboscidea) originate as a separate branch in the earliest Eutheria (GOODMAN 1981). MCKENNA and MANNING (1977) have provided paleontological evidence for a very early origin of Proboscidea. Such evidence greatly reduces the likelihood of a common ungulate-paenungulate origin.

The insectivore-primate-rodent-lagomorph cluster

The lowest NR trees (Figs 2 and 3) fail to resolve the clustering of the α A sequences from these orders. This is mainly due to the paucity of substitutions in rodents, lagomorphs and early primates. To place the investigated rodents and lagomorphs in their respective orders, as has been done in Figs 4 and 5, requires 2 more NRs than the shortest trees. The need to do so, however, is supported by the combined sequence analysis (GOODMAN 1981) in which cytochrome c, hemoglobin, and fibrinopeptide A sequences override the α A sequence and cause guinea pig to group with Myomorpha. Similarly the recently completed pika myoglobin sequence clearly groups pika and rabbit together (DENE et al. unpublished data).

The few α -crystallin A substitutions which are present in rodents and lagomorphs and which might be used for tree-construction, are unreliable indicators of relationship, because the same substitutions are found frequently in other mammalian orders (see positions 13, 90, 101 and 150 in Table 2).

The frequency of substitutions is greater in later primate evolution and in the hedgehog line than in most other mammalian lines and brings to light the undisputed dichotomy between prosimians and Anthroidea, and agrees with a loroid monophyly. The considerable differences between prosimians and Anthroidea are also reflected in the myoglobin sequences (ROMERO-HERRERA et al. 1978). The common substitution 90 Leu \rightarrow Gln in springhaas and guinea pig would be compatible with a grouping of the Pedetidae (springhaas) in the African rodent suborder Hystricomorpha, and the grouping

of this suborder with that of the guinea pig, i.e. with the South American Caviomorpha (HOFFSTETTER 1973; LAVOCAT 1978). Considerable support for a caviomorph-hystricomorph monophyly stems from ribonuclease sequence data (BEINTEMA and LENSTRA 1982).

Despite the inability to resolve fully the relationships of the lineages among the orders Insectivora, Primates, Rodentia, and Lagomorpha, the α A sequences are nevertheless useful in indicating that these four orders may have descended either from a common ancestor shortly after it separated from the major branch leading to carnivores and ungulates (Fig. 4) or separately from the stem of this carnivore-ungulate branch (Fig. 5), and after the earlier separation of edentates and paenungulates. As far as primates and insectivores are concerned either pattern of descent is not seriously at odds with the prevailing views on eutherian phylogeny. However, the analysis of up to seven combined polypeptide chains and of just combined α and β hemoglobin chains (see respectively Figs. 4 and 8 of GOODMAN 1981) supports the more distant ancestral separation of Insectivora (hedgehog) from Primates depicted in Fig. 5 rather than the closer one depicted in Fig. 4.

The prevailing views on eutherian phylogeny do not allow us to choose between the positioning of Rodentia near a primate-lagomorph branch depicted in Fig. 4 or the somewhat more ancient origin of Rodentia depicted in Fig. 5. In fact both lagomorphs and rodents appear as isolated groups of largely obscure origin, and their grouping together in the cohort Glires (SIMPSON 1945) still finds opponents as well as proponents (SZALAY 1977).

A considerable body of protein data in addition to that provided by α A crystallin is available for investigating the phylogenetic relationships of Primates, Lagomorpha, Rodentia, and Insectivora. As yet, however, no consistent picture of their relationships emerges from it. It may well be that the periods of common ancestry between these orders and other eutherian branches were too short to have left their traces in the DNA and protein sequences so far available.

The position of Tupaia

The relationship of the tree shrews to primates or insectivores is a much discussed issue (LUCKETT 1980), and there are reasons to place them in the separate order Scandentia (BUTLER 1972). The *Tupaia* α -crystallin A sequence is identical to that of the investigated muroid rodents. This does not reflect a special relationship, but just the complete lack of fixed substitutions in both evolutionary lines. Because of this lack of change the *Tupaia* α A chain can equally parsimoniously be connected to the base of the rodent or insectivore lineage as to a common lagomorph-primate stem. Connecting it at the base of the primate line adds only 1 NR. The previously investigated *Tupaia* myoglobin and hemoglobin sequences certainly do not indicate a relationship with Primates, but rather in the most recent combined sequence analysis (GOODMAN 1981) cause *Tupaia* to group with Lagomorpha.

Chiroptera

The α A chain of the bat *Artibeus jamaicensis* is most parsimoniously connected to the branch leading to ungulates and carnivores, mainly due to the presence of residues 3 Ile and 150 Val. On the other hand the plesiomorphous residues 4 Thr and 147 Gln prevent it from being separated too far from the rodent-primate-insectivore-lagomorph cluster.

On the basis of morphological evidence the bats have been proposed to be derived from early insectivores (ROMER 1966), or to be closely related to primates (GREGORY 1910; SZALAY 1977). To get a monophyletic bat-hedgehog or bat-primate branch in the α -crystallin tree would require an additional 2 NRs. The sequence of bat myoglobin shares some derived substitutions with that of the hedgehog (CASTILLO and LEHMAN 1977) and in the most parsimonious phylogenetic trees of myoglobin these species are shown as sister groups (GOODMAN et al. 1979). The minimal tree for vertebrate cytochrome *c* joins bat to

the carnivore branch, not to primates (an insectivore cytochrome *c* sequence is not yet available) (FOULDS et al. 1979; BABA et al. 1981). Actually the myoglobin was obtained from a representative of the suborder Megachiroptera and cytochrome *c* and α -crystallin from microchiropterans. Although a monophyletic origin of these two suborders seems likely (THENIUS 1969), the varying placement of the two suborders in the cytochrome *c* and α -crystallin trees may be explained if these two suborders prove to be of biphyletic origin.

Pholidotes not close to Edentates

Apart from the complete sequence of the Malayan pangolin α A chain we have obtained the largest part of the α A sequence of the tree pangolin *Manis (Phataginus) tricuspis* (DE JONG et al. 1982). The sequences differ from each other at least at four positions, indicating a considerable time of evolutionary divergence. The Malayan pangolin α A sequence is most parsimoniously connected to the carnivore-ungulate region of the tree, on the basis of the shared derived substitutions 4 Ala and 147 Pro. On the other hand 3 Ile, 101 Ser (which, however, is Asn in the tree pangolin) and 153 Ser could be considered as primitive characters, placing the pholidotes at the base of the eutherian radiation. Such a separation of the pholidotes as the earliest eutherian offshoot would cost an additional 2 NRs, or 3 NRs in the case of the tree pangolin.

The pangolin α A sequence certainly shows no synapomorphies with the edentates, and it actually adds 3 NRs to group the pangolins with the edentates. This finding has relevance for the continuing discussion about possible pholidote-edentate relationships. Some authors consider the pholidotes as the closest relatives of the edentates (VAN VALEN 1971; SZALAY 1977; PATTERSON 1978), or do not exclude this possibility (SIMPSON 1945; ENGELMANN 1982), but others have entirely abandoned this idea (ROMER 1966; THENIUS 1969; MCKENNA 1975) and leave their origins completely open. The possibility that the Pholidota might be placed within the Edentata, derived from a myrmecophagid-like species (SZALAY 1977; ENGELMANN 1982) seems to be excluded by the α A sequence data.

The palaeonodonts, which may be ancestral to or relatives of early pangolins, have been placed by EMRY (1970) in the order Pholidota. ROSE (1978) has suggested that palaeonodonts are possibly close to the Pantolestoidea, which MCKENNA (1975) grouped with the carnivores in the grandorder Ferae. The similarities between pholidote and carnivore α A sequences thus support the relationships based on this paleontological evidence. Although no other protein sequence data are yet available for the pangolins, immunological findings with chicken antisera support the grouping of Pholidota with Carnivora (SHOSHANI, J. unpublished data).

Carnivore-ungulate relationship

In all parsimony solutions carnivores, ungulates, cetaceans and pangolins are grouped on the same branch. This is due to the shared derived substitutions 4 Thr \rightarrow Ala and 147 Gln \rightarrow Pro, which are present in all investigated species from these groups (apart from porpoise, which has the autapomorphous substitution 147 Pro \rightarrow Thr). These residues at these positions do not occur in any other mammalian order (Table 2). Furthermore the back substitution 3 Val \rightarrow Ile contributes to the separation of a carnivore-ungulate branch.

Apart from the uncertainties concerning the position of the pangolins, the joining of ungulates, whale and carnivore α A sequences on the same branch may well reflect a monophyletic origin. VAN VALEN (1966) and MCKENNA (1969) argue that the cetaceans arose within the mesonychid condylarthrans. The placement of the whales among the ungulates, strongly supported by neontological studies (THENIUS 1969), is now widely accepted. SIMPSON (1945) brought together the ungulates (but not the whales) and the carnivores in the cohort Ferungulata. Both LILLEGRAVEN (1969) and MCKENNA (1969) considered the possibility that late Cretaceous palaeoryctids gave rise to creodonts, carnivores and ungulates. According to SZALAY (1977) no substantive evidence exists to

contradict the concept Ferungulata, although no undisputed shared derived characters have clearly been brought forward. A common origin of ungulates and carnivores is not widely accepted, and most authors prefer to remain uncommitted on this issue.

The sequences of cytochrome *c*, myoglobin and pancreatic ribonuclease of different whales are known. They tend to join the Cetacea to the ungulates, although the most parsimonious solutions in these cases are not similar to those based on traditional anatomical evidence. Carnivores and ungulates can be compared by known sequences of myoglobin, cytochrome *c*, α - and β -hemoglobins, and fibrinopeptides. Cytochrome *c* seems to support a carnivore-ungulate relationship, whereas myoglobin tends to place Carnivora closer to Lagomorpha and *Tupaia* than to either Primates or ungulates and cetaceans while fibrinopeptides and hemoglobin tend to place carnivora on a branch containing Primates, Lagomorpha, *Tupaia*, and Rodentia.

Monophyly of Pinnipeda

The α A sequences show no shared derived substitutions for all six investigated carnivores, and are unable to resolve the relationships between dog, cat, bear and mink, which represent four different families, and the pinnipeds. The identical sequences of seal and sea lion α A chains, however, contain 3 synapomorphous substitutions. Two of these (51 Pro and 52 Val) are unique among all investigated α A chains, and strongly indicate a monophyletic pinniped origin. Such a pinniped monophyly is indeed the classical phylogenetic opinion. It has, however, been proposed that the Otariidae (sea lions) might be related to the families Canidae or Ursidae, and the Phocidae (seals) to the family Mustelidae (SAVAGE 1957; McLAREN 1960; TEDFORD 1976). The only other protein sequenced both in seal and sea lion is myoglobin which also supports, albeit weakly, a monophyletic origin. Albumin immunological evidence likewise indicated a pinniped monophyly (PRAGER and WILSON 1978). Preliminary comparative data on hemoglobin chains from six fissiped carnivore families revealed close relationships between badger (Mustelidae) and raccoon (Procyonidae) chains (HOMBRADOS et al. 1978; BRIMHALL et al. 1979).

Ungulate interrelationships

The order of branching of the orders Carnivora, Pholidota, Cetacea, Artiodactyla and Perissodactyla is not really resolved by the α A sequences. The ungulates and whales appear to be monophyletic in Figs 2 and 4, but just on the basis of a single substitution (90 Leu \rightarrow Gln), which has occurred repeatedly, back and forth, in different taxa. The same is true for the preferred position of the whales as a sister group to the Perissodactyla, based on substitution 150 Val \rightarrow Met. There actually is some immunological and karyological evidence to consider the whales as most closely related to Artiodactyla among the mammalian orders (THENIUS 1969), but in recent classifications of the mammals this issue is left undecided. The improbable, but sometimes discussed possibility of a biphyletic origin of Odontoceti and Mysticeti is refuted nor supported by the sequences of the α A chains of their respective representatives porpoise and minke whale.

Among ungulates only the three perissodactyls are joined together by a unique synapomorphous substitution 127 Ser \rightarrow Thr. Within the Perissodactyla it is equally parsimonious to show tapir closer to rhinoceros than to horse, or alternatively to bring rhinoceros and horse together. However, in a recent analysis involving fibrinopeptides A and B of 47 mammals tapir and rhinoceros grouped first before joining Equidae (GOODMAN 1981), in agreement with the taxonomically preferred position.

Although the Artiodactyla are classically divided in the suborders Suiformes and Ruminantia, the hippopotamus which belongs to the first group is placed on the ruminant branch of all α A trees, due to the shared derived substitution 146 Val \rightarrow Ile. As can be seen in Fig. 4, however, this 146 Val \rightarrow Ile substitution occurs frequently throughout the tree.

Nevertheless the separation of the pig and hippopotamus αA sequences deserves some attention since the ribonuclease sequences also join hippopotamus to the ruminants rather than to pig (BEINTEMA and LENSTRA 1982). Pig and hippopotamus cytochrome *c* differ at three positions (THOMPSON et al. 1978), while porcine cytochrome *c* is identical to the bovine and ovine sequence, and hippopotamus is slightly more similar to camel and guanaco than to pig.

Discussion and prospects

In using protein sequences for the elucidation of phylogenetic problems, one is dependent on the numbers and kinds of amino acid substitutions which occurred during descent of the proteins under investigation. The α -crystallin A chain has undergone just the "right" degree of change in certain evolutionary lines to be very informative. For example, the fact that in our most parsimonious trees there are three to four amino acid substitutions on the paenungulate stem which are then retained by all four paenungulate orders, Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, and Tubulidentata, provides evidence for the monophyletic origin of these orders. Similarly a sufficient number of synapomorphous or shared derived substitutions occur on the stem to sloths and anteaters as to provide evidence of the monophyly of these edentates. This is also the case on the ancestral line to the catarrhine primates man and rhesus monkey. In other lines, the rate of change of the αA gene has been so slow as to be uninformative, as in the rodents and lagomorphs. In these instances proteins such as hemoglobin, myoglobin and pancreatic ribonuclease, which evolve faster than α -crystallin, may be able to help unravel the relationships. However, patterns of relationship between taxa involving relatively short periods of common ancestry in the distant past, may turn out to be unresolvable by any macromolecular data.

HOLMQUIST (1978) has shown that the "denseness" of a phylogenetic network bears importantly on the accuracy of evolutionary reconstructions from protein sequence data. The quality of the evolutionary information derived from many closely related sequences is higher than that derived from a few distantly related sequences. A tree is maximally dense when the link lengths between nodes correspond to one nucleotide replacement or zero replacement. The α -crystallin A tree approaches this maximal density fairly well in certain regions. It can indeed be seen that the increased denseness of this tree as compared with the one in DE JONG et al. (1977) (in which few regions have link lengths of 1 or 0) allows more precision in the assignment of substitutions to certain branches. For instance, from the present data set the substitution 13 Ala \rightarrow Thr is seen to be an autapomorphy of the ox, which probably occurs independently in tapir and rhinoceros. The previous limited data set showed horse and pig to have 13 Ala, and ox and rhinoceros to have 13 Thr, but this information did not allow a decision about location and direction of the substitution.

Taken as a whole, the present results demonstrate the general usefulness of protein sequence data in the study of mammalian phylogeny, provided that an appropriate choice of taxa is made, and that the investigated protein shows an appropriate degree of change. The suggestion (DE JONG et al. 1977) that the α -crystallin A chain would probably be a suitable tool to study the phylogenetic relationships of Edentata, Pholidota, Tubulidentata, and Chiroptera has been justified by the present study. Similarly, it can now be suggested from the results in Figs 4 and 5 which remaining taxa are likely to further elucidate mammalian phylogeny if added to the αA tree. The occurrence of 5 synapomorphous substitutions and a deletion in the αA chain of *Macaca mulatta* and *Homo sapiens* make it very promising to study *Tarsius*, in view of its disputed relationship with the Anthropoidea. The inclusion of a new-world monkey, preferably the large-eyed *Aotes*, of which a few specimens should yield ample material, would obviously make the outcome more significant. The considerable numbers of autapomorphies in hedgehog and primate αA chains would make it worthwhile to study the Dermoptera and possible relatives of the

insectivores such as the elephant shrew. Since only 2 or 3 autapomorphous substitutions were detected in the microchiropteran bat *Artibeus* it is unlikely that αA sequences can reveal whether the origin of Microchiroptera and Megachiroptera was monophyletic or biphyletic. Nevertheless, it would still be desirable to study a representative of the latter suborder because it may strengthen the positioning of the Chiroptera in the αA tree. The presence of a number of autapomorphies in several carnivores indicates that useful studies could be conducted on the remaining carnivore superfamilies. Finally, the finding of 9 synapomorphies in the marsupial αA chains and 7 autapomorphies in the opossum make it likely that the αA chain sequences could help unravel the phylogenetic relationships among marsupial higher taxa.

Acknowledgements

We thank all persons who have made available eye lenses for our investigations (Table 1), EUGÉNIE NUY-TERWINDT, ANNEKE ZWEERS and MARLIES VERSTEEG for technical assistance with the sequence determinations, and Dr. M. C. MCKENNA for valuable discussions. We also thank Dr. GABRIEL LASKER for critically reading an earlier draft of this paper and offering helpful suggestions. This work was supported in parts by the Netherlands Foundation for the Advancement of Tropical Research (WOTRO) and by the Netherlands Foundation for Chemical Research (SON) with financial aid from the Netherlands Organization for Pure Research (ZWO), and by grant DEB 78-10717 from the National Science Foundation.

Zusammenfassung

Untersuchung der Stammesgeschichte der Säugetiere durch Sequenzanalysen des Augenlinsenproteins α -Kristallin

Die Aminosäuresequenzen des Augenlinsenproteins α -Kristallin A von 41 Säugetierspecies (17 Ordnungen vertretend) wurden untersucht mit dem Ziel, die Beziehungen zwischen den Säugerordnungen zu klären. Die beobachteten Aminosäuredifferenzen wurden zur Konstruktion von Kladogrammen verwendet. Die α -Kristallin-A-Sequenzen weisen darauf hin, daß:

- die Paenungulatenordnungen Proboscidea, Hyracoidea und Sirenia eine monophyletische Gruppe bilden, zu der auch die Tubulidentata (Erdferkel) gehören
- die Paenungulaten nicht mit den Ungulaten verwandt sind, sondern gemeinschaftlich mit den Zahnarmen die ältesten Abzweigungen des Stammes der Placentalia darstellen
- die Schuppentiere keine Beziehungen zu den Zahnarmen aufweisen und am besten in die Nähe der Raubtiere gestellt werden
- die Ungulaten zusammen mit den Walartigen und den Raubtieren eine monophyletische Gruppierung bilden
- unter den Raubtieren die Robben und Seelöwen monophyletisch sind
- die untersuchten Fledermäuse (Microchiroptera) sich nicht als verwandt mit den Insektenfressern oder Primaten herausstellten.

Die α -Kristallin-A-Sequenzen ließen die Nagetiere, Hasenartige, Insektenfresser, Primaten und Spitzhörnchen als einen unaufgelösten Cluster von Ordnungen erscheinen, aber innerhalb der Primaten konnten die Prosimiae eindeutig von den Anthroipoidea unterschieden werden. Die Ergebnisse werden mit gängigen Auffassungen über die Säugetierphylogenie verglichen und mit anderen vergleichenden Proteinsequenzdaten in Beziehung gebracht.

References

- BABA, M.; DARGA, L.; GOODMAN, M.; CZELUSNIAK, J. (1981): Evolution of cytochrome *c* investigated by the maximum parsimony method. *J. Mol. Evol.* **17**, 197-213.
- BEINTEMA, J. J.; LENSTRA, J. A. (1982): Evolution of mammalian pancreatic ribonucleases. In: *Macromolecular sequences in systematics and evolutionary biology*. Ed. by M. GOODMAN, New York: Plenum Press (in press).
- BLOEMENDAL, H. (ed.) (1981): *Molecular and cellular biology of the eye lens*. New York: Wiley-Interscience.
- BRIMHALL, B.; STANGLAND, K.; JONES, R. T.; BECKER, R. R.; BAILEY, T. J. (1979): Tryptic peptide compositions of hemoglobins from mink (*Mustela vison*), and hyena (*Hyaena hyaena*) and Hb α -chain of coatimundi (*Nasua nasua*). *Hemoglobin* **3**, 271-292.
- BUTLER, P. M. (1972): The problem of insectivore classification. In: *Studies in vertebrate evolution*. Ed. by K. A. JOYSEY and F. R. KEMP. Edinburgh: Oliver and Boyd. pp. 253-265.
- CASTILLO, O.; LEHMANN, H. (1977): The myoglobin of the fruit-bat (*Rousettus aegypticus*). *Biochim. Biophys. Acta* **492**, 232-236.

- DAYHOFF, M. O. (ed.) (1972): Atlas of protein sequence and structure. Vol. 5. Silver Spring, Maryland: National Biomedical Research Foundation. pp. 1–124.
- DE JONG, W. W.; TERWINDT, E. C. (1976): The amino acid sequences of the α -crystallin A chains of red kangaroo and virginia opossum. *Eur. J. Biochem.* **67**, 503–510.
- DE JONG, W. W.; GLEAVES, J. T.; BOULTER, D. (1977): Evolutionary changes of α -crystallin and the phylogeny of mammalian orders. *J. Mol. Evol.* **10**, 123–135.
- DE JONG, W. W.; ZWEERS, A.; GOODMAN, M. (1980): Trends in the molecular evolution of α -crystallin. *Prot. Biol. Fluids*, 28th Colloq. Oxford: Pergamon Press. pp. 161–164.
- DE JONG, W. W.; ZWEERS, A.; JOYSEY, K. A.; GLEAVES, J. T.; BOULTER, D. (1982): Protein sequence analysis applied to xenarthran and pholidote phylogeny. In: The evolution and ecology of sloths, anteaters, and armadillos. Ed. by G. G. MONTGOMERY. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press (in press).
- EMRY, R. J. (1970): A North American Oligocene pangolin and other additions to the Pholidota. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **142**, 459–510.
- ENGELMANN, G. F. (1982): The phylogeny of the Xenarthra. In: The evolution and ecology of sloths, anteaters, and armadillos. Ed. by G. G. MONTGOMERY. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press (in press).
- FARRIS, J. S. (1972): Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Amer. Nat.* **106**, 645–668.
- FITCH, W. M. (1977): On the problem of discovering the most parsimonious tree. *Amer. Nat.* **111**, 223–257.
- W. M. (1979): Cautionary remarks on using gene expression events in parsimony procedures. *Syst. Zool.* **28**, 375–379.
- FITCH, W. M.; MARGOLASH, E. (1967): The construction of phylogenetic trees. *Science* **155**, 279–284.
- FOULDS, L. R.; PENNY, D.; HENDY, M. D. (1979): A general approach to proving the minimality of phylogenetic trees illustrated by an example with a set of 23 vertebrates. *J. Mol. Evol.* **13**, 151–166.
- GLASS, B. P. (1982): History of classification and nomenclature in Edentata (= Xenarthra). In: The evolution and ecology of sloths, anteaters, and armadillos. Ed. by G. G. MONTGOMERY. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press (in press).
- GOODMAN, M. (1981): Decoding the pattern of protein evolution. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* **37**, 105–164.
- GOODMAN, M.; MOORE, G. W.; BARNABAS, J.; MATSUDA, G. (1974): The phylogeny of human globin genes investigated by the maximum parsimony method. *J. Mol. Evol.* **3**, 1–48.
- GOODMAN, M.; CZELUSNIAK, J.; MOORE, G. W.; ROMERO-HERRERA, A. E.; MATSUDA, G. (1979): Fitting the gene lineage into its species lineage, a parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from globin sequences. *Syst. Zool.* **28**, 132–163.
- GREGORY, W. K. (1910): The orders of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **27**, 1–524.
- HENDY, M. D.; PENNY, D.; FOULDS, L. R. (1978): Identification of phylogenetic trees of minimal length. *J. Theor. Biol.* **71**, 441–452.
- HOFFSTETTER, R. (1973): Origine, compréhension et signification des taxons de rang supérieur: quelques enseignements tirés de l'histoire des mammifères. *Ann. Paléont.* **59**, 137–169.
- HOLMQUIST, R. (1978): A measure of the denseness of a phylogenetic network. *J. Mol. Evol.* **11**, 225–231.
- HOMBRADOS, I.; NEUZIL, L.; DEBUIRE, B.; HAN, K. (1978): The amino acid sequence of the α chain of badger (*Meles meles*) haemoglobin. *Biochim. Biophys. Acta* **535**, 1–10.
- LAVOCAT, R. (1978): Rodentia and Lagomorpha. In: Evolution of African mammals. Ed. by V. J. MAGLIO and H. B. S. COOKE, Cambridge, Mass.; Harvard Univ. Press. pp. 69–89.
- LE GROS CLARK, W. E.; SONNTAG, CH. F. (1926): A monograph of *Orycteropus afer*. III. The skull, skeleton of the trunk and limbs. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1926: I–II, 445–485.
- LILLEGRAVEN, J. A. (1969): Latest Cretaceous mammals of upper part of Edmonton Formation of Alberta, Canada, and review of marsupial-placental dichotomy in mammalian evolution. *Univ. Kansas Paleont. Contr.*, art. **50** (vert. 12), 1–122.
- LUCKETT, W. P. (ed.) (1980): Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews. New York; Plenum Press.
- MAEDA, N.; FITCH, W. M. (1981): Amino acid sequence of a myoglobin from lace monitor lizard, *Varanus varius*, and its evolutionary implications. *J. Biol. Chem.* **256**, 4301–4309.
- MARSHALL, L. G. (1979): Evolution of metatherian and eutherian mammalian characters: a review based on cladistic methodology. *Zool. J. Linn. Soc.* **66**, 369–410.
- McKENNA, M. C. (1969): The origin and early differentiation of therian mammals. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **167**, 217–240.
- (1975): Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In: Phylogeny of the primates: a multidisciplinary approach. Ed. by W. P. LUCKETT and F. S. SZALAY. New York; Plenum Press. pp. 21–46.
- McKENNA, M. C.; MANNING, E. (1977): Affinities and palaeobiogeographic significance of the Mongolian paleocene genus *Phenacolocephalus*. *Geobios Mem. spec.* **1**, 61–85.
- MCLAREN, I. A. (1960): Are the Pinnipedia biphyletic? *Syst. Zool.* **9**, 18–28.

- MOORE, G. W.; BARNABAS, J.; GOODMAN, M. (1973): A method for constructing maximum parsimony ancestral amino acid sequences on a given network. *J. Theor. Biol.* **38**, 459–485.
- O'NEIL, P. B.; DOOLITTLE, R. F. (1974): Mammalian phylogeny based on fibrinopeptide amino acid sequences. *Syst. Zool.* **22**, 590–595.
- PATTERSON, B. (1978): Pholidota and Tubulidentata. In: *Evolution of African mammals*. Ed. by N. J. MAGLIO and H. B. S. COOKE. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. pp. 268–278.
- PEACOCK, D.; BOULTER, D. (1975): Use of amino acid sequence data in phylogeny and evaluation of methods using computer simulation. *J. Mol. Biol.* **95**, 513–527.
- PRAGER, E. M.; WILSON, A. C. (1978): Construction of phylogenetic trees for proteins and nucleic acids: empirical evaluation of alternative matrix methods. *J. Mol. Evol.* **11**, 129–142.
- ROMER, A. S. (1966): *Vertebrate paleontology*. 3rd ed. University of Chicago Press.
- ROMERO-HERRERA, A. E.; LEHMANN, H.; JOYSEY, K. A.; FRIDAY, A. E. (1978): On the evolution of myoglobin. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* **283**, 61–163.
- ROSE, K. D. (1978): A new paleocene epoicotheriid (Mammalia), with comments on the Palaeoanodonta. *J. Paleont.* **52**, 658–674.
- SARICH, V. M. (1982): Edentate systematics: albumin immunological evidence. In: *The evolution and ecology of sloths, anteaters, and armadillos*. Ed. by G. G. MONTGOMERY. Washington, D. C.; Smithsonian Institution Press (in press).
- SARICH, V. M.; CRONIN, J. E. (1976): Molecular systematics of the primates. In: *Molecular anthropology*. Ed. by M. GOODMAN and R. TASHIAN. New York: Plenum Press. pp. 141–170.
- SAVAGE, R. J. G. (1957): The anatomy of *Potamotherium*, an Oligocene lutrine. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **129**, 151–244.
- SHOSHANI, J.; GOODMAN, M.; PRYCHODKO, W. (1978): Cladistic analysis of Paenungulata by computer (Abstract). *Amer. Zool.* **18**, 601.
- SIMPSON, G. G. (1945): Principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **85**, 1–350.
- SOKAL, R. R.; MICHENER, C. D. (1958): A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.* **38**, 1409–1438.
- SZALAY, F. S. (1977): Phylogenetic relationships and a classification of eutherian mammals. In: *Major patterns in vertebrate evolution*. Ed. by M. K. HECHT, P. C. GOODY and B. HECHT. New York: NATO ASI Series, Plenum Press. pp. 315–374.
- TEDFORD, R. H. (1976): Relationship of pinnipeds to other carnivores (Mammalia). *Syst. Zool.* **25**, 363–374.
- THENIUS, E. (1969): *Phylogenie der Mammalia*. Berlin; Walter de Gruyter.
- THOMPSON, R. B.; BORDEN, D.; TARR, G. E.; MARGOLIASH, E. (1978): Heterogeneity of amino acid sequence in hippopotamus cytochrome *c*. *J. Biol. Chem.* **253**, 8957–8961.
- VAN DRUTEN, H. A. M.; PEER, N. G. M.; BOS, F. A. B. H.; DE JONG, W. W. (1978): Reciprocal amino acid substitutions in the evolution of homologous peptides. *J. Theor. Biol.* **73**, 549–561.
- VAN VALEN, L. (1971): Adaptive zones and the orders of mammals. *Evolution* **25**, 420–428.
- WEITZ, B. (1953): Serological relationships of hyrax and elephant. *Nature* **171**, 261.

Authors' adresses: Dr. WILFRIED W. DE JONG, Laboratorium voor Biochemie, Geert Grootplein Noord 21, Universiteit van Nijmegen, 6525 EZ Nijmegen, The Netherlands, and Prof. MORRIS GOODMAN, Department of Anatomy, Wayne State University School of Medicine, 540 East Canfield Avenue, Detroit, Michigan 48201, USA

Lernversuche mit Maulwürfen (*Talpa europaea* L.) unter Anwendung einer speziellen Labyrinthmethode

Von KRISTINA JOHANNESSEN-GROSS und H. GROSS

Fachbereich Biologie, Abteilung für Didaktik der Biologie, Universität Kassel, und Abteilung für Verhaltensbiologie, Institut für Allgemeine Zoologie, Freie Universität Berlin

Eingang des Ms. 17. 3. 1982

Abstract

Learning experiments with moles (Talpa europaea L.) applying a special maze method

Constructed was a transparent tube maze with a multiple choice of combinations, particularly adapted to the living conditions of *Talpa europaea*. Learning experiments were carried out in a Y- and T-maze (discrimination of left from right, transfer, and memory). The results were shown in quantity in learning curves. It became evident that the mean learning curve ($n = 5$) of 10 tests per animal and day in the Y-maze reached a level of 96% of correct runs after 20 days. After changing the angle in order to construct a T-maze the moles reacted with an increased number of incorrect runs. Under the changed circumstances they have to learn again. This learning process, however, starts on a higher level of performance, the former level of correct runs being reached quickly. After a period of 41 days without training the existence of memory can still be proved.

Einleitung

In der Vergangenheit stand der Maulwurf wiederholt im Mittelpunkt experimenteller und systematisch beobachtender Untersuchungen. Durch sie ist das Wissen über viele Aspekte der Biologie von *Talpa europaea* wesentlich erweitert worden (Literaturzusammenstellung bei GODFREY und CROWCROFT 1960; QUILLIAM 1966; MELLANBY 1974). Dennoch weisen unsere Kenntnisse auf einigen Gebieten Lücken auf. So hat man sich bislang nur wenig mit dem Lernverhalten dieser Tiere beschäftigt; erste Ansätze hierzu finden sich bei KRISZAT (1940b), GODET (1951), LUND und LUND (1965) sowie CHRZANOWSKI (zit. in RENSCH 1973). Erklärlich ist dies einerseits aus der, einer direkten Beobachtung nur schwer zugänglichen unterirdischen Lebensweise, andererseits aber auch aus den Problemen, die einer erfolgreichen Haltung der Tiere im Wege standen. Es war nicht möglich Maulwürfe längere Zeit in Gefangenschaft am Leben zu erhalten (SCHAERFENBERG 1939 u. a.). Erst in den letzten Jahren konnten die Haltungsbedingungen tiergerechter gestaltet werden (SKOCZEN 1961; RUDGE 1966; ROZMUS 1973). Durch die Arbeiten von MÜHLBAUER und WITTE (1978) und WITTE (1981) ist ein Haltungssystem in Form eines Kunstbaues entwickelt worden, in dem Maulwürfe mehrere Jahre gesund überleben. Hierdurch wurden die Grundlagen für Langzeitversuche mit diesen Tieren geschaffen.

Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, aufbauend auf den Erfahrungen zur Maulwurfshaltung von MÜHLBAUER (1978) und WITTE (1981), eine maulwurfsadäquate Lernmethode zu entwickeln, diese in Seitendressurexperimenten zu erproben und erste quantitative Ergebnisse in Form von Lernkurven zum Thema Seitenlernen, Umdressur und Gedächtnis beim Maulwurf zu gewinnen.

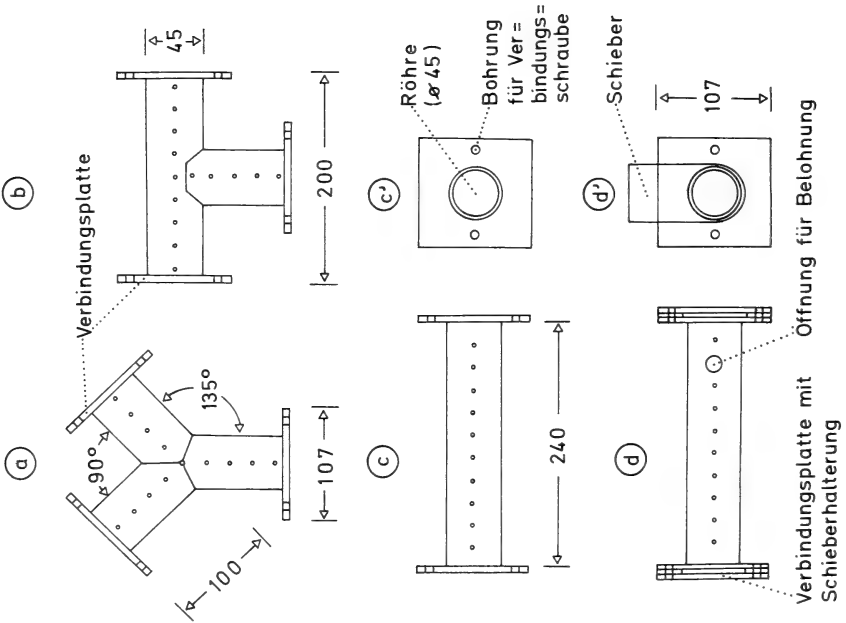


Abb. 1. Einzelemente des röhrenförmigen Labyrinthsystems. a-d: Aufsicht; c', d': Blick auf die Stirnseiten. (Abmessungen in mm)

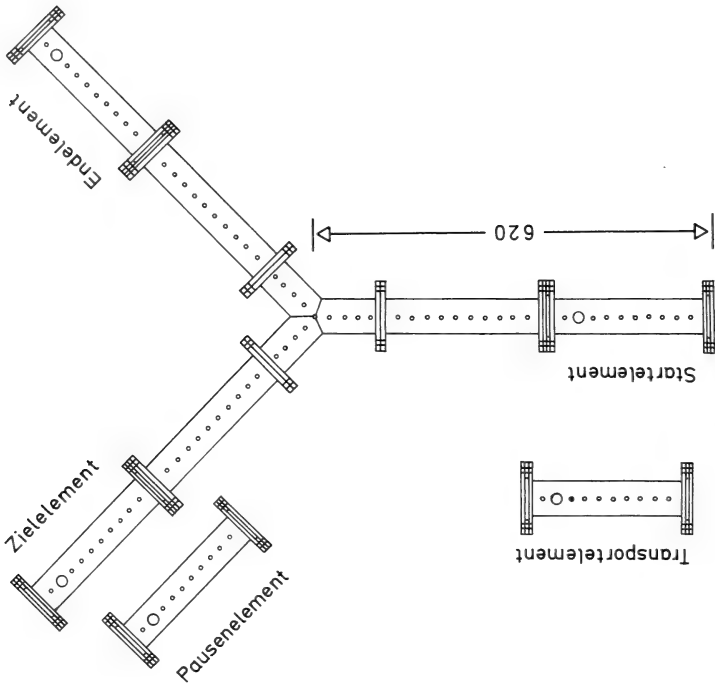


Abb. 2. Aufsicht auf das Y-Labyrinth mit Pausen- und Transportelement. Die großen Öffnungen im Ziel- und Endelement sind während eines Laufes verschlossen. Nur zum Anbieten der Futterbelohnung wird diejenige im Zielelement aufgemacht

Material und Methode

Der Maulwurf lebt überwiegend unterirdisch in einem selbstgegrabenen Gangsystem. An diese Umwelt ist er in seinen Orientierungsleistungen angepaßt (KRISZAT 1940a, c). Es liegt daher nahe, eine Lern disposition (vgl. BUCHHOLTZ 1973) zur Raumorientierung anzunehmen. Ein Kunstgangsystem in Form eines Röhrenlabyrinth erscheint deshalb als Lernapparat besonders geeignet.

Lernapparat

Als Material für das Kunstgangsystem wurden Plexiglasplatten von 2 mm Stärke und durchsichtige PVC-Röhren mit einem Innendurchmesser von 45 mm und einer Wandstärke von 2 mm verwendet. Das gesamte System besteht aus Einzelementen, die baukastenartig durch Schraubverbindungen zu einem Labyrinth gewünschter Form und Größe zusammengesetzt werden können. Unter den Einzelementen lassen sich 3 verschiedene Typen unterscheiden: Grundelemente (Abb. 1c, c'); Winkelemente, ausgebildet als Y-Stück (Abb. 1a) oder T-Stück (Abb. 1b) und Verschlüsselemente (Abb. 1d, d'). Letztere können auf beiden Seiten durch einen Schieber geschlossen werden. Entsprechend ihrer Lage und Funktion werden die Verschlüsselemente als Start-, End-, Ziel-, Pausen- und Transportelement bezeichnet (Abb. 2).

Versuchsdurchführung

Das Zähmen der Maulwürfe erwies sich als problemlos (vgl. CRANBROOK 1966), alle Tiere waren deshalb zu Versuchsbeginn handzähm. Trotzdem wurden sie nicht per Hand, sondern mit Hilfe eines Transportelementes aus der Käfiganlage, in der sie sich außerhalb der Versuchszeit aufhalten (WITTE 1981), abgeholt und in das Startelement des Labyrinthes eingeführt. Fehlerquellen durch unterschiedliches Anfassen der Versuchstiere (VT) können durch diese Verfahrensweise ausgeschlossen werden.

Vor Beginn eines jeden Versuchsdurchganges befindet sich der Maulwurf in dem verschlossenen Startelement (Abb. 2). Nach Hochziehen des Schiebers läuft das Tier bis zur Verzweigungsstelle vor und entscheidet sich dort für eine der beiden Labyrinthseiten. Erreicht das VT das Zielelement, dann wird hinter ihm der Schieber eingesetzt, das Belohnungsloch geöffnet und eine Mehlkäferlarve als positive Verstärkung geboten. Die Futterbelohnung erfolgt nur im Zielelement, die Öffnung im Endelement (Abb. 2) ist deshalb immer verschlossen. Falschläufe werden nicht zusätzlich bestraft. Sobald die Belohnung gefressen ist, wird dem VT die Möglichkeit zum Übertritt in das Pausenelement gegeben. Dort bleibt es, bis es vor Beginn des nächsten Laufes erneut in das Startelement gelassen wird; auch hierbei braucht der Maulwurf nicht angefaßt zu werden. Alle Tiere absolvieren pro Tag 10 Versuchsdurchgänge. Um eine olfaktorische Orientierung auszuschließen, wird das Labyrinth nach jedem Durchgang mit reinem Alkohol ausgewischt. Außerdem erfolgt jedesmal eine Drehung der Lernapparat nach Zufall, damit Außenreize zur Lösung der Aufgabe nicht genutzt werden können.

Mit der dargestellten Methode wurden 5 labyrinthnaive Maulwürfe zunächst auf die linke Seite eines Y-Labyrinthes dressiert, danach wurde der Labyrinthwinkel durch Einsetzen eines T-Stückes verändert, und schließlich erfolgte die Überprüfung der Gedächtnisleistung nach einer Pause von 41 Tagen. Als Lernparameter fand der prozentuale Anteil an Richtigläufen pro 10 Durchgängen sowie die Gesamtzeit für 10 Läufe Verwendung.

Ergebnisse und Diskussion

Seitendressur

Alle 5 VT ließen sich erfolgreich auf die linke Seite eines Y-Labyrinthes dressieren. Die Mittelwertskurve der Richtigläufe (Abb. 3a) beginnt im Zufallsbereich, nähert sich am 11. Tag der Signifikanzgrenze ($p < 0,05$: Prüfung einer Grundwahrscheinlichkeit nach KOLLER 1969), überschreitet diese zwischen dem 13. und 17. Tag und erreicht mit dem 20. Tag ein Kannphasenniveau bei 96 % Richtigläufen.

Diese relativ lange Lernphase steht im Widerspruch zu Befunden von KRISZAT (1940b), wonach ein Maulwurf bereits nach einmaligem richtigem Durchlaufen eines T-förmig verzweigten Glasrohres in der Lage sein soll, die beiden Seiten sicher zu unterscheiden. Diese Diskrepanz erklärt sich aus der speziellen Vorgehensweise von KRISZAT. Methodisch war sein Versuch so angelegt, daß in einem auf der Erdoberfläche befindlichem T-Rohr

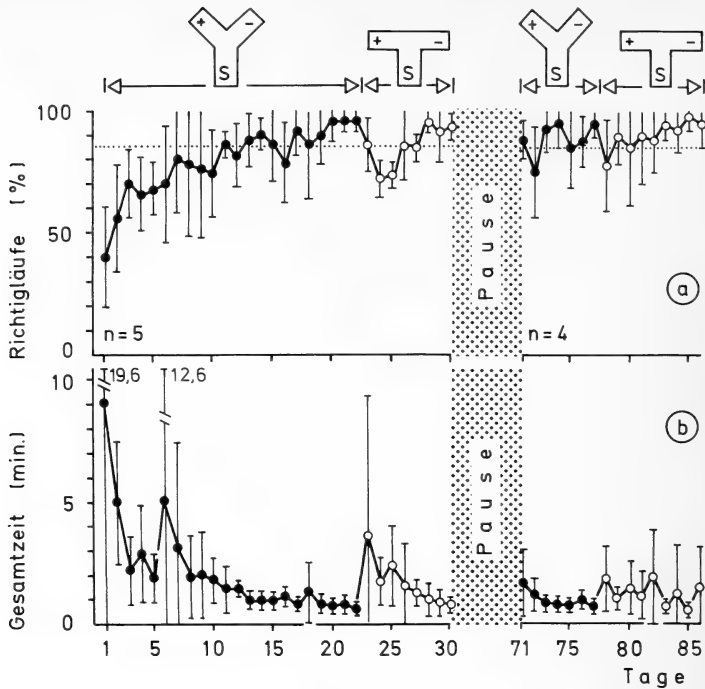


Abb. 3. Mittelwertslernkurven von 5 (4) Maulwürfen für die Seitendressur im Y-Labyrinth, das Umlernen im T-Labyrinth und die Gedächtnistests (10 Läufe pro Tier und Tag). . . . : Signifikanzgrenze ($p < 0,05$); + bzw. - : belohnte bzw. nicht belohnte Seite; S: Start. Die eingezeichnete Standardabweichung dient allein zur graphischen Veranschaulichung der Streuung der Einzelwerte (vgl. SACHS 1978)

Fleischstücke in geringem Abstand auslagern, die vom Maulwurf sukzessive aus dem Rohr geholt und rückwärts unter die Erde in seine Käfigkiste gezogen wurden. Mit jedem Durchgang verlängerte sich die zu durchlaufende Strecke. Eine olfaktorische Orientierung war für das Tier immer möglich. Der Maulwurf wendete sich deshalb am Entscheidungspunkt sofort in den richtigen Schenkel. Als er danach im T-Rohr mit vertauschten Seiten wieder zur ursprünglichen Seite – nun also falsch – lief, wurde diese Reaktion als Beweis für eine erfolgte Seitendressur gewertet. Dieser Schluß aufgrund eines Einzelbefundes erscheint nach den hier vorgelegten Ergebnissen zweifelhaft.

Umlernversuch

Eine Veränderung des Labyrinthwinkels, sobald die Kannphase erreicht ist, wirft die Frage auf, ob die Tiere die veränderte Situation neu lernen müssen, oder ob sie im Sinne einer Transferleistung handeln können und u. U. den Weg von Anfang an richtig durchlaufen, wie es KOEHLER und DINGER (1970) in Labyrinthversuchen mit Hausmäusen herausfanden.

Nach Anbieten eines T-Labyrinthes (Abb. 3a) kommt es anfänglich zu einem Absinken der Anzahl Richtigläufe, ohne daß aber am 23. bis 25. Tag das Niveau der Tage 1 bis 3 erreicht wird ($p = 0,01$; Wilcoxon-Rang-Test). Bereits nach 4 Tagen wird die Signifikanzgrenze wieder überschritten, und nach 60 Läufen hat sich die Kannphase erneut eingestellt. Der Verlauf der Lernkurve (Abb. 3a) deutet darauf hin, daß die Maulwürfe den richtigen Weg im Labyrinth mit abgewandeltem Winkel nicht spontan beherrschen; sie müssen sich

erst auf die veränderten Gegebenheiten einstellen und neu lernen. Dieser Lernvorgang setzt jedoch auf einer höheren Leistungsstufe ein und führt schnell zur neuen Kannphase. Die Tiere waren also in der Lage, Information aus dem vorausgegangenen Lernprozeß auf die neue Situation zu übertragen, wenn auch nicht in solch einem Ausmaß, daß es ihnen möglich gewesen wäre, das winkeleränderte Labyrinth sofort fehlerfrei zu durchlaufen.

Gedächtnisleistung

Nach 41 dressurfreien Tagen unterschreitet die Lernkurve der Richtigläufe sowohl für das Y-Labyrinth als auch für das T-Labyrinth jeweils nur an einem Tag die Signifikanzgrenze; der gesamte Kurvenverlauf bewegt sich ansonsten oberhalb dieser Grenze (Abb. 3a). Auch die Mittelwertskurve der Gesamtzeit pendelt sich nach der Dressurpause rasch auf einem abszissenparallelen Niveau ein (Abb. 3b). Noch nach einer Pause von fast 6 Wochen läßt sich demnach das Bestehen eines Gedächtnisses nachweisen.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. G. R. WITTE (Universität Kassel) möchte ich (K. J.-G.) für die Möglichkeit danken, in seinem Labor mit Maulwürfen arbeiten zu können.

Zusammenfassung

Zur Untersuchung des Lernverhaltens von *Talpa europaea* wird eine tieradäquate und vielfältig einsetzbare Versuchsapparatur in Form eines durchsichtigen Röhrenlabyrinthes vorgestellt und in ersten Experimenten erfolgreich erprobt. Die Ergebnisse von Seitendressuren, Umlernversuchen und Gedächtnistests in einem Y- und T-Labyrinth werden quantitativ als Lernkurven dargestellt. Es zeigt sich, daß bei 10 Durchgängen pro Tag im Y-Labyrinth die Mittelwertlernkurve ($n = 5$) am 20. Tag ein Kannphasenniveau von 96 % Richtigläufen erreicht. Nach Veränderung des Winkels zum T reagieren die Maulwürfe mit einer erhöhten Zahl an Falschläufen. Sie müssen die veränderte Situation neu lernen; dieser Lernvorgang setzt aber auf einer höheren Leistungsstufe ein und führt schnell zur neuen Kannphase. Das Bestehen eines Gedächtnisses läßt sich noch nach einer Dressurpause von 41 Tagen nachweisen.

Literatur

- BUCHHOLTZ, C. (1973): Das Lernen bei Tieren. Verhaltensänderungen durch Erfahrung. Stuttgart: Gustav Fischer.
- CRANBROOK, EARL OF (1966): In: Catching and keeping live moles. Ed. by RUDGE, A. J. B. J. Zool. 149, 42-45.
- GODFREY, G. K.; CROWCROFT, P. (1960): The life of the mole. London: Museum Press.
- KOEHLER, O.; DINGER, W. (1970): Orientierungsvermögen bei Mäusen. Versuche im Hochlabyrinth. Begleitveröffentlichung zum Film B 635. Göttingen: Inst. Wiss. Film.
- KOLLER, S. (1969): Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. 4. Aufl. Darmstadt: Steinkopf.
- KRIZAT, G. (1940a): Untersuchungen zur Sinnesphysiologie, Biologie und Umwelt des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.). Z. Morphol. Ökol. Tiere 36, 446-511.
- KRIZAT, G. (1940b): Die Orientierung im Raume bei *Talpa europaea*. Z. Morphol. Ökol. Tiere 36, 512-556.
- KRIZAT, G. (1940c): Wie orientiert sich der Maulwurf in seinen Gängen? Umschau 44, 561-565.
- LUND, R. D.; LUND, J. S. (1965): The visual system of the mole, *Talpa europaea*. Exptl. Neurol. 13, 302-316.
- MELLANBY, K. (1974): The mole. London: Collins.
- MÜHLBAUER, S. (1978): Entwicklung und Erprobung unterschiedlicher Käfigtypen für Langzeitversuche mit *Talpa europaea* L. Neue Erkenntnisse aus der Käfighaltung. Staatsexamensarbeit: Universität Kassel.
- MÜHLBAUER, S.; WITTE, G. R. (1978): Beiträge zur Käfighaltung von Maulwürfen (*Talpa europaea* L.). I. Käfigtypen und Pflegemaßnahmen. Philippia 3, 423-442.
- QUILLIAM, T. A. (Hrsg.) (1966): The mole: its adaption to an underground environment. J. Zool. 149, 31-114.
- RENSCH, B. (1973): Gedächtnis, Begriffsbildung und Planhandlungen bei Tieren. Berlin und Hamburg: Paul Parey.
- ROZMUS, S. (1973): Keeping the mole (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758) in captivity. Acta Theriol. 18, 489-490.

- RUDGE, A. J. B. (1966): Catching and keeping live moles. *J. Zool.* **149**, 42–45.
 SACHS, L. (1978): *Angewandte Statistik. Statistische Methoden und ihre Anwendungen*. 5. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
 SCHAEERFENBERG, B. (1939): Haltung und Pflege des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.). *Zool. Garten N. F.* **11**, 107–109.
 SKOCZEN, S. (1961): A new keeping arrangement for the mole (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758), in captivity. *Acta. Theriol.* **5**, 287–289.
 WITTE, G. R. (1981): Erfahrungen mit der Käfighaltung von Maulwürfen (*Talpa europaea* L.). *Zool. Garten N. F.* **51**, 193–215.

Anschriften der Verfasser: KRISTINA JOHANNESON-GROSS, Abt. für Didaktik der Biologie, Universität Kassel, Fachbereich Biologie, Postfach 10 13 80, D-3500 Kassel und Dr. HERBERT GROSS, Abt. für Verhaltensbiologie, Freie Universität Berlin, Institut für Allgemeine Zoologie, Haderslebener Str. 9, D-1000 Berlin 41

Häufigkeitsschwankungen der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780)

VON V. WENDLAND

Eingang des Ms. 15. 1. 1982

Abstract

Fluctuations of Bank vole (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780)

Investigated the fluctuations of Bank voles in three forest areas of West Berlin during 28 years (1952–1979) by analyzing owl pellets. A total of 43 535 small vertebrates from pellets of Tawny owls and Long-eared owls were determined. It has been established that the Bank vole in contrast with three other species of mice investigated by the author in the same woodlands did not display any cyclic fluctuations of density.

Einleitung

Im Gegensatz zu Dichteschwankungen innerhalb eines Jahres sind solche über längere Perioden selten oder nur unvollkommen erfaßt worden. Alle solche Untersuchungen wurden mit Hilfe von Tot- und Lebendfallen durchgeführt. Es fehlen dagegen fast vollständig langfristige, d. h. sich über eine Reihe von Jahren erstreckende Untersuchungen über Fluktuationen der jährlichen Bestandsdichte. Meine beiden, dieses Thema behandelnden Arbeiten (WENDLAND 1975, 1981) untersuchen die langfristigen, bei manchen Arten sich über fast drei Jahrzehnte erstreckenden Dichteschwankungen.

Material und Methode

In den beiden oben erwähnten Arbeiten wurden Populationsuntersuchungen zum erstenmal nicht durch Fallenfänge, sondern durch Analyse von Eulengewöllen durchgeführt. Im Laufe der Untersuchungen stellte sich heraus, daß bei den häufiger vorkommenden Beutetierarten der jährliche Anteil an der Gesamtbeute der betreffenden Beutegreifer (in diesem Fall *Strix aluco* und *Asio otus*) jährlichen Schwankungen unterliegt, und zwar in der Weise, daß dieser %-Anteil nach einer bei jeder Art sich stets gleichbleibenden Reihe von Jahren regelmäßig einen Höhepunkt erreicht, um in den nächsten Jahren wieder bis ungefähr auf die Hälfte zurückzugehen. Diese Fluktuationen laufen also zyklisch

ab. So fand ich, daß die Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) alle drei Jahre einen Höhepunkt in der Beuteliste erreicht, die Feldmaus (*Microtus arvalis*) alle vier Jahre und die Erdmaus (*Microtus agrestis*) alle fünf Jahre (WENDLAND 1981). Wie aus diesen Ergebnissen der Schluß gezogen werden darf, daß diese Kurven auch den Verlauf der Populationsentwicklung wiedergeben, die in für jede Art typischen regelmäßigen Zyklen abläuft, ist in beiden Arbeiten dargelegt. Wieweit jedoch die Schwankungen den wirklichen Veränderungen der Bestandsdichte auch proportional nahekommen, ist eine andere Frage. Vor allem bei der Gelbhalsmaus sprechen mehrere schwerwiegende Gründe dafür, daß die Schwankungen der Kurven tatsächlich den realen Fluktuationen der Bestandsdichte proportional nahekommen scheinen. Für die Feldmaus wird in einem Falle dasselbe angenommen (WENDLAND 1981).

Von 1952 bis 1979 habe ich in Berlin-West in den Revieren brütender Waldkäuze und Waldohreulen regelmäßig Gewölle gesammelt und darin insgesamt 43 535 kleine Wirbeltiere bestimmt; etwa zwei Drittel stammten aus drei Waldgebieten.

a. Forst Berlin Grunewald (etwa 31 km²). Der Grunewald ist ziemlich trocken. Ungefähr 65 % der Bäume sind Kiefern (*Pinus silvestris*), der Rest Laubholz. Der Wald enthält viel Unterholz und ist zum größten Teil stark zugewachsen, wodurch den Waldkäuzen die Jagd sehr erschwert wird. Auf drei Seiten ist er vom Häusermeer West-Berlins umschlossen. An der vierten Seite, der Westseite, grenzt er an die 500 bis 900 m breiten von der Havel durchflossenen Seen. Einige ziemlich ausgetrocknete Waldmoore und mehrere kleine Seen liegen innerhalb des Grunewalds.

b. Forst Berlin-Spandau (etwa 15 km²). Dieser Wald im Nordwesten von Westberlin grenzt unmittelbar an die DDR. Er ist feuchter als der Grunewald und enthält einige größere Waldmoore sowie einen bachähnlichen Wasserlauf.

c. Pfaueninsel (68 ha). Eine Insel im Seengebiet der Havel. Waldstücke mit altem Baumbestand, darunter Eichen, Platanen, Kiefern und vielen ausländischen Bäumen, wechseln mit freien Flächen, Wiesen, Gärten und Heide.

Ergebnisse

Im Grunewald brüten Waldkäuze und Waldohreulen, in Spandau und auf der Pfaueninsel nur Waldkäuze. Beim Waldkauz wurden festgestellt (Tab. 1):

Tabelle 1

Anzahl gefundener Beutetiere (n) und Prozentsatz darin festgestellter *Clethrionomys glareolus* (%) in den Jahren 1952 bis 1979 in Berlin-West in Gewölle brütender Eulen

	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	
a	n							866	711	759	2036	1448	1508	1206	
	%							6,1	5,1	3,7	4,4	3,9	5,3	3,6	
b	n											358	1262	929	
	%											10,1	8,1	13,1	
c	n												180	142	
	%												25,6	14,8	
d	n	232	362	253	415	571	469	62	504	55	95				
	%	0,0	0,5	0,0	1,0	1,2	1,3	0,0	3,1	3,6	1,1				
	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	
a	n	1261	1382	789	348	640	439	470	478	652	747	637	703	499	406
	%	1,9	4,6	6,0	2,0	2,0	5,5	,6	2,9	3,2	3,5	4,7	6,5	5,8	2,5
b	n	1305	1661	907	849	855	665	659	739	777	680	269	392	542	715
	%	11,1	13,9	15,8	11,4	24,2	18,3	10,2	12,0	12,9	13,1	15,6	17,3	12,9	13,1
c	n	121	182	128	45	141	137	126	85	65	113	157	98	37	42
	%	20,7	24,2	25,8	22,2	26,2	19,7	15,9	4,7	13,8	19,5	17,8	20,4	10,8	14,3
d	n														
	%														

a Waldkauz, Grunewald; b Waldkauz, Spandau; c Waldkauz, Pfaueninsel; d Waldohreule, Grunewald

- Im Grunewald von 1959 bis 1979 unter 17 985 kleinen Wirbeltieren 758 (4,2 %) Rötelmäuse. Nach meinen Fallenfängen ist die Siedlungsdichte der Rötelmaus am größten in den hiesigen jüngeren Eichenbeständen, sobald sie Früchte tragen. Auch die Gelbhalsmaus erreicht hier eine sehr hohe Dichte. In den Grunewaldmooren ist *Clethrionomys glareolus* der häufigste Kleinsäuger.
- Im feuchteren Waldgebiet von Spandau wurden von 1963 bis 1979 unter 13 564 Wirbeltieren 1825 (13,5 %) Rötelmäuse gefunden, also weit mehr als im Grunewald.
- Drei Waldkauzpaare auf der Pfaueninsel lieferten von 1964 bis 1979 unter 1799 Beutetieren 425 (19,8 %) Rötelmäuse.
- Von den Waldohreulen im Grunewald stammen aus den Jahren 1952 bis 1961 3018 Beutetiere, darunter nur 38 (1,3 %) Rötelmäuse. Abb. 1 zeigt die Schwankungen der Rötelmausanteile in den verschiedenen Jahren aus folgenden Fundserien: a bis c. Kurve d wurde nicht abgebildet, da die Rötelmausanteile wegen der geringen Zahlen stark zufällig sein können, doch sind die Anteile in Tabelle 1 angeführt.

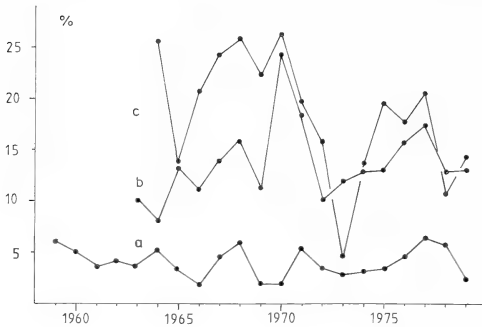


Abb. 1. Anteile von *Clethrionomys* in Gewöllen des Waldkauzes (*Strix aluco*) in drei Waldgebieten in Berlin-West in verschiedenen Jahren. a: Grunewald; b: Spandau; c: Pfaueninsel. (Werte s. Tab. 1)

Die drei Kurven zeigen Spitzen in den folgenden Jahren:

- 1959, 1964, 1968, 1971, 1977
- 1965, 1968, 1970, 1977
- 1964, 1968, 1970, 1977

Die Abstände der Höhepunktjahre (2, 3, 4, 5, 6 und 7 Jahre) sind sehr unterschiedlich und regellos verteilt, ein Zyklus ist nicht zu erkennen.

Diskussion

Die unregelmäßigen Schwankungen der Rötelmausanteile stehen im Gegensatz zu den zyklischen Häufigkeitsänderungen anderer Nager im gleichen Gebiet (*Microtus arvalis*, *Microtus agrestis*). Besonders deutlich treten sie in Erscheinung bei dem häufigsten Beutetier der Waldkäuze, der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*). In 28 Jahren wurden im Grunewald zwischen den Spitzen der Anteile der Gelbhalsmaus siebenmal drei Jahre und einmal vier Jahre beobachtet (Abb. 2 und WENDLAND 1975, 1981). Jahre höchster Anteile waren 1955, 1958, 1961, 1964, 1967, 1970, 1974 und 1977. Zwei Spitzenjahre (1964, 1977) fallen mit solchen der Rötelmaus im gleichen Gebiet zusammen, und 1970 erreichte die Rötelmaus zumindest in Spandau und auf der Pfaueninsel einen Gipfel. Demnach sieht es nicht so aus, als seien die Anteile der Rötelmaus in den Gewöllen von denen der Gelbhalsmaus abhängig oder als unterdrücke eine hohe Dichte der Gelbhalsmaus die Entwicklung der Rötelmaus (J. NIETHAMMER, brieflich).

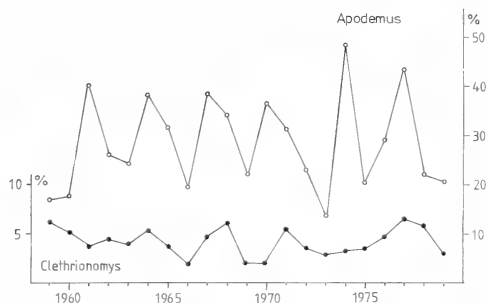
Zwei Jahre heben sich heraus, wo in allen drei Gebieten die Höhepunktjahre zusammenfallen: 1968 und 1977. In zwei anderen Jahren stimmen die Höhepunkte wenigstens zweier Gebiete überein: 1970 in Spandau und auf der Pfaueninsel sowie 1964 im Grune-

wald und auf der Pfaueninsel. Die Tiefpunkte fallen nur einmal in allen drei Gebieten zusammen (1969). 1978 ist ein gemeinsames Tiefpunktjahr in Spandau und auf der Pfaueninsel.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Es gibt wohl gemeinsame Höhe- und Tiefpunktjahre, die auf einen gemeinsamen Verlauf in den drei Gebieten schließen lassen, aber ein Zyklus läßt sich nicht erkennen.

Erschwerend für die Deutung der Populationsdynamik der Rötelmaus ist die Tatsache, daß diese Art auch tagaktiv ist, was man namentlich im Frühjahr und Sommer nicht selten beobachten kann. Es wäre daher denkbar, daß sie nachts längere Ruhepausen einlegen

Abb. 2. Anteile der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* – rechte Ordinate) und der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus* – linke Ordinate) in Gewöllen des Waldkauzes (*Strix aluco*) im Grunewald in Berlin-West von 1959 bis 1979. (Werte für *Clethrionomys* s. Tab. 1, c, für *Apodemus* WENDLAND 1975, 1981)



muß, so daß sie in der Beuteliste einer Eule unterrepräsentiert erscheinen könnte. TODORVIĆ et al. (1966) haben vier Jahre lang von Juli bis Anfang September die Aktivitätsintensität der beiden Arten *Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus*, die beide den gleichen Standort bewohnen, untersucht. Die Fallen wurden alle zwei Stunden kontrolliert. Dabei wurde festgestellt, daß die Rötelmaus im Laufe der 24 Stunden eine Veränderlichkeit ihrer Aktivitätsintensität zeigt, die sowohl von ihrer eigenen Dichte als auch vor allem von der jeweiligen Bestandsdichte der Gelbhalsmaus, mit der sie am gleichen Standort lebt, abhängig ist. „Obwohl die Rötelmaus 1964 nur recht spärlich vorkam, war doch zu erkennen, daß sich ihre Aktivität vor und nach der dominierenden Aktivität der sehr zahlreichen Population von *Apodemus flavicollis* abspielt.“ Und weiter heißt es: „*Clethrionomys glareolus* paßt also den Rhythmus ihrer Aktivität der jeweiligen An- und Abwesenheit von *Apodemus flavicollis* an.“ Aufgrund dieser Feststellung mußte man annehmen, daß eine solche interspezifische Konkurrenz auch im Ablauf der Kurven zum Ausdruck kommt: In den Jahren eines Tiefpunkts der Gelbhalsmausdichte würden die Rötelmäuse in größerer Menge von den Waldkäuzen erbeutet werden, und die Kurven müßten reziprok (gegenläufig) zueinander verlaufen. Das ist jedoch, wie wir bereits gesehen haben, nicht der Fall.

Daß sich die Rötelmaus in ihrer Dynamik deutlich von anderen Nagerarten unterscheidet, wird von mehreren Forschern betont. SOUTHERN (1970), der seine Mäuse- und Waldkauzuntersuchungen bei Oxford durchgeführt hat, sagt, daß der Bestandswechsel der Rötelmaus unregelmäßiger sei als der der Waldmaus. Nach A. SCHMIDT (1970), der in einem Gebiet 70 km südöstlich von Berlin beobachtete, ist die Populationsdynamik der Rötelmaus komplizierter, als die der Gelbhalsmaus. Er stellte Minima in den Jahren 1964, 1966 und 1968 fest sowie Maxima 1965 und 1967. Ein Vergleich seiner Daten mit denen meiner Untersuchungen ergab wenig Übereinstimmung, obwohl die beiden Gebiete ja nicht weit auseinanderliegen. GLIWICZ (1980) fand auf einer Insel im Beldansee (Masurische Seenplatte, Polen) einen regelmäßigen Zweijahreszyklus. Inselformationen unterscheiden sich jedoch nach der Autorin von Festlandspopulationen durch schwächere Fluktuationen. Nach LINKOLA und MYLLYMÄKI (1969) sollen Rötelmaus und Erdmaus (*Microtus agrestis*) in Finnland synchron fluktuieren. Nach WIGER (1979) ist die Rötelmaus

im nördlichen und mittleren Skandinavien eine zyklische Art, die alle drei bis vier Jahre einen Höhepunkt ihrer Dichte erreicht. Vom südlichen Schweden an schwankt dagegen die Dichte unregelmäßig. Soweit bekannt, fluktuiert also die Rötelmaus in Nordeuropa zyklisch, weiter südlich dagegen nicht. Diese Feststellung muß jedoch weiter geprüft werden, denn mir scheint die Beobachtungsdauer für das Erkennen langfristiger periodischer Zyklen oft zu kurz gewählt zu sein. Zur Vorsicht mahnt das Untersuchungsergebnis von GARSD und HOWARD (1981), die die Frage der zyklischen Dichteschwankungen an einem Material von 4737 Wühlmäusen (*Microtus californicus*) statistisch prüften. Sie kommen zu dem Schluß, daß die meisten angeblich zyklischen Populationsschwankungen rein zufällig sind.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. NIETHAMMER danke ich bestens für die Durchsicht des Manuskriptes und Verbesserungsvorschläge.

Zusammenfassung

In drei Waldgebieten von Berlin-West wurden die Rötelmausanteile (*Clethrionomys glareolus*) in Gewöllen von Waldohreule und Waldkauz über Zeiträume von 10, 16, 17 und 21 Jahren untersucht. Dazu wurden insgesamt 43 535 kleine Wirbeltiere ausgezählt. Im Gegensatz zu drei anderen, im gleichen Gebiet von mir untersuchten Mäusearten, läßt die Rötelmaus hier keine zyklischen Bestandsschwankungen erkennen. Dies steht im Einklang mit den Befunden anderer Autoren, wonach die Rötelmaus im nördlichen und mittleren Skandinavien in regelmäßigen Zyklen schwankt, weiter im Süden dagegen nur unregelmäßige Dichteänderungen zeigt.

Literatur

- GARSD, A.; HOWARD, E. (1981): A 19-year study of microtine population fluctuations using time-series analysis. *Ecology* **62**, 930–937.
- GLIWICZ, J. (1980): Island populations of rodents: their organization and functioning. *Biol. Rev.* **55**, 109–138.
- LINKOLA, P.; MYLLYMÄKI, A. (1969): Der Einfluß der Säugerfluktuationen auf das Brüten einiger kleinsäugerfressender Vögel im südlichen Häme Mittelfinnland. *Ornis Fennica* **46**, 45–78.
- SCHMIDT, A. (1975): Populationsdynamik und Ökologie der terrestrischen Kleinsäuger des Naturschutzgebietes Schwarzerbe. *Naturschutz Berlin Brandenburg* **11**, 78–93.
- SOUTHERN, H. N. (1970): The natural control of a population of tawny owl-*Strix aluco*. *J. Zool. (Lond.)* **162**, 197–285.
- TODOROVIĆ, M.; SAVIĆ, I.; MIKEŠ, M. (1966): Ritam aktivnosti vrsta *Apodemus flavicollis* i *Clethrionomys glareolus* u odnosu na brojnost njihovih populacija. *Arch. Biol. Sci.* **18**, 33–34 P.
- WENDLAND, V. (1975): Dreijähriger Rhythmus im Bestandswechsel der Gelbhalsmaus *Apodemus flavicollis*. *Oecologia (Berlin)* **20**, 301–310.
- (1981): Cyclic population changes in three mouse species in the same woodland. *Oecologia (Berlin)* **48**, 7–12.
- WIGER, R. (1979): Demography of a cyclic population of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Oikos* **33**, 373–385.

Anschrift des Verfassers: Dr. VICTOR WENDLAND, Ringbahnstr. 79, D-1000 Berlin 42

Reproductive biology of three species of gerbils (Genus *Tatera*) in East Africa

By B. R. NEAL

Department of Biology, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada

Receipt of Ms. 17. 3. 1982

Abstract

The reproductive ecology of *Tatera nigricauda* and *T. robusta* was studied in Meru National Park in central Kenya, and *T. valida* was studied in the Ruwenzori National Park in western Uganda. In both areas seasonal changes in photoperiod were negligible, but there was a bimodal pattern of rainfall. Samples of 398 *T. nigricauda*, 61 *T. robusta* and 116 *T. valida*, collected over periods of at least one year, provided information on seasonal breeding activity, litter size, population structure, and reproductive capacity.

Tatera valida only bred during the rains in western Uganda. Adult females had the capacity to produce two litters each year. The average litter size was 4.25 ± 0.21 , resulting in an average annual reproductive capacity of 8.5 young per adult female.

Tatera nigricauda bred throughout most of the year in central Kenya. Breeding was at a maximum during the rains and immediately afterwards, then declined and ceased towards the end of the dry seasons. However, breeding began again before the onset of the rains. Young were only recruited into the population during the two months after each rainy season, suggesting that litters conceived during the dry seasons died before they were weaned. Adult females had the capacity to produce approximately 5 litters each year. The average litter size was 5.2 ± 0.24 , and the annual reproductive capacity was 25–28 young per adult female.

Tatera robusta appeared to have a breeding periodicity similar to that of *T. nigricauda*. The average litter size was 4.7 ± 0.43 .

A comparison of the reproductive characteristics of different species of *Tatera* did not show any significant relationships between body mass, litter size, duration of breeding, and reproductive capacity. It is suggested that food may be the most important factor affecting the breeding pattern of this genus.

Introduction

There have been numerous studies on the breeding biology of members of the genus *Tatera*, both within Africa (ALLANSON 1958; DELANY and NEAL 1969; GAUTUN 1975; HANNEY 1965; HUBERT 1977; HUBERT and ADAM 1975; MEASROCH 1954; PIRLOT 1954; SHEPPE 1973; SHORTRIDGE 1934; SMITHERS 1971) and the Indian subcontinent (BEG and AJMAL 1977; CHANDRAHAS and KRISHNASWAMI 1974; JAIN 1970; PHILLIPS 1923; PRASAD 1953, 1956, 1961). The Asian studies have been compared, but there has been little attempt to interrelate the various studies on African *Tatera*.

In this paper I document the breeding biology of *Tatera nigricauda* and present notes on the breeding biology of *T. robusta* collected in Meru National Park in central Kenya. To date there have been no detailed studies on either of these species. I also present additional information, to that previously published (DELANY and NEAL 1969), on *T. valida* in western Uganda. Finally, I review the available information on breeding season, body mass, litter size and annual reproductive capacity of both African and Asian *Tatera* to determine what patterns, if any, exist.

The nomenclature of the African species follows DAVIS (1971), but because of disagreement on the status of some named forms (see, for example, MATTHEY and PETTER 1970) the type name is given as a subspecies in some cases. The nomenclature of the Asian types follows ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951).

Material and methods

Collection and classification of material

A total of 116 *T. valida* was collected from the Crater Track region (0° 06'S, 29° 54'E) of the Ruwenzori National Park, Uganda; and 61 *T. robusta* and 398 *T. nigricauda* were collected from the Rojewero Plains (0° 11'N, 38° 10'E) and surrounding areas of the Meru National Park, Kenya. Descriptions of the study areas are provided by NEAL (1970, 1981) and AMENT (1975). Both areas were sampled by standard trap lines, spaced approximately 50 m apart with the traps set at 10 pace intervals. Collections were made each month for periods of at least one year.

Processing and classification of reproductive material was identical to that described by NEAL (1981). Briefly, animals were measured, dissected, examined macroscopically, and a sperm smear was taken from the cauda epididymides of the males, soon after capture. The mass of the various reproductive organs was measured after fixation in Bouin's solution, and the ovaries of the females collected in Kenya were also serially sectioned. Based on the examination of the reproductive organs the animals were classed as immature or mature, and mature females were further classified as visibly pregnant, reproductively active, or reproductively inactive.

Head-body length was used as a criterion of age. It was useful for separating the young, immature animals from the adults, but different cohorts could not be separated after the animals reached adult size.

Reproductive capacity

I calculated the reproductive capacity (i. e. the potential annual production of young per adult female) of *T. valida* and *T. nigricauda*, and of other species for which information was available in the literature, using the method described by NEAL (1981). In this method the interval between litters is considered to be the sum of the non-pregnant period (p_0), the pre-implantation period (p_1), and the post-implantation period (p_v) when embryos are macroscopically visible. The gestation period (G) is the sum of p_1 and p_v . In most studies females with pre-implantation stages of pregnancy were not distinguished from non-pregnant adults. In these cases the ratio of $p_0 + p_1$ to p_v was assumed to be the same as the ratio of non-visibly pregnant adults to visibly pregnant adults. However, MEASROCH (1954) detected all stages of pregnancy. In this case I assumed that the ratio of p_0 to G was the same as the ratio of nonpregnant adults to pregnant adults.

These equations were solved for p_0 using estimates of G in the literature (BLAND 1969; HUBBARD 1970; HUBERT and ADAM 1975; MEASROCH 1954), and assuming that p_1 equaled 4d (see NEAL 1981). For those species for which no estimate of gestation period was available a range of values (22–25d) was used. The mean interval between litters ($p_0 + p_1 + p_v$) was then calculated, and the production of young was estimated for a given time period using the average litter size. However, the gestation period can be considerably lengthened due to delayed implantation in lactating females (BLAND 1969; MEASROCH 1954). In those studies where only visible pregnancies were detected the calculation of reproductive capacity is not influenced by delayed implantation, because the error in p_1 is exactly compensated by the error in p_0 . However, in the study of MEASROCH (1954), in which all stages of pregnancy are detected, the increased length of gestation must be calculated. This was determined from her data by assuming that the ratio of p_1 with delayed implantation to p_1 with no delayed implantation (4d) was equal to the ratio of the percentage of unimplanted embryos in pregnant lactating females to the percentage of unimplanted embryos in pregnant non-lactating females.

Statistics

Seasonal changes in body mass, mass of the testes and seminal vesicles, and litter size were analyzed by one way analysis of variance (SOKAL and ROHLF 1969).

Variation in litter size in relation to eviscerated maternal body mass and season of pregnancy was investigated by analysis of covariance (SNEDECOR and COCHRAN 1967). The sample was divided into those collected during the rains and immediately afterwards (November to mid-January, mid-April to mid-June) and those collected during the dry periods.

The interrelationships between body mass, litter size, reproductive capacity, and duration of breeding of the various species were analyzed by Kendall's coefficient of rank correlation (SOKAL and ROHLF 1969).

Results

Body mass

The body mass of embryos of the heaviest litters ranged from 3.6–3.8 g in *T. valida* and 3.5–3.9 g in *T. nigricauda*. The birth mass is estimated to be approximately 4 g in both

Table 1

Adult body mass (g), mean and range (in parentheses), of various species of *Tatera*

Species	Locality	Body mass		Authority
		Males	Females	
<i>T. robusta</i>	Kenya	91 (70-130)	85 (70-100) ¹	This study
		103 (80-152)	102 (80-130) ²	
<i>T. nigricauda</i>	Kenya	115 (70-170)	95 (70-120) ¹	This study
		132 (80-195)	114 (80-161) ²	
<i>T. leucogaster</i>	Zambia	(51-106) ²		SHEPPE (1973)
<i>T. leucogaster</i>	Botswana			
	Okavanga	73 (50-96)	71 (50-110) ²	SMITHERS (1971)
	Kasane	58 (46-79)	54 (46-78) ²	
<i>T. afra</i>	S. Africa	70 (50-121)	66 (45-90) ¹	{ ALLANSON (1958)
<i>T. brantsii</i>	S. Africa	81 (50-116)	74 (50-106) ¹	
<i>T. brantsii</i>	Botswana	96 (82-125)	89 (74-105) ²	SMITHERS (1971)
<i>T. valida</i>	Uganda	113 (70-140)	92 (70-105) ¹	This study
		129 (90-160)	113 (90-130) ²	
<i>T. v. gambiana</i>	Senegal	(100-180) ²		HUBERT and ADAM (1975)
<i>T. indica</i>	India		(80-200+) ²	CHANDRAHAS and KRISHNASWAMI (1974)
<i>T. i. cuvieri</i>	India	(90-210)	(90-250) ²	PRASAD (1956, 1961)
<i>T. i. indica</i>	India	(100-213)	(70-193) ²	JAIN (1970)

¹ eviscerated body mass; ² total body mass.

species, compared to estimates of 4.5 g for *T. afra* and 5.5 g for *T. brantsii* (MEASROCH 1954), and a recorded birth mass of 4.4 g for *T. brantsii* (MEESTER and HALLETT 1970) in South Africa.

The smallest *T. valida* and *T. nigricauda* trapped had a body mass of approximately 30 g (eviscerated mass 25 g) which is assumed to be the mass of weanlings. Animals normally attained puberty at a body mass of 90-100 g in *T. valida*, 80-90 g in *T. robusta*, and 80-100 g in *T. nigricauda*. Adult body mass varied seasonally in *T. nigricauda*, reaching a maximum during the rains and decreasing 6-7 percent during the dry seasons. The difference was significant in females ($F_{1,120} = 7.1$; $P < 0.01$) and almost significant in males ($F_{1,126} = 3.3$; $P < 0.1$). No seasonal changes in adult body mass were observed in *T. valida* or *T. robusta*.

The adult body mass of the species I studied is compared to those of other species in Table 1. The species, ranked in order of increasing adult body mass, are *T. leucogaster*, *T. afra*, *T. brantsii*, *T. robusta*, *T. valida* and *T. nigricauda*, *T. v. gambiana*, *T. indica*. It may be noted that males are usually a little heavier than females.

Breeding season

There were two periods of breeding activity a year in *T. valida* in western Uganda, which were correlated with the bimodal pattern of rainfall (Fig. 1 B, D). During the second April-May period of study only 3 adult females were collected, which makes it impossible to deduce anything from the absence of pregnancies at this time.

T. nigricauda also had a bimodal pattern of breeding which was correlated with the pattern of rainfall (Fig. 2 B, D). Breeding was at a maximum during the rains and the month following the rains, then declined during the dry season, and ceased in September and March. However, breeding began again before the onset of the rains. One peculiar feature

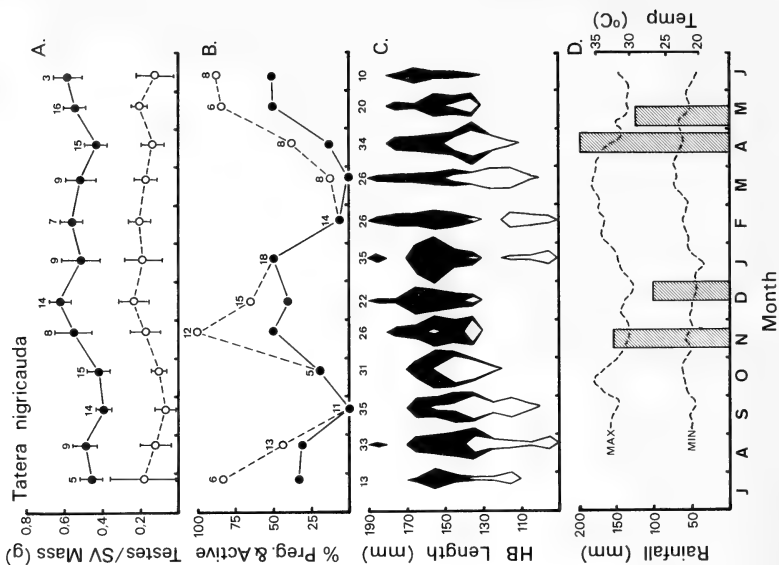


Fig. 2. Seasonal changes in reproductive activity of *T. nigricauda* in relation to rainfall and temperature. Notation as in Fig. 1 except B. ●—● percentage of adult females visibly pregnant, and ○—○ percentage of adult females with corpora lutea

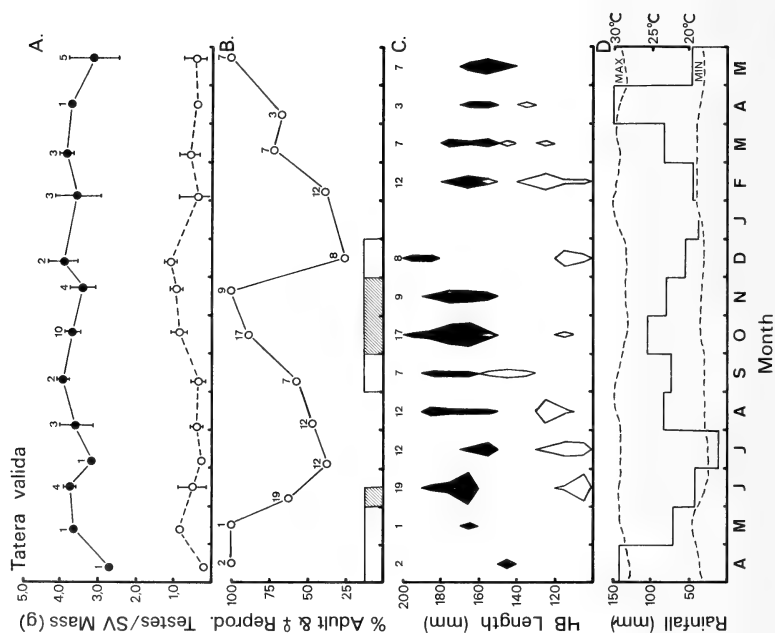


Fig. 1. Seasonal changes in reproductive activity of *T. valida* in relation to rainfall and temperature. Numbers in figures A-C represent sample sizes. A: ●—● adult testes mass, ○—○ adult vesicles mass. Data points represent means and vertical lines $\pm 2 \times$ S.E. B: Percentage of adult animals in samples ○—○, and ■ or inferred □

of the breeding pattern was that breeding activity declined and ceased much more rapidly during the January – mid-April dry season compared to the June – October dry season. This pattern was also observed in *Aroicanthis* (NEAL 1981), and may be associated with increased temperatures at the end of each dry season.

Pregnancies were observed in *T. robusta*, or inferred from the presence of lactating females, during the periods July–August and November–January. It seems likely that the pattern of breeding is similar to that of *T. nigricauda*.

The mass of the adult testes and seminal vesicles of *T. nigricauda* were significantly greater during the rains and the month following the rains, compared to the dry seasons. There was no evidence in the three species I studied that males became sexually inactive during the periods of the year when females were not breeding. In contrast, the testes regress, and the males become sexually quiescent during the periods of the year when females are in anoestrus, in *T. afra* (ALLANSON 1958), *T. leucogaster* (HANNEY 1965), and *T. indica* (BEG and AJMAL 1977; CHANDRAHAS and KRISHNASWAMI 1974; PRASAD 1956).

There is little consistency in the seasonal pattern of breeding in relation to rainfall in the genus *Tatera* (Fig. 3). In Africa, the delay between the onset of the rains and the start of the breeding period, or period of peak breeding activity, increases as one proceeds further from the equator. However, the opposite trend occurs in Asia (Fig. 3). In *T. afra* in South Africa (MEASROCH 1954) and *T. i. indica* in Pakistan (BEG and AJMAL 1977), the cessation of breeding is associated with the coldest season of the year.

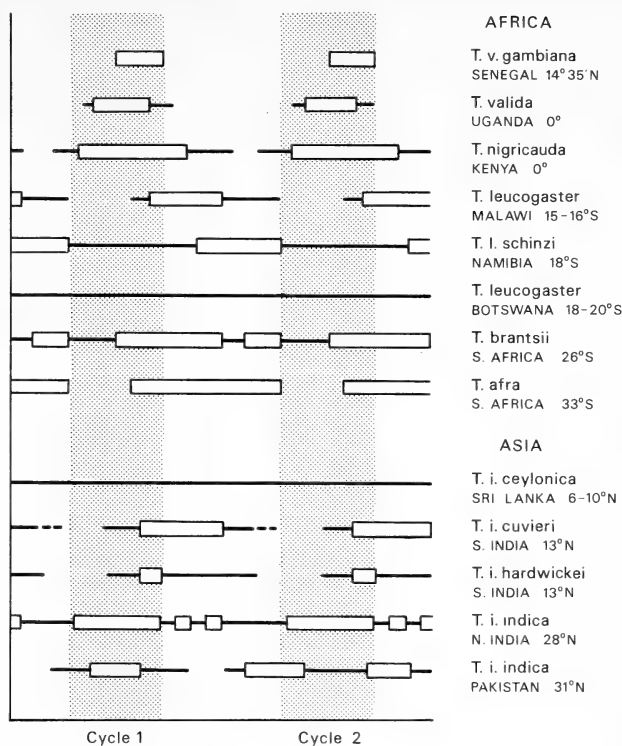


Fig. 3. Period of pregnancies in relation to wet and dry seasons. The shaded areas represent rainy periods which have been given a common length. Where a locality has two rainy seasons each year these are represented by two cycles; if there is only one rainy season then the information is duplicated in the two cycles. The open blocks represent the periods when pregnancies are particularly numerous, the solid line periods when few pregnancies are observed

Litter size

Only five pregnant *T. valida* were collected: four of which had 4 embryos each, and one 3 embryos. The average litter size of 16 animals that were either pregnant or had a single set of placental scars was 4.25 ± 0.21 (range 3–6). DELANY (1964) records a female with 4 embryos in Uganda, and HUBERT and ADAM (1975) record that *T. v. gambiana* has 2–6 young per litter in Senegal.

Five pregnant *T. robusta* were collected: single individuals of which had 2, 6 and 7

embryos, and two individuals each had 4 implanted embryos which included a single resorbing embryo. The average number of implanted embryos of 13 animals that were either pregnant or had a single set of placental scars was 4.69 ± 0.43 (range 2-7). SHORTRIDGE (1934) records an average litter size of 4-5 young in this species.

The mean number of implanted embryos (resorbing embryos included) of 37 pregnancies in *T. nigricauda* was 5.43 ± 0.23 (range 1-8); that of live embryos only was 5.22 ± 0.24 (range 1-8). Litter size increased significantly with increase in maternal body mass ($F_{1,34} = 12.9$; $P < 0.001$ for implanted embryos, $F_{1,34} = 7.1$; $P < 0.025$ for live embryos), and this relationship was the same in the wet and dry seasons. However, the average litter size during the wet seasons (5.7 ± 0.21 implanted embryos, 5.54 ± 0.22 live embryos) was significantly higher ($F_{1,35} = 5.34$; $P < 0.05$ for implanted embryos, $F_{1,35} = 6.37$; $P < 0.025$ for live embryos) than that recorded during the dry seasons (4.56 ± 0.65 implanted embryos, 4.22 ± 0.64 live embryos). This difference in litter size was largely accounted for by the difference in size of the mothers in the two seasons. The average eviscerated body mass of pregnant females during the wet seasons was 102 g compared to 90 g during the dry seasons. Litter size has also been observed to vary seasonally, and be positively correlated with maternal body mass in *T. afra* (MEASROCH 1954) and *T. i. cuvieri* (PRASAD 1961).

The litter sizes of *T. valida*, *T. robusta*, and *T. nigricauda* are amongst the largest recorded for African *Tatera*, but are generally smaller than the Asian species. The usual litter size of other African species are 4-5 in *T. leucogaster* in Botswana (SMITHERS 1971),

Table 2

Potential breeding rates and reproductive capacity of various species of *Tatera*

Species	Period of reproduction	Interval between litters (days)	No. of litters	Litter size	Prod. young/adult ♀
<i>T. valida</i> (This study)	Rains	109	2	4.25	8.5
<i>T. nigricauda</i> (This study)	Wet	40- 44	3.5-3.8	5.5	19-21
	Dry	97-107	1.4-1.6	4.2	6- 7
	Annual		<u>4.9-5.4</u>		<u>25-28¹</u>
<i>T. afra</i> (MEASROCH 1954)	Aug-Mar	38- 47	5.2-6.4	4.0	21-26 ²
<i>T. brantsii</i> (MEASROCH 1954)	Mar-Sep	56- 69	3.1-3.8	2.6	8-10
	Oct-Feb	109-133	1.1-1.4	2.6	3- 4
	Annual		<u>4.2-5.2</u>		<u>11-14²</u>
<i>T. i. cuvieri</i> (PRASAD 1953, 1961)	Aug/Sep- Feb/Apr	60	3.0-4.5	6.3	19-29 ³
<i>T. i. hardwickei</i> (CHANDRAHAS and KRISHNASWAMI 1974)	Aug-Mar/Apr	95-103	2.6	5.8	15 ⁴
<i>T. i. indica</i> (JAIN 1970)	All year	67	5.5	4.8	26
<i>T. i. indica</i> (BEG and AJMAL 1977)	Most of year	42- 52	5.3-6.5	6.3	33-41 ⁴

Rates vary according to: ¹ estimate of gestation period; ² delayed implantation; ³ length of breeding season; ⁴ length of breeding season and breeding rate.

Zambia (SHEPPE 1973), and Malawi (HANNEY 1965); 3–5 in *T. afra* in South Africa (MEASROCH 1954); 2–4 in *T. brantsii* in South Africa (MEASROCH 1954) and Botswana (SMITHERS 1971); 2–3 in *T. inclusa pringlei* in northern Tanzania (HUBBARD 1970). The Asian species have litter sizes of 2–4 in *T. indica ceylonica* in Sri Lanka (PHILLIPS 1923); 5–8 in *T. i. cuvieri* in Bangalore, India (PRASAD 1961); 4–8 in *T. i. hardwickei* in Kolar, India (CHANDRAHAS and KRISHNASWAMI 1974); 3–6 in *T. i. indica* in the Rajasthan Desert, India (JAIN 1970), and 5–7 for this subspecies in Pakistan (BEG and AJMAL 1977).

Breeding rates and reproductive capacity

The reproductive capacity (potential annual production of young per adult female) of several different species of *Tatera* is compared in Table 2. *T. valida* appears to have a particularly low reproductive capacity, mainly because of a low breeding rate and short breeding season. *T. v. gambiana* probably also has a low reproductive capacity in Senegal, because breeding was confined to two months each year and there were only 2–6 young per litter (HUBERT 1977; HUBERT and ADAM 1975).

The reproductive capacity of *T. nigricauda* was similar to that of several other species of *Tatera*, and was much higher than that of *T. valida* (Table 2). Adult females had the potential to produce about 5 litters a year, but counts of placental scars showed that no female had more than three litters. Thus, the observed reproductive capacity must have been achieved by having a high turnover rate of adult females.

Reproductive capacity depends on the intensity of breeding activity, the length of the breeding period, and litter size. However, there appeared to be no simple correlation between any one of these parameters and reproductive capacity (Table 2). The reproductive capacity could be low because of a low intensity of breeding, as in *T. valida* and *T. i. hardwickei*; a short breeding period, as in *T. v. gambiana*; or a small litter size, as in *T. afra*.

Population structure

The population structure of *T. valida* and *T. nigricauda* (Fig. 1 C, 2 C) indicated a marked seasonal recruitment of young into the population. This was particularly evident in *T. nigricauda*, in which recruitment of young was confined to the periods January–February and July–August, even though breeding continued throughout most of the year (Fig. 2 B, C). Thus, young only appeared to be successfully weaned in those litters which were conceived during the rains.

Discussion

Reproductive characteristics

The observed positive correlation between litter size and maternal body mass in *T. nigricauda* (this study), *T. afra* (MEASROCH 1954), and *T. i. cuvieri* (PRASAD 1961) is a trend which is probably present in most populations of this genus. The trend is probably related to the increased size of the reproductive tract and increased energy reserves of larger females.

In contrast, when different populations and species of *Tatera* are compared a negative correlation is expected between litter size and maternal body mass (size). This is because longevity correlates positively with absolute body size, and longer lived species generally have lower reproductive rates than shorter lived species (EISENBERG 1981). However, the largest species of *Tatera* had the largest size of litters, although the trend was not statistically significant. In addition there was no obvious correlation between litter size and latitude, contrary to what has been reported for this genus by BEG and AJMAL (1977).

A negative correlation is also expected between reproductive capacity (number of

offspring per adult female per year) and adult body mass (size), for similar reasons to that stated above. However, no such trend is evident in the genus *Tatera* (cf Tables 1 and 2).

Thus, a comparison of the reproductive characteristics of the various species of *Tatera* failed to identify many of the patterns that are normally expected. In this respect, *Tatera* gerbils are similar to the spiny mice of the genus *Acomys* (NEAL 1982a) but differ from the unstriped grass rats of the genus *Arvicanthis* (NEAL 1981) and the elephant shrews (NEAL 1982b).

Breeding season

T. valida, *T. nigricauda* and probably *T. robusta* bred at a maximum during the rains and either ceased or reduced breeding activity during the dry seasons. In *T. nigricauda* there appears to be a strong selection pressure to maintain its seasonal pattern of breeding, because only those litters conceived during the rains were recruited into the population. It is likely that litters conceived during the dry seasons died because of lactation failure. There was a significant reduction in maternal body mass during the dry seasons, so presumably the adults were experiencing some kind of stress at these times.

It is not possible to determine from the data presently available which environmental factors are responsible for the seasonal breeding rhythm of the three species I studied on the equator. Obviously, the most likely factors are rainfall and some aspect of food supply. However, the extreme variability of breeding patterns in relation to rainfall observed in the various species of the genus (Fig. 3) seems to rule out the possibility that rainfall is the only factor controlling the reproductive pattern in this genus. There is some circumstantial evidence which suggests that food affects reproduction in this genus. One feature which appears to be consistent in the genus is a low breeding rate compared to other genera (eg. see DELANY and NEAL 1969). It is unusual for more than 50 percent of the adult females to be visibly pregnant at any one time. One reason for this apparent low breeding rate is a relatively long delay in implantation when females are lactating (BLAND 1969; MEASROCH 1954). The delay in implantation averages 14 d in *T. indica* (BLAND 1969), and I calculate the average delay in *T. afra* and *T. brantsii* as 5 d from the data presented in MEASROCH (1954). This suggests that the energy requirement of lactation is high in *Tatera* gerbils, and that an individual cannot simultaneously lactate and maintain the later stages of pregnancy. If this is the case, then food may be a very important factor governing the pattern of breeding in this genus. The increased energy demands in cold weather might also explain why breeding ceases during the colder seasons of the year at higher latitudes (MEASROCH 1954; BEG and AJMAL 1977).

Acknowledgements

I am indebted to Prof. M. J. DELANY for initiating and encouraging my interest in african rodents. The field work in western Uganda was carried out at the Nuffield Unit of Tropical Animal Ecology in the Ruwenzori National Park. I am grateful to the Director of the Unit, Dr. R. M. LAWS, for his guidance, and to the Trustees of the Uganda National Parks for permission to collect animals. Mr. J. OGKI helped considerably with the field work. I wish to thank the National Environmental Research Council and the University of Southampton for financial support.

The field work in Kenya was carried out during a sabbatical leave from the University of Saskatchewan. I wish to thank the former Director and Trustees of the Kenya National Parks for permission to study in Meru National Park, the Park staff for their help and cooperation, and Prof. F. MUTERE of Kenyatta University College for making my stay in Kenya possible. It is a pleasure to thank the Park Warden, Mr. P. JENKINS, for providing excellent facilities and help for the field and initial laboratory work; the Park Rangers, J. NAMERIO and T. NTOBURI, for their help with the field work; and my wife, JENNY, for help with the field and laboratory work. Finally, it is a pleasure to thank Drs. C. RALPH and B. WUNDER of the Department of Zoology and Entomology, Colorado State University for use of the facilities of the Department during the completion of this work.

Zusammenfassung

Fortpflanzungsbiologie von drei Gerbilliden-Arten (Gattung *Tatera*) in Ostafrika

Die Fortpflanzungsökologie von *Tatera nigricauda* und *T. robusta* wurde im Meru-Nationalpark in Mittel-Kenia, die von *T. valida* im Ruwenzori-Nationalpark in West-Uganda untersucht. In beiden Gebieten waren die jahreszeitlichen Änderungen der Photoperiode zu vernachlässigen, hingegen folgten die Regenfälle einem bimodalen Muster.

Eine Gesamtzahl von 398 *T. nigricauda*, 61 *T. robusta* und 116 *T. valida*, die über einen Zeitraum von mindestens einem Jahr gesammelt wurden, gaben Aufschluß über jahreszeitlich bedingte Veränderungen der Fortpflanzungsaktivität, Populationsstruktur sowie Wurfgröße und Fortpflanzungskapazität.

Tatera valida pflanzte sich in West-Uganda nur während der Regenzeit fort. Adulte Weibchen konnten zweimal jährlich werfen. Die durchschnittliche Wurfgröße war 4.25 ± 0.21 , was eine durchschnittliche jährliche Fortpflanzungskapazität von 8.5 Jungen pro adultem Weibchen ergibt.

Tatera nigricauda pflanzte sich in Mittel-Kenia nahezu während des ganzen Jahres fort. Die Fortpflanzungsaktivität war maximal während der Regenzeiten, nahm dann ab und erlosch gegen Ende der Trockenzeiten. Allerdings begann die Fortpflanzung vor dem Beginn der Regenzeiten. Jungtiere wurden aber nur 2 Monate nach dem Ende jeder Regenzeit gefangen, was nahelegt, daß Würfe, die während der Trockenzeit gezeugt wurden, starben, bevor sie entwöhnt waren. Erwachsene Weibchen konnten fünfmal pro Jahr werfen. Die Wurfgröße war 5.2 ± 0.24 und die jährliche Fortpflanzungskapazität lag bei 25–28 Jungen pro adultem Weibchen.

Tatera robusta schien eine ähnliche Fortpflanzungsperiodik wie *T. nigricauda* zu haben. Die durchschnittliche Wurfgröße war 4.7 ± 0.43 .

Ein Vergleich der Fortpflanzungscharakteristiken der 3 *Tatera*-Arten zeigte keinerlei signifikante Beziehungen zwischen Körpergewicht, Wurfgröße, Zeitraum der Fortpflanzung und Fortpflanzungskapazität. Es liegt nahe, daß das Nahrungsangebot der wichtigste Faktor ist, der die Fortpflanzungsmuster in dieser Gattung beeinflusst.

References

- ALLANSON, M. (1958): Growth and reproduction in the males of two species of gerbil, *Tatera brantsii* (A. Smith) and *Tatera afra* (Gray). Proc. zool. Lond. **130**, 373–396.
- AMENT, J. G. (1975): The vascular plants of Meru National Park, Kenya. J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. **154**, 1–33.
- BEG, M. A.; AJMAL, M. (1977): Reproduction in the Indian gerbil, *Tatera indica indica*. Mammalia **41**, 213–220.
- BLAND, K. P. (1969): Reproduction in the female Indian Gerbil (*Tatera indica*). J. Zool. (Lond.) **157**, 47–61.
- CHANDRAHAS, R. K.; KRISHNASWAMI, A. K. (1974): Studies on the ecology of the Indian gerbil, *Tatera indica hardwickii* (Gray), in Kolar (Mysore State). Indian J. Med. Res. **62**, 971–978.
- DAVIS, D. H. S. (1971): Genera *Tatera* and *Gerbillurus*. In: The mammals of Africa: an identification manual. Ed. by J. MEESTER; H. W. SETZER. Washington: Smithsonian Institution.
- DELANY, M. J. (1964): A study of the ecology and breeding of small mammals in Uganda. Proc. zool. Soc. Lond. **142**, 347–370.
- DELANY, M. J.; NEAL, B. R. (1969): Breeding seasons in rodents in Uganda. J. Soc. Reprod. Fert. (Suppl.) **6**, 229–235.
- EISENBERG, J. F. (1981): The Mammalian Radiations. Chicago: University of Chicago Press.
- ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946. London: Brit. Mus. Natural Hist.
- GAUTUN, J. C. (1975): Périodicité de la reproduction de quelques rongeurs d'une savane preforestière du centre de la Côte d'Ivoire. Terre Vie **29**, 265–287.
- HANNEY, P. (1965): The Muridae of Malawi (Africa: Nyasaland). J. Zool. (Lond.) **146**, 577–633.
- HUBBARD, C. A. (1970): A new species of *Tatera* from Tanzania with a description of its life history and habits studied in captivity. Zool. Afr. **5**, 237–247.
- HUBERT, B. (1977): Ecologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal) en zone sahéliosoudanienne. Terre Vie **31**, 33–100.
- HUBERT, B.; ADAM, F. (1975): Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs Sénégalais. Mammalia **39**, 57–74.
- JAIN, A. P. (1970): Body weights, sex ratio, age structure and some aspects of reproduction in the Indian gerbil, *Tatera indica indica*, in the Rajasthan desert, India. Mammalia **34**, 415–432.
- MATTHEY, R.; PETTER, F. (1970): Etude cytogénétique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute-Volta et de République Centrafricaine (Rongeurs, Gerbillidae). Mammalia **34**, 585–597.
- MEASROCH, V. (1954): Growth and reproduction in the females of two species of gerbil, *Tatera brantsii* (A. Smith) and *Tatera afra* (Gray). Proc. zool. Soc. Lond. **124**, 631–658.

- MEESTER, J.; HALLETT, A. F. (1970): Notes on early postnatal development in certain southern african Muridae and Cricetidae. *J. Mammalogy* **51**, 703-711.
- NEAL, B. R. (1970): The habitat distribution and activity of a rodent population in Western Uganda, with particular reference to the effects of burning. *Revue Zool. Bot. afr.* **81**, 29-50.
- (1981): Reproductive biology of the unstriped grass rat, *Arvicanthis*, in East Africa. *Z. Säugetierkunde* **46**, 174-189.
- (1982a): The breeding pattern of two species of spiny mice, *Acomys* (Muridae: Rodentia), in central Kenya. *Mammalia* (in press).
- (1982b): Reproductive ecology of the Rufous elephant-shrew, *Elephantulus rufescens* (Macroscelididae), in Kenya. *Z. Säugetierkunde* **47**, 65-71.
- PHILLIPS, W. W. A. (1923): Some notes on the habits of the Ceylon gerbil, *Tatera ceylonica*. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **29**, 214-216.
- PIRLOT, P. L. (1954): Pourcentages de jeunes et périodes de reproduction chez quelques Rongeurs de Congo belge. *Annls. Mus. r. Congo belge Sér.* 4to Zoologie **1**, 41-46.
- PRASAD, M. R. N. (1953): Habits, breeding season and placentation of *Tatera (Gerbillus) indica*. *Proc. 40th Indian Sci. Congr.* **3**, 206-207.
- (1956): Reproductive cycle of the male Indian gerbille *Tatera indica cuvierii* (Waterhouse). *Acta Zoologica* **37**, 87-122.
- (1961): Reproduction in the female Indian gerbille *Tatera indica cuvierii* (Waterhouse). *Acta Zoologica* **42**, 245-256.
- SHEPPE, W. A. (1973): Notes on Zambian Rodents and Shrews. *Puku* **7**, 167-190.
- SHORTRIDGE, G. C. (1934): The mammals of South West Africa. London: Heinemann.
- SMITHERS, R. H. N. (1971): The mammals of Botswana. Salisbury: Nat. Mus. Rhodesia.
- SNEDECOR, G. W.; COCHRAN, W. G. (1967): *Statistical Methods*. 6th Ed. Ames: Iowa State University Press.
- SOKAL, R. R.; ROHLF, F. S. (1969): *Biometry*. San Francisco: W. H. Freeman & Co.

Author's address: Prof. Dr. B. R. NEAL, Department of Biology, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada S7N 0W0

Age determination and population characteristics of red foxes from Maryland¹

By B. B. NELSON and J. A. CHAPMAN

*Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies,
University of Maryland, Frostburg, USA*

Receipt of Ms. 10. 3. 1982

Abstract

Between 1976 and 1979, 210 red foxes (*Vulpes vulpes*) were collected throughout Maryland to determine the age of each fox based on eye lens weights, epiphyseal closure of the humerus, baculum weight, tooth cementum annuli and skull measurements. Approximately 50% of the red foxes collected during the trapping season (October-January) were juveniles; 20% were one year olds; 16% were 2-year olds; 8% were 3-year olds; and 4% were 4-years old or older. An ovulation rate of 6.0 was calculated from the number of corpora lutea per parous female. A mean litter size of 5.0 was determined from the mean number of placental scars per parous female. The peak of the breeding takes place in mid-January. Sixty-seven percent of the adult males produced sperm in October. Ninety percent of the adult males were producing sperm in November compared to 47% of the juveniles. To assess the physical condition of each fox an adrenal index, spleen index, and body fat index were developed. Adrenal and spleen indices indicated that 5-year olds may be subjected to more stress than

¹ Contribution Number 1321-AEL, University of Maryland, Center for Environmental and Estuarine Studies.

younger age classes. Body fat indices showed a significant increase from fall to winter suggesting that red foxes are in their best condition during the peak of the breeding season. Ten foxes were infected with mange and significant variation was found between adrenal indices for absent and severe cases of mange.

Introduction

During the 1970's there were significant increases in fox harvest, fox pelt value, and decreases in habitat throughout North America. This is a land-wildlife problem that should be addressed by North American wildlife ecologists.

Maryland (USA) fur harvest records clearly show an increased interest in red fox as a furbearer. During the 1970-1971 trapping season an estimated 362 red foxes were trapped in Maryland. This number steadily increased to a peak of 4,620 during the 1975-1976 season (DEEMS and PURSLEY 1978). The 1976-1977 and 1977-1978 seasons showed a decline from the 1975-1976 high with catches of 3,928 and 4,318 red foxes, respectively. In 1978 the average pelt value climbed to \$62, representing a total revenue to Maryland trappers of \$267,716. Estimates of the 1978-1979 harvest indicated the number of red foxes trapped in Maryland approached 5,000 (Maryland Department of Natural Resources 1979 Fur Harvest Records, Unpublished). The increase in the number of red foxes trapped may be explained partly by the increase in the number of trappers in Maryland. For example, between 1975 and 1979 the number of Maryland Fur Trapper's Association district clubs alone increased from 2 to 6.

Additionally, red fox habitat is declining in Maryland as new housing projects continue to reduce the amount of farm land. In 1968 there were 19,700 farms in Maryland comprising 1,296,000 hectares. By 1977 Maryland had 17,500 farms totaling 1,183,000 hectares, which represented a loss 113,000 hectares of farm land (Maryland Department of Economic and Community Development 1977).

With harvest levels increasing and suitable habitat decreasing, the Maryland Department of Natural Resources recognized the need to effectively manage this valuable furbearer. In 1978 the red fox was reclassified from a predator to game animal. This action allowed the Maryland Department of Natural Resources to post its first open season on red foxes (November 1, 1978 to January 8, 1979). Two important implications of this action were (1) pregnant females would be protected, increasing pup production; and (2) pups would be protected from indiscriminate shooting while still at the den site.

However, the only source of information on the red fox in Maryland was from annual fur harvest records. These records are inadequate for obtaining the biological information necessary to effectively manage the red fox as a fur resource. In this study reproductive parameters, age structure and physical condition of the Maryland red fox population are assessed.

Study area

The area of collection was broken down into 5 regions as shown in Fig. 1 (p. 298).

Region 1

Garrett County, the western most county of Maryland, was designated as Region 1. Part of the Allegheny Plateau of the Appalachian Mountain Range, this region consists of several mountains over 900 meters above sea level. The highest point is Backbone Mountain which is 1,024 meters above sea level. Bedrock underlying this region consists of gray and red sandstone, acid and calcareous shale, chert, and limestone. Soils are characterized as rocky, shallow, and acidic. Average annual temperature ranges from 9 °C to 10 °C (MILLER 1976). Hardwoods such as sugar maple (*Acer saccharum*), red oak (*Quercus rubra*), beech (*Gagus grandifolia*) and yellow birch (*Betula alleghaniensis*) are the dominant forest species.

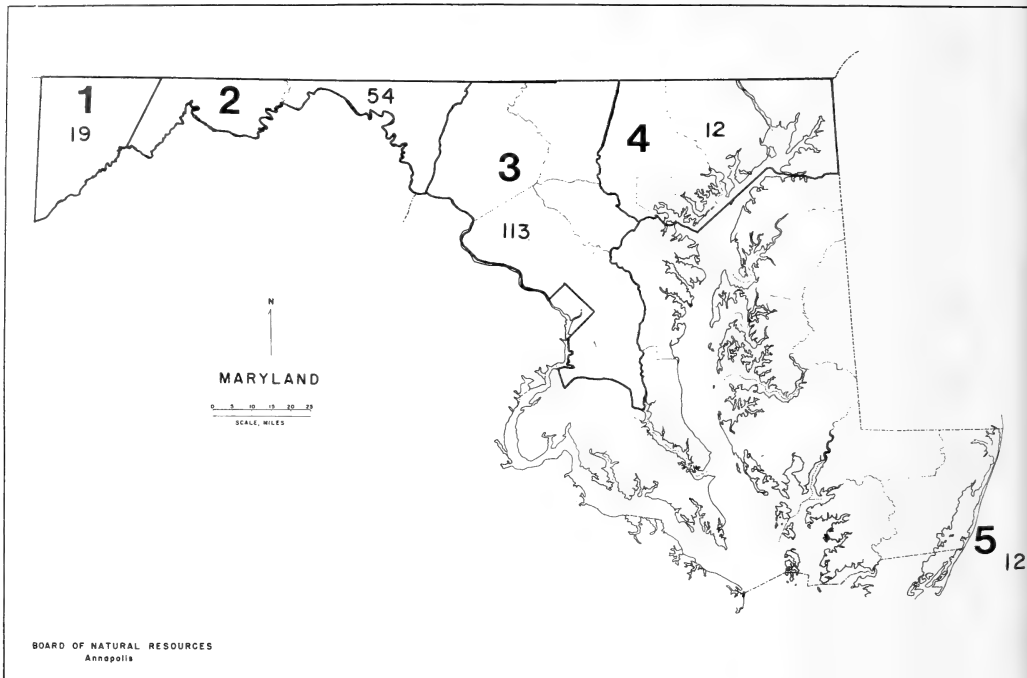


Fig. 1. The 5-regions of Maryland from which red foxes were collected (1976–1979). Numbers indicate sample sizes

Region 2

Region 2 consists of Allegany and Washington Counties within the Ridge and Valley province of Maryland. Soils are variable, dominated by medium and moderately coarse textured soils on residuum of acid shale and sandstone. Average annual temperature is about 12 °C. Oaks (*Quercus* sp.) pines (*Pinus* sp.), and hickories (*Carya* sp.) characterize the forests of this region (MILLER 1976).

Region 3

Region 3 is comprised of Frederick, Carroll, Howard, Montgomery, and Prince Georges counties. Situated between the Blue Ridge and the Coastal Plain, this region is called the Piedmont Region. Rolling hills and stream valleys are characteristic of this area. Soils are medium textured on residuum of acid and basic igneous rocks and metamorphic rocks. Average annual temperature fluctuates around 12 °C (MILLER 1976).

Region 4

Region 4 consists of Baltimore, Harford, and Cecil Counties. Although the soils and rock strata are similar to Region 3, this area was considered separately for several reasons. Trappers were not organized into a district club in this area until the second year of this study. Consequently, foxes were collected from this region for 1-year only. All 3 counties in this region border the Chesapeake Bay and contain areas of sandy and silty soils, characteristic of the coastal plain. Average annual temperature is 12 °C (MILLER 1976).

Region 5

Assateague Island is designated as Region 5. Tidal marshes, sand dunes, and coastal beaches are characteristic of this island. Twelve red foxes were collected on this island the first year of the study. Average annual temperature ranges from 13° to 15 °C (MILLER 1976).

Materials and methods

Red foxes were collected in Maryland counties west of the Chesapeake Bay and on Assateague Island on Maryland's eastern shore. Red foxes were not collected from eastern shore counties because: 1. eastern shore trappers were not organized into district clubs with regular monthly meetings, making it difficult to solicit their assistance in collecting foxes, and 2. eastern shore trappers concentrate their trapping effort on muskrats (*Ondatra zibethicus*), nutria (*Myocastor coypus*), and raccoons (*Procyon lotor*).

Red foxes were collected by trapping, shooting, and road kills. However, the majority of foxes were collected from Maryland trappers during the trapping season. Eye lenses were removed from freshly killed foxes and placed in buffered formalin before the carcasses were frozen (HARRIS 1978).

Each fox was weighed in grams. Total length, tail length, hind foot length, and ear length were recorded in millimeters. The spleen, kidneys, liver, heart, and adrenals were weighed to the nearest 0.001 gram on a top loading Mettler Balance (Model P163).

Reproduction

Uterine horn length was measured in millimeters from the junction of the two horns to the ovary. Each horn was flushed with distilled water and was examined for sperm under a microscope. The number of placental scars or fetuses was recorded. Ovaries were detached and fixed in Bouin's fluid and later dehydrated in a series of alcohols. Using a microtome, the ovaries were sectioned 10 microns thick. The ovaries were stained, permanently mounted on slides and examined microscopically for corpora lutea.

The epididymus was separated from the testes and then both were weighed on a Mettler Balance. Each testis and epididymus was examined microscopically for sperm. The weight of the testis was used to calculate a testes index. Total body length was divided into the total weight of both testes to adjust for body size. The formula for calculating the testes index was:

$$TI = \frac{RTWT + LTWT}{TL} \times 10^3$$

where TI = testes index; RTWT = right testis weight; LTWT = left testis weight; TL = total length.

Age determination

The right humerus and skull were removed from each fox and placed in boiling water until the muscle tissue could be separated easily from the bone. The proximal epiphysis of the humerus was examined to determine the degree of ossification. Each skull was placed in bleach for 1-minute, then rinsed with water and allowed to air dry overnight. Skull measurements were taken using dial callipers.

Baculum was boiled until the muscle tissue could be removed easily from the bone. Each baculum was measured to the nearest 0.01 millimeter using a dial calliper, and weighed dry on a Mettler Balance.

Eye lenses were placed in a drying oven at 70 °C for 4 days, then weighed on a FPE precision balance to within ± 0.2 milligram.

A canine and premolar from each fox were removed and placed in decalcifying solution (3 % nitric acid) for 48 hours, or until the teeth could be cut easily with a scalpel. Teeth were rinsed in water and then sliced 15 to 20 microns thick on a freezing microtome, and immediately stained using a procedure similar to that of GRUE and JENSEN (1973) and HARRIS (1978). Cementum rings were counted and recorded immediately after staining.

Mortality

A life table was constructed using a format similar to that of HARRIS (1977) and STORM et al. (1976) and described by CAUGHLEY (1966, 1967).

The number of female live births per female was calculated by dividing the mean number of placental scars by 2 for each age class. The number of vixens alive at the start of each age class was calculated by dividing the adjusted frequency of age class, χ , by the adjusted frequency of juveniles multiplied by 1,000. The number dying during each age class was calculated by subtracting the 1 χ values between 2 successive age classes (CAUGHLEY 1967). Since data were available for 2 successive years, mortality rates were calculated by subtracting the second year frequency, $\chi + 1$, from the first year frequency, χ , and dividing by the first year frequency. In other words, the number of 1-year olds alive the second year came from the population of juveniles the first year. Therefore, the difference between the 2 frequencies divided by the number of juveniles gives the mortality rate for juveniles (CAUGHLEY 1967).

Physiological responses

The weight of the adrenal glands was used to calculate an adrenal index (AI) similar to that used by CHAPMAN et al. (1977). Total length was used to adjust for body size instead of total weight in order to eliminate variability associated with body weight. This index also allowed the use of foxes which had been pelted. The formula for calculating the adrenal index was:

$$AI = \frac{\text{Right Adrenal Wt.} + \text{Left Adrenal Wt.}}{\text{Total Length}} \times 10^4$$

Spleen weight was also used to measure physical condition (WILLNER et al. 1979). The formula for calculating the spleen index, SI, was:

$$SI = \frac{\text{Spleen Weight}}{\text{Total Length}} \times 10^2$$

A body fat index was used to determine the condition of each fox. This index developed by RINEY (1955) and modified by CHAPMAN et al. (1977) provided a value from 1 to 4: 1 indicated no body fat present, 2 indicated a small amount of fat around the kidneys, 3 indicated fat covering more than one-third of the kidneys and adrenal glands and 4 indicated fat covering more than half of the kidneys and fat present in the mesenteries and throughout the body cavity.

Statistical analysis

Statistical tests used to analyze the classification variants were one-way and two-way analysis of variance, Duncan's New Multiple Range Test, and Spearman's Rank Correlation. Statistical tests were considered significant when $P < 0.05$ and highly significant when $P < 0.01$. Statistical abbreviations and table formats are similar to those by STEEL and TORRIE (1960).

Results and discussion

Collection of red foxes

Between December 1976 and January 1979, 210 red foxes were collected throughout Maryland. The largest number of foxes was collected in Region 3 where trapper cooperation was highest (Fig. 1). Ninety-four red foxes were collected during November and 65 during December. No foxes were collected in February and May.

Morphology

Whole weight, pelted weight, and body measurements were recorded for each sex and age class. Pelted weight was the only variable that showed a significant difference between age classes for both males and females (Table 1). Heart weight showed a significant difference between juveniles and adults ($P < 0.01$). Both adrenal ($P < 0.01$) and kidney weights ($P < 0.01$) showed significant differences between juveniles and adults.

A significant difference was found between the ovary weights of juveniles and adults and the uterine horn lengths of the two age classes (Table 2). There was no significant difference between testis weights of juveniles and adults, but epididymus weights were significantly different between the age classes (Table 3).

Many of the red foxes obtained from trappers already had been pelted. Therefore, pelted weights were used when whole weights were not available. Although juvenile and adult age classes could be separated on the basis of both whole weight and pelted weight, there is a considerable overlap in ranges and 95 % confidence intervals in both groups. According to STORM et al. (1976) juvenile red foxes are similar in size to adults by October, which may explain the overlap in ranges. The mean whole weight of adult male red foxes collected in Maryland was 4,483 grams and 3,645 grams for adult females. This compares to 5,250 grams for adult males and 4,128 grams for adult females collected in Illinois and 4,822

Table 1

Analysis of variance of whole weight (g), pelted weight and body measurements (mm) for sex and age of red foxes collected in Maryland (1976-1979)

Group	N	Mean	S.D.	S.E.	Min.	Max.	95 % Confidence Interval For Mean	Significance
Whole Weight								
Male								
Juvenile	7	3763.86	768.47	290.45	2595.0	4620.0	3053.1 to 4474.6	P < 0.05
Adult	9	4482.89	443.07	147.69	3838.0	4212.0	4142.3 to 4836.2	
Female								
Juvenile	11	3430.45	531.53	160.26	2570.0	4290.0	3073.4 to 3787.5	NS
Adult	3	3644.67	1042.70	602.01	2489.0	4515.0	1054 to 6234.0	
Pelted Weight								
Male								
Juvenile	64	3984.64	562.24	70.28	2005.0	5675.0	3844.2 to 4125.1	P < 0.01
Adult	40	4352.58	697.59	110.30	3135.0	6501.0	4129.5 to 4575.7	
Female								
Juvenile	41	3414.73	497.73	77.73	2230.0	4485.0	3257.6 to 3571.8	NS
Adult	44	3610.50	405.35	61.11	2710.0	4340.0	3487.3 to 3733.7	
Total Length								
Male								
Juvenile	63	978.17	36.94	4.65	881.0	1064.0	968.9 to 987.6	NS
Adult	42	978.42	45.57	7.03	859.0	1086.0	964.4 to 992.6	
Female								
Juvenile	44	927.34	45.17	6.81	840.0	1031.0	913.6 to 941.1	NS
Adult	39	941.49	38.66	6.19	832.0	1012.0	928.9 to 954.0	
Tail Length								
Male								
Juvenile	65	375.40	27.65	3.43	245.0	427.0	368.5 to 382.2	NS
Adult	42	381.19	30.53	4.71	330.0	515.0	371.7 to 390.7	
Female								
Juvenile	44	358.19	24.13	3.64	295.0	402.0	351.0 to 365.7	NS
Adult	39	362.46	18.87	3.02	317.0	407.0	356.3 to 368.6	
Hind Foot Length								
Male								
Juvenile	60	159.90	8.23	1.06	135.0	173.0	157.7 to 162.0	NS
Adult	41	159.31	11.25	1.76	106.0	173.0	155.8 to 162.8	
Female								
Juvenile	41	153.24	6.67	1.04	137.0	168.0	151.1 to 155.3	NS
Adult	39	155.69	6.86	1.09	133.0	167.0	153.5 to 157.0	
Ear Length								
Male								
Juvenile	6	84.33	6.43	2.62	75.0	92.0	77.5 to 91.0	NS
Adult	6	86.00	3.34	1.37	81.0	90.0	82.5 to 89.5	
Female								
Juvenile	5	87.60	1.52	0.68	86.0	90.0	85.7 to 89.5	NS
Adult	2	83.50	6.36	4.50	79.0	88.0	26.3 to 140.7	

grams for adult males and 3,938 grams for adult females collected in Iowa (STORM et al. 1976). In Indiana, HOFFMAN and KIRKPATRICK (1954) reported the mean weight of male foxes as 5,253 grams and females 4,213 grams.

Data on liver, heart, spleen and kidney weights for red foxes are lacking in the literature. Although both heart and kidney weights show a significant difference between juveniles and adults, the overlap between individual juvenile and adult organ weights indicates that no single weight is reliable for differentiating between juveniles and adults.

Table 2

Analysis of variance of ovary weight and uterine horn length by age of red foxes collected in Maryland (1976-1979)

Group	N	Mean	S.D.	S.E.	Min.	Max.	95 % Confidence Interval For Mean	Significance
Right Ovary Weight								
Juvenile	43	0.210	0.110	0.017	0.076	0.739	0.177 to 0.244	NS
Adult	44	0.248	0.135	0.020	0.129	0.902	0.207 to 0.289	
Left Ovary Weight								
Juvenile	42	0.205	0.070	0.011	0.080	0.410	0.183 to 0.226	P < 0.05
Adult	44	0.269	0.166	0.025	0.150	0.998	0.218 to 0.319	
Right Uterine Horn Length								
Juvenile	40	96.42	12.94	2.046	72.0	135.0	92.29 to 100.56	P < 0.01
Adult	43	115.35	22.30	3.401	90.0	182.0	108.48 to 122.21	
Left Uterine Horn Length								
Juvenile	40	94.74	12.73	2.010	70.0	129.0	90.68 to 98.82	P < 0.01
Adult	43	114.67	22.14	3.376	85.0	201.0	107.86 to 121.49	

Adrenal weights of Maryland red foxes range from a low of 0.045 grams in juveniles to a high of 0.500 grams in adults. HOFFMAN and KIRKPATRICK (1954) reported heavier adrenals for Indiana red foxes (0.270 to 1.455 grams). They also reported high ovary weights (0.315 to 2.430 grams) and testis weights (2.9 to 15.5 grams).

LAYNE and MCKEON (1956) found that the uterine horns of juveniles are usually shorter and narrower than adult foxes. This study also shows a significant difference between the uterine horn lengths of juveniles and adults.

Table 3

Analysis of variance of testes and epididymides weights by age of red foxes collected in Maryland (1976-1979)

Group	N	Mean	S.D.	S.E.	Min.	Max.	95 % Confidence Interval For Mean	Significance
Right Testis Weight								
Juvenile	34	2.535	1.403	0.241	0.224	5.745	2.046 to 3.025	NS
Adult	24	3.010	1.330	0.271	0.444	5.569	2.449 to 3.572	
Left Testis Weight								
Juvenile	34	2.548	1.383	0.233	0.214	5.302	2.066 to 3.031	NS
Adult	23	3.088	1.475	0.307	0.492	6.332	2.450 to 3.726	
Right Epididymus Weight								
Juvenile	34	0.676	0.268	0.046	0.100	1.202	0.523 to 0.769	P < 0.05
Adult	23	0.826	0.242	0.050	0.400	1.222	0.722 to 0.931	
Left Epididymus Weight								
Juvenile	34	0.690	0.275	0.047	0.111	1.150	0.594 to 0.786	P < 0.05
Adult	22	0.847	0.250	0.053	0.464	1.292	0.736 to 0.958	

Reproduction

Only 4 of 96 female red foxes had ovaries containing corpora lutea. Examination of the uteri of these foxes showed that 2 were pregnant, 1 contained sperm but no visible signs of pregnancy, and 1 contained neither sperm nor fetuses. Since each egg ovulation is followed by the formation of a corpus luteum, the mean ovulation rate was 6.0 corpora lutea per female. None of the female reproductive tracts examined showed any signs of post-implantation mortality.

Ovulation rate based on the number of corpora lutea per vixen was calculated to be 5.9 for red foxes in New York (LAYNE and MCKEON 1956). In Ohio, GIER (1947) reported 7.2 corpora lutea per female. The ovulation rate of 6.0 corpora lutea per female found in this study falls between the rates calculated for New York and Ohio, even though only four vixens we collected had ovaries containing corpora lutea.

Only one vixen which was captured on January 7, 1978 had sperm in the uterus. Two foxes were pregnant; one captured on January 27, 1978, the other on January 29, 1978. In both pregnant females the fetuses appeared to be about 7 to 10 days old, placing conception sometime between 17 and 22 January. In New York, LAYNE and MCKEON (1956) found

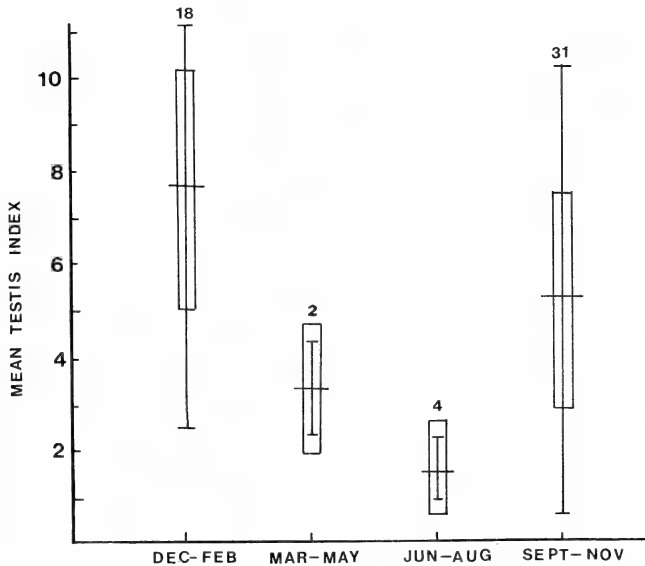


Fig. 2. Seasonal variations in mean testis indices for red foxes collected in Maryland (1976-1979). Vertical bars represent standard deviations, vertical lines are ranges, and numbers are sample sizes

8.3% of the matings occurred the third week of January and 29.2% occurred the fourth week of January. In Illinois and Iowa the peak of the breeding season was estimated to occur the third week of January (STORM et al. 1976). Generally, the peak of the breeding appears to be later in northern than in southern latitudes (LAYNE and MCKEON 1956; LLOYD and ENGLUND 1973).

STORM et al. (1976) found 4% of the red foxes in Illinois conceived before mid-December, and three of 20 vixens bred between 13 and 29 December. Out of 52 vixens examined, HOFFMAN and KIRKPATRICK (1954) reported 3 red foxes breeding in December. Although no fetuses were found, and no sperm was detected in the uterus, 1 fox caught on 15 December had 6 corpora lutea. It is possible that breeding may have occurred a few days prior to capture.

Sixty-seven percent of the adult males showed sperm production in October. Ninety percent of the adult males were producing sperm in November compared to 47% in

juveniles. By December, 60 % of the juveniles had testes containing sperm. The mean testis index increased from September to November and peaked from December to February (Fig. 2).

Testis weight and spermatogenesis are closely related in the red fox (JOFFRE 1977). From October through January, testes weight increases as the percent of red foxes with sperm in the testes increases (LLOYD and ENGLUND 1973; JOFFRE 1976; STORM et al. 1976). In this study the occurrence of sperm in the testis increased from October through December in both juvenile and adult red foxes, except for a slight decrease for December adults. This decrease may be attributed to the small sample size of 6 adult males collected during this month.

The literature suggests that juveniles are capable of breeding their first year, but there is disagreement on the month that spermatogenesis begins. STORM et al. (1976) did not find sperm in juvenile testes until December in midwestern red foxes. In Ireland, FAIRLEY (1970) found sperm in juvenile foxes in October. In this study 47 % of the juveniles had sperm in their testes in November. Whether spermatogenesis occurs in September and October in juveniles cannot be determined from this study since no juveniles were collected in September and only 1 was collected in October.

Mean litter size based on two pregnant females was 6.5, and for 41 females whose uteri contained placental scars it was 5.0. Analysis of variance of mean number of placental scars showed no significant difference between regions.

Litter size for red foxes has been determined using various techniques (Table 4). In this study the mean litter size was 6.5 based on 2 pregnant females. An estimate of 5.00 young per vixen ($n = 41$) was obtained from the number of placental scars per female. Both values are within the range of that reported in other studies (Table 4).

Females may breed during their first winter, but the proportion of vixens coming into heat their first year varies by different regions (STORM et al. 1976). LAYNE and McKEON (1956) reported as high as 16.6 % of the vixens were barren in northern New York

Table 4
Red fox mean litter size from different regions of the world

Reference	Location	Method	Mean Litter Size
SHELDON (1949)	New York	PS, E	5.4
SWITZENBERG (1950)	Upper Michigan	D	4.2
	Lower Michigan	D	5.4
RICHARDS and HINE (1953)	Wisconsin	PS, D	5.1
HOFFMAN and KIRKPATRICK (1954)	Indiana	PS, E	4.3-6.8
LAYNE and McKEON (1956)	New York	PS	5.4
		E	4.6
SCHOFIELD (1958)	Michigan	D	5.1
STANLEY (1963)	Kansas	D	4.5
FAIRLEY (1970)	Ireland	PS, E	4.5-5.4
ENGLUND (1970)	Sweden	PS, E	3.1-6.8
STORM et al. (1976)	Illinois, Iowa	PS	7.1
		E	6.8
		D	4.2
		PS	3.7
RYAN (1976)	Australia	E	4.0
INSLEY (1977)	England	D	4.0
PILS and MARTIN (1978)	Wisconsin	PS, E, D	5.6
This Study (1982)	Maryland	PS	5.0

Abbrev. for methods of determination are: E = embryos or fetuses, D = number of young in den, and PS = placental scars

compared to only 2.1 % in the southern part of the state. Five of the 6 barren vixens in this study were a year old and therefore had lived through only one breeding season.

The sex ratio of midwestern red foxes was found to significantly favor males (STORM et al. 1976). Fifty-four percent of the juveniles collected at dens were males and 56 % of the adults were males. In Wisconsin, 58 % of the red foxes collected were males (PILS and MARTIN 1978). However, the higher proportion of males collected suggests that males are more vulnerable to trapping, reflecting the tendency to travel more extensively than females, particularly during the fall (SHELDON 1949; FAIRLEY 1970; STORM et al. 1976; PILS and MARTIN 1978). In this study there was no significant deviation from the 50 : 50 sex ratio.

Age distribution

Ossification of the proximal epiphysis of the humerus begins at nine months of age and has been reported to be a reliable technique for separating red foxes into juvenile, subadult, and adult age classes (REILLY and CURREN 1961).

Table 5

Age distribution of red foxes collected in Maryland (1976-1979) using epiphyseal closure of the humerus

Epiphysis/Age	N	Relative Frequency (%)	Cumulative Frequency (%)
Open/Juvenile	47	22.4	22.4
Closing/Sub-adult	72	34.3	56.7
Closed/Adult	91	43.3	100.0
Total	210	100.0	100.0

Examination of the proximal epiphysis of the humerus of 210 red foxes revealed 22.4 % had no ossification, 34.3 % showed some ossification and 43.3 % were ossified completely (Table 5).

Eye lens weights were separated by age (Fig. 3). Although sample sizes were small, there was no overlap in ranges when compared to age classes determined by cementum annuli.

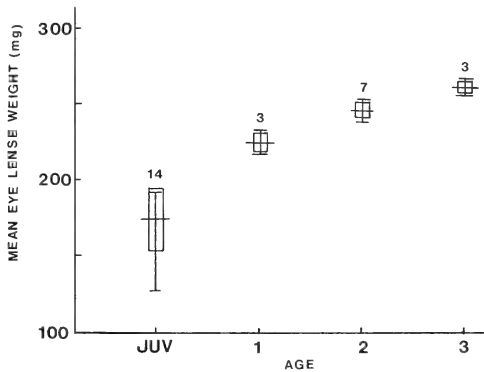


Fig. 3. Separation of mean eye lens weights by age for red foxes collected in Maryland (1976-1979). Vertical bars represent standard deviations, vertical lines are ranges, and numbers are sample sizes

Baculum weights showed a large overlap between age classes when compared to age classes determined by cementum annuli. Baculum weight was adjusted for body size by dividing it by total body length ($\times 10$). Although overlap between age classes still occurred, significant differences existed between the means of juveniles and 1, 2, 3, and 5-year olds (Table 6).

Baculum weights from three juvenile red foxes collected on 10 July, 17 July, and 19 July were 28, 44, 89 milligrams, respectively. These three juveniles were the only animals collected before puberty began, and were estimated to be three to 3.5 months old if they were born the first or second week of April.

Table 6

Duncan's New Multiple Range Test for age variation in adjusted baculum weights for red foxes collected in Maryland (1976-1979)

Age Class (Years)	Difference in Means	Significance
Juvenile - 1	2.846 - 4.097 = -1.251	p < 0.05
1-2	4.097 - 4.184 = -0.087	p < 0.05
2-3	4.184 - 4.939 = -0.755	p < 0.05
3-4	4.939 - 3.508 = 1.431	p < 0.05
3-5	4.939 - 6.658 = -1.719	p < 0.05
Juvenile - 2	2.846 - 4.184 = -1.338	p < 0.05
Juvenile - 3	2.846 - 4.939 = -2.093	p < 0.05
Juvenile - 4	2.846 - 3.508 = -0.662	p < 0.05
Juvenile - 5	2.846 - 6.658 = -3.812	p < 0.05

Table 7

Age distribution of red foxes collected during two trapping seasons (October-January - 1977-78 and 1978-79) in Maryland

Age (Years)	1977-1978 Season		1978-1979 Season	
	Frequency	Relative Frequency	Frequency	Relative Frequency
Juvenile	53	55	45	52
1	16	17	17	20
2	15	16	13	15
3	8	8	6	7
4	2	2	3	4
5	1	1	2	2
6	1	1	0	0

Table 8

Analysis of variance of width of brain case by sex and by age class for red foxes collected in Maryland (1976-1979)

Group	N	Mean	S.D.	S.E.	Min.	Max.	95 % Confidence Interval For Mean	Significance
Males								
Juveniles	54	47.02	1.66	0.23	38.50	49.72	46.56 to 47.47	NS
Adults	39	46.92	1.10	0.18	45.11	49.05	46.56 to 47.27	
Total Males	93	46.98	1.44	0.15	38.50	49.72	46.68 to 47.27	p < 0.01
Females								
Juveniles	37	46.17	1.15	0.19	44.41	48.36	45.78 to 46.55	NS
Adults	38	46.11	1.23	0.20	43.29	48.32	45.71 to 46.51	
Total Females	75	46.14	1.18	0.14	43.29	48.36	45.86 to 46.41	p < 0.01

Table 9

Analysis of variance of zygomatic breadth by sex and by age class for red foxes collected in Maryland (1976-1979)

Group	N	Mean	S.D.	S.E.	Min.	Max.	95 % Confidence Interval For Mean	Significance
Male	97	74.32	3.11	0.32	61.70	82.76	73.69 to 74.95	p < 0.01
Female	78	70.38	2.69	0.30	63.44	75.81	69.77 to 70.99	
Juveniles	94	71.72	3.42	0.35	61.70	79.19	71.09 to 72.49	p < 0.01
Adults	81	73.46	3.44	0.38	66.64	82.76	72.70 to 74.22	
Males								
Juveniles	56	73.38	2.85	0.38	61.70	79.19	72.61 to 74.14	p < 0.01
Adults	41	75.61	3.02	0.47	67.27	82.76	64.65 to 76.56	
Females								
Juveniles	38	69.46	2.84	0.46	63.44	75.00	68.53 to 70.39	p < 0.01
Adults	40	712.6	2.25	0.36	66.64	75.81	70.54 to 71.98	

Aging red foxes by cementum annuli has been found to be a reliable aging technique in foxes (GRUE and JENSEN 1973; MONSON et al. 1975; GEIGER et al. 1977; HARRIS 1978). This technique agreed 100 % with the juvenile and adult age classes found using epiphyseal closure of the humerus. Sometimes several slices of the canine had to be made to clearly see the annular rings. The results of this technique were used to place eye lenses into age classes resulting in complete agreement between the 2 aging techniques (Table 7).

Of the cranial measurements taken, only width of brain case and zygomatic breadth showed significant differences between sexes and ages. These differences were sufficient to be used as an aging or sexing technique (Tables 8 and 9).

Population characteristics

The pattern of changing mortality rates with age is best expressed in the form of a life table (CAUGHLEY 1966). From the data in a life table, one may determine the population's rate of increase, mean life expectancy at birth, and percentage of the population that dies each year.

Survivorship (l_x) is the probability at birth of an individual surviving to any age (x). A clearer value is obtained by multiplying l_x by 1,000, which gives the number of animals surviving to age out of 1,000. Only 73 out of 1,000 red foxes reached 5-years of age (Table 9). The oldest female collected was 6-years old.

Mortality (d_x) is the portion of the population that dies during the age interval x , to $x + 1$. This value is usually expressed as 1,000 d_x , the number of animals that die out of sample of 1,000 during the age interval x , to $x + 1$.

Mortality rate (q_x) is the number of animals that died during the interval x , to $x + 1$, divided by the number of animals alive at age x . The number of animals out of 1,000 alive at age x which died before $x + 1$ is expressed as 1,000 q_x . For Maryland red foxes the mortality rate was highest between birth and 1-year of age, and lowest between one year and two years of age (Table 10).

The age distribution remained relatively constant from the 1977-78 trapping season to the 1978-79 season (Table 7). Both years show that over 50 % of the population is comprised of juveniles and that after the age of 2 years the percent of individuals per year class drops.

When constructing a life table a possible source of bias is behavioral or range differences between males and females (CAUGHLEY 1966). If one sex is more vulnerable to the

Table 10

Life table for female red foxes collected during the trapping season
(October–January) in Maryland

Age (Years)	1977–1978 Frequency	1977–1978 Adjusted Frequency	1978–1979 Frequency	1978–1979 Adjusted Frequency	No. Females Live Births Per Female at Age m_x	d_x	1000 l_x	1000 q_x
Juveniles	24	46.15	23	54.76	0.00	29.48	1000	558
1	9	17.31	7	16.67	2.66	3.02	442	129
2	8	15.38	6	14.29	3.34	8.24	385	405
3	5	9.62	3	7.14	3.13	4.86	229	402
4	3	5.77	2	4.76	3.05	3.39	140	468
5	2	3.85	1	2.38	3.01	3.85	73	1000
6	1	1.92	0	0.00	3.00	—	—	—

l_x = fraction alive at start of age class; d_x = number of dying during age class; q_x = mortality rate per 1000 alive at start of age class.

collection method than the other, then the data will be biased. This bias was eliminated in this study by considering only females.

Not all age classes are equally vulnerable to the collection method, in this case trapping. If juveniles are more vulnerable to the trap, then distortions of each $x\chi$ and $d\chi$ value below the juvenile values in the series will result. However, the $q\chi$ values (mortality rates) are independent of the first age class (juveniles) since $q\chi$ is the ratio of the interval. The value of

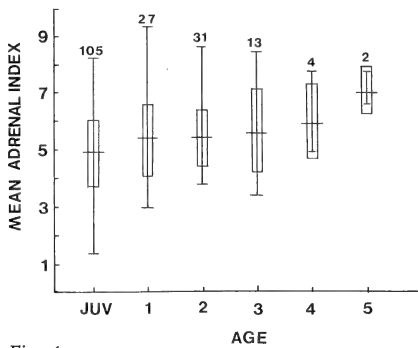


Fig. 4

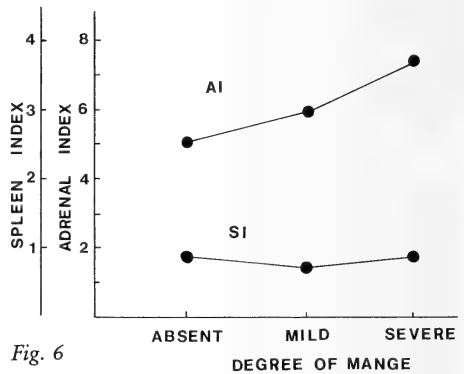


Fig. 6

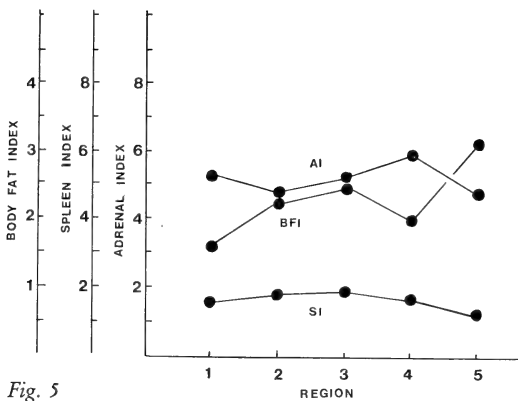


Fig. 5

Fig. 4. Age variation in mean adrenal indices for red foxes collected in Maryland (1976–1979). Vertical bars represent standard deviations, vertical lines are ranges, and numbers are sample sizes

Fig. 5. Comparison of adrenal indices, spleen indices and body fat indices for red foxes from 5-regions of Maryland (1976–1979)

Fig. 6. The effect of mange on adrenal and spleen indices of red foxes collected in Maryland (1976–1979)

qx is not directly dependent on absolute values of $1x$, but on the differences between successive values (CAUGHLEY 1967). For Maryland red foxes the mortality rate (qx value) was highest for juveniles (Table 9). If a red fox reaches one year of age it has a good chance of surviving to its second year (mortality rate = 129). At age 2 years mortality rates increase and remain high.

Physiological response

Spearman's Rank correlation coefficients were used to determine if there was any significant correlation between condition indices, month of capture, and weather parameters. Only month of capture showed a significant correlation with the adrenal index for both males and females. A significant correlation was shown between adrenal index and total precipitation, and spleen index and total precipitation for females but not males.

Age variations in mean adrenal indices showed juveniles to have the lowest AI value (Fig. 4). One, 2, and 3-year olds show a leveling off, of fairly constant adrenal indexes with a rise seen in 4 and 5-year olds. However, the difference in adrenal indices was significant only between juveniles and 5-year olds. Region 5, where the climate is the mildest, had the lowest adrenal index. Spleen indices were significantly different between juveniles, 3-year olds, and 5-year olds ($P < 0.05$).

A significant variation was found between the mean body fat index of summer and winter red foxes (males and females combined) ($P < 0.05$) and between fall and winter animals ($P < 0.05$). Significant regional variations in body fat indices were also observed ($P < 0.05$) (Fig. 5).

Ten red foxes were infected with mange and an attempt was made to assess the effect of mange on fox physiology (Fig. 6). Mild cases of mange were defined as having infected areas on the tail and sometimes the legs. Severe cases had mange covering most of the body, including the tail, legs, back, face, and ears. Adrenal indices were higher with increased severity of mange, whereas no trend was apparent for spleen indices. The variation between adrenal indices for absent and severe cases of mange was significant ($P < 0.05$).

Acknowledgements

We are indebted to the Maryland fur trappers, including PAUL CHANEY, LLOYD ABBOTT, and PETE LEGGETT who supplied most of the foxes for the study. The manuscript was reviewed by J. EDWARD GATES, DAN M. HARMAN, JAY R. STAUFFER, Jr., Appalachian Environmental Laboratory, and THOMAS F. REDICK, Frostburg State College. DUANE PURSLEY made available Maryland fur harvest data and helped in making contacts with the trappers. KENNETH R. DIXON, AEL, assisted with the analysis of the life table data and KIM TITUS and DAN JACOBS provided computer programming assistance. FRANCES YOUNGER, scientific illustrator, University of Maryland, Center for Environmental and Estuarine Studies, prepared the figures, and Prof. Dr. JOHN B. GENYS the German summary.

Zusammenfassung

Altersbestimmung und Populationsmerkmale beim Rotfuchs in Maryland

In den Jahren von 1976 bis 1979 wurden während der allgemeinen Fangzeit (Oktober bis Januar) im Staate Maryland, USA, insgesamt 210 Rotfüchse (*Vulpes vulpes*) gesammelt und ihr Alter bestimmt. Die Altersbestimmungen basierten auf Gewicht der Augenlinsen, Epiphysenschluß am Humerus, Baculumgewicht, Jahreszuwachs des Zahnzementes und Schädelldimensionen. Von den Füchsen waren 50 % juvenil, 20 % 1 Jahr alt, 16 % 2 Jahre alt, 8 % 3 Jahre alt und 4 % waren 4 Jahre oder älter. Aus der Anzahl der Corpora lutea pro Fähe konnte eine Ovulationsrate von 6,0 berechnet werden. Eine durchschnittliche Wurfgröße von 5,0 ergab sich aus der durchschnittlichen Anzahl von Plazentanarben pro Weibchen. Im Maximum findet die Fortpflanzung Mitte Januar statt. Im Oktober produzieren 67 % der adulten Rüden Spermien und im November 90 % der adulten und 47 % der juvenilen Männchen. Zur Bewertung der physischen Kondition wurden für jeden Fuchs Adrenalin-, Milz- und Körperfett-Indices ermittelt. Adrenalin- und Milz-Index zeigten an, daß 5jährige Tiere stärkerem Streß ausgesetzt sind als diejenigen jüngerer Altersklassen. Der Körperfett-Index ergab einen signifikanten Anstieg vom Herbst zum Winter und deutet auf beste körperliche Verfassung der

Tiere während der Fortpflanzungszeit hin. 10 Füchse waren von Räude infiziert. Signifikante Unterschiede im Adrenalin-Index ergaben sich zwischen gesunden und kranken Tieren.

References

- Maryland Department of Economic and Community Development (1977): Maryland Statistical Abstract. pp. 137.
- CAUGHLEY, G. (1966): Mortality patterns in mammals. *Ecology* **47**, 906–917.
- (1967): Parameters for seasonally breeding populations. *Ecology* **48**, 834–839.
- CHAPMAN, J. A.; HARMAN, A. L.; SAMUEL, D. E. (1977): Reproductive and physiological cycles in the cottontail complex in western Maryland and nearby West Virginia. *Wildl. Monogr.* **56**, 1–73.
- DEEMS, E. F., Jr.; PURSLEY, D. (eds.) (1978): North American furbearers, their management, research, and harvest status in 1976. Univ. of Maryland, Univ. Press, College Park.
- ENGLUND, J. (1970): Some aspects of reproduction and mortality rates in Swedish foxes (*Vulpes vulpes*) 1961–63 and 1966–69. *Viltrevy* **8**, 1–82.
- FAIRLEY, J. S. (1970): The food, reproduction, form, growth, and development of the fox, *Vulpes vulpes* (L.) in northeast Ireland. *Proc. R. Irish Acad.* **69**, Section B., No. 5, 103–137.
- GEIGER, G., VON; BROMEL, J.; HABERMEHL, K. H. (1977): Konkordanz verschiedener Methoden der Altersbestimmung beim Rotfuchs (*Vulpes vulpes* L., 1758). *Z. Jagdwiss.* **23**, 57–64.
- GIER, H. T. (1947): Populations and reproductive potentials of foxes in Ohio. *Midwest Wildl. Conf.* **9**, 37–47.
- GRUE, H.; JENSEN, B. (1973): Annular structures in canine tooth cementum in red foxes (*Vulpes vulpes* L.) of known age. *Danish Rev. Game Biol.* **8**, 1–12.
- HARRIS, S. (1977): Distribution, habitat utilization, and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammal Rev.* **7**, 25–30.
- (1978): Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*) – an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. *J. Zool. (London)* **184**, 91–117.
- HOFFMAN, R. A., KIRKPATRICK, C. M. (1954): Red fox weights and reproduction in Tippecanoe County, Indiana. *J. Mammalogy* **35**, 504–509.
- INSLEY, H. (1977): An estimate of the population density of the red fox (*Vulpes vulpes*) in the New forest, Hampshire. *J. Zool. (London)* **183**, 549–553.
- JOFFRE, M. (1976): Puberty and seasonal sexual cycle of the wild male fox (*Vulpes vulpes*). *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* **16**, 503–520.
- (1977): Blood circulation in the testes of the adult wild red fox (*Vulpes vulpes*): involvement of the testicular capsule and septa in the seasonal changes of testicular vasculature and capillary blood flow. *J. Physiol. (Paris)* **73**, 155–176.
- LAYNE, J. N.; MCKEON, W. H. (1956): Some aspects of red fox and gray fox reproduction in New York. *N. Y. Fish and Game J.* **3**, 44–74.
- LLOYD, H. G.; ENGLUND, J. (1973): The reproductive cycle of the red fox in Europe. *J. Reprod. Fert. Suppl.* **19**, 119–130.
- MILLER, F. P. (1976): Maryland Soils. Univ. of Maryland, Univ. Press, College Park. pp. 42.
- MONSON, R. A.; STONE, W. B.; PARKS, E. (1975): Aging red foxes (*Vulpes vulpes*) by counting the annular cementum rings in their teeth. *N. Y. Fish and Game J.* **20**, 54–61.
- PILS, C. M.; MARTIN, M. A. (1978): Population dynamics predator-prey relationships and management of the red fox in Wisconsin. *Tech. Bull. No. 105*. Dept. Nat. Res. Madison, Wisc.
- REILLY, J. R.; CURREN, W. (1961): Evaluation of certain techniques for judging the age of red foxes (*Vulpes ulva*). *N. Y. Fish and Game J.* **8**, 122–129.
- RICHARDS, S. H.; HINE, R. L. (1953): Wisconsin fox populations. *Tech. Bull. Wisc. Cons. Dept.* **6**, 1–78.
- RINEY, T. (1955): Evaluating condition of free-ranging red deer, with special reference to New Zealand. *New Zealand J. Sci. Tech.* **36**, 428–463.
- RYAN, G. E. (1976): Observations on the reproduction and age structure of the fox, *Vulpes vulpes* L., in New South Wales. *Aust. Wildl. Res.* **3**, 11–20.
- SCHOFIELD, R. D. (1958): Litter size and age ratios of Michigan red foxes. *J. Wildl. Manage.* **22**, 313–315.
- SHELDON, W. G. (1949): Reproductive behavior of foxes in New York State. *J. Mammalogy* **30**, 236–246.
- STANLEY, W. C. (1963): Habits of the red fox in northeastern Kansas. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Pub.* **34**, 1–31.
- STEEL, R. G. D.; TORRIE, J. H. (1960): Principles and procedures of statistics. New York: McGraw-Hill Book Co., Inc.
- STORM, G. L.; ANDREWS, R. D.; PHILLIPS, R. L.; BISHOP, R. A.; SINIFF, D. B.; TESTER, J. R. (1976): Morphology, reproduction, dispersal, and mortality of midwestern red fox populations. *Wildl. Monogr.* **49**, 1–82.

SWITZENBERG, D. F. (1950): Breeding productivity in Michigan red foxes. *J. Mammalogy* 31, 194-195.
WILLNER, G. R.; CHAPMAN, J. A.; PURSLEY, D. (1979): Reproduction, physiological responses, food habits and abundance of nutria on Maryland marshes. *Wildl. Monogr.* 65, 1-43.

Authors' addresses: BRAD B. NELSON, U. S. Bureau of Land Management, Laramie, Wyoming, USA, and Prof. Dr. JOSEPH A. CHAPMAN, Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland, Frostburg, Maryland 21 532, USA

Home range and movement of sika deer (*Cervus nippon*) in Maryland

By G. A. FELDHAMER, K. R. DIXON, and J. A. CHAPMAN

Appalachian Environmental Laboratory, University of Maryland, Frostburg, USA

Receipt of Ms. 10. 3. 1982

Abstract

Studied the home ranges and movements of a radiocollared male and female sika deer. The home range area of the male was 182.5 ha; that of the female was 127.8 ha. The male also exhibited significantly greater mean movement throughout its home range than did the female.

Introduction

Sika deer (*Cervus nippon*, Temminck) are native to Japan, and eastern Asia from Manchuria south to Vietnam. Introduced populations currently exist in England, Ireland, several other European countries, Australia and New Zealand. In the United States, feral populations occur in Texas, Virginia, Wisconsin, Kansas, Oklahoma and Maryland (FELDHAMER 1982). Sika deer are highly adaptable and thrive in many types of habitat. Despite the numerous introductions and wide distribution of the species, few studies on their home range or movement patterns have been conducted. DAVIDSON (1979) investigated the linear distance from the point of tagging to kill site of 54 sika deer in New Zealand. MARUYAMA et. al. (1978) calculated the home range of two radiocollared sika deer in Japan.

The primary objective of this study was to determine the activity pattern and home range of sika deer relative to sex and season of the year. A secondary objective was to test the utility of the harmonic mean measure of home range calculation (DIXON and CHAPMAN 1980) on a large mammal.

In Maryland, sika deer (*C. n. nippon*) occur throughout the southern portion of Dorchester County, where they are sympatric with native white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*, Zimmermann) (FELDHAMER et al. 1978). The study area was located south of Blackwater National Wildlife Refuge (Fig. 1). It consisted of a wooded tract dominated by loblolly pine (*Pinus taeda*, Linnaeus) and oak (*Quercus* sp., Linnaeus) with a dense understory of greenbrier (*Smilax* sp., Linnaeus), bayberry (*Myrica* sp., Linnaeus), American holly (*Ilex opaca*, Aiton) and poison ivy (*Rhus radicans*, Linnaeus). To the north and west of the wooded area was marshland, primarily three-square rush (*Scirpus olneyi*, Gray). The study area ranged in elevation from sea level to approximately 2-3 m. Following rain,

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4705-0311 \$ 02.50/0

Z. Säugetierkunde 47 (1982) 311-316

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

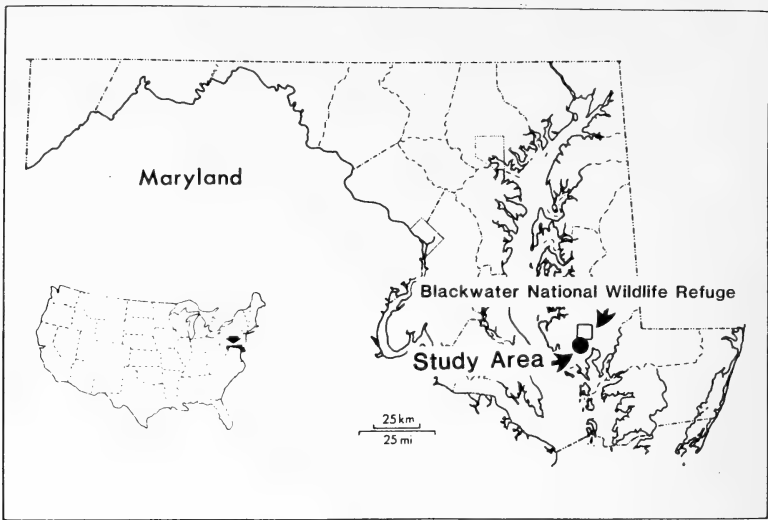


Fig. 1. Study area, south of Blackwater National Wildlife Refuge, Dorchester County, Maryland, U.S.A.

snow melt or high tide, water often inundated portions of the wooded area. The mean yearly precipitation in this region is 109 cm, of which 28 cm may be snow. Weather is fairly mild, with winter temperatures rarely below -4°C . Summers are very humid and temperatures may exceed 35°C . for extended periods.

Material and methods

Two sika deer calves, a female and a male both approximately 10 months old, were captured in Stephenson box traps on 5 and 7 March 1978, respectively. They were fitted with radio transmitter collars and released at the point of capture. Location bearings were taken from two or three of six stations 0.4 or 0.8 km apart, using a hand-held, 4-element Yagi antenna and a compass. Bearings for each fix were taken within a 5-min time interval. When possible, a series of locational fixes were taken at hourly intervals to investigate the extent of circadian movements. Movements, as determined by the linear distance between consecutive hourly locations, were analyzed on a daily and seasonal basis. Seasons were defined as 3-month periods as follows: spring (March–May); summer (June–August); fall (September–November); and winter (December–February). Daily activity patterns were based on four 6-h periods: 0100–0700; 0700–1300; 1300–1900; and 1900–0100.

Home range and center of activity analyses were done using a harmonic mean method (DIXON and CHAPMAN 1980) which was developed using data on brush rabbits (*Sylvilagus bachmani* Waterhouse). The present study is the first to apply this technique to a large mammal. With this method, the calculated center of activity is located at the point of greatest activity and the isopleths of activity are directly related to the frequency of occurrence of each deer within its home range. Unlike traditional arithmetic mean center of activity calculations in which a single "center" is established, the harmonic mean method may establish several centers of activity which may be associated with shifts in home range use.

Results and discussion

Between 12 April and 9 September 1978, when the transmitter failed, 66 locational fixes were obtained for the male sika deer. His home range encompassed 182.5 ha. This deer was killed by a hunter on 27 November 1978, 4.2 km from the point of capture and 4.3 km from the final location fix. For the female, a total of 235 locational fixes was obtained during the period 12 April 1978 to 25 February 1980. Although this represented 169 more

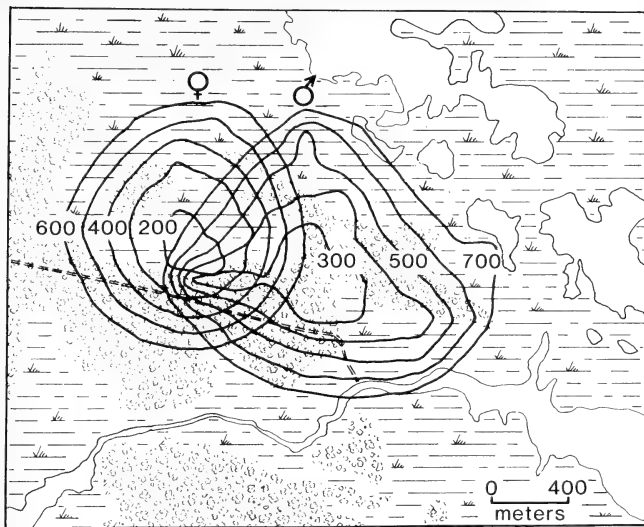


Fig. 2. Home range isopleths of male and female sika deer and associated degree of overlap. Numerals denote activity isopleth values in meters. Dashed line represents a road

locational points than for the male, the home of the female was only 127.8 ha, or 42.8% less than that of the male (Fig. 2). Differential seasonal use of the home range area by the male was noted during the five months he was monitored, as denoted by the shifts in his centers of activity (Fig. 3). Much smaller shifts were noted for the female, despite the much longer period during which she was monitored and the greater number of locational fixes.

Considering seasonal activity, as determined by mean linear distances moved hourly, the female showed no significant seasonal differences in movement (see Table). The only difference occurred when comparing distance moved by the female in the spring of 1978 vs. spring of 1979. She moved significantly less as a calf (spring 1978) than she did as a yearling. Seasonal comparison of activity was limited to the spring and summer of 1978 for the male, and no difference was noted.

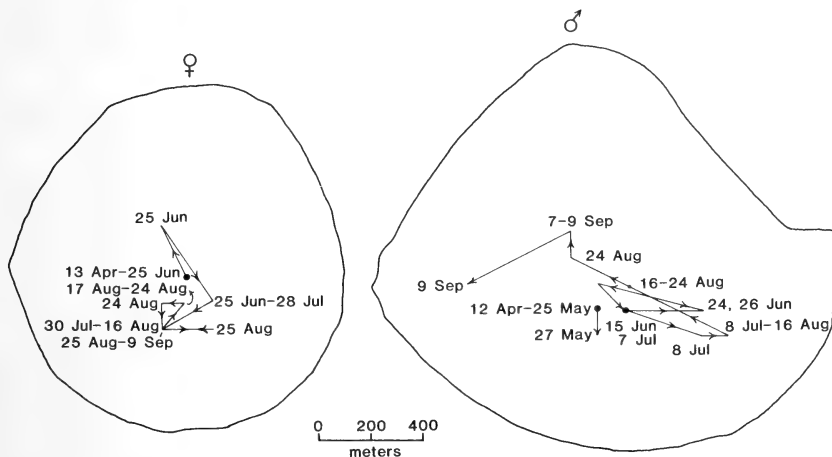


Fig. 3. Centograms of female (left) and male (right) sika deer from 12 April to 9 September, 1978, and associated dates of shifts in centers of activity

Table

Seasonal comparisons of the mean distances moved between consecutive hourly location points

	Seasonal comparison	Mean distance moved (m)	Student t_{cal}
Female			
1978	spring vs. summer	152.9 (10) ¹ 237.9 (40)	1.610
1978	summer vs. fall	237.9 (40) 197.3 (42)	1.152
1978	fall vs. spring	197.3 (42) 201.7 (31)	0.107
1979	spring vs. winter	201.7 (31) 179.3 (20)	0.363
1978	spring vs. spring	152.9 (10) 201.7 (31)	5.552 ²
Male			
1978	spring vs. summer	456.5 (11) 338.4 (23)	0.990

¹ Number of fixes in parentheses. - ² Significant difference $P < 0.05$

In 1978, when both radiocollared sika were on the study area, the male exhibited significantly greater mean movement (in meters) than the female, both in the spring [male $\bar{X} = 456.5$ ($n = 11$); female $\bar{X} = 152.9$ (10); $P < 0.05$] and in the summer [male $\bar{X} = 338.4$ (23); female $\bar{X} = 237.9$ (40); $P < 0.05$].

This difference in activity was further illustrated by greater shifts in the centers of activity of the male than those of the female during the spring and summer of 1978 (Fig. 3). Thus, the male exhibited both a larger total home range area and greater mean activity and movement within that area.

Seasonally, no statistically significant differences in activity (movement) were seen among the four 6-h intervals. This was due in part at least, to the very large variances associated with each mean and the limited samples sizes. For both seasons during which data were collected on the male, the most active interval was between 1300–1900 h. This was also the most active period for the female in three of the five seasons she was monitored.

Numerous environmental factors influence home range size, as do methods used to analyze the data. Comparisons between studies may show general patterns or trends, however. Maruyama et al. (1978) reported home range sizes for two adult male sika deer, calculated by the "observation-area curve" method, as 6.5 and 19.0 ha, respectively. Data were limited to 39 locational fixes during a 4-day period in the first case, and 42 locational fixes during a 35-day period in the second. In addition, the study of MARUYAMA et al. (1978) was conducted from September through November, when adult males may have used only a portion of their home range, that is, established territories in association with the rut. Yearling sika males probably do not establish territories and breed. In the present study, the male (a yearling in the fall of 1978) may have been forced out of the study area

by adult males during the rut. As noted previously, it was killed 4.3 km from the final location fix. This was similar to the mean linear distance from tagging to kill site of 2.5 km for yearling sika males in New Zealand (DAVIDSON 1979). MIURA (1974) also noted that males tended to "wander" outside their previous home range areas during the pre-rut period.

Sika deer on the study area were active intermittently throughout each 24-h period. The longest distances moved during hourly intervals occurred in the afternoon during most of the year. Home range use by the female sika deer was not affected by seasonal environmental changes; food was not critical and the weather was generally mild. Intraspecific behavioral interactions may have mitigated against similar restriction of home range by the young male sika, however.

The activity of the female was more restricted as a calf than as a yearling. When radiocollared as a calf, she probably was still closely associated with her dam, although she probably was weaned by this time (KIDDIE 1962). Few female sika deer shot on the study area during the hunting season (November–December) were lactating. Thus, in spring 1978, the dam probably was pregnant, forage was not limited, and she (and her calf) may not have been inclined to move great distances. As a yearling, the radiocollared deer may not have been as closely associated with her dam, and as a result showed a greater range of movement.

The results of this study show that the harmonic mean measure of home range calculation can be applied to large mammals with correspondingly larger home ranges as well as to small mammals with smaller home ranges. When the same units of measurement are used in determining the reciprocal distance deviations, the isopleth values are directly comparable. Thus, the isopleth value determining the home range boundary of brush rabbits was 30 m (DIXON and CHAPMAN 1980), whereas with sika deer the values were 600 m for the female and 700 m for the male.

Acknowledgements

W. BRUCE TALIAFERRO, THOMAS D. BEAVER and numerous students from the Appalachian Environmental Laboratory aided in trapping deer and attempts over a 2-year period to capture additional animals. Mr. WILLIAM SPICER and Mr. P. A. RANSOME kindly allowed traps to be placed on their property and assisted in many facets of this study. The computer time for this project was supported in part through the facilities of the Computer Science Center of the University of Maryland. We also thank FRAN YOUNGER, Chesapeake Biological Laboratory, for drawing the figures. The Maryland Wildlife Administration provided use of the deer traps. This is Contribution No. 1320-AEL, Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland, and Federal Aid to Wildlife Restoration W-49-R Maryland.

Zusammenfassung

Reviergröße und Ortswechsel beim Sika-Hirsch (Cervus nippon) in Maryland

Mit telemetrischen Methoden wurden Reviergröße und Ortswechsel eines männlichen und eines weiblichen Sika-Hirsches in Maryland untersucht. Der Lebensraum des Hirsches war 182,5 ha groß, der des weiblichen Stückes nur 127,8 ha. Außerdem war der Hirsch stärker tätig als die Hirschkuh.

Literature

- DAVIDSON, M. M. (1979): Movement of marked sika (*Cervus nippon*) and red deer (*Cervus elaphus*) in Central North Island (sic), New Zealand. *N. Z. J. For. Sci.* **9**, 77–88.
- DIXON, K. R.; CHAPMAN, J. A., (1980): Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology* **61**, 1040–1044.
- FELDHAMER, G. A. (1982): Sika deer. In: *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Economics*. Ed. by CHAPMAN, J. A., FELDHAMER, G. A., Baltimore: The Johns Hopkins University Press. Pp. 1, 114–1, 123.
- FELDHAMER, G. A.; CHAPMAN, J. A.; MILLER, R. L., (1978): Sika deer and white-tailed deer on Maryland's eastern shore. *Wildl. Soc. Bull.* **6**, 155–157.

- KIDDIE, D. G. (1962): The sika deer (*Cervus nippon*) in New Zealand. N. Z. For. Serv. Info. Ser. No. 44.
- MARUYAMA, N.; ITO, T.; TAMURA, M.; MIYAKI, M.; ABE, S.; TAKATSUKI, S.; NAITO, T. (1978): Application of radiotelemetry to sika deer on Kinkazan Island. J. Mammal. Soc. Jpn. 7, 189–198. (In Japanese with English summary.)
- MIURA, S. (1974): On the seasonal movements of sika deer population in Mt. Hinokiboramaru. J. Mammal. Soc. Jpn. 6, 51–66. (In Japanese with English summary.)

Authors' address: GEORGE A. FELDHAMER, KENNETH R. DIXON, and JOSEPH A. CHAPMAN, Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland, Frostburg State College Campus, Gunter Hall, Frostburg, Maryland 21532, USA

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

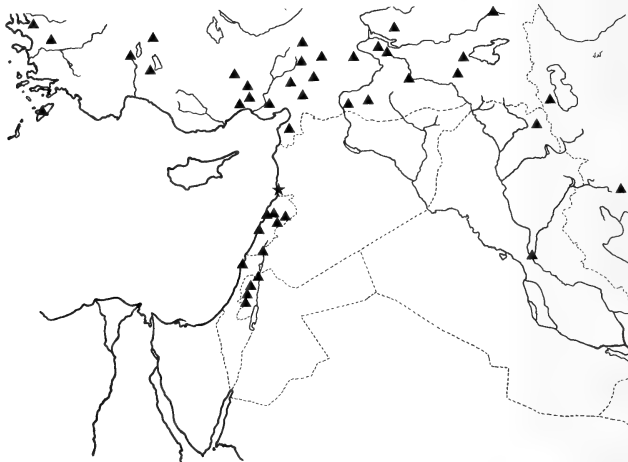
Der Dachs, *Meles meles* (Linnaeus, 1758), in NW-Syrien¹

Von D. KOCK und R. KINZELBACH

Eingang des Ms. 16. 6. 1982

Das Vorkommen des Dachses in Syrien ist bisher allein durch einen Schädel (BM. 30.3.3.1) belegt, dessen exakte Herkunft jedoch unbekannt ist (HARRISON 1968: 242; KUMERLOEVE 1975b). Die Verbreitungskarte (Abb. 1, n. HARRISON 1968, 1972: 628; KUMERLOEVE 1967, 1975a) zeigt, daß *Meles meles* zumindest in NW-Syrien zu erwarten ist.

Am 31. 7. 1978 fand die Nahost-Exkursion 1978 (RK) des Zoologischen Institutes der Universität Mainz einen überfahrenen *M. meles* etwa 20 km südlich Tartous. Dieser Nachweis fällt in die Verbreitungs-„Lücke“, die ökologisch (vgl. LEHMANN 1966) oder zoogeographisch schwerlich erklärbar wäre. Das erkennbare Farbmuster des nicht einge-



Verbreitung von *Meles meles* im Nahen Osten. Stern: syrisches Vorkommen

¹ Ergebnisse der Reisen von R. KINZELBACH im Vorderen Orient, Nr. 51.

sammelten Fundes (in Putrifikation) erlaubt keine Äußerungen zur subspezifischen Zuordnung (Merkmale dafür in HARRISON 1968).

Literatur

- HARRISON, D. L. (1968): The mammals of Arabia, 2. Carnivora, Artiodactyla, Hyracoidea. London: E. Benn.
 — (1972): The mammals of Arabia, 3. Lagomorpha, Rodentia. London: E. Benn.
 KUMERLOEVE, H. (1967): Zur Verbreitung kleinasiatischer Raub- und Huftiere sowie einiger Großnager. Säugetierkd. Mitt. 15, 337–409.
 — (1975a): Die Säugetiere (Mammalia) der Türkei. Versuch einer kursorischen Übersicht (Stand 1973/74). Veröff. zool. Staatssamml. München 18, 69–158.
 — (1975b): Die Säugetiere (Mammalia) Syriens und des Libanon. Eine vorläufige Übersicht (Stand 1974). Veröff. zool. Staatssamml. München 18, 159–225.
 LEHMANN, E. VON (1966): Über die Säugetiere im Waldgebiet NW-Syriens. Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Fr. Berlin (N.F.) 5, 22–38.

Anschriften der Verfasser: Dr. DIETER KOCK, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, D-6000 Frankfurt a. M.; Prof. Dr. RAGNAR KINZELBACH, Institut für Zoologie, Technische Hochschule, Schnittpahnstr. 3, D-6100 Darmstadt

Tandem-Fusion als chromosomaler Evolutionsmechanismus bei *Microtus agrestis* (Rodentia, Microtinae)

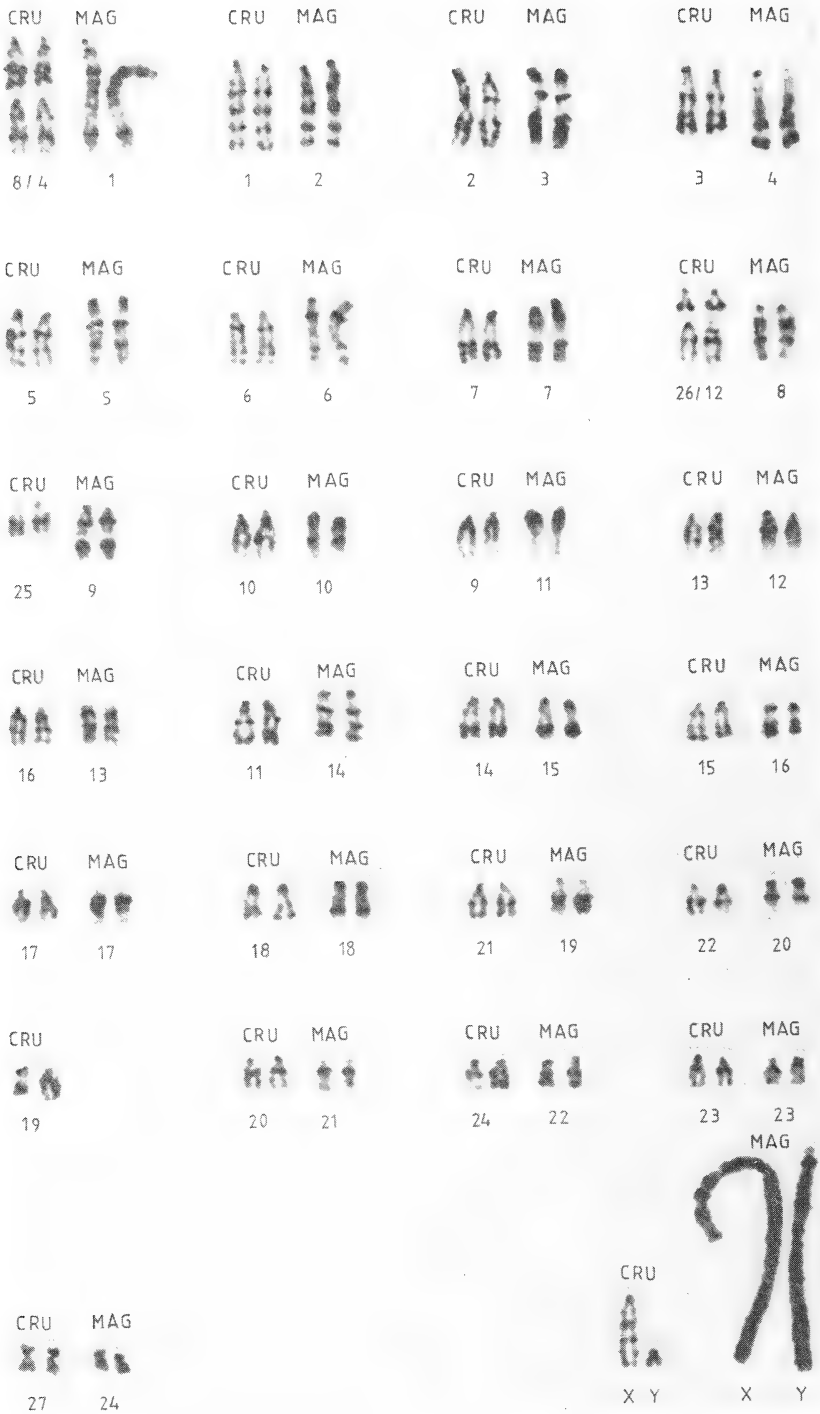
VON ROSWITHA GAMPERL

Institut für Medizinische Biologie und Humangenetik der Universität Graz

Eingang des Ms. 21. 6. 1982

Die Chromosomen von *Microtus agrestis* sind ein beliebtes Studienobjekt für Zytogenetiker. Der Grund liegt darin, daß sie ungewöhnlich große, spätereplizierende Heterochromatinabschnitte haben, die auf den Geschlechtschromosomen lokalisiert sind und die auch im Interphasenkern als deutliche Chromozentren nachgewiesen werden können. Nicht nur das Heterochromatin der Geschlechtschromosomen ist wiederholt untersucht worden (WOLF et al. 1965; SCHMID 1967; SCHMID und LEPPERT 1968; ARRIGHI et al. 1970; DE LA MAZA and JUNIS 1974; PERA und SCHOLZ 1975; PERA und MATTIAS 1976; WEGNER und SPERLING 1976), sondern auch verschiedene Bändermuster (COOPER und HSU 1972; SETH et al. 1973) und die Lokalisation der Nukleolusorganisorregionen (GOODPASTURE und BLOOM 1975) sind bekannt. Vergleichend zytogenetische Untersuchungen sind bisher aber nur an ungebändertem Material durchgeführt worden (MATTHEY 1957; KRÁL 1972; KRÁL et al. 1979).

Microtus agrestis besitzt – abgesehen vom X-Chromosom und dem Autosomenpaar Nr. 24 – ebenso wie die Wühlmausarten mit ursprünglichen Karyotypen (MATTHEY 1975) hauptsächlich akrozentrische Chromosomen. Zum Unterschied von diesen hat sie aber eine geringere Chromosomenzahl und auch eine geringere Anzahl von Chromosomenarmen. Eine Veränderung, die sowohl die Chromosomenzahl als auch die Anzahl der Arme reduziert, ist die sog. Tandem-Fusion, d. i. eine Fusion zwischen Zentromer und Telomer bzw. zwischen zwei Telomeren (HSU 1979). Ob tatsächlich Tandem-Fusionen für die geringere Chromosomenzahl von *Microtus agrestis* verantwortlich sind, soll durch



Vergleich der G-Bänderkaryogramme von *Clethrionomys rufocanus* (CRU) und *Microtus agrestis* (MAG)

einen Vergleich der G-Bänder von *Microtus agrestis* mit denen von *Clethrionomys rufocanus* geklärt werden. Dafür wurden Bänderkaryogramme von einigen Exemplaren (2 ♀♀, 3 ♂♂) der Art *Microtus agrestis*, die bei Neumarkt (Steiermark, Österreich) gefangen wurden, angefertigt. Sie stimmen mit den aus der Literatur bekannten Karyotypen überein. Der Karyotyp von *Clethrionomys rufocanus*, der einem ursprünglichen Wühlmauskaryotyp entspricht, wurde bereits an anderer Stelle im Vergleich mit dem von *Clethrionomys glareolus* publiziert (GAMPERL 1982).

Einander entsprechende Chromosomen beider Arten sind in der Abb. gegenübergestellt. Die G-Bändermuster der meisten Chromosomen weisen weitgehende Übereinstimmung auf. Nur für die Chromosomenpaare Nr. 1, 4, 8 und 9 von *Microtus agrestis* gibt es keine entsprechenden Partner bei *Clethrionomys rufocanus*. Dafür bleiben bei *Clethrionomys rufocanus* sechs mittelgroße bis kleine Chromosomenpaare übrig. Davon lassen sich die beiden Paare Nr. 4 und 8 durch eine Tandem-Fusion (Verschmelzung des Telomers von Chromosom Nr. 8 mit dem Zentromer von Chromosom Nr. 4) in das Chromosom Nr. 1 von *Microtus agrestis* überführen. Die beiden Chromosomenpaare Nr. 8 und 9 dürften ähnlich entstanden sein. Allerdings lassen sich hier die Homologien wegen der Kleinheit der beteiligten Chromosomen und des zum Teil nicht sehr charakteristischen Bändermusters nicht so eindeutig nachweisen. Auch die Herkunft des distalen Abschnittes am Chromosom Nr. 4 von *Microtus agrestis* ließ sich mit den hier angewandten Methoden nicht klären.

Wenn sich die unterschiedliche Chromosomenzahl der beiden Arten auch nicht ausschließlich auf Tandem-Fusionen zurückführen läßt, so kann doch festgehalten werden, daß Tandem-Fusionen sehr wesentlich an der Reduktion der Chromosomenzahl beteiligt sind und mit der Anhäufung von Heterochromatin in den Geschlechtschromosomen charakteristisch sind für die Evolution des Karyotyps von *Microtus agrestis*. Tandem-Fusionen gibt es innerhalb der Microtinae nicht nur bei *Microtus agrestis*, sondern sie führten wohl auch zur Entstehung der Chromosomenpaare Nr. 1 von *Microtus nivalis* (BELCHEVA 1980) und *Microtus oeconomus* (FREDGA 1980). Sie sind also – wenn auch in geringerem Maße als Robertson'sche Fusionen (= Fusion zweier Zentromeren) – an der Entstehung von abgeleiteten Wühlmauskaryotypen mit geringerer Chromosomenzahl und größeren Chromosomen (MATTHEY 1957) beteiligt.

Literatur

- ARRIGHI, F. E.; HSU, T. C.; SAUNDERS, P.; SAUNDERS, G. F. (1970): Localization of repetitive DNA in the chromosomes of *Microtus agrestis* by means of in situ hybridization. *Chromosoma* **32**, 224–236.
- BELCHEVA, R. G.; PESHEV, T. H.; PESHEV, D. T. (1980): Chromosome C- und G-banding patterns in a Bulgarian population of *Microtus guentheri* Danford and Alston (Microtinae, Rodentia). *Genetica* **52/53**, 45–48.
- COOPER, J. E. K.; HSU, T. C. (1972): The C-band and G-band patterns of *Microtus agrestis* chromosomes. *Cytogenetics* **11**, 295–304.
- DE LA MAZA, L. M.; YUNIS, J. J. (1974): Application of an established diploid *Microtus agrestis* cell line as a model for the understanding of mammalian heterochromatin. *Exp. Cell Res.* **84**, 175–182.
- FREDGA, K.; PERSSON, A.; STENSETH, N. C. (1980): Centric fission in *Microtus oeconomus*. A chromosome study of isolated populations in Fennoscandia. *Hereditas* **92**, 209–216.
- GAMPERL, R. (1982): Chromosomal evolution in the genus *Clethrionomys*. *Genetica* **57**, 193–197.
- GOODPASTURE, C.; BLOOM, S. E. (1975): Visualization of nucleolar organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining. *Chromosoma* **53**, 37–50.
- HSU, T. C. (1979): Human and mammalian cytogenetics. An historical perspective. New York, Heidelberg, Berlin: Springer.
- KRÁL, B. (1972): Chromosome characteristics of Muridae and Microtinae from Czechoslovakia. *Akta Sc. Nat. (Brno)* **6**, 1–78.
- KRÁL, B.; ZIMA, J.; HEŘZIG-STRASCHIL, B.; ŠTĚRBA, O. (1979): Karyotypes of certain small mammals from Austria. *Folia Zool.* **28**, 5–11.
- MATTHEY, R. (1957): Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae). *Rev. Suisse Zool.* **64**, 39–71.

- NADLER, C. F. (1969): Chromosomal Evolution in rodents. In: Comparative mammalian cytogenetics. Ed. by K. BENIRSCHKE. New York, Heidelberg, Berlin: Springer.
- PERA, F.; SCHOLZ, P. (1975): Late DNA replication of X chromosomes in female and pseudofemale cells of *Microtus agrestis*. *Humangenetik* **30**, 173–177.
- PERA, F.; MATTIAS, P. (1976): Labelling of DNA and differential sister chromatid staining after BrdU treatment in vivo. *Chromosoma* **57**, 13–18.
- SCHMID, W. (1967): Heterochromatin in mammals. *Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch.* **42**, 1–62.
- SCHMID, W.; LEPPERT, M. F. (1968): Karyotyp, Heterochromatin und DNS-Werte bei 13 Arten von Wühlmäusen (Microtinae, Mammalia-Rodentia). *Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch.* **43**, 88–91.
- SETH, P. K.; PERA, F.; HILWIG, I.; GROPP, A. (1973): Fluorescence banding pattern of the chromosomes of *Microtus agrestis* with a benzimidazol derivative. *Humangenetik* **19**, 129–134.
- WEGNER, R.-D.; SPERLING, K. (1976): A simple staining technique to demonstrate chromosomal DNA replication. *Experientia* **32**, 1220–1221.
- WOLF, U.; FLINSPACH, G.; BÖHM, R.; OHNO, S. (1965): DNS-Reduplikationsmuster bei den Riesengeschlechtschromosomen von *Microtus agrestis*. *Chromosoma* **16**, 609–617.

Anschrift der Verfasserin: Dr. ROSWITHA GAMPERL, Institut für Medizinische Biologie und Human-genetik der Universität Graz, Harrachgasse 21/8, A-8010 Graz, Österreich

Ökologie der Tiere

Ein Lehr- und Handbuch in drei Teilen
Von Professor Dr. Fritz Schwerdtfeger

Band I: Autökologie

Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. 2., neubearbeitete Auflage. 1977. 460 Seiten mit 268 Abbildungen und 55 Übersichten. Leinen 120,- DM

Der erste Band behandelt die Beziehungen des Tieres als Individuum oder Repräsentant seiner Art zu den Gegebenheiten der Umwelt. Vorangestellt ist eine kurze Erörterung der Grundlagen der Ökologie, insbesondere ihrer Grundbegriffe. Der eingehenden Schilderung der Tier-Umwelt-Beziehungen ist die Gliederung der Umweltkomponenten in abiotische, trophische und biotische Faktoren zugrunde gelegt. Die Einflüsse der einzelnen Faktoren, beispielsweise des Lichtes, der Nahrungsmenge oder der Parasiten, auf den Bau, die Leistungen und das Verhalten des Tieres werden unter dem Gesichtspunkt vorgeführt, die Relationen eindeutig zahlen- und kurvenmäßig zu erfassen.

Band II: Demökologie

Struktur und Dynamik tierischer Populationen. 2., neubearbeitete Auflage. 1979. 450 Seiten mit 249 Abbildungen und 55 Übersichten. Leinen 120,- DM

Der zweite Band behandelt nach einer Einführung zum Wesen der Demökologie und der Population in statistischer Sicht die Struktur der Populationen, ihre Zusammensetzung aus Elementen wie Dichte, Verteilung oder Altersaufbau sowie deren Beeinflussung durch Um- und Mitweltkomponenten. Die zu ihrer Erfassung tauglichen Methoden werden jeweils kurz vorgeführt. Gegenstand des zweiten Hauptteils ist die Dynamik der Populationen, die zeitliche Veränderung ihrer Strukturelemente; dabei werden die Wandlungen der beiden Grundelemente Verteilung und Dichte, also die Dispersions- und Abundanzdynamik, besonders eingehend behandelt.

Band III: Synökologie

Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften. Mit einem Anhang: Mensch und Tiergemeinschaft. 1975. 451 Seiten mit 118 Abbildungen und 125 Übersichten. Leinen 98,- DM

Der Autor erläutert im dritten Band einführend das Wesen der Synökologie im allgemeinen sowie speziell das der Synökologie der Tiere. Ihr sind drei Hauptabschnitte gewidmet. Der erste befaßt sich mit der Struktur der Tiergemeinschaften, mit ihrer Entstehung, ihren Grundformen, Merkmalen und Kennzeichnungen sowie mit ihrer Dynamik. Thema des zweiten Abschnitts ist die Funktion der Tiergemeinschaften, ihr Inbetriebsein mit den dafür notwendigen Voraussetzungen und Vorgängen, die in einem Funktionsplan analysiert und in der Schilderung des realen Funktionsgeschehens vorgeführt und gewertet werden. Der dritte Teil handelt von der in jüngster Zeit in den Vordergrund des Interesses gerückten Produktivität der Tiergemeinschaften, namentlich von den Komponenten ihres Stoff- und Energiehaushalts, wie z. B. Konsumtion, Assimilation, Produktion und Respiration; den Abschluß bildet der Versuch einer Stoff- und Energiebilanz der Tiergemeinschaften.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 232,- DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 43,- DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Die große Monographie über das Muffelwild

Ohne Übertreibung darf man hier von einem Standardwerk sprechen. Für dieses Prädikat bürgen die Autoren – zwei führende Muffelwildkenner, die in engem Kontakt mit Fachleuten des In- und Auslandes ein weitgehend neues Buch geschrieben haben. Es beschäftigt sich umfassend mit der Naturgeschichte, Hege und Jagd

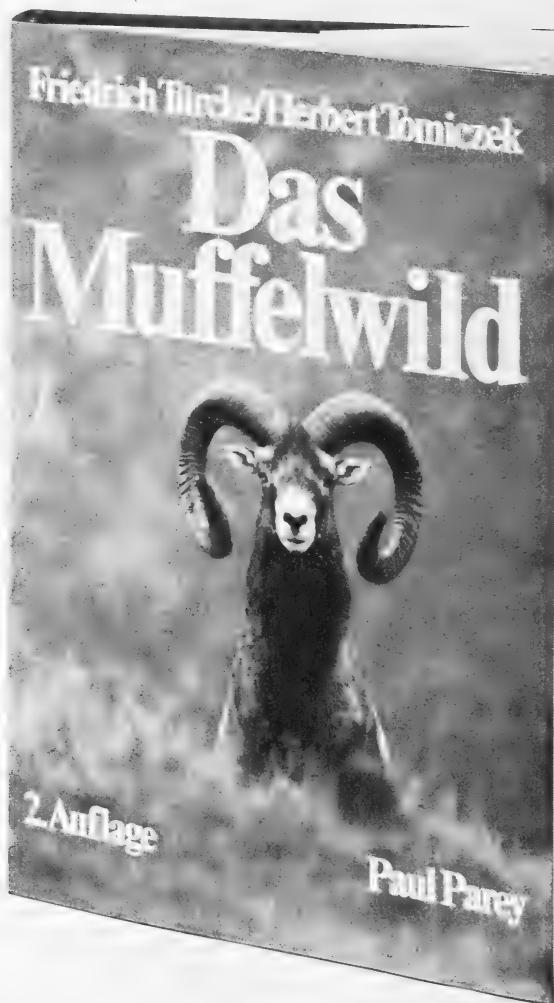
dieser Wildart und berücksichtigt die Themenbereiche Stammesgeschichte, Lebensweise und Verhalten, Verbreitung, Fütterung, Krankheitsvorbeuge und -bekämpfung, neue Erkenntnisse der Wissenschaft und Erfolge der Praxis. Informationswert und Übersicht werden durch viele gute, zum Teil farbige Fotos, Zeichnungen, Karten und Tabellen erhöht.

*Friedrich Türcke/
Herbert Tomiczek*
Das Muffelwild
*Naturgeschichte, Ökologie,
Hege und Jagd. 2., völlig neu
bearbeitete Auflage. 1982.
197 Seiten mit 195 Einzeldar-
stellungen in 114 Abbildun-
gen, davon 11 farbig, und 30
Tabellen. Leinen 78,- DM*

Zu beziehen
durch Buchhandlungen
und Fachgeschäfte

Verlagsbuchhandlung
Paul Parey
Spitalerstraße 12
2000 Hamburg 1

**PAUL
PAREY**



Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

ker, Victoria; Hellwing, S.; Terkel, J.: Parental behaviour in male and virgin white-toothed shrews <i>Crocidura russula monacha</i> (Soricidae, Insectivora). – Elterliches Verhalten von Männchen und Jungweibchen bei der Witzmaus <i>Crocidura russula monacha</i> (Soricidae, Insectivora)	321
er, G.; Schmidt, U.: Der Einfluß visueller Information auf die Echoortung bei <i>Phyllostomus discolor</i> (Chiroptera). – The influence of visual information on echolocation in <i>Phyllostomus discolor</i> (Chiroptera)	324
er, W.; Alonso, Carmen; Langguth, A.: Field observations on <i>Callithrix jacchus jacchus</i> L. – Feldbeobachtungen an <i>Callithrix jacchus jacchus</i> L.	334
Rowe, D. T.; Meester, J.: Population dynamics of small mammals in the Drakensberg of Natal, South Africa. – Populationsdynamik kleiner Säugetiere in den Drakensbergen von Natal, Südafrika	347
berl, Roswitha: Die Chromosomen von <i>Microtus arvalis</i> (Rodentia, Microtinae). – Chromosomal studies in <i>Microtus arvalis</i> (Rodentia, Microtinae)	356
R. S.; Silva L., J. L.; Valdes L., J. A.: Feeding behavior and diets of Neotropical water rats, genus <i>Ichthyomys</i> Thomas, 1893. – Ernährungsweise und Nahrung der neotropischen Wasserratte, Genus <i>Ichthyomys</i> Thomas, 1893	364
er, D.; Wollnik, Franziska: Untersuchungen zur Kurzzeitperiodik beim Meerschweinchen (<i>Cavia aperea</i> f. <i>porcellus</i>). Teil I. – Investigations on ultradian rhythms in the guinea pig (<i>Cavia aperea</i> f. <i>porcellus</i>). Part I.	370
issenschaftliche Kurzmitteilung	
maaker, L. C.: The type locality of the Javan rhinoceros (<i>Rhinoceros sondaicus</i> Desmarest, 1822). – Die Terra typica des Java-Nashorns (<i>Rhinoceros sondaicus</i> Desmarest, 1822)	381
antmachung	383
besprechungen	384



HERAUSGEBER/EDITORS

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam – W. FIEDLER, Wien – H. FRICK, München – W. HERRE, Kiel – H.-G. KLÖS, Berlin – H.-J. KUHN, Göttingen – B. LANZA, Florenz – T. C. S. MORRISON-SCOTT, London – J. NIETHAMMER, Bonn – H. REICHSTEIN, Kiel – M. RÖHRS, Hannover – D. STARCK, Frankfurt a. M. – F. STRAUSS, Bern – E. THENIUS, Wien – W. VERHEYEN, Antwerpen

SCHRIFTFLEITUNG/EDITORIAL OFFICE

H. SCHLIEMANN, Hamburg – D. KRUSKA, Kiel

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigelegt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Vorbehalt aller Rechte: Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Absatz 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wort, vereinigt mit der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, rechtsfähiger Verein kraft Verleihung, Goethestr. 49, D-8000 München 2, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Werte von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

Copyright-masthead-statement (valid for users in the USA): The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated percopy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., 21 Congress Street, Salem, MA 01970, USA, for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distribution, for advertising or promotional purposes, for creating new collective, or for resale. For copying from back volumes of this journal see "Permissions to Photo-Copy: Publisher's Fee List" of the CCC.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holst.

Z. Säugetierkunde 47 (1982) 6, 321–384
InterCode: ZSAEA 7 47 (6), 321–384 (1982)

Mit 3 Beilagen des Verlages Paul Parey und 1 Beilage des Verlages Bernd Busse, Bonn

Parental behaviour in male and virgin white-toothed shrews *Crocidura russula monacha* (Soricidae, Insectivora)

By VICTORIA SOROKER, S. HELLWING and J. TERKEL

Department of Zoology, George S. Wise Faculty of Life Sciences, Tel Aviv University, Tel Aviv, Israel

Receipt of Ms. 10. 3. 1982

Abstract

Both the parental behaviour of male shrews toward their own young as well as virgins to foster young was examined. In the intact family group, ninety percent of the males crouched over young in the family nest (Experiment 1). In the absence of the mother, males only crouched over the young which were in the nest and only one out of five retrieved scattered young (Experiment 2). Thus it appears that the contributions of fathers to the care of young is limited to bodily contact which may be an important source of heat for the young. Virgin shrews did not exhibit spontaneous maternal behaviour and could not be induced to become maternal by exposure to 3 pups for 6 hours daily for 10 days (Experiment 3). The pups were most commonly ignored by virgins although agonistic behaviour was seen in 25 % of the observations.

Introduction

Parental behaviour has been studied in a variety of mammalian species, but only little is known about this behaviour in shrews (Soricidae; Insectivora). Since the insectivores are generally regarded as the remote ancestors of all living eutherian mammals (ROMER 1970) it would seem important to learn more about the behaviour of shrews in comparison with mammals of higher orders.

Descriptive studies of maternal care in shrews include general reproductive behaviour in *Sorex araneus* (CROWCROFT 1957), mutual mouth licking between mother and young in *Suncus murinus* (STINE and DRYDEN 1976) and caravanning in several species of Soricidae-Crocidurinae (GRÜNWARD and MÖHRES 1974). Nursing, caravanning, retrieving and nest-building were studied in lactating white-toothed shrews *Crocidura russula monacha* (*C. r. m.*) by HELLWING (1971a).

In laboratory rats (*Rattus norvegicus*) prolonged exposure to young induces the onset of parental behaviour in males and nulliparous females (ROSENBLATT 1967). In laboratory mice (*Mus musculus*) parental behaviour occurs spontaneously in both sexes (NOIROT 1972). Studies of responsiveness to young in shrews other than the mother are very scanty. CONAWAY (1958) reported that adult non-lactating females of least shrews (*Cryptotis parva*) cared for alien young and that males also showed considerable "maternal behaviour". In a preliminary study on white-toothed shrews, HELLWING (1971a) found that virgins were aggressive towards young while four out of ten males retrieved their offspring when the mothers were removed from the nests.

The purpose of the present study was to learn about paternal participation in raising pups in *Crocidura russula monacha* and to determine whether virgin females of this species show maternal behaviour and, if not, whether it is possible to induce such behaviour by exposing virgin animals to young, as was demonstrated in the rat (ROSENBLATT 1967).

Methods

Animals

Subjects were white-toothed shrews reared in captivity at the Canadian Center of Ecological Zoology of Tel Aviv University. Breeding pairs were housed outdoors on stainless steel cages ($49 \times 34 \times 20$ cm) with bedding consisting of a sand layer covered with wood shavings, and straw provided as nesting material. Throughout the year, the duration of daylight ranged from 10–14 hours, the temperature varied from 8 °C (January) to 30 °C (August) (20 °C annual average) and the mean relative humidity was 70 %. Animals were fed (*ad libitum*) with fly larvae and a mixture of ground meat, hard-boiled eggs and milk powder. For details of the maintenance of the shrew colony see HELLOWING (1971b).

Experiment 1

To examine the interaction between the father and offspring in the intact family unit, the male's location with respect to the young was recorded daily in 23 pairs, from the day of birth until weaning 23 days later. Two clay pots for nesting and shelter were placed side by side at the rear of the cage. Every morning, the clay pots were lifted and the male's location (in the pup's nest or in another nest) was recorded.

Experiment 2

To check whether the presence of the mother influences the interaction between the male and his offspring, the behaviour of 5 fathers was recorded in the absence of their mates. On days 2, 4, 6 and 8 postpartum, each male was left alone in the cage following removal of the mother and young. Thirty minutes later, 3 of the offspring were placed in the middle of the cage in a small depression in the sand 20 cm away from the nest site. Observations were recorded for 15 minutes after presentation of young and 3 spot checks of the location of the male and young were made at one hour intervals. At the end of the 3 hour observation period, the mother was returned to the family cage.

Experiment 3

In this experiment, the response to young in nulliparous female shrews was tested. Fifteen sexually mature virgins were housed individually in glass cages ($46 \times 23 \times 30$ cm) wrapped with red paper (to reduce the amount of light entering the cage) and provided with paper strips (12×1.2 cm) as nesting material. After 2–3 days of habituation to the cage, each virgin was exposed to 3 pups (2–8 days old), for 6 hours daily, for 10 days. The young were placed in a depression in the middle of the cage and the female's behaviour was recorded (on a standard observation sheet) for 15 minutes followed by hourly spot checks for 6 hours. When a pup was detected bitten or killed, the remainder were removed from the cage and on the next day the female was exposed to a single pup (usually 6–8 days old). If this pup was unharmed, the female again received the standard litter of 3 pups in the following tests. The pups were provided by donor mothers and returned to them at the end of the 6-hour test-period.

Results

Experiment 1

All 23 males were observed to maintain body contact with young in the family nest. The daily percentage of males found in the nest with the young ranged between 80 % to 100 % throughout the 23 days postpartum. However, males were never seen to exhibit more active components of parental behaviour, e.g. retrieving, caravanning or nest-building.

Experiment 2

Even in the absence of their mates, males did not retrieve young to the nest site, excepting on a single occasion. Pups aged 6–8 days crawled to the nest by themselves and crouching behaviour occurred in 75 % of 28 cases in which young were present in the nests. Males never crouched over young in the sand depression outside the nest. Only on one occasion was a male observed to crouch over younger pups.

Experiment 3

During the 10 days of tests, most of the 15 virgins ignored the pups on most tests. Complete maternal behaviour (crouching, retrieving or caravanning, nest building, anogenital licking) did not occur spontaneously on the first daily test nor did it develop as a result of daily exposure to pups. Only 5 females crouched over pups during some spot checks (11 % of mean of daily sample means).

Discussion

In some mammalian species, males are prone to killing young, and females usually prevent them from having access to their offspring. In many species of rodents males show caretaking behaviour which includes nest-building, defence of home range and nest, retrieving, licking of young and crouching over young (SPENCER-BOOTH 1970). The present study shows that male white-toothed shrews do not normally kill young, and the females, who tolerate the males' presence in the nest, permit them to maintain body contact with the offspring. Of the repertoire of parental activities, male white-toothed shrews almost exclusively exhibited crouching over young. The absence of other components of parental care cannot be attributed to suppression by the females since even in their absence the males' parental repertoire consisted solely of crouching.

Shrews are among the smallest of mammals and their energetic requirements for maintaining homeothermy are extremely high. Conservation of body heat of the young may be of primary importance for their successful development, and this would lend great ecological and physiological significance to the males' crouching behaviour over the young. In addition, since shrews spend much of their time obtaining food, such parental behaviour may permit lactating mothers to spend less time in the nest and more time foraging. In fact, males were frequently observed to crouch in the family nest while the females were feeding in the food dish.

Virgin shrews failed to show maternal behaviour either spontaneously or by induction during 10 days of exposure to pups (Experiment 3). These females did not kill pups, rather they usually ignored them. This pattern differed from the behaviour observed in virgin females of domesticated rodent species in which most animals show maternal behaviour spontaneously (laboratory *Mus musculus* and some *Rattus norvegicus* strains, JAKUBOWSKI 1979), or after continuous exposure to pups (golden hamsters *Mesocricetus auratus*, SWANSON and CAMPBELL 1979; rats *Rattus norvegicus*, ROSENBLATT 1967). However, naive virgin wild *Mus musculus* show no spontaneous maternal behaviour, nor can they be induced to become maternal by exposure to young (JAKUBOWSKI 1979). We speculate that spontaneous maternal behaviour may be an artifact of domestication which does not ordinarily occur in wild members of a mammalian species; consequently virgin shrews showed no spontaneous maternal behaviour, although the shrew breeding colony exists for about 15 years at the research zoo at Tel Aviv University.

Zusammenfassung

Elterliches Verhalten von Männchen und Jungweibchen bei der Spitzmaus Crocidura russula monacha (Soricidae, Insectivora)

Die Bereitschaft zur Jungenfürsorge wurde bei Vätern und jungen Weibchen der Hausspitzmaus (*Crocidura russula monacha*) geprüft. Der Beitrag der Väter beschränkte sich auf anhaltenden Körperkontakt, dessen Bedeutung für die Jungenentwicklung diskutiert wird. Weder unerfahrene Jungweibchen noch solche, die bereits zehn Tage lang mit Jungtieren zusammen waren, zeigten mütterliche Verhaltensweisen. Gewöhnlich kümmerten sie sich nicht um die Jungen.

References

- CONAWAY, C. H. (1958): Maintenance, reproduction and growth of the least shrew in captivity. *J. Mammal.* **39**, 507–512.
- CROWCROFT, P. (1957): The life of the shrew. London: Max Reinhardt.
- GRÜNWARD, A. VON; MÖHRES, F. P. (1974): Beobachtungen zur Jugendentwicklung und Karawanenbildung bei Weißzahnspeziesmäusen (Soricidae-Crocidurinae). *Z. Säugetierkunde* **39**, 321–339.
- HELLWING, S. (1971a): Reproduction in the white-toothed shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas, 1906 (Soricidae, Insectivora, Mammalia). Ph. D. thesis, Hebrew Univ.
- (1971b): Maintenance and reproduction in the white-toothed shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas, in captivity. *Z. Säugetierkunde* **36**, 103–113.
- JAKUBOWSKI, M. (1979): Infanticide and parental care in virgin rats and mice: genetic, social and neural control. M. Sc. thesis, Tel Aviv Univ.
- NOIROT, E. (1972): The onset of maternal behaviour in rats, hamsters and mice: A selective review. *Advances in the Study of Behavior* **4**, 107–146.
- ROMER, A. S. (1970): The vertebrate body. 4th ed. Philadelphia, London, Toronto: W. B. Saunders Company.
- ROSENBLATT, J. A. (1967): Nonhormonal basis of maternal behaviour in the rat. *Science* **156**, 1512–1513.
- SPENCER-BOOTH, Y. (1970): The relationships between mammalian young and conspecifics other than mothers and peers: a review. In: *Advances in the Study of Behavior* **3**, 120–194. Ed. by D. S. LEHRMAN, R. A. HINDE and E. SHAW. New York: Academic Press.
- STINE, C. J., DRYDEN G. L. (1976): Lip-licking behavior in captive musk shrews, *Suncus murinus*. *Behaviour* **62**, 298–311.
- SWANSON, L. H.; CAMPBELL, C. S. (1979): Induction of maternal behavior in nulliparous golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behavioural and Neural Biology* **26**, 364–371.
- Authors' address:* VICTORIA SOROKER, Dr. SHLOMO HELLWING and Dr. JOSEPH TERKEL, Department of Zoology, George S. Wise Faculty of Life Sciences, Tel Aviv University, Tel Aviv, Israel

Der Einfluß visueller Information auf die Echoortung bei *Phyllostomus discolor* (Chiroptera)

Von G. ROTHER und U. SCHMIDT

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 26. 4. 1982

Abstract

The influence of visual information on echolocation in Phyllostomus discolor (Chiroptera)

Investigated was the obstacle avoidance performance in a flight tunnel of the neotropical bat *Phyllostomus discolor*. The orientation sounds resemble the typical phyllostomatid type (duration: 0.3 to 2.5 ms; 3 downwards modulated harmonics, which cover the frequency range from ca. 45–100 kHz). In flight the intensity of the sounds reaches 124 dB (calculated to a distance of 10 cm in front of the nose); when approaching the landing site the intensity falls to ca. 75 dB.

Wires down to a diameter of 0.25 mm can be detected acoustically; this threshold value is not improved by visual information. In the above-threshold-range the repetition rate in front of the obstacle is significantly lower, when the wires can be localized visually. In this situation body contacts with the obstacle are much reduced compared with flights in the dark tunnel.

Einleitung

Alle Microchiropteren sind in der Lage, allein mit Hilfe des Echoortungssystems sicher zu fliegen. Eine Fülle von Untersuchungen deutet jedoch darauf hin, daß bei vielen Fledermausarten auch der Gesichtssinn eine nicht unwesentliche Rolle spielt.

Schon frühzeitig gelang der Nachweis, daß Fledermäuse zu einer Hell-Dunkel-Unterscheidung fähig sind (EISENTRAU 1950; CURTIS 1952; DAVIS und BARBOUR 1965); auch die Merkmale optischer Muster können von einigen Arten unterschieden werden (JASTRZEBSKI 1958; SUTHERS et al. 1969; MASTERSON und ELLINS 1974; MANSKE und SCHMIDT 1979). Verschiedene Kleinfledermäuse sind außerdem in der Lage, zum Teil sehr kleine Hindernisse in ihrem Flugweg optisch zu entdecken und ihnen auszuweichen. CHASE und SUTHERS (1969) konnten zeigen, daß sehende, mit Ohrstopfen vertaubte *Phyllostomus hastatus* und *Carollia perspicillata* Kollisionen mit 30 cm breiten, weißen Stoffstreifen signifikant besser vermeiden als geblendete und taube Tiere. Nicht hörende *Myotis lucifugus* kollidieren nicht so häufig mit 2 mm dicken Baumwollfäden, wenn eine optische Orientierung möglich ist (BRADBURY und NOTTEBOHM 1969).

Der visuelle Sinn wird in unterschiedlichen Funktionszusammenhängen eingesetzt. In einer Reihe von Freiland-Untersuchungen stellte sich heraus, daß Fledermäuse ihre Tagesquartiere nicht wiederfinden, wenn sie mit abgedeckten Augen in größerer Entfernung von ihrer heimatlichen Höhle freigelassen werden (BARBOUR et al. 1966; WILLIAMS et al. 1966; WILLIAMS und WILLIAMS 1967; DAVIS und BARBOUR 1969). Neben der Fernorientierung dient der Gesichtssinn, besonders bei Fledermäusen, die relativ helle Ruheplätze bevorzugen (z. B. *Saccopteryx*, *Artibeus*), auch der passiven Überwachung der Umgebung (SUTHERS 1970). In starkem Maße werden Aktivität und circadiane Rhythmik vom Licht bestimmt (GRIFFIN und WELSH 1937; CHURCH 1957; DE COURSEY und DE COURSEY 1964; ERKERT 1974; ERKERT et al. 1980), und selbst das Fluchtverhalten unterliegt einem visuellen Einfluß (CHASE 1981).

Bei der neotropischen *Phyllostomus discolor* deuten die sehr gut ausgebildeten Augen auf ein leistungsfähiges visuelles System hin. Unsere Untersuchungen sollten klären, ob Echoortung und Gesichtssinn bei der Orientierung zusammenwirken.

Material und Methode

Als Versuchstiere (VT) dienten 3 männliche adulte *P. discolor* (Kleine Lanzennase, Abb. 1); sie wurden in einem klimatisierten Raum (23 °C; ca. 70 % relative Luftfeuchtigkeit) gehalten und mit Bananen, Haferflocken, „Mehlwürmern“ und subadulten Mäusen gefüttert.

Die Flugversuche wurden in einem Flugtunnel (3 × 0,8 × 0,8 m) durchgeführt (Abb. 2), dessen Boden, Decke und Seitenwände zur Reflexionsverminderung mit schaumstoffbeschichtetem, schwarzem Stoff verkleidet waren. Die Zielwand bestand aus grauem Kunststoff (Trovidur®); im oberen Drittel befand sich ein Landefeld (30 × 30 cm) aus schwarzem Stoff. In der Fluganlage waren 15 Lichtschranken in vier Reihen angeordnet (2,7 m, 2,0 m, 1,2 m und 0,4 m von der Zielwand entfernt). Die Unterbrechung der Lichtschranken durch das fliegende Tier wurde über die Lichtschranken-Markierung mit Signalen unterschiedlicher Amplitude auf dem Magnetbandgerät registriert. Im Boden des Flugtunnels waren unmittelbar vor der Zielwand zwei 40-W-Lampen angebracht, durch die die Landewand von unten diffus beleuchtet werden konnte (Beleuchtungsstärke ca. 10 lx) (die Lichtschranken allein bewirkten eine Beleuchtungsstärke von 0,03 lx). Die Leuchtdichte der Zielwand bei ein- und ausgeschalteten Lampen ist in der Tabelle mit Werten für Voll- und Neumond verglichen.

In der Mitte des Flugtunnels konnte ein Hindernis eingeschoben werden. Als Hindernisse dienten schwarze Plastikstreifen mit rechteckigem Querschnitt (40, 10 und 5 mm) sowie schwarze Nylonfäden mit rundem Querschnitt (2, 1, 0,5, 0,25 und 0,125 mm), die vertikal in einem Rahmen eingespannt waren. Ihre seitliche Position innerhalb des Flugtunnels konnte von außen verändert werden. Die Hindernisse erschienen bei beleuchteter Zielwand als dunkler vertikaler Streifen vor einem relativ hellen Hintergrund, bei ausgeschalteten Lampen hoben sie sich optisch nicht von der Zielwand ab.

In der Mitte der Zielwand befanden sich ein geeichtes Ultraschall-Kondensatormikrophon (B & K

Typ 4135 mit Vorverstärker B & K 2618) und das Mikrophon eines Bat-Detectors (QMC Modell S 100). Die Signale beider Mikrophone wurden auf einem Magnetbandgerät (Lennartz 6000/800) aufgezeichnet (Bandgeschwindigkeit 76 cm/s), das gleichzeitig die Lichtschranken-Markierung und einen Kommentar aufnahm. Die Auswertung der Lautaufnahmen erfolgte mittels Speicheroszillograph (Tektronix 5113), Sonagraph (Kay 7029 A) und Frequenzanalysator (Nicolet UA 500 A).

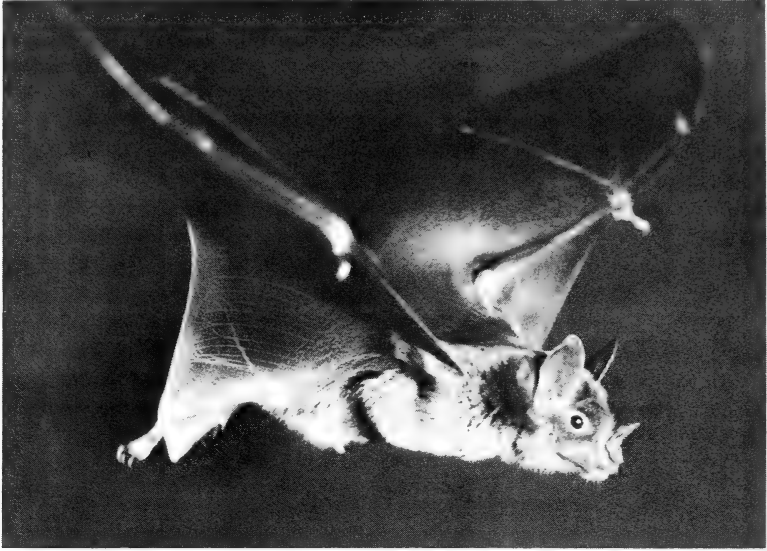


Abb. 1. Kleine Lanzennase (*Phyllostomus discolor*) im Flug

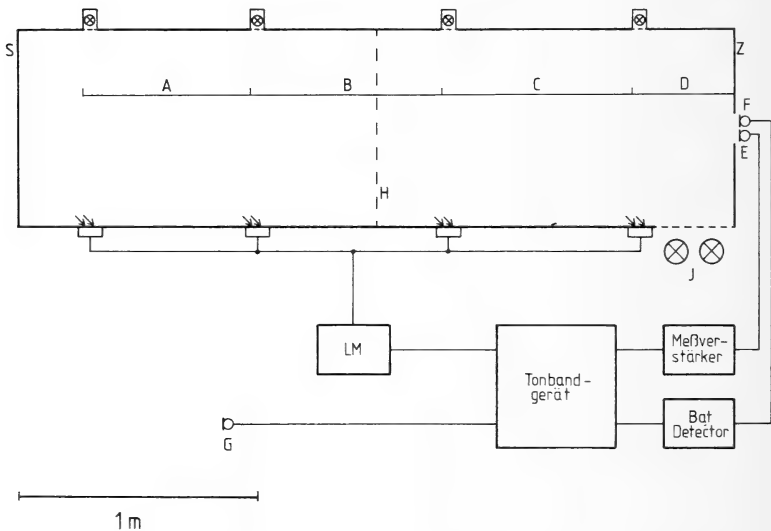


Abb. 2. Schema des Flutunnels und der Lautaufnahme-Apparatur. A-D = Abschnitte der Flugbahn; E = Ultraschall-Kondensatormikrophon; F = Mikrophon des Überlagerungsdetectors; G = Mikrophon für Kommentare; H = Hindernisposition; J = Zielwand-Beleuchtung; LM = Lichtschranken-Markierung; S = Startwand; Z = Zielwand

Anhand der Lichtschranken-Markierung konnte zu jedem Laut der Ort der Lautaussendung berechnet werden. Der Schalldruck der Laute wurde auf eine Distanz von 10 cm vor der Nase des Tieres bezogen, bei Annahme einer quadratischen Reduzierung der Energie mit der Entfernung und einer atmosphärischen Abschwächung um 4,5 dB/m (GRIFFIN 1971; JOERMANN und SCHMIDT 1981a).

Während einer zweimonatigen Eingewöhnungsphase, in der die VT im Flugtunnel lebten und an der Zielwand ihr Futter erhielten, wurden sie daran gewöhnt, Mehlkäferlarven aus einer Pinzette anzunehmen. Danach wurden die Tiere trainiert, den Flugtunnel in direktem, ununterbrochenem Flug zu durchqueren, die als Belohnung durch eine Öffnung im Landefeld gebotene Mehlkäferlarve abzunehmen und sofort zur Startwand zurückzufliegen. Nach 5monatigem Training wurden die Kontrollflüge (ohne Hindernis) aufgezeichnet. Die Versuchsflüge begannen mit dem breitesten Hindernis; in den folgenden Tagen fand eine schrittweise Reduzierung der Hindernisbreite statt.

Um eine Gewöhnung der VT an den Ort der Hindernisse nach Möglichkeit auszuschließen (GRIFFIN et al. 1963; NEUWEILER und MÖHRES 1967), erfolgte eine unregelmäßige seitliche Verschiebung der Hindernisposition (± 10 cm). Unmittelbar im Anschluß an die letzten Flüge mit dem 0,125-mm-Hindernis wurden wiederum Kontrollflüge durchgeführt. Bei allen Experimenten wechselten Hell- und Dunkelflüge in unregelmäßiger Folge.

Tabelle

Leuchtdichte der Zielwand (Reflexionsgrad 0,0073 asb/lx) bei verschiedenen Beleuchtungsstärken

Lampe ein	2×10^{-3} cd/m ²
Lampe aus	6×10^{-6} cd/m ²
Vollmond	6×10^{-5} cd/m ²
Neumond	1×10^{-7} cd/m ²

Ergebnisse

Ruhelaute

Phyllostomus discolor gehört zu den nasal emittierenden Fledermäusen. Beim Orten befindet sich das prominente Nasenblatt in ständiger Bewegung, das Maul bleibt stets geschlossen. Die allgemeine Charakterisierung der Ortungslaute erfolgt anhand der Ruhelaute, die von in der Hand gehaltenen Tieren gewonnen wurden. Je VT wurden 60 Ruhelaute analysiert; es fanden sich keine Unterschiede zwischen im Hellen und im Dunkeln aufgezeichneten Lauten.

Zu Beginn der jeweils etwa dreiminütigen Aufnahmezeit zeigten alle Tiere eine rege Ortungsaktivität. Die Laute wurden vorwiegend in Lautgruppen mit zwei oder drei Lauten abgegeben. Bei den 180 untersuchten Lauten traten Einzellaute nur fünfmal und

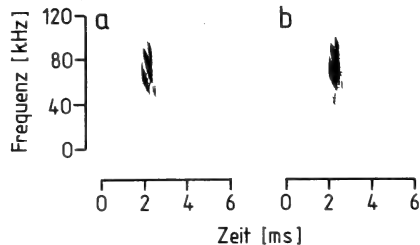


Abb. 3. Sonagramme eines Ruhe- (a) und eines Fluglautes (b)

Lautgruppen mit mehr als drei Lauten nur zweimal auf. Die Gruppenintervalle lagen zwischen 70 und 410 ms ($\bar{x} = 160$ ms), die Intervalle innerhalb der Gruppen zwischen 23 und 51 ms ($\bar{x} = 38 \pm 8$ ms, ≈ 26 Laute/s). Etwa eine halbe Minute nach Beginn der Aufnahme wurde die Ortungsaktivität der Tiere deutlich geringer. Es traten Pausen bis zu einer Sekunde und länger auf, abgelöst von kurzen Ortungssalven und in längeren

Abständen abgegebenen Einzellaute. Die Ruhelaute von *Phyllostomus discolor* entsprechen dem allgemeinen Phyllostomatidentyp. Es sind sehr kurze Laute (0,4–1,4 ms; $\bar{x} = 0,75 \pm 0,2$ ms), die eine geringe Intensität besitzen. Der maximale Schalldruck betrug 83–86 dB (alle dB-Angaben sind bezogen auf 2×10^{-5} N/m²). Die Laute setzen sich aus drei abwärts modulierten Frequenzkomponenten zusammen. Die untere Komponente überstreicht den Frequenzbereich von ca. 73 bis 45 kHz. Nach ca. einem Drittel des Lautes beginnt die mittlere Komponente, die von ca. 90 kHz auf 61 kHz abfällt. Die obere

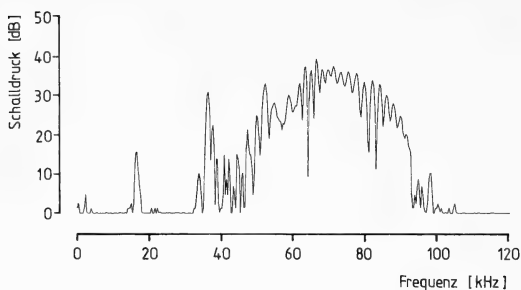


Abb. 4. Frequenzspektrogramm eines Ruhelautes

Komponente überstreicht den Bereich von ca. 100 bis 78 kHz und findet sich im letzten Drittel des Lautes (Abb. 3a). Diese drei Anteile stellen 3. bis 5. Harmonische dar; die 1. und 2. Harmonische treten im Laut nicht auf. Ca. 100 μ s nach Ende des Lautes läßt sich häufig eine extrem kurze Komponente registrieren, die besonders in Frequenzspektrogrammen auffällt (Abb. 4). Sie setzt sich aus zwei schmalbandigen Frequenzanteilen zusammen, die Maxima bei $16,6 \pm 1,4$ kHz und $34,9 \pm 2,5$ kHz besitzen. Der niederfrequente Gipfel ist nur etwa halb so intensiv wie der höherfrequente und tritt daher im Sonagramm nicht in Erscheinung.

Lautaussendung im freien Flug

In der ersten Versuchsphase waren keine Hindernisse im Flugtunnel plaziert. Bei diesen freien Flügen durch den Tunnel erfolgte die Lautaussendung sehr stereotyp; es zeigten sich auch keinerlei Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelflügen. Zu Beginn des Fluges wurden vorwiegend Einzellaute abgegeben. Später folgten Lautgruppen mit erst 2, dann 3, 4 und mehr Lauten (Abb. 5a). Die Intervalle zwischen den Einzellauten betrugen 85–95

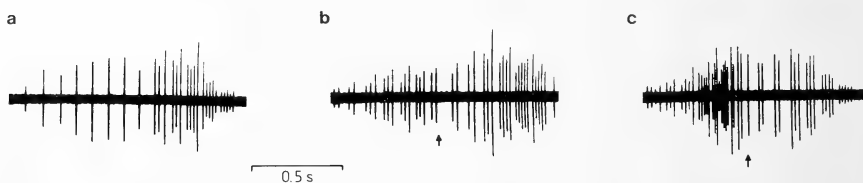


Abb. 5. Oszillogramme von Lautserien bei drei Flügen. a: ohne Hindernis und Beleuchtung; b: 0,5 mm breites Hindernis und Beleuchtung; c: 0,5 mm breites Hindernis ohne Beleuchtung. Die Pfeile markieren die Hindernisposition; Flugrichtung von links nach rechts

ms, was einer Wiederholrate von 10,5–11,8 Lauten/s entspricht. Innerhalb der Gruppen fanden sich Wiederholraten von 50 bis zu 90 Lauten/s. Die Zeitabstände zwischen den Lautgruppen verkürzten sich im Laufe des Fluges von im Mittel 63 ms auf 30 ms. Die stetige Verkürzung dieser Gruppenintervalle und der Intervalle innerhalb der Lautgruppen

bewirkt, daß die Zeit vom ersten Laut einer Gruppe bis zum ersten Laut der folgenden Gruppe konstant 85–95 ms beträgt. Die Dauer der Laute nimmt während des Fluges sukzessive ab (Abb. 6); die größte gemessene Dauer betrug 2,5 ms, die kleinste 0,3 ms. Neben der Dauer verändert sich auch die Intensität der Laute im Fluge. Bei Annäherung an die Zielwand verringert sich der Schalldruck (bezogen auf einen Abstand von 10 cm vor der Nase) in zunehmendem Maße. Bei einer Mikrophonentfernung von 2,7–2,0 m (Abschnitt A, Abb. 2) beträgt die Intensität im Mittel etwa 108 dB ($n = 40$ Flüge/Tier). Der maximale Schalldruck, der hierbei ermittelt wurde, lag bei 113 dB. In den beiden folgenden Abschnitten sinkt der mittlere Schalldruck zunächst auf etwa 102 dB (Abschnitt B), dann

Abb. 6. Schalldruck (umgerechnet auf 10 cm Abstand vor der Nase des Tieres), Lautdauer und Orte der Lautaussendung bei fünf Flügen. Für Schalldruck und Lautdauer sind Annäherungskurven angegeben; senkrechte Balken bezeichnen die Orte der Lautaussendung, waagerechte fassen Lautgruppen zusammen. Die letzten 0,2 m Flugstrecke blieben unberücksichtigt

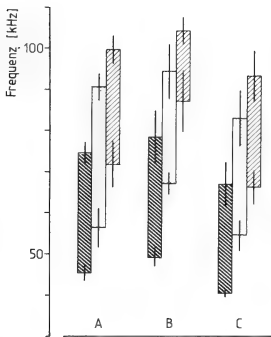
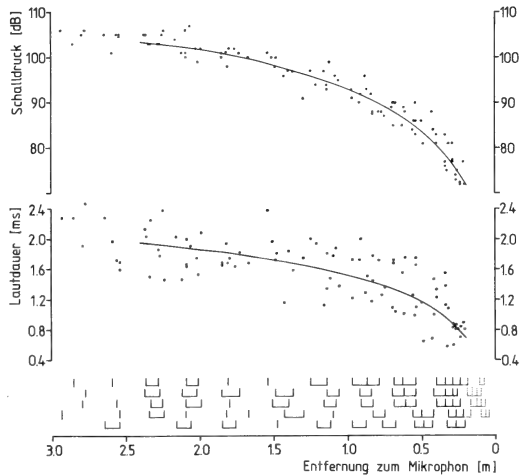


Abb. 7. Mittlere Frequenzbereiche der 3. (eng schraffiert), 4. (punktiert) und 5. (weit schraffiert) Harmonischen von Fluglauten der drei Tiere A, B und C. Senkrechte Balken: Standardabweichung (A: $n = 26$; B: $n = 23$; C: $n = 19$)

auf 92 dB (Abschnitt C), wobei im Endbereich Minimalwerte bis ca. 75 dB registriert werden konnten (Abb. 6). Auch die Fluglaute setzen sich im wesentlichen aus drei abwärts modulierten Frequenzkomponenten zusammen (Abb. 3b). Die Frequenzbereiche dieser drei Anteile decken sich mit denen der 3. bis 5. Harmonischen der Ruhelaute und bleiben im Verlauf des Fluges weitgehend konstant. Die Frequenzgrenzen dieser drei Harmonischen sind individuell unterschiedlich (Abb. 7). In den Fluglauten ist häufig die 2. und 6. Harmonische registrierbar, die die Frequenzbereiche von ca. 51 bis 35 kHz bzw. von ca. 102 bis 86 kHz überstreichen.

Hindernisflüge

Lautparameter

Um Gewöhnungseffekte auszuschalten, wurden pro Hindernisbreite und Tier nur die ersten 5 Hell- bzw. Dunkelflüge ausgewertet; Hindernisposition und Beleuchtungsstatus waren zufällig verteilt.

Die auffälligste Reaktion auf das Hindernis und die größten Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelflügen fanden sich in der Wiederholrate. In Abb. 5b, c fällt sofort auf, daß die Ortungsaktivität vor der markierten Hindernisposition gegenüber dem Kontrollflug (Abb. 5a) erhöht ist. Fast immer treten Lautgruppen an die Stelle von Einzellauten. Nach dem Passieren des Hindernisses tritt in vielen Flügen – immer jedoch bei den breiteren Hindernissen von 40 bis 5 mm – eine „Pause“ auf. Dieses besonders lange Intervall zwischen zwei Lauten oder Lautgruppen ist mit 160–190 ms stets gerade etwa doppelt so lang wie die Intervalle zwischen Einzellauten bzw. Lautgruppen in den Flügen ohne Hindernis (85–95 ms).

Auf der 1 m langen Flugstrecke vor der Hindernisposition (bzw. bei den Kontrollflügen zwischen 2,5 und 1,5 m Mikrofontentfernung) wurden oszillographisch die Intervallzeiten der Laute bestimmt und daraus die Wiederholrate berechnet (Abb. 8). Der drastische Anstieg der Ortungsaktivität bei der Einbringung des ersten, 40 mm breiten Hindernisses in den Flugweg gegenüber den Kontrollflügen ohne Hindernis ist besonders auffällig, auch wird hier der Einfluß der visuellen Information sehr deutlich: in den Dunkelflügen findet sich eine um durchschnittlich 10 Laute/s höhere Wiederholrate. Diese überproportionale

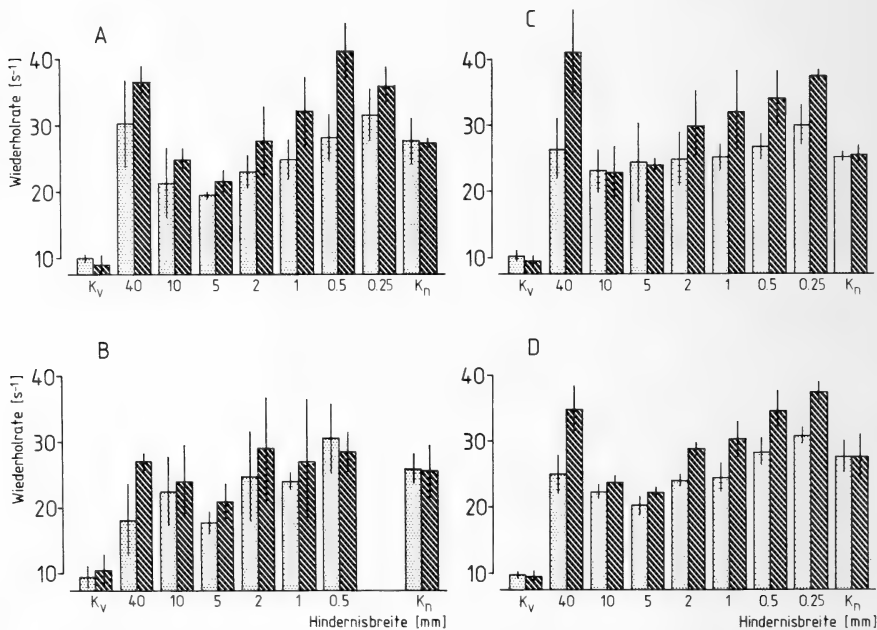


Abb. 8. Wiederholraten bei unterschiedlicher Hindernisbreite und Beleuchtung auf der 1 m langen Flugstrecke vor dem Hindernis. A, B und C zeigen Mittelwerte aus je fünf Flügen der drei Einzeltiere; D: Mittelwerte aller Tiere. Punktierte Säulen = mit Beleuchtung; schraffierte Säulen = ohne Beleuchtung; senkrechte Balken = Standardabweichung; K_V = Kontrollflüge vor den Hindernisflügen; K_N = Kontrollflüge nach den Hindernisversuchen

Reaktion ist auf eine Art „Überraschungseffekt“ zurückzuführen, der auftritt, wenn in einem bekannten Raum plötzlich Veränderungen auftreten (JOERMANN und SCHMIDT 1981b). Bei den folgenden Flügen mit 10 und 5 mm breiten Hindernissen ist sowohl mit als auch ohne Zielwand-Beleuchtung ein Rückgang der Wiederholraten zu verzeichnen. Mit abnehmender Hindernisbreite (2 mm bis 0,25 mm) steigt die Wiederholrate wieder an. Die Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelflügen bleiben erhalten. Außer bei Tier B, das sehr unregelmäßig flog, lassen sich die Differenzen bei dem 40-mm- und den 2- bis 0,25-mm-Hindernissen statistisch sichern (t-Test, $p < 0.01$). In den nach Beendigung der Experimente mit dem 0,125-mm-Hindernis aufgezeichneten Kontrollflügen ist die Wiederholrate niedriger als in den letzten Hindernisflügen, aber noch wesentlich höher als in den Kontrollen vor Beginn der Hindernisversuche, was wahrscheinlich auf eine Erwartungshaltung der Tiere gegenüber dem Hindernis zurückzuführen ist, wie sie auch für *Myotis*, *Eptesicus* und *Lasiurus* (WEBSTER und BRAZIER 1968) und *Desmodus* (JOERMANN und SCHMIDT 1981b) beschrieben wurde. Das Fehlen helligkeitsbedingter Unterschiede der Wiederholrate bei hindernisfreien Flügen läßt sich bestätigen.

Gegenüber den freien Flügen steigt die Intensität der Laute bei den Hindernisflügen an. Auf der 1 m langen Flugstrecke vor dem Hindernis betrug die mittlere Intensität bei den Kontrollflügen ca. 103 dB, bei den Hindernisflügen zwischen 108 und 113 dB. Mit abnehmender Hindernisbreite war ein leichter Anstieg der Intensität zu verzeichnen. Die maximale Intensität von Einzellauten betrug 124 dB. Signifikante Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelflügen ließen sich nicht aufzeigen.

Hinderniskontakte

Bei den Flügen mit den schmalen Hindernissen – ab 2 mm Hindernisbreite – wurden Kontakte der VT mit dem Hindernis während des Vorbeifluges festgestellt. Dabei handelte es sich zunächst um mehr oder weniger leichte Anstöße mit dem Flügel, die die Tiere nicht an der Fortsetzung des Fluges hinderten. Solche Hinderniskontakte waren in der Regel bereits während der Versuchsdurchführung gut hörbar und wurden entsprechend auf dem Kommentar-Kanal des Magnetbandgerätes angemerkt. Die oszillographische Auswertung der Hindernisflüge ermöglichte eine Kontrolle der kommentierten Hinderniskontakte mit Hilfe des von den Lautaufnahme-Mikrofonen ebenfalls registrierten Anstoßgeräusches.

Bei Hindernissen ab 0,5 mm Breite traten auch massivere Hinderniskontakte der Tiere mit Oberarm oder Rumpf auf, die zu einem Absturz führten. Bei sehr schmalen Hindernissen (0,25 mm, 0,125 mm), bei denen die Zahl der Abstürze drastisch anstieg, wurde es zunehmend schwieriger, die Fledermäuse zu einem Abflug von der Startwand zu bewegen.

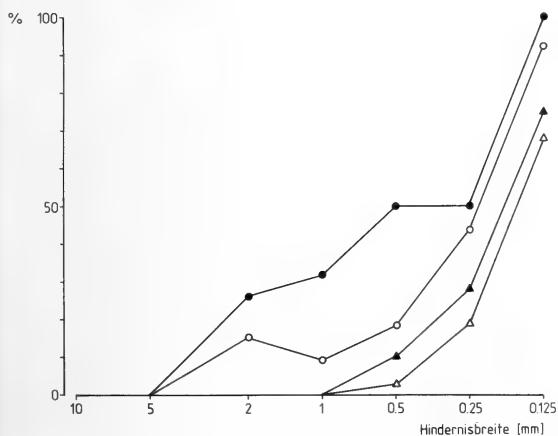


Abb. 9. Verteilung der Hinderniskontakte bei Flügen mit (offene Symbole) und ohne (geschlossene Symbole) Beleuchtung. Kreissymbole = Flügelkontakte; Dreiecke = Abstürze; Ordinate = prozentuale Häufigkeit der Kontakte; Abszisse = Hindernisbreite

Tier B war nicht in der Lage, an dem 0,25-mm-Hindernis vorbeizufiegen: alle Durchflugversuche endeten mit einem Absturz. Dieses Tier wurde hier nicht in die Auswertung einbezogen. Bis zu einer Hindernisbreite von 0,5 mm sind bei den Tieren A und C die Flügelberührungen in den Hellflügen signifikant seltener als in den Dunkelflügen (χ^2 -Test, $p < 0.025$). Bei dem 0,25-mm-Hindernis stieg die Anzahl der Abstürze sprunghaft an. Dies wird offensichtlich durch die Möglichkeit der optischen Orientierung nicht beeinflusst (Abb. 9).

Diskussion

Die kleine Lanzennase, *Phyllostomus discolor*, die vom südlichen Mexiko bis zum nördlichen Argentinien verbreitet ist (JONES und CARTER 1976), findet sich vorwiegend in Waldgebieten (LA VAL 1970; FLEMING et al. 1972). Beringungsexperimente in Costa Rica haben gezeigt, daß diese Fledermausspezies saisonal die Tagesquartiere wechselt und dabei größere Entfernungen zurücklegt (WILKINSON mdl.). *P. discolor* muß sich in einer Umgebung orientieren, die sich durch dichten Bewuchs und somit mannigfaltige Hindernisse auszeichnet. Nahrungssuche und -erwerb sind durch die vielfältige Echostruktur einer solchen Umgebung gegenüber freiem Gelände bedeutend erschwert. Es ist zu erwarten, daß die Ultraschall-Laute der Tiere dieser komplexen Umgebung und der omnivoren Lebensweise angepaßt sind.

Die herausragenden Charakteristika der Ortungslaute aller bisher untersuchten Phyllostomatiden sind eine geringe Lautdauer, niedrige Intensität sowie mehrere abwärts modulierte Harmonische, die einen großen Frequenzbereich überdecken. Die Blattnasenfledermäuse werden von GRIFFIN (1958) als „flüsternde Fledermäuse“ bezeichnet, da die Intensität ihrer Ortungslaute mit ca. 80 dB weit unter der Lautstärke der damals weitaus besser bekannten Rhinolophiden und Vespertilioniden lag. Die Ruhelaute von *P. discolor* passen auch in dieses Schema. Wie die Flugversuche zeigen, können diese Fledermäuse die Intensität ihrer Laute im Bedarfsfall jedoch beträchtlich steigern. Bei der Detektion von Hindernissen oder, wenn sie ein entferntes Ziel anpeilen, wie es das Landefeld im Flugtunnel darstellt, werden Laute mit Schalldrucken von 110–125 dB erzeugt, d. h. Laute, deren Schallenergie das 25–35fache der Ruhelaute ausmacht. Eine ähnliche Erhöhung des Schalldrucks ist bei Hindernisversuchen mit *Glossophaga soricina*, *Anoura geoffroyi* und *Choeronycteris mexicana* beobachtet worden (HOWELL 1974). *Glossophaga* zeigte hier eine Verdoppelung des Schalldrucks, wenn die Hindernisfäden dünner wurden. Auch *P. discolor* reagiert in dieser Weise.

Der Informationsgehalt eines Echos hängt von der Bandbreite des ausgesandten Signals ab, wobei breitbandige Signale mehr Informationen tragen als engbandige (SIMMONS et al. 1977). Bei *P. discolor* beträgt die Bandbreite mehr als eine Oktave (45–100 kHz). Vespertilioniden, die in der Regel ähnlich breitbandige Laute mit nur einer Frequenzkomponente besitzen, erreichen die Abdeckung weiter Frequenzbereiche durch die zeitliche Ausdehnung des „sweeps“, *P. discolor* durch die Kombination von drei frequenzmodulierten Harmonischen. Dieser Lautaufbau erlaubt die Bildung extrem kurzer und trotzdem breitbandiger Ortungslaute. Dieser Lauttyp ist in einer komplexen Umgebung besonders leistungsfähig.

Obwohl die Echoortung bei allen Microchiropteren das dominierende Orientierungssystem darstellt, sind visuelle Einflüsse nicht ohne Bedeutung. In den Hindernisversuchen wurde das Ortungsverhalten von *P. discolor* deutlich von der Umgebungshelligkeit beeinflusst. Bei erstmaligem Auftreten eines Hindernisses in ihrem Flugweg zeigten die VT eine „überproportionale Reaktion“ bezüglich der Wiederholrate der Laute, die jedoch nur in den Dunkel-Flügen zu beobachten war. Dieses Verhalten, das auch bei *Desmodus rotundus* auftritt (JOERMANN und SCHMIDT 1981b), ist um so erstaunlicher, als die Detektion des mit 40 mm relativ breiten Hindernisses für die Tiere kein Problem darstellt und da sie das

gleiche Hindernis bereits einige Male bei eingeschalteter Beleuchtung passiert hatten. Wie die Abnahme der Wiederholrate bei den folgenden, schmalere Hindernissen nahelegt, ist die „überproportionale Reaktion“ vermutlich nicht zur Vermeidung eines Hinderniskontaktes erforderlich, sondern auf eine Art „Überraschungseffekt“ zurückzuführen. Bei visuell lokalisierbarem Hindernis unterstützt das Auge die Detektion, so daß ein Gegenstand in der Flugbahn mit weniger Lauten erfaßt werden kann.

Durch Auswertung der Kollisionen mit dem Hindernis läßt sich zeigen, daß *P. discolor* fähig ist, Fäden bis 0,25 mm Dicke im Flugweg akustisch zu lokalisieren. Dieser Schwellenwert läßt sich durch visuelle Unterstützung nicht verbessern; im überschwelligem Bereich jedoch hilft eine visuelle Lokalisation, Kontakte mit dem Hindernis drastisch zu reduzieren.

Danksagung

Herrn Dr. H. ERKERT, Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen, danken wir für die freundliche Überlassung der Versuchstiere; der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung.

Zusammenfassung

Bei der neotropischen Fledermaus *Phyllostomus discolor* wurde in einem Flugtunnel das Orientierungsverhalten beim Vermeiden von Hindernissen (senkrechte Fäden) untersucht. Die Ortungslaute entsprechen dem *Phyllostomatidentyp* (Dauer: 0,3–2,5 ms; 3 abwärts modulierte Harmonische, die den Frequenzbereich von ca. 45–100 kHz überdecken). Im Flug erreicht die Intensität der Laute bis zu 124 dB (10 cm vor der Nase); sie fällt bei Annäherung an den Landeplatz auf ca. 75 dB ab.

Fäden bis 0,25 mm Durchmesser können akustisch lokalisiert werden; optische Einflüsse verbessern diesen Schwellenwert nicht. Im überschwelligem Bereich ist die Wiederholrate der Laute vor dem Hindernis im Hellen jedoch signifikant kleiner. Auch Kontakte mit dem Hindernis treten hier seltener auf.

Literatur

- BARBOUR, R. W.; DAVIS, W. H.; HASSELL, M. D. (1966): The need of vision in homing by *Myotis sodalis*. *J. Mammalogy* 47, 356–357.
- BRADBURY, J. W.; NOTTEBOHM, F. (1969): The use of vision by the Little Brown Bat, *Myotis lucifugus* under controlled conditions. *Anim. Behav.* 17, 480–485.
- CHASE, J. (1981): Visually guided escape responses of microchiropteran bats. *Anim. Behav.* 29, 708–713.
- CHASE, J.; SUTHERS, R. A. (1969): Visual obstacle avoidance by echolocating bats. *Anim. Behav.* 17, 201–207.
- CHURCH, H. F. (1957): The times of emergence of the Pipistrelle. *Proc. Zool. Soc. London* 128, 600–602.
- CURTIS, W. E. (1952): Quantitative studies of echolocation in bats (*Myotis l. lucifugus*), studies of vision of bats (*Myotis l. lucifugus* and *Eptesicus f. fuscus*), and quantitative studies of vision of owls (*Tyto alba pratincola*). Ph. D. Thesis, Cornell University, Ithaca, New York.
- DAVIS, W. H.; BARBOUR, R. W. (1965): The use of vision in flight by the bat *Myotis sodalis*. *The Am. Midland Nat.* 74, 497–499.
- (1969): Homing in blinded bats (*Myotis sodalis*). *J. Mammalogy* 51, 182–184.
- DE COURSEY, G.; DE COURSEY, P. J. (1964): Adaptive aspects of activity rhythms in bats. *Biol. Bulletin* 126, 14–27.
- EISENTRAUT, M. (1950): Dressurversuche zur Feststellung eines optischen Orientierungsvermögens der Fledermäuse. *Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Württ.* 109, 34–45.
- ERKERT, H. G. (1974): Der Einfluß des Mondlichtes auf die Aktivitätsperiodik nachtaktiver Säugetiere. *Oecologia (Berl.)* 14, 269–287.
- ERKERT, H. G.; KRACHT, S.; HÄUSSLER, U. (1980): Characteristics of circadian activity systems in neotropical bats. *Proc. 5th Int. Bat Res. Conf.* 95–103.
- FLEMING, T. H.; HOOPER, E. T.; WILSON, D. E. (1972): Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53, 555–569.
- GRIFFIN, D. R. (1958): *Listening in the dark*. New Haven: Yale University Press.
- (1971): The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). *Anim. Behav.* 19, 55–61.
- GRIFFIN, D. R.; WELSH, J. H. (1937): Activity rhythms in bats under constant external conditions. *J. Mammalogy* 18, 337–342.

- GRIFFIN, D. R.; McCUE, J. J. G.; GRINNELL, A. D. (1963): Resistance of bats to jamming. *J. Exp. Zool.* **152**, 229–250.
- HOWELL, D. J. (1974): Acoustic behavior and feeding in glossophagine bats. *J. Mammalogy* **55**, 293–308.
- JASTRZEBSKI, M. (1958): Preliminary investigations on the ability of the visual discrimination of flat figures in the bat *Myotis myotis* Borkhausen. *Zeszyty Nankowe Uniwersytetu, Jagiellonskiego, Zoologica Z.* **3**, 191–202.
- JOERMANN, G.; SCHMIDT, U. (1981a): Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*. II. Lautaussendung im Flug und Korrelation zum Flügelschlag. *Z. Säugetierkunde* **46**, 136–146.
- (1981b): Obstacle avoidance in the vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Proc. 1st Europ. Symp. Bat Res. In: Myotis* **18–19**, 142–148.
- JONES, J. K.; CARTER, D. C. (1976): Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. In: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, T. 1. – Spec. Publ. The Museum. Texas Techn. Univ.
- LA VAL, R. K. (1970): Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. *Southwest Nat.* **15**, 1–10.
- MANSKE, U.; SCHMIDT, U. (1979): Untersuchungen zur optischen Musterunterscheidung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*. *Z. Tierpsychol.* **49**, 120–131.
- MASTERSON, F. A.; ELLINS, S. R. (1974): The role of vision in the orientation of the echolocating bat, *Myotis lucifugus*. *Behaviour* **51**, 88–98.
- NEUWEILER, G.; MÖHRES, F. P. (1967): Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblatt-Fledermaus *Megaderma lyra*. *Z. vergl. Physiol.* **57**, 147–171.
- SIMMONS, J. A. (Group report) (1977): Localization and identification of acoustic signals, with reference to echolocation. In: *Recognition of complex acoustic signals*. Ed. by T. BULLOCK. Dahlem Workshop, Berlin, 239–277.
- SUTHERS, R. A. (1970): Vision, olfaction and taste. In: *Biology of bats*, Vol. II. Ed. by W. A. WIMSATT. Academic Press; New York, London, 265–309.
- SUTHERS, R. A.; CHASE, J.; BRAFORD, B. (1969): Visual form discrimination by echolocating bats. *Biol. Bulletin* **137**, 535–546.
- WEBSTER, F. A.; BRAZIER, O. G. (1968): Experimental studies on echolocation mechanisms in bats. Aerospace Medical Research Laboratories, Wright-Patterson Air Force Base, Ohio.
- WILLIAMS, T. C.; WILLIAMS, J. M. (1967): Radio tracking of homing bats. *Science* **155**, 1435–1436.
- WILLIAMS, T. C.; WILLIAMS, J. M.; GRIFFIN, D. R. (1966): The homing ability of the neotropical bat *Phyllostomus hastatus*, with evidence for visual orientation. *Anim. Behav.* **14**, 468–473.
- Anschrift der Verfasser:* GEORG ROTHER, Prof. Dr. UWE SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Field observations on *Callithrix jacchus jacchus* L.

By W. MAIER, CARMEN ALONSO and A. LANGGUTH

Receipt of Ms. 25. 5. 1982

Abstract

Field observations on three groups of *Callithrix jacchus jacchus* L. living in patches of secondary coastal rain forest at Joao Pessoa (Paraiba, Brazil) are reported. The groups comprised 3–7 animals which occupied partly overlapping home ranges of 2–5 ha. In the main study group, a smaller territory around a “home tree” was actively defended. This group was observed on four whole days. On an average about 30 % of the 11.5 hours of daily activity was spent on sap feeding on that “home tree” (*Tapirira guianensis*). The functional adaptations to and the biological importance of sap feeding are discussed.

Introduction

The Tufted-ear or Common Marmoset *Callithrix jacchus jacchus* L. of Northeast Brazil has been one of the best known pet-primates for centuries, and it is a common member of zoological gardens and of primate research laboratories. There exist numerous studies on the ethology and physiology of the Common Marmoset under captive conditions (EPPLÉ 1967, 1968; ROTHE 1975; STEVENSON and POOLE 1976; ROTHE et al. 1978), but there is not too much information available on the biology of wild living marmosets (COIMBRA-FILHO 1972; COIMBRA-FILHO and MITTERMEIER 1977; STEVENSON 1978). Therefore, HERSHKOVITZ (1977) had good reason to state that "the home range or territory of wild living marmosets has not been studied. Even the nest or living quarters in the wild has not been described" (p. 545).

This situation did encourage us to publish some data collected on three groups of wild living marmosets at Joao Pessoa, Northeast Brazil. Most observations were made during a visit of 3 weeks in August 1979 by W. M.; altogether, about 100 hours were spent on field observation, of which about 70 hours were concentrated on group III. C. A. and A. L. continued these observations irregularly during parts of 1979 and 1980. It is planned to extend these studies which can be performed under quite favourable conditions.

According to HERSHKOVITZ (1977), the marmosets at Joao Pessoa belong to the subspecies of *Callithrix j. jacchus* L. Formerly, the marmosets of the eastcoast-region of Brazil were subdivided into a number of good species, but since all of them seem to show an allopatric distribution it is more convincing to consider them as local populations of one superspecies *C. jacchus*. MÜLLER (1973) and KINZEY (ms.) derive the distribution pattern of these and other neotropical primates from a model of Pleistocene forest refugia.

Within recent years, the number of field studies on South American primates, including some Callitrichidae, has increased considerably (s. KLEIMAN 1977; COIMBRA-FILHO and MITTERMEIER 1981, in press). Comparative data from these studies will be referred to subsequently at appropriate places.

Locality and habitat

The study area consisted to two patches of forest situated within the campus of the Federal University of Paraiba at Joao Pessoa, Brazil (Fig. 1). Area A measures about 5 ha and area B about 7 ha. These forests may be classified as a secondary type of the coastal rain forest of East Brazil (HUECK 1966). They have suffered selective lumbering, but a number of older emergent trees are left. A fairly dense and differentiated canopy extends between 5 and 15 m height, roughly corresponding to the layer C of RICHARDS (1976). The shrub layer is not very dense. The marmosets appear to spend most of their time within that middle layer and only rarely were seen climbing into the crowns of the emergent trees or descending to the ground. On some occasions they were seen directly at the edges of the forests. According to DAWSON (1977) "callitrichids inhabit 'edge' vegetation" (p. 32), and RYLANDS (1981) states for *Callithrix humeralifer intermedius* that "the majority of the groups activity time is spent . . . in old and young second growth forest (as well as in) tall forest with a broken canopy and a dense middle layer and abundant lianas" (p. 48).

The forested areas are closely situated by university buildings and are separated by a much frequented road. The patches themselves are crossed by a few trails which are occasionally used by peoples. It is planned to establish these small forests as reserves for study purposes.

Territoriality and group structure

It is well known from both captive and wild living marmosets that they are socially organized in small family groups with an adult pair as the social nucleus (EPPLÉ 1975; ROTHE 1975; HERSHKOVITZ 1977). However, in *Callithrix humeralifer intermedius* (RYLANDS 1981) and in *Saguinus oedipus geoffroyi* (DAWSON 1977) two and more pairs of

adult animals appear to be typical. In our study area, we were able to distinguish three group units occupying three different home ranges. It was not possible to clarify all problems of territoriality within such a short study period, but some results did emerge from our observations:

The whole forest area north of the road (Fig. 1) was occupied by a large unit (group I) consisting of 7 animals. There were a pair of adult animals, two infants of about 3–4 months, an older young of perhaps 8–9 months, and two young adults. These two young adults seemed to be only loosely attached to the core group; often they stayed behind during traveling and sat apart during feeding, but all 7 animals were always seen sleeping together at night. Most often, this group was observed in the northern parts of the forest, but on two occasions it was seen in the trees next to the cages of the biotherium, where 9 animals of *Callithrix jacchus* were kept. These encounters, which lasted about one hour were accompanied by excited vocal and visual displays by both groups. The wardens of the cages confirmed that this kind of confrontation takes place once or twice a week quite regularly. Group I was disturbed by man quite often, and it was so shy that it proved unsuitable for regular observation. Although the area of forest A did not seem to be frequented quite evenly, the home range may be given as 4 to 5 ha. A number of “copiuba

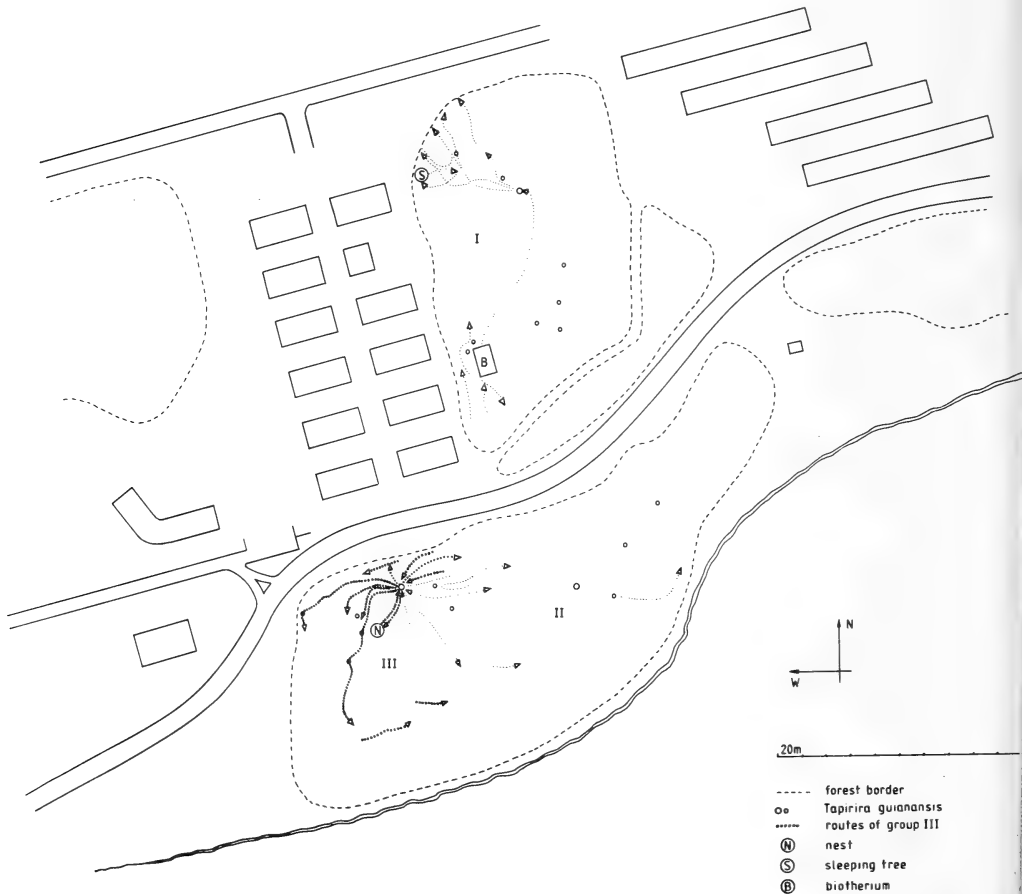


Fig. 1. Map of the study area at the university campus of Joao Pessoa (Paraiba, Northeast Brazil). The forests are marked by broken lines. For explanation of the other symbols see the legend. The roman figures indicate the home ranges of the three groups of *Callithrix j. jacchus*

trees" (*Tapirira guianensis*) with biting marks were noted in that area (small circles), but one tree (bigger circle) obviously played a major role for this group.

The forest south of the main road which in its southern and eastern parts lies at a steep slope, seemed to be more diversified ecologically. It was inhabited by two distinct social units. The eastern part of the forest most probably housed a group of 5 or 6 animals (group II), two of which were infants of about 1 month. This group was extremely shy and was only seen on a few occasions.

The western part of this forest area was occupied by a small group of 3 animals, which became used to the observers quite quickly even though an adult female had been shot there two months ago. This group III consisted of an adult pair and a juvenile animal of about 6–7 months of age. Most of our observations were concentrated on this small unit, mainly for reasons of convenience. The sex of the adult individuals could not be established for sure before the end of the study; therefore, we are presently unable to tell much about the roles of the different sexes.

It became clear after a short time that one tree of *Tapirira guianensis* formed the center of the daily activities of group III. This "home tree" (CASTRO and SOINI 1977) apparently was the core area (territory) of the home range as well. We observed this group within an area of about 140 × 120 m (Fig. 1) and a home range size of about 2 ha should be a fairly accurate estimate. On two separate occasions it was observed that the central "home tree" was aggressively defended against intruders from group II. During a longer phase of absence of the residential group one or two members of group II entered the tree to feed on the sap. The strangers were easily recognized by their pronounced uneasiness, and at one time they were chased away without difficulties by a returning animal of group III. On another occasion, a vocal and visual confrontation (reminding the the encounters at the biotherium) lasting some minutes only occurred between both groups about 30–40 m east of the central tree before group II retreated.

The road separating the two forests seems to act as a natural barrier between the highly arboreal marmosets, but on several occasions animals were observed crossing this road in both directions. The territorial dynamics could only become clarified by long-term observations. At irregular intervals, the groups were observed since 1979, but a number of significant changes are not understood properly. The table provides some comparative data on group size and home range of other Callitrichidae.

Table

Compiled data on group size and home range size in some callitrichid taxa

It becomes evident that the saporivorous taxa *Callithrix jacchus* and *Cebuella pygmaea* are able to subsist on only small areas due to their special feeding habits

Species	group size	home range	authors
<i>Callithrix j. jacchus</i>	3–7	2–5 ha	present study
<i>Callithrix j. jacchus</i>	5–13	ca. 1 ha	STEVENSON 1978
<i>Callithrix j. penicillata</i>	4–5		FONSECA et al. 1981
<i>C. humeralifer intermedius</i>	4–13	ca. 13 ha	RYLANDS 1981
<i>Cebuella pygmaea</i>	5–10	0.8–1.3 ha	CASTRO and SOINI 1977
<i>Cebuella pygmaea</i>	7	0.3 ha	RAMIREZ et al. 1977
<i>Saguinus midas</i>	2–6	ca. 12 ha	THORINGTON 1968
<i>Saguinus mystax</i>	2–6	(ca. 35 ha)	CASTRO and SOINI 1977
<i>Saguinus fuscicollis</i>	2–10	ca. 20 ha	CASTRO and SOINI 1977
<i>Saguinus nigricollis</i>	4–8	30–40 ha	IZAWA 1978
<i>S. oedipus geoffroyi</i>	1–14	26–32 ha	DAWSON 1977
<i>S. oedipus oedipus</i>	3–12	8–10 ha	NEYMAN 1977
<i>Callimico goeldii</i>	3–8	33–60 ha	HELTNE et al. 1981
	8–9	40–60 ha	POOK and POOK 1981

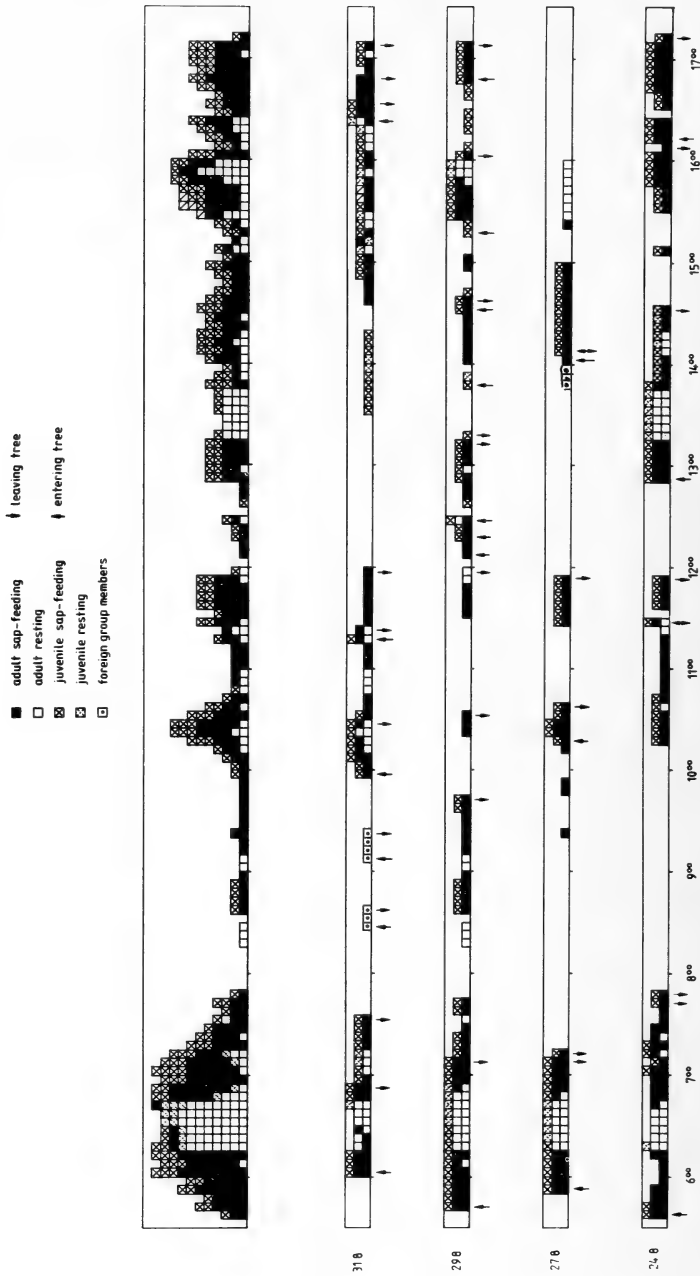


Fig. 2. Diagram of the activity pattern of group III at four days (lower columns with dates). The upper column presents the total sum of the data of these four days, giving an impression of the importance of the main feeding tree (*Lapirira guianensis*). The symbols are explained in the legend of the figure, and the data are discussed in the text.

Daily activity pattern

Since usually only one observer was working at a time, it proved impossible to follow the study group throughout the day. Although a considerable part of the daily activity was spent feeding on one tree, the animals dispersed during the rest of the day throughout the home range. Therefore it was decided that at the beginning mainly the activity of the animals of group III at the most important feeding tree (*Tapirira guianensis*) should be recorded. Whenever possible, the activities at this tree were protocolled every five minutes during four whole days (Fig. 2). When the whole group left the tree together, it was followed in the forest as long as possible.

The animals of group III normally stayed over night in a distinct sleeping place which seemed to consist of tangle of vines and dry leaves (Fig. 3). Since this tangle has not been



removed, it is not clear whether it should be considered as a true nest. The large group I was many times observed to rest over night in a fork of big branches of a *Byrsonima sericea* some 12–15 m above the ground. Very diverse sleeping habits are reported for *Saguinus o. oedipus* (NEYMAN 1977) and for *S. o. geoffroyi* (DAWSON 1979); for the latter, sleeping in constructed nests is confirmed.

Whereas sunrise was around 05.20 to 05.25 h, the animals did appear from their “nest” between 05.35 and 06.00 h. Without any delay the animals

Fig. 3. Nest-like tangle, where group III stayed over night during the study period. This ‘nest’ was only about 5 m above the ground; it was entered and left from above. Members of group I used to sleep in a fork of branches of an emergent tree however

ran directly the 40–50 m toward the “copiuba -tree” and started sap-feeding with great intensity. This first feeding period on an average lasted about 40 minutes. Then, the animals used to climb to the top branches of the feeding tree which are about 15 m high. Here they started both auto- and allogrooming, and they exposed themselves to the sun for about half an hour. Subsequently, sap-feeding was resumed for another half an hour or so, before one or all animals moved away for a longer excursion within the forest. Several times they were

observed visiting a number of different fruit trees (not yet determined), but only taking relatively few fruits from each. After this fruit eating phase which lasted from a few minutes up to about half an hour, they rapidly dispersed within the canopy and were difficult to follow. Most probably they started hunting for animal food separately from one another. *Saguinus nigricollis* shows very different activities in the morning, for example (IZAWA 1978).

It was usually at about 10.00 h when one or more of the animals returned to the "home tree" to feed on the sap and to rest occasionally. There seems to exist a small peak of feeding activity on the "copiuba-tree" between 10.00 and 12.00 h. The following two hours show a reduced activity at the feeding tree, but it could not be ascertained whether they rested somewhere during this time. This sap-eating activity gradually increased in the course of the afternoon. Quite regularly, between 16.00 and 17.00 h two or three animals were actively feeding at the "home tree" or went hunting in the vicinity. One day (27. 8.), heavy rainfall stopped all feeding activities after 15.00 h. Shortly after 17.00 h the animals left the feeding tree and moved slowly to their "nest" nearby. Thus their daily activity stopped shortly before sunset. Once they were disturbed by the observers and slipped out of the "nest" well after sunset to find another sleeping place.

Of course, four full days of observation cannot supply a representative picture of the typical activity pattern which appears to vary considerably from day to day and may even vary more during the course of the year. But at least a preliminary picture becomes visible: During this part of the year the length of the daily activity of *Callithrix j. jacchus* amounted to about 11.30 hours, whereas RYLANDS (1981) records 10 hours only for *C. humeralifer intermedius*. The most remarkable feature appears to be the great importance of sap-feeding on one tree of *Tapirira guianensis*. If we calculate from the upper column, where all feeding activities of four days are summed up, the relation of the sap-feeding with the total amount of daily activity time, we receive about 29 %. This figure certainly underrates the real importance of sap-eating, since only positive sight records were noted, and since some less important "copiuba-trees" existed within the home range. Our data compare well with those of RAMIREZ et al. (1977), who noticed that troops of *Cebuella pygmaea* "spent 32 percent of observed daily activity eating exudate and excavating exudate holes" (p. 95). However, we were unable to make as clear a distinction between sap-feeding and hole digging as these authors did. Assuming that the Pygmy Marmosets spend most of the late afternoon for only excavating holes includes a connotation of purposeful action which would seem to be problematical to us.

It will be gathered from Fig. 2 that during considerable parts of the day only one or two animals were present at the central "home-tree", whereas the others were striving through the forest. In a number of times it was noted that the animal staying in the tree moved away as soon as another came in; normally the animal slipped away just at the opposite side from where the newcomer entered the tree. We suspect that some behavioural mechanism for protecting the core area of the territory may be responsible for this phenomenon; as mentioned above, two times members of the neighbouring group II had entered the "home tree" during a longer absence of the residential group III. Since much work is invested to open up and to maintain the sap-providing grooves, it would seem to be a selective advantage for a group to protect such an important source of food. In order to minimize the locomotory efforts, it would also seem advantageous to concentrate sap-feeding on one or few trees for a certain period of time.

Feeding biology

As shown in the last chapter, a highly differentiated system of sap-feeding is a very conspicuous feature of the feeding biology of *Callithrix jacchus*. By far the most important

tree species with respect to this habit is *Tapirira guianensis*, of which about 40 specimens were located in the study area. Occasional feeding on *Thrysoodium schomburgkianum* (caboatao de leite) was recorded as well. Meanwhile, a considerable number of South American tree species are reported as providing exudates for most observed taxa of callitrichids to various degrees (COIMBRA-FILHO 1972; KINZEY et al. 1975; CASTRO and SOINI 1977; RAMIREZ et al. 1977; COIMBRA-FILHO and MITTERMEIER 1977; IZAWA 1981). Subsequent observations made on the study groups at Joao Pessoa seem to indicate that feeding on the sap of "copiuba-trees" may be less intensiv during other times of the year.

All of the specimens of *Tapirira guianensis* within the two forests showed at least some scars from biting by *Callithrix jacchus*. However, in most trees the scars were dry or healed. Some of the trees were partly destroyed by the extensive gnawing of the bark layer. Both in group I and III, we were able to identify one tree that was most intensively worked



Fig. 4A (left). Trunk and lower branches of the central 'copiuba-tree' (*Tapirira guianensis*) of group III. Note the numerous transversal grooves which were gouged into the bark by the marmosets for sap feeding. — Fig. 4B. (right). This picture shows a close-up view of some grooves with exudate oozing out in some places. The scoop-like lower dentition of *Callithrix jacchus* exactly fits into these grooves, whereas the upper jaws with their divergent canines are too broad

upon at the time of observation (large circles in Fig. 1). The stem and the larger branches of the main "copiuba" of group III are covered with grooves of about 10–15 mm width and 9–12 mm depth. They are always orientated perpendicular to the long axis of the stem and the branches (Fig. 4). An area of 0.25 m² about 1 m above the ground was covered by 33 grooves varying in length from 2–20 cm. 18 of these grooves showed signs of fresh biting after the first feeding period in the morning. The animals tend to feed at the fresh end of the scars, where the exudates of the phloem flow more rapidly, and thus the grooves are gradually elongated.

Although the feeding activity could be observed from as near as about 5 m, the exact technique of gouging was not clearly recognized. But experiments with a cleaned skull

indicated that the lower jaw of *Callithrix jacchus* fits exactly into the grooves, whereas the upper jaw is too broad, mainly due to the prominent and divergent canines. Thus it appears most likely that the upper canines are fixing the skull, and that the scoop-like front teeth of the mandible are scraping off the bark layers and the exudates – much as described by COIMBRA-FILHO and MITTERMEIER (1977). It is likely that the tongue is helping to ingest the soft exudates as well.

In the early morning, at three intervals of half an hour the positions of the body during feeding was recorded whenever visible. In group III, from a total of 117 observations, the body was directed upward in 57 %, transversal in 28 %, and downward in 15 %. We have also good evidence that during sap-feeding a spacing mechanism keeps apart the group members; for this we divided the “home tree” arbitrarily into 6 sectors and checked the positions of the animals every 5 minutes. In only 5 out of 32 records two animals were observed feeding within one sector. Quite often aggressive chasing was occurring, and we have preliminary evidence that the adult female was dominating the male, and this again was superior to the juvenile. The most favourite and productive feeding place seemed to be the lower trunc region; this observation is in accordance with the results of RAMIREZ et al. (1977). In most cases the animals worked upward slowly and were feeding or jumping downward more rapidly.

The exudate of *Tapirira guianensis* at first is colourless and transparent, but becomes opaque, brownish and jelly-like after some hours. To man it is tasteless and odourless, but evidently it is highly attractive to the marmosets. Scraped-off exudate caused great excitement when offered to the captive animals which always were very keen on getting this substance. Branches of *Tapirira* placed in the cage were gnawed immediately by the marmosets. MACHADO and LEITE (1957) analyzed the exudate of a related tree species, *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae) and found a high content of polymeric sugars (arabin, cerasin etc.) as well as mineral salts. COIMBRA-FILHO and MITTERMEIER (1977) thus conclude that this sap and resin “may serve as a source of energy and of trace elements. In addition, gums and other exudates are probably a more dependable food source than seasonal fruits” (p. 109). In any case, tree-gouging and sap-feeding appears to be an important and deeply-rooted biological adaptation of the marmosets. However, the sapivorous habits vary within the genus *Callithrix*, and even more so within the other Callitrichidae. With reference to *Callithrix humeralifer intermedius* RYLANDS (1981) for instance states that “a large part of each day is spent foraging for insects” (p. 51) and that only “infrequently *C. b. intermedius* was observed eating tree exudates” (p. 52).

Callithrix jacchus is characterized dentally by the peculiar lower front teeth that form a kind of scraper. This feature has been noted for a long time but was mainly used for diagnostic purposes only. Since the sap-feeding habits of these primates have become better known, these dental structures are understood as to their biological role. The lower front teeth look slightly different in the *Callithrix argentata*-group and even more so in the tamarins (cf. HERSHKOVITZ 1977), whereas *Cebuella pygmaea* presents typical scoop-like front teeth.

The biological importance of sapivory has been documented in recent years for a number of prosimian and simian primates (CHARLES-DOMINIQUE 1977; SELIGSOHN 1977; COIMBRA-FILHO and MITTERMEIER 1977; MAIER 1980). Gouging the bark of suitable trees certainly is an energy-consuming activity, but it provides the animals with a stable food source and renders them more independent of the fruiting seasons. Apart from the adaptive modifications of the front teeth, it proved necessary to develop claw-like nails to find hold at the thick and often smooth trunks and branches of the food trees (CARTMILL 1974). The claw-like nails of the Callitrichidae most probably are to be considered as secondary adaptations to this feeding habit (BLUNTSCHLI 1929), but some authors tend to interpret them as primitive retentions (CLARK 1962; HERSHKOVITZ 1977). However, it is certainly premature to speculate whether Callitrichidae in general are primitive simian morphotypes.

As far as the functional morphology of the dentition of *Callithrix* (Fig. 5) is concerned, it would be more plausible to derive it from anything like *Saimiri* rather than reverse (MAIER 1977).

Besides a number of anatomical adaptations to sap-feeding, there exist behavioural adaptations to this mode of feeding as well. First of all, the territorial behaviour of the family groups appears to be organized around one or a few sap-producing trees. This would seem favourable for the animals, because preparation of a feeding tree and

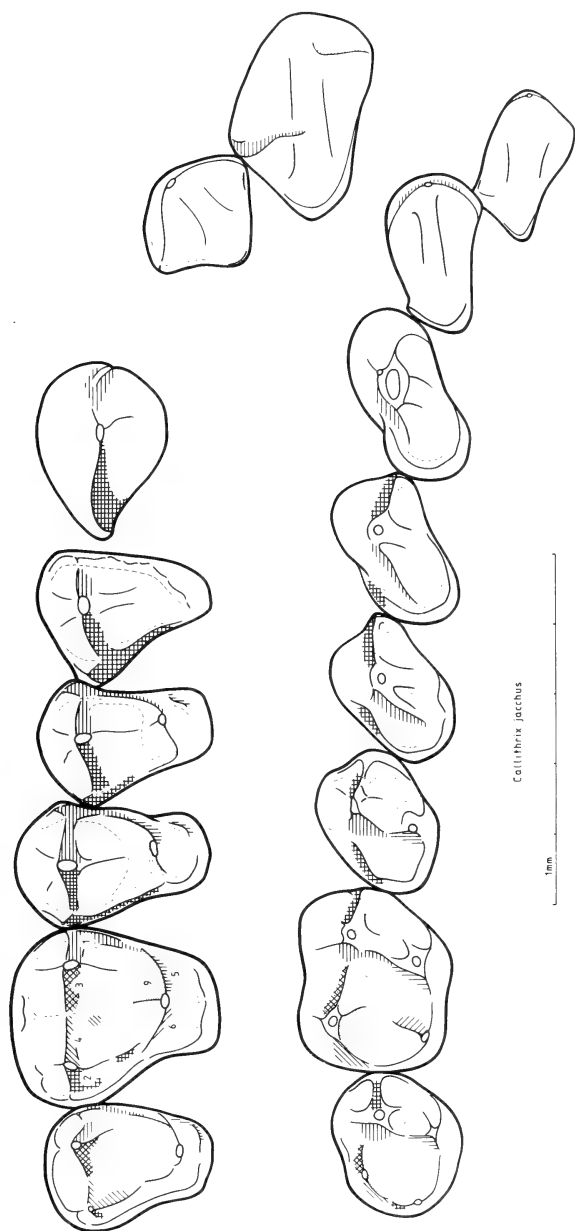


Fig. 5. Functional morphology of the dentition of *Callithrix jacchus*. The different hatchings indicate the opposing shearing facets in upper and lower teeth (For more details see MAIER, 1977). It is concluded that the molar morphology is simplified secondarily, whereas the front dentition is specialized for sapivory

maintaining this "plantation" means a great energy investment which justifies aggressive defense. As documented by a number of heavily damaged trees, this treatment of the food source must be limited, and the centers of activity will have to be shifted. We have evidence that some shifting did occur since 1979, but the consequences for the structure of the home ranges have yet to be established.

Apparently, there exists some competition for the exudates elicited by the marmosets. Quite regularly ants are seen feeding on the sap. One day at 15.30 h a marsupial, *Caluromys philander*, was observed entering the "home tree" while all three members of group III were sap-feeding. The Woolly Opossum was seen investigating the grooves and licking some of the exudates. After some minutes the juvenile marmoset did attack the marsupial, which did not appear to be intimidated at all but threatened back. Only after the following attacks of an adult marmoset it slowly retreated. Altogether, this interspecific confrontation lasted about 5 or 6 minutes. Two hours later (17.40 h) when it was nearly dark, probably the same marsupial was seen again running and jumping in the trees near the "home tree", finally disappearing in direction of the sleeping nest of the marmosets which had settled there half an hour before.

Apart from sap- and fruit-eating, the omnivorous marmosets showed interesting hunting activities. On several occasions it was observed that one animal detached from the group at the "copiuba-tree" and went for a hunting excursion. Then, the animals appeared to display a special hunting behaviour, looking very concentrated in their search for animal prey. They sit crouched and check the near surrounding carefully; then they either rush ahead or take a new watching position. Sometimes they enter thick tangles and climb around quite noisily, probably to hunt up and chase small animals. They may even descend to the ground on such hunting expeditions. Once, an animal was seen catching a locust at the forest floor and then eating it on a bush of 1.5 m height. On another occasion, an animal was observed catching a big, some 20 cm long Phasmid-locust sitting on a trunk; the insect first fell down to the ground some 6 or 7 m, but was quickly followed and caught again. Subsequently it was ingested and chewed for about 15 minutes on a higher branch. Several times the juvenile was observed accompanying an adult animal at hunting; however, it kept away some 5 to 10 meters, only intensively watching the hunter.

There existed an opportunity to examine the stomach content of an adult female collected some months before this study in the area of group III. Most of the contents consisted of bulks of dirty-whitish jelly, most likely corresponding with the exudates of the "copiuba-trees"; of other plant material we noted unidentifiable remains of various fruits. In addition, the stomach contained the remains of a small lizard, a big buprestid beetle, parts of spiders and grasshoppers. Some feeding experiments have been made with the captive marmosets at the "biotherium", by offering them insect catches. Most insects and spiders are quickly seized with one or two hands and then ingested by mastication (KAY and HILMÆ 1974). Bigger grasshoppers are pressed to the substrate with both hands before being bitten and chewed from the head. A fairly big lizard was easily overwhelmed by an adult female which seemed to be dominant within the caged group, and which was usually the first animal to obtain preferred food items. The lizard was ingested from the head and no remains were left for the other animals which were intensively trying to catch some parts. Some small beetles, some ants and some black juveniles of an unidentified species of locust were not accepted by the animals. Other species of ants were easily taken, and in summer, when cicadas become abundant in the late afternoon, animals of the biotherium used to retire for rest later in order to catch them at the grid.

It may thus be summarized that *Callithrix jacchus* is organized in family groups which occupy a home range of a few hectares, but only defend actively a core area. At least during certain parts of the year, a "home tree" providing considerable amounts of nutritive exudates seems to be an important part of the central territory. Much time and effort is spent by each group to feed on these exudates and to keep the wounds of these trees

opened. Numerous structural and behavioural characteristics of the marmosets have to be interpreted as adaptations to this special feeding habit. It is likely that the relatively small home ranges of *Callithrix jacchus* and *Cebuella pygmaea* are a result of the availability of exudates as a stable food source. In addition, fruits, flowers, and small animals form an important portion of the wide dietary spectrum. It is to be expected that a better knowledge of the feeding habits of the Common Marmoset under natural conditions will further improve their maintenance in captivity as well.

Zusammenfassung

Feldbeobachtungen an *Callithrix jacchus jacchus* L.

Feldbeobachtungen an drei Gruppen von *Callithrix jacchus jacchus* L. werden mitgeteilt. Die Tiere lebten in kleinen Stücken von sekundärem Küstenregenwald in unmittelbarer Nähe des Universitäts-Campus von Joao Pessoa (Paraiba, Brasilien). Die Familiengruppen umfaßten 3–7 Tiere, die teilweise sich überlappende Reviere von etwa 2–5 ha Größe einnahmen. Für die hauptsächlich studierte Gruppe wurde ein aktiv verteidigtes Territorium festgestellt, in dessen Zentrum der wichtigste Nahrungsbaum lag. Diese Gruppe wurde an vier ganzen Tagen beobachtet; durchschnittlich wurden dabei von den 11,5 Stunden Tagesaktivität etwa 30 % mit der Aufnahme von Exsudaten der Baumart *Tapirira guianensis* verbracht. Anpassungen an diese sapivore Ernährungsweise und weitere biologische Daten werden diskutiert.

References

- BLUNTSCHLI, H. (1929): Ein eigenartiges an Prosimierbefunde erinnerndes Nagelverhalten am Fuß von platyrrhinen Affen. Roux' Archiv f. Entwicklungsmechanik **118**, 1–10.
- CARTMILL, M. (1974): Pads and claws in arboreal locomotion. In: Primate locomotion. Ed. by F. A. JENKINS. New York: Academic Press. pp. 45–83.
- CASTRO, R.; SOINI, P. (1977): Field studies on *Saguinus mystax* and other callitrichids in Amazonian Peru. In: The biology and conservation of the Callitrichidae. Ed. by D. G. KLEIMAN. Washington: Smithsonian Institution.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1977): Ecology and behaviour of nocturnal primates. Prosimians of Equatorial West Africa. New York: Columbia University Press.
- CLARK, W. E. LE GROS (1962): The antecedents of man. Edinburgh: University Press.
- COIMBRA-FILHO, A. F. (1972): Aspectos inéditos do comportamento de saguís do género *Callithrix* (Callitrichidae Primates). Rev. Brasil. Biol. **32**, 505–512.
- COIMBRA-FILHO, A. F.; MITTERMEIER, R. A. (1977): Tree-gouging, exudate-eating and the "short-tusked" condition in *Callithrix* and *Cebuella*. In: The biology and conservation of the Callitrichidae. Ed. by D. G. KLEIMAN. Washington: Smithsonian Institution. pp. 105–115.
- (eds.) (1981): Ecology and behavior of neotropical primates. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- DAWSON, G. A. (1977): Composition and stability of social groups of the tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi*, in Panama: ecological and behavioral implications. In: The biology and conservation of the Callitrichidae. Ed. by D. G. KLEIMAN. Washington: Smithsonian Institution. pp. 23–37.
- (1979): The use of time and space in the Panamanian Tamarin, *Saguinus oedipus*. Folia primatol. **31**, 253–284.
- EPPLE, G. (1967): Vergleichende Untersuchungen über Sexual- und Sozialverhalten der Krallenaffen (Hapalidae). Folia primatol. **7**, 37–65.
- (1968): Comparative studies on vocalization in marmoset monkeys (Hapalidae). Folia primatol. **8**, 1–40.
- (1975): The behavior of marmoset monkeys (Callitrichidae). In: Primate behavior: developments in field and laboratory research. Ed. by L. A. ROSENBLUM. Vol. 4. New York: Academic Press. pp. 195–239.
- FONSECA, G. A. B. (1981): Utilizacao de exudatos de especies arboreas do cerrado pelo mico-estrela (*Callithrix jacchus penicillata*). Res. Conf. VIII Congr. Brasil. Zool. 1981, 171–172.
- FONSECA, G. A. B.; LACHER, T.; MAGALHAES-CASTRO, B.; ALVES, C. (1980): Observacoes preliminares em *Callithrix jacchus penicillata*. Res. Conf. VII Congr. Brasil. Zool. 1980, 109–110.
- HELTNE, P. G.; WOJCIK, J. F.; POOK, A. G. (1981): Goeldi's monkey, genus *Callimico*. In: Ecology and behavior of neotropical primates. Ed. by A. F. COIMBRA-FILHO and R. A. MITTERMEIER. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciencias. pp. 169–209.
- HERSHKOVITZ, P. (1977): Living New World monkeys. Chicago: University Press.
- HUECK, K. (1966): Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. Stuttgart: G. Fischer Verlag.

- IZAWA, K. (1975): Foods and feeding behavior of monkeys in the upper Amazon Basin. *Primates* **16**, 295–316.
- (1978): A field study of the ecology and behavior of the Black-mantle Tamarin (*Saguinus nigricollis*). *Primates* **19**, 241–274.
- KAY, R. F.; HUIEMAE, K. M. (1974): Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. *Am. J. Phys. Anthrop.* **40**, 227–256.
- KINZEY, W. G. (1979): Distribution of some neotropical primates and the model of Pleistocene forest refugia (in press).
- KINZEY, W. G.; ROSENBERGER, A. L.; RAMIREZ, M. (1975): Vertical clinging and leaping in a neotropical anthropoid. *Nature* **255**, 327–328.
- KLEIMAN, D. G. (ed.) (1977): The biology and conservation of the Callitrichidae. Washington: Smithsonian Institution.
- MACHADO, A.; LEITE, O. C. (1957): Goma de cajueiro. *Bolet. Inst. Quimica Agricola* **50**, 7–15.
- MAIER, W. (1977): Die bilophodonten Molaren der Indriidae (Primates) – ein evolutionsmorphologischer Modellfall. *Z. Morph. Anthrop.* **68**, 307–344.
- (1980): Konstruktionsmorphologische Studien am Gebiß der rezenten Prosimiae. *Abh. senckenb. naturf. Ges.* **538**, 1–158.
- MÜLLER, P. (1973): The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical realm. The Hague: W. Junk Publ.
- NEYMAN, P. F. (1977): Aspects of the ecology and social organization of free-ranging Cotton-top Tamarins (*Saguinus oedipus*) and the conservation status of the species. In: The biology and conservation of the Callitrichidae. Ed. by D. G. KLEIMAN. Washington: Smithsonian Institution. pp. 39–71.
- POOK, A. G.; POOK, G. (1981): A field study of the socio-ecology of the Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) in Northern Bolivia. *Folia primatol.* **35**, 288–312.
- RAMIREZ, M. F.; FREESE, C. H.; REVILLA, C. (1977): Feeding ecology of the Pygmy Marmoset, *Cebuella pygmaea*, in Northeastern Peru. In: The biology and conservation of the Callitrichidae. Ed. by D. G. KLEIMAN. Washington: Smithsonian Institution. pp. 91–104.
- RICHARDS, P. W. (1976): The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge: University Press.
- ROTHE, H. (1975): Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Z. Tierpsychol.* **37**, 255–273.
- ROTHE, H.; WOLTERS, H. J.; HEARN, J. P. (eds.) (1978): Biology and behaviour of marmosets. Göttingen: Eigenverlag Rothe.
- RYLANDS, A. B. (1981): Preliminary field observations on the marmoset, *Callithrix humeralifer intermedius* (HERSHKOVITZ, 1977) at Dardanelos, Rio Aripuana, Mato Grosso. *Primates* **22**, 46–59.
- SELIGSOHN, D. (1977): Analysis of species-specific molar adaptations in strepsirhine primates. *Contrib. Primatol.* **11**, 1–116.
- STEVENSON, M. F. (1978): The behaviour and ecology of the Common Marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) in its natural environment. In: Biology and behaviour of marmosets. Ed. by H. ROTHE, H. J. WOLTERS and J. P. HEARN. Göttingen: Eigenverlag Rothe. p. 298.
- STEVENSON, M. F.; POOLE, T. B. (1976): An ethogram of the Common Marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*): General behavioural repertoire. *Animal Behav.* **24**, 428–451.
- THORINGTON, R. W. (1968): Observations on the tamarin *Saguinus midas*. *Folia primatol.* **9**, 95–98.

Author's address: Prof. Dr. WOLFGANG MAIER, Dr. Senckenbergische Anatomie, Theodor-Stern-Kai 7, D-6000 Frankfurt/Main 70, FRG

Population dynamics of small mammals in the Drakensberg of Natal, South Africa

By D. T. ROWE-ROWE and J. MEESTER

Natal Parks Board, Pietermaritzburg and University of Natal, Durban, South Africa

Receipt of Ms. 18. 6. 1982

Abstract

Studied two shrews and six rodents which occur in Giant's Castle Game Reserve, a mountainous, predominantly grassland, high rainfall area in South Africa. Sex ratios of all species are given and the population structure cycles of the two most abundantly-trapped animals (*Myosorex varius* and *Rhabdomys pumilio*) are detailed, indicating cycles typical of seasonal breeders and lifespans of 12 to 16 months. Breeding season coincided with the warm wet season (spring and summer). Analyses of the large *M. varius* and *R. pumilio* samples indicated that breeding started about a month later at higher altitudes where temperatures were lower.

Introduction

Population dynamics and reproduction of some of the African small mammals dealt with in this paper have been studied in tropical grassland (CHEESEMAN and DELANY 1979; DELANY 1964; TAYLOR and GREEN 1976). PERRIN (1979; 1980a) studied the rodents *Rhabdomys pumilio* and *Otomys irroratus* in a semi-arid area receiving erratic rainfall, and individual studies on each of these two species were conducted in a South African highveld region (high-lying grassland plains) by BROOKS (1974) and DAVIS and MEESTER (1981). Prior to this study no published accounts existed concerning the population structure and reproduction of small mammals in an African montane region. In this paper, therefore, we report on the population dynamics of the small mammals which occur in the Drakensberg, the highest mountain range in South Africa.

Study area and methods

This study was conducted in Giant's Castle Game Reserve (GCGR), 29° 08' to 29° 23' S and 20° 23' to 29° 37' E. The most prominent topographic feature is the Drakensberg escarpment which runs along the western boundary of the reserve at an average altitude of 3000 m, dropping sharply to 2200 m. Below 2200 m the terrain is very broken – numerous rivers flow approximately west to east from the escarpment and have incised steep-sided valleys between which high ridges have remained. GCGR is vegetated mainly by grassland, with limited patches of forest, scrub, and woodland.

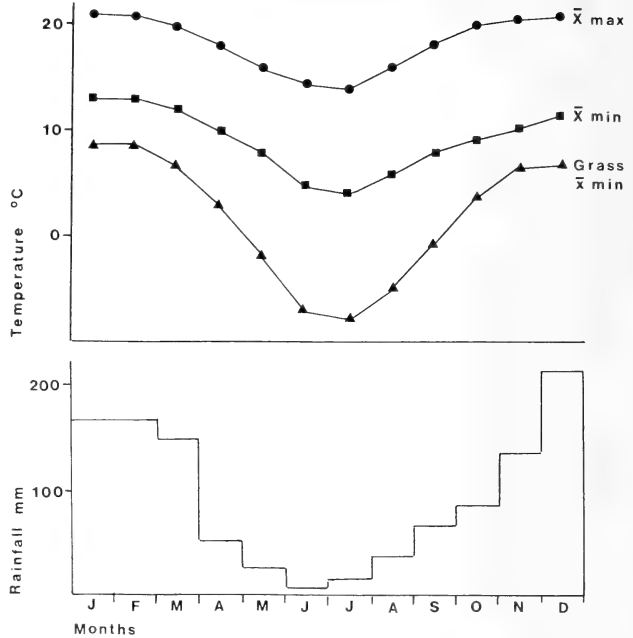
The rainfall is seasonal, occurring mainly from October to April (Fig. 1). Mean annual rainfall measured at 1760 m during the study period (1978 to 1980) was 1092 mm which fell on an average of 147 raindays. Rainfall increases with altitude to ca. 1700 to 1800 mm on the escarpment. Snow falls mainly between April and September, but can precipitate during any month above 2500 m. Summers are mild to cool and winters cool to cold (Fig. 1). Temperatures at grass level are considerably lower than those recorded in the Stevenson screen, the mean minimum being below freezing point for five months of the year. Whereas precipitation increases with altitude in the Drakensberg, temperature decreases.

Small mammal sampling was done in all vegetation types between 1500 and 2700 m, using folding aluminium live traps or plywood-based snap traps baited with a mixture of rolled oats and peanut butter.

Results and discussion

Two shrews (*Myosorex varius* and *Crocidura flavescens*) and six small rodents (*Rhabdomys pumilio*, *Otomys irroratus*, *Dendromus melanotis*, *D. mesomelas*, *Mus minutoides* and *Graphiurus murinus*) were collected. All grassland, scrub, or woodland habitats were dominated by *R. pumilio* or *M. varius*, which contribu-

Fig. 1. Mean daily maximum and minimum temperatures, and mean minimum temperature at grass level, recorded at 1860 m in the Drakensberg (KILLICK 1963), and mean monthly rainfall recorded at 1760 m during the study period



ted 44.1 % and 38.7 % respectively to the total number of small mammals caught. In forest *G. murinus* was dominant.

Sex ratios

Sex ratios of trapped small mammals are listed in the table. Deviation from parity was significant only in the two shrew species, in which a preponderance of females was recorded.

Table

Sex ratios of small mammals trapped in GCGR and Chi-square evaluation for deviation from parity

Species	Males	Females	Ratio	Chi-square	P
<i>R. pumilio</i>	172	138	1.2 : 1	3.73	NS
<i>M. varius</i>	82	150	0.5 : 1	19.93	< 0.001
<i>O. irroratus</i>	17	16	1.1 : 1	0.03	NS
<i>D. melanotis</i>	14	19	0.7 : 1	0.76	NS
<i>G. murinus</i>	7	11	0.6 : 1	0.89	NS
<i>M. minutoides</i>	8	4	2.0 : 1	1.33	NS
<i>C. flavescens</i>	1	10	0.2 : 1	7.36	< 0.01
<i>D. mesomelas</i>	3	0	-	-	-

NS = P > 0.05

Detailed analyses of data on the two most abundantly-caught species were done to test for significant differences in the sex ratios of adults, sub-adults, snap-trapped and live-trapped animals overall, snap- and live-trapped adults, and snap- and live-trapped sub-adults. No significant departure from a 1 : 1 ratio was observed for any of the different categories of *R. pumilio*. The adult male: female ratio of live-trapped *M. varius* did not

differ significantly from parity, but in all other categories there was a significant preponderance of females ($P < 0.05$). Greatest differences were observed amongst sub-adults (Chi-square 14.36; $P < 0.001$) and in the overall snap-trapped sample (Chi-square 12.91; $P < 0.001$).

BROOKS (1974) pointed out that trap-based sex ratios do not necessarily reflect the true composition of the population, as they may result from differential trap response or movement patterns. In his study on *R. pumilio* BROOKS recorded a non-significant preponderance of males in live-trapped animals but a highly significant 1.7 : 1 ratio in snap-trapped mice, while a significant 0.8 : 1 ratio in favour of females was recorded at birth in a laboratory colony.

The 1.2 : 1 ratio of *R. pumilio* collected in GCGR is similar to the ratios reported by DE WIT (1972), HANNEY (1965), PERRIN (1980a), and SMITHERS (1971), all of whom recorded a non-significant preponderance of males. The total collection of 435:336 made by RAUTENBACH (1978) departs significantly from 1 : 1 ($P < 0.01$).

In a study of the activity patterns of the European common shrew (*Sorex araneus*) VLASÁK (1980) recorded sexual differences in the activity of immature animals only, but found that males were more active than females. A similar situation may have prevailed amongst *M. varius* in GCGR, but with young females being more active. In at least two other instances (RAUTENBACH 1976, 1978) females exceeded males in *M. varius* collections, but differences were not significant.

Similar sex ratios to those recorded for two other species collected in GCGR have been reported, viz for *O. irroratus* (DAVIS 1973; PERRIN 1980a, RAUTENBACH 1978) in which the ratios were ca 1 : 1, and *G. murinus* (RAUTENBACH 1978; SMITHERS 1971) in which a preponderance of females was recorded. RAUTENBACH (1978) and SMITHERS (1971) recorded ratios in favour of males in *D. melanotis*, but the non-significant departures from parity do not differ greatly from the GCGR ratio which favoured females. Sample sizes of other species collected are too small for consideration.

Population structure

It was possible to examine the population structure of *M. varius* and *R. pumilio* only, as insufficient data were collected on the other species.

The monthly catch of each of the two species was divided into mass classes, using 2 g intervals for *M. varius* and 5 g intervals for *R. pumilio*. The number of animals in each mass

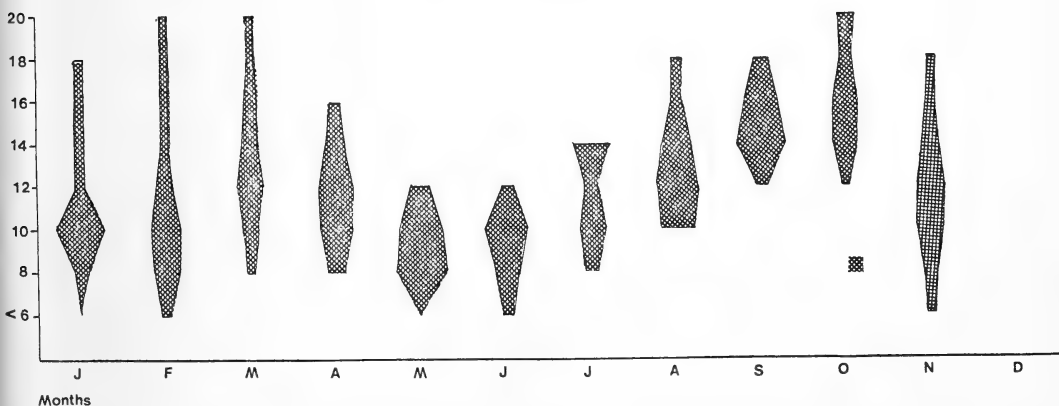


Fig. 2. Mass classes of *M. varius* trapped during each month. The width of the histogram represents the percentage of the total monthly sample which falls into that mass class

class was then expressed as a percentage of the total monthly catch and presented diagrammatically (Figs 2 and 3).

From November to April there was a wide representation of mass classes in the *M. varius* samples, but from May to September fewer mass classes were present. During May and June the catches were made up almost entirely of small animals and no large adults were caught. The pattern strongly suggests that a die-off in adult shrews takes place at the end of the breeding season and that during the next season the population builds up from young animals. From July to September it is obvious that the small May–June animals grow and reach full adult size. The first young animals appear to enter the trappable population in about October.

BAXTER (1977) quoted a record of *M. varius* living for as long as two years in captivity, but the GCGR data suggest that under natural conditions most animals survive for only 12 to 16 mo, and that there is a die-off amongst adults by the end of the breeding season.

The population dynamics of *M. varius* have features in common with those previously recorded in some other shrews. It has been shown that European and North American shrews in the wild have a lifespan which does not exceed 18 mo (VOGEL 1980). BUCKNER (1966) found that only 20% of the new generation of *Sorex cinereus* and *S. arcticus* reached sexual maturity and that almost all surviving animals die before the age of 15 mo. CHURCHFIELD (1980) observed similar dynamics in *S. araneus* – 20 to 30% survived to breed and maximum life expectancy was 13 mo. Generally shrews appear to survive no longer than the end of the breeding season following the one in which they were born.

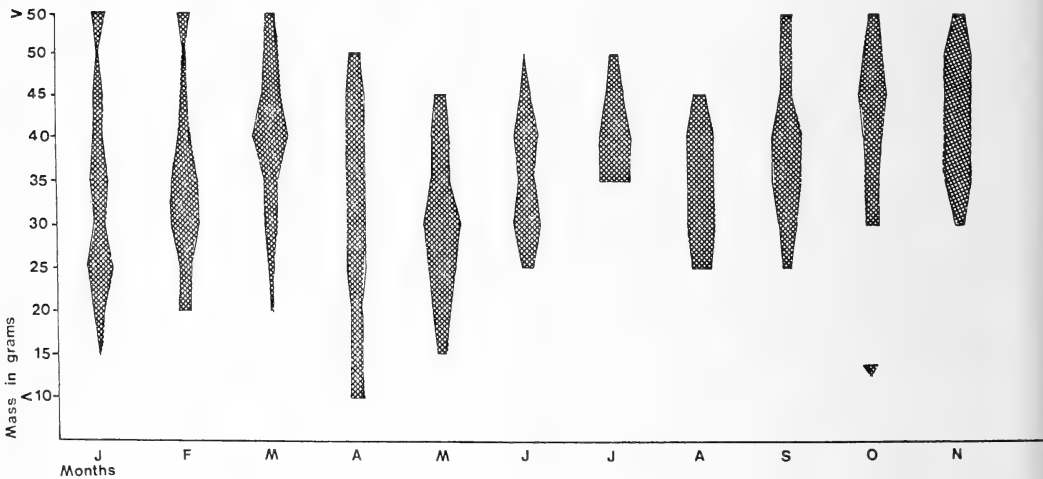


Fig. 3. Mass classes of *R. pumilio* trapped during each month (see Fig. 2 for explanation)

In the *R. pumilio* samples there was a wide range of mass classes from January to April (Fig. 3). From May to September the catches were made up of what appeared to be some adults and young animals from the previous breeding season. The first young of the season entered the trappable population in October, but no small animals were captured during November. It was mainly during November each year that wet season sampling of the high altitude habitats (2200 to 2700 m) was done, and the absence of young from these samples suggests that at the higher altitudes the breeding season commences later than at the lower altitudes where trapping was done in October (see "Reproduction").

The population structure cycle of *R. pumilio* in GCGR is similar to what BROOKS (1974) found near Pretoria and that reported by PERRIN (1979) from a study area near Grahamstown, in that the greatest range of age classes was recorded in months following

the breeding season, and the smallest range was observed in the non-breeding season, followed by an upward shift in population age structure. PERRIN (1979), working in an area which experiences erratic rainfall, recorded the greatest range of age classes in *R. pumilio* during April and May, following a breeding peak in February. In GCGR the wide size range of animals collected from January to April indicates that the breeding peak occurred earlier and extended over a longer period, probably as a result of the high regular rainfall and the long wet season (see also "Reproduction").

In captivity BROOKS (1974) found that *R. pumilio* had a lifespan which just exceeds two years, but he believed this to be considerably less in the wild, where the oldest individual in his study population was 16 mo old and only 2.3% of the animals were older than 12 mo. DE WIT (1972) also estimated a similar longevity for *R. pumilio* (17 mo for males and 12 mo for females) but was unable to indicate what proportion of the population lived longer than 12 mo. In the population studied by PERRIN (1979) the age structure suggests that the lifespan exceeds 12 mo in only a small percentage of the mice.

The population structure cycles of *M. varius* and *R. pumilio* are similar in that they exhibit the patterns typical of seasonal breeders. A difference between the two is that a greater range of mass classes was recorded earlier in the season in *M. varius* than was the case in *R. pumilio*, a phenomenon which is related to the onset of breeding at an earlier date in *M. varius* (see also "Reproduction").

Reproduction

Individual species accounts

M. varius

Breeding season in the Drakensberg extended from August to March: pregnant females were collected during these months and lactating females from September to April, and in males an increase in mean testis length was observed in July with a decrease in April (Fig. 4). The percentage of animals in breeding condition (Fig. 4) was highest from September to November (no data for December) and lowest during April to August. Although the percentage of males with inguinal testes examined during August was low there was an increase in mean testis length even in males with abdominal testes.

Mean number of foetuses was 2.8 ($N = 19$, range 1 to 4).

RAUTENBACH (1978) reported a similar breeding season in the Transvaal where pregnant females were collected from September to March, and similar litter sizes to those from GCGR were recorded by BAXTER and LLOYD (1980): 3.0 in captivity and 2.9 in trapped animals.

C. flavescens

Pregnant females were collected during October and February. Each of the three pregnant females contained five foetuses. The only adult male collected had abdominal testes during December.

In Uganda DELANY (1964) recorded an average of three foetuses ($N = 6$, range 2 to 4) in animals trapped just prior to the start of the wet season. BAXTER (1977) observed a breeding season from August to April and a litter size of 3.7 in captive animals.

R. pumilio

Pregnant females were collected during all months from September to March, and no lactating animals were recorded outside this period. Testes began to increase in length during July and decreased during April (Fig. 5). The percentage of animals in breeding condition was lowest from April to June and reached a peak during November (Fig. 5). The data suggest that males become reproductively active about a month earlier than do females. As the breeding season is determined by the female, however, it may be described as extending from August, when mating takes place, to March.

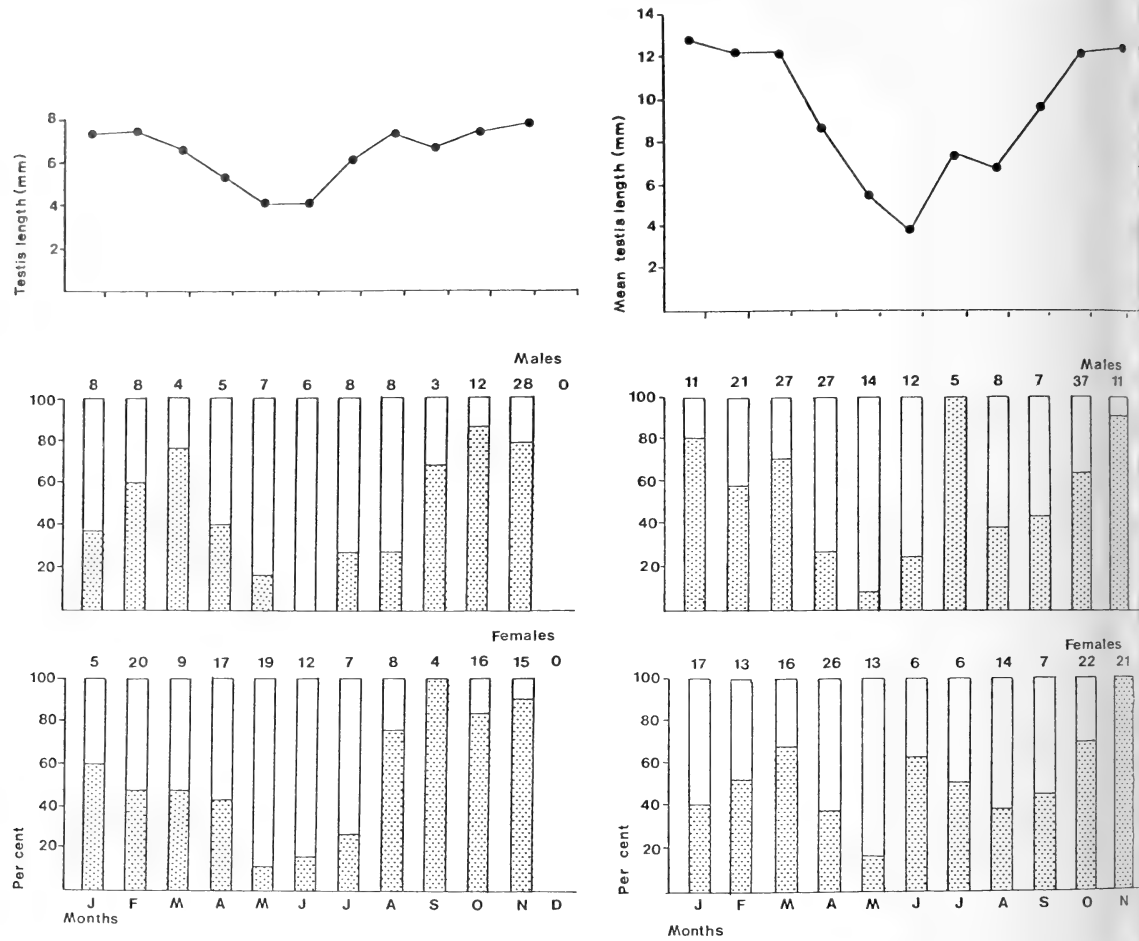


Fig. 4 (left). Reproductive condition of *M. varius*, showing mean testis length (graph), percentage males with inguinal testes and percentage perforate females (shaded bars). Unshaded portions represent males with abdominal testes and imperforate females. Sample sizes are indicated above the bars. - Fig. 5 (right). Reproductive condition of *R. pumilio*, showing mean testis length (graph), percentage males with scrotal testes and percentage perforate females (shaded bars) (see Fig. 4 for explanation)

Mean number of foetuses was 4.6 (N = 22, range 3 to 7).

Breeding in *R. pumilio* appears to coincide with the wet season (BROOKS 1974; HANNEY 1965; PERRIN 1980a; RAUTENBACH 1978; TAYLOR and GREEN 1976), which in GCGR corresponds with the summer months. SMITHERS (1971) is the only author to report some winter pregnancies in animals collected in an arid region (Botswana). BROOKS (1974), PERRIN (1980a), and TAYLOR and GREEN (1976) found too that males became reproductively active about a month prior to females. The onset of reproductive activity in females usually coincides with the first significant rains of the season (cf. GCGR data, BROOKS 1974; PERRIN 1980a; TAYLOR and GREEN 1976).

Mean litter size has been given as between 4.5 and 5.9 in studies of wild populations (BROOKS 1974; DE WIT 1972; HANNEY 1965; PERRIN 1980a; SMITHERS 1971; TAYLOR and GREEN 1976) and 6.5 to 7.0 in captive animals (BROOKS 1974; MEESTER and HALLETT 1970).

O. irroratus

Although the sample size is small the data suggest that breeding extended over a longer period than was the case for *R. pumilio*: a lactating female was collected in May, pregnant females were recorded during October, November, and January; and males with scrotal testes were recorded during July, September to November, and January.

Mean number of foetuses was 1.6 ($N = 5$, range 1 to 2).

Both DAVIS (1973) and RAUTENBACH (1978) concluded that *O. irroratus* bred during the warm wet season in the Transvaal, but in the eastern Cape Province PERRIN (1980a) found that the species bred throughout the year and that rainfall did not have a significant effect on reproduction. PERRIN (1980a) reported a mean litter size of 1.48, which is similar to the mean for the GCGR litters, but the mean litter sizes of 2.3 and 3.2 recorded in the Transvaal by DAVIS (1973) and RAUTENBACH (1978) respectively were greater.

D. melanotis

No pregnant females were recorded and the only lactating animal was collected during January. Perforate females were collected during May and November, and males with scrotal testes during April, October, and November. Most immature animals were collected during April and May, which suggests that the young are born during summer.

Very little has been published on the reproduction of *D. melanotis*. SMITHERS (1971) collected a female containing four foetuses during December in Botswana and recorded pregnancies from December to March in Rhodesia. DELANY (1964) recorded a pregnant female with three foetuses during the wet season (July) in Uganda.

D. mesomelas

Males with abdominal testes were collected during September. A lactating female and a male with scrotal testes were recorded during November at Cathedral Peak, 40 km north of GCGR in the Drakensberg (D. T. ROWE-ROWE, unpubl.).

In Malawi HANNEY (1965) took two pregnant females at the end of the wet season (March and May) and one at the beginning of the dry season (June). Foetuses numbered two to six.

G. murinus

No pregnant or lactating animals were collected. Perforate females were collected during October and November, and from March to May; males with scrotal testes during September to November; and immature animals during March.

Neither RAUTENBACH (1978) nor SMITHERS (1971) recorded any breeding data. PIENAAR et al. (1980) reported one pregnant female taken during February. The times at which adults in breeding condition and immature animals were taken in GCGR suggest that this species too breeds during summer.

M. minutoides

As the sample size is small and as no pregnant or lactating animals were collected, interpretation of the data is difficult. Perforate females were collected during May and June, males with scrotal testes during March, October and November, and immature animals during January, August, and October.

SMITHERS (1971) suggested that the species breeds throughout the year, and in Malawi HANNEY (1965) collected pregnant or lactating females during summer, autumn, and winter. The data here presented suggest that breeding occurs throughout the year.

Conclusions

The overall pattern which emerges from the reproductive data collected in GCGR is that most small mammals breed during the wet season. In the Kenya Highlands TAYLOR and GREEN (1976) concluded that food was the primary factor regulating rodent reproduction,

and rainfall the ultimate factor, by controlling food supply. A similar situation occurred in GCGR. Good rains fell during early spring each year, herbage growth following the rains was rapid, and the nutritional value of the veld (particularly green grass, inflorescences, and forbs) was highest during spring and summer; crude protein content, for example, is as high as 15 % during spring but drops to 2 or 3 % in winter (SCOTCHER et al. 1980).

A number of other authors have reported small mammal reproduction coinciding with rainfall in regions having a distinct wet season (BRAMBELL and DAVIS 1941; CHAPMAN et al. 1959; CHEESEMAN and DELANY 1979; COETZEE 1975; DELANY 1964; DE WIT 1972).

PERRIN (1980a) observed a bimodal pattern in the breeding of *R. pumilio*, with a recession in mid-summer, which he positively correlated with the erratic rainfall of the study area. Peaks in the number of births were recorded in February or March, following months of high rainfall. In areas in which rainfall is more predictable and even, *R. pumilio* breeds throughout spring and summer, e.g. in GCGR, study areas near Pretoria (BROOKS 1974; DE WIT 1972), and in the Kenya Highlands (TAYLOR and GREEN 1976).

M. varius reached a breeding peak (Fig. 4) about a month earlier than did *R. pumilio* (Fig. 5). The differences are probably related to the availability of nutritious food: *M. varius* lives entirely on invertebrates (ROWE-ROWE and MEESTER, in press), high in nutritive value, which might be available earlier in the season than is suitable plant material, which forms the bulk of the diet of *R. pumilio* in GCGR.

PERRIN (1980b) reported seasonal changes in the nutrient content of the diet of *R. pumilio*. Breeding in the species followed peaks in nutrient content of the diet. Reproduction of *O. irroratus* in the eastern Cape Province, however, was not influenced by rainfall (PERRIN 1980b). The species produces small litters throughout the year (PERRIN 1979), and as it lives on large quantities of poor quality herbage during all seasons, PERRIN (1980a) concluded that reproduction in *O. irroratus* is not directly dependent on rainfall and food with high nutritive value, and is therefore K-selected (PIANKA 1970). *R. pumilio* on the other hand produces large litters seasonally, being dependent on rainfall and nutritious food, and may be considered r-selected.

BROOKS (1974) stated that the breeding season of *R. pumilio* was restricted to the wet season, but in considering the factors which controlled reproduction, he rejected rainfall and photoperiod, and stated that only temperature and nutritive value of the diet could be involved – temperature being the most likely factor. I do not see, however, how BROOKS (1974) could have completely eliminated rainfall from his consideration, as new growth in plants and seed production (i.e. increase in nutritive value of the food) are dependent on rainfall in the known range of *R. pumilio*.

Data relating to all female *M. varius* and *R. pumilio* collected in GCGR during October and November were examined to see whether there were any differences in the pregnancy rates of animals caught at lower altitudes (< 1900 m) and those trapped at high altitudes (> 2200 m). In *M. varius* (N = 38) 83 % of the low altitude females were pregnant or lactating whereas only 35 % of those from above 2200 m were. Of the *R. pumilio* (N = 35) pregnant or lactating females comprised 45 % of the females collected at low altitudes and a mere 8 % at high altitudes. These percentages not only illustrate the phenomenon that the breeding season starts later at higher altitudes, but further emphasises the conclusion that onset of breeding occurs earlier in the season in *M. varius* than in *R. pumilio*.

Rainfall at the higher altitudes is greater than at the lower altitudes in the Drakensberg (KILLICK 1963), but temperature decreases with altitude (KILLICK 1963). The later onset of breeding amongst the two small mammal species at higher altitudes in GCGR is therefore probably due to the effect of lower temperatures.

In considering the findings of PERRIN (1980a, b), BROOKS (1974) and this study, it appears that rainfall, food, and temperature all play a part in determining the start of the breeding season. Rainfall and food are closely linked, and provided these two factors are present, temperature can further influence the timing of reproduction.

Acknowledgements

We thank PAT LOWRY who assisted with some of the field work, Mrs. T. ANDERSON who typed the manuscript, CATHY CALDER for assistance in preparing art work, and Prof. G. L. MACLEAN for translating the abstract.

Zusammenfassung

Populationsdynamik kleiner Säugetiere in den Drakensbergen von Natal, Südafrika

Giant's Castle ist ein in überwiegend grasbewachsenem Bergland mit hohen Niederschlägen gelegenes Wildreservat in Südafrika. Kleinsäuger – zwei Spitzmaus- und sechs Nagerarten – wurden hier über das ganze Jahr verteilt im Höhenbereich zwischen 1500 und 2700 m gesammelt. Für alle acht Arten wird das Geschlechterverhältnis angegeben (Tabelle). Die jahreszeitliche Änderung der Gewichtsstruktur der beiden am häufigsten gesammelten Arten, *Myosorex varius* und *Rhabdomys pumilio* (Abb. 2, 3), lassen auf jahreszeitlich beschränkte Fortpflanzung und eine Lebensdauer von 12 bis 16 Monaten schließen. Auch nach dem Reproduktionszustand der Tiere ist die Fortpflanzung auf Frühjahr und Sommer mit warmer und feuchter Witterung begrenzt. Bei den niedrigeren Temperaturen höherer Lagen setzte die Vermehrung von *Myosorex* und *Rhabdomys* erst ungefähr einen Monat später ein.

References

- BAXTER, R. M. (1977): The biology of captive *Crocidura flavescens* with reference to other southern African soricids. M. Sc. thesis, Univ. of Natal, Pietermaritzburg.
- BAXTER, R. M.; LLOYD, C. N. V. (1980): Notes on the reproduction and postnatal development of the forest shrew. *Acta Theriol.* **25**, 31–38.
- BROOKS, P. M. (1974): The ecology of the four-striped field mouse, *Rhabdomys pumilio* (Sparrman, 1784), with particular reference to a population on the van Riebeeck Nature Reserve, Pretoria. D. Sc. thesis, Univ. of Pretoria, Pretoria.
- BUCKNER, C. H. (1966): Population and ecological relationships of shrews in Tamarack bogs of southeastern Manitoba. *J. Mammalogy* **47**, 181–194.
- CHAPMAN, B. M.; CHAPMAN, R. F.; ROBERTSON, I. A. D. (1959): The growth and breeding of the multi-mammate rat, *Rattus (Mastomys) natalensis* Smith in Tanganyika Territory. *Proc. zool. Soc. Lond.* **133**, 1–9.
- CHEESEMAN, C. L.; DELANY, M. J. (1979): The population dynamics of small rodents in a tropical African grassland. *J. Zool., Lond.* **188**, 451–475.
- CHURCHFIELD, S. (1980): Population dynamics and the seasonal fluctuations in numbers of the common shrew in Britain. *Acta Theriol.* **25**, 415–424.
- COETZEE, C. G. (1975): The biology, behaviour, and ecology of *Mastomys natalensis* in southern Africa. *Bull. World Health Organ.* **52**, 637–644.
- DAVIS, R. M. (1973): The ecology and life history of the vlei rat, *Otomys irroratus* (Brants, 1827), on the van Riebeeck Nature Reserve, Pretoria. D. Sc. thesis, Univ. of Pretoria, Pretoria.
- DAVIS, R. M.; MEESTER, J. (1981): Reproduction and postnatal development in the vlei rat, *Otomys irroratus*, on the van Riebeeck Nature Reserve, Pretoria. *Mammalia* **45**, 99–116.
- DELANY, M. J. (1964): An ecological study of the small mammals in the Queen Elizabeth Park, Uganda. *Rev. Zool. Bot. Afr.* **52**, 129–147.
- DE WIT, C. (1972): An ecological study of a small mammal community with emphasis on the status of *Praomys (Mastomys) natalensis*. M. Sc. thesis, Univ. Pretoria, Pretoria.
- HANNEY, P. (1965): The Muridae of Malawi (Africa: Nyasaland). *J. Zool., Lond.* **146**, 577–633.
- KILLICK, D. J. B. (1963): An account of the plant ecology of the Cathedral Peak area of the Natal Drakensberg. *Bot. Surv. S. Afr. Mem.* **34**, Govt Printer, Pretoria.
- MEESTER, J.; HALLETT, A. F. (1970): Notes on early postnatal development in certain southern African Muridae and Cricetidae. *J. Mammalogy* **51**, 703–711.
- PERRIN, M. R. (1979): Ageing criteria and population structure of co-existing populations of *Rhabdomys pumilio* and *Otomys irroratus*. *S. Afr. J. Wildl. Res.* **9**, 84–95.
- PERRIN, M. R. (1980a): The breeding strategies of two co-existing rodents, *Rhabdomys pumilio* and *Otomys irroratus*: with a brief review of some pertinent life history ideas. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.* **1**, 383–410.
- PERRIN, M. R. (1980b): The feeding habits of two coexisting rodents, *Rhabdomys pumilio* (Sparrman, 1784) and *Otomys irroratus* Brants, 1827 in relation to rainfall and reproduction. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.* **1**, 71–89.
- PIANKA, E. R. (1970): On r- and K-selection. *Am. Nat.* **104**, 592–597.
- PIENAAR, U. DE V.; RAUTENBACH, I. L.; DE GRAAFF, G. (1980): The small mammals of the Kruger National Park. *Nat. Parks Board, Pretoria.*
- RAUTENBACH, I. L. (1976): A survey of the mammals occurring in the Golden Gate Highlands National Park. *Koedoe* **19**, 133–144.

- RAUTENBACH, I. L. (1978): The mammals of the Transvaal. Ph. D. thesis, Univ. of Natal, Pietermaritzburg.
- ROWE-ROWE, D. T.; MEESTER, J. (In press): Biology of *Myosorex varius* in an African montane region. Acta Zool. Fennica.
- SCOTCHER, J. S. B.; CLARKE, J. C.; LOWRY, P. B. (1980): The effect of fire on herbage production and quality in Giant's Castle Game Reserve. Report to Nat. Prog. Env. Sciences, CSIR.
- SMITHERS, R. H. N. (1971): The mammals of Botswana. Nat. Mus. Rhod., Mus. Mem. 4, 1-340.
- TAYLOR, K. D.; GREEN, M. G. (1976): The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. J. Zool., Lond. 180, 367-389.
- VLASÁK, P. (1980): Seasonal changes in the surface activity of the common shrew, *Sorex araneus*, (Insectivora). Věst. čs. Společ. zool. 44, 306-319.
- VOGEL, P. (1980): Metabolic levels and biological strategies in shrews. In: Comparative physiology: primitive mammals. Ed. by K. SCHMIDT-NIELSEN, L. BOLIS and C. R. TAYLOR, Cambridge: Univ. Press.
- Authors' addresses:* D. T. ROWE-ROWE, Natal Parks Board, Postbox 662, Pietermaritzburg, 3200 South Africa; and Prof. J. MEESTER, Dept. of Biological Sciences, University of Natal, Durban, 4001 South Africa

Die Chromosomen von *Microtus arvalis* (Rodentia, Microtinae)

Von ROSWITHA GAMPERL

Institut für Medizinische Biologie und Humangenetik der Universität Graz

Eingang des Ms. 21. 6. 1982

Abstract

Chromosomal studies in Microtus arvalis (Rodentia, Microtinae)

Studied C- and G-banded karyotypes of *Microtus arvalis* s. str. ($2n = 46$) from different localities in Europe. Analysis of C-bands revealed large heterochromatic blocks in the centromeric region of several small metacentric autosomes, ranging in numbers from 18 to 22. Further polymorphisms due to pericentric inversions could be demonstrated by G-banding in chromosome pairs nos. 5, 9, 17 and 18. Chromosome homologies with other Microtinae species are discussed.

Einleitung

Die Superspecies „*Microtus arvalis*“ umfaßt eine morphologisch ziemlich einheitliche Gruppe mit einem weiten Verbreitungsareal in Europa und Asien (CORBET 1978). Da wegen der geringen Unterschiede morphologische Kriterien zu einer Klassifizierung nicht immer ausreichen, wurden häufig Karyotypanalysen zur Abklärung taxonomischer Probleme herangezogen. Dabei zeigte sich, daß – im Gegensatz zu anderen Merkmalen – die Karyotypen nicht nur zwischen, sondern auch innerhalb der einzelnen Subspecies stark variieren. Während die diploide Chromosomenzahl der asiatischen und osteuropäischen Vertreter zwischen $2n = 46$ und $2n = 54$ schwankt (SAVIĆ et al. 1971; MALYGIN 1973; MALYGIN und ORLOV 1974; ŽIVKOVIĆ und PETROV 1974; ŽIVKOVIĆ et al. 1974; KRÁL 1976; BELCHEVA et al. 1977), wurden bisher aus Mittel- und Westeuropa nur Formen mit $2n = 46$ beschrieben (NIETHAMMER und WINKING 1971; KRÁL et al. 1979). Es waren vor allem die unterschiedliche Chromosomenzahl und Kreuzungsversuche mit sterilen Hybriden, die MEJER et al. (1973) zu einer Abgrenzung der Form mit $2n = 54$ als *Microtus subarvalis* von *Microtus arvalis* s. str. veranlaßten.

Auch innerhalb von *Microtus arvalis* s. str. ist der Karyotyp nicht stabil. Die Anzahl der akrozentrischen Chromosomenpaare variiert von 1 bis 12, wobei für europäische Vertreter hauptsächlich 4 Paare akrozentrischer Chromosomen angegeben werden (ORLOV und MALYGIN 1969; MALYGIN 1974; KRÁL und LYAPUNOVA 1975). Als Ursache für diesen Polymorphismus werden Umwandlungen von ursprünglich akrozentrischen zu meta- bis submetazentrischen Chromosomen durch perizentrische Inversionen vermutet. MATTHEY (1957, 1973) betrachtet innerhalb der Microtinae Karyotypen von $2n = 54-56$ mit akrozentrischen Chromosomen als ursprünglich. Nach seinen Vorstellungen waren perizentrische Inversionen und Robertsonsche Fusionen die wesentlichsten Chromosomenveränderungen, die zu einer Reihe von Chromosomenformeln mit geringerer Chromosomenzahl und geringerer Anzahl von akrozentrischen Chromosomen führten. Diese beiden Haupttrends in der Evolution der Wühlmauschromosomen bzw. der Chromosomen überhaupt lassen sich also auch innerhalb der Superspecies „*Microtus arvalis*“ nachweisen. Nach Einführung der Bänderungsmethoden im letzten Jahrzehnt wurde neben der Robertsonschen Fusion und der perizentrischen Inversion ein weiterer häufig vorkommender Mechanismus der Chromosomenevolution erfaßt: die Veränderung in Gehalt und Verteilung von konstitutivem Heterochromatin, d. s. Chromosomenabschnitte, die sich mit Hilfe der C-Bändermethode durch stärkere Anfärbung darstellen lassen und im allgemeinen genetisch inaktiv sind, d. h. nicht transkribiert werden. Daraus ergibt sich, daß Veränderungen im Heterochromatingehalt kaum Auswirkungen auf die Lebensfähigkeit haben, zum Unterschied von Veränderungen im Euchromatingehalt. Die Folge davon ist, daß im Laufe der Evolution das Euchromatin zwar umverteilt, sonst aber relativ konstant erhalten bleibt, während es im Heterochromatin nicht nur zu Umverteilungen, sondern auch zu beträchtlicher Vermehrung oder Reduktion kommen kann.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Chromosomen europäischer Vertreter von *Microtus arvalis* ($2n = 46$) mit Hilfe der Bänderungsmethoden genauer zu charakterisieren, um sie mit den Chromosomen anderer Wühlmausarten vergleichen zu können und dadurch die Chromosomenumbauten, die zur Bildung des Feldmausgenoms geführt haben, genauer bestimmen zu können.

Material und Methoden

Die Chromosomenuntersuchungen wurden an Tieren von folgenden Fundorten durchgeführt: *Microtus arvalis arvalis* aus Neumarkt (Österreich) und Eifel bzw. Osnabrück (Deutschland), *Microtus arvalis asturianus* aus Spanien.

Für die Chromosomenpräparation wurden Fibroblastenkulturen aus Ohrbiopsien angelegt. Die Zellkulturen wurden in Eagle's Medium Earle BSS, das mit 20 % fötalem Kälberserum versetzt wurde, gehalten und nach kurzer Kulturdauer mit Colcemid unterbrochen. Nach 2stündiger Colcemideinwirkung wurden die Zellen einer Hypotoniebehandlung mit 0,28%iger KCl-Lösung unterzogen, anschließend mit einem Gemisch aus Methanol und Eisessig im Verhältnis 3 : 1 fixiert und auf nasse, fettfreie Objektträger aufgetropft. Getrocknete Präparate wurden entweder der G-Bänderfärbung (nach SUMNER et al. 1971) oder der C-Bänderfärbung (nach SUMNER 1972) unterzogen.

Ergebnisse und Diskussion

Mit Hilfe der genannten Bänderungstechniken konnten mehrere Chromosomenvariationen nachgewiesen werden. Diese Unterschiede umfassen: perizentrische Inversionen der Chromosomenpaare Nr. 17 und 18 als Ursache der verminderten Anzahl von akrozentrischen Chromosomen bei *Microtus arvalis arvalis* aus Osnabrück, einen Polymorphismus der Chromosomen Nr. 5 und 9, der ebenfalls auf perizentrische Inversionen zurückzuführen ist und zu einer Änderung des Armverhältnisses führt, und Unterschiede in Anzahl und Verteilung der großen Heterochromatinblöcke im Zentromerenbereich. Einen Über-

blick über diese Unterschiede gibt die Tabelle, aus der für jeden der angeführten Fundorte ein eigenes Chromosomenmuster abgeleitet werden kann, während die drei Tiere aus Osnabrück und die beiden Exemplare aus Spanien untereinander übereinstimmende Karyogramme aufweisen. Daher könnte man – trotz der geringen Anzahl der zur Verfügung stehenden Tiere – annehmen, daß es sich dabei tatsächlich um populationspezifische Merkmale handelt. Allerdings wäre es auch möglich, daß dieselben Variationen innerhalb einer Population, und zwar mit geringerer Häufigkeit, auftreten. Diese Frage kann aber erst durch weitere Untersuchungen an einer größeren Anzahl von Tieren abgeklärt werden. An dieser Stelle soll lediglich festgehalten werden, daß es solche Polymorphismen gibt.

Tabelle

Übersicht der Karyotypunterschiede

ssp.	Fundort	Anzahl der Tiere	Anzahl d. Heterochromatinblöcke	Anzahl d. akrozent. Chrom. ohne Heterochr.	Polymorphismus der Chromosomen Nr.			
					5	9	17	18
<i>M. a. arvalis</i>	Osnabrück	3	20	0	sm/sm	m/m	m/m	m/m
<i>M. a. arvalis</i>	Neumarkt	1	18	1	sm/sm	?/?	?/?	?/?
<i>M. a. arvalis</i>	Eifel	1	22	1	sm/st	?/?	a/a	a/a
<i>M. a. asturianus</i>	Spanien	2	20	2	st/st	sm/sm	a/a	a/a

a = akrozentrisch; m = metazentrisch; sm = submetazentrisch; st = subtelozentrisch

Abb. 1 zeigt einen Vergleich des G-Bändermusters von *Microtus arvalis arvalis* aus Osnabrück mit dem von *Microtus arvalis asturianus* aus Spanien. Es besteht weitgehende Übereinstimmung mit Ausnahme der Chromosomenpaare Nr. 5, 9, 17 und 18. Die beiden metazentrischen Chromosomenpaare Nr. 17 und 18 der Exemplare aus Osnabrück lassen sich durch perizentrische Inversionen von den entsprechenden akrozentrischen Chromosomenpaaren der ssp. *asturianus* ableiten. Das Chromosomenpaar Nr. 5 unterscheidet sich durch Umlagerung eines dunkel gefärbten Bandes in Zentromerennähe. Dieses Band befindet sich bei den Osnabrücker Tieren auf dem kurzen Arm, bei der ssp. *asturianus* dagegen auf dem langen Arm. Ein dem langen Arm der submetazentrischen Form von Chromosom Nr. 5 entsprechendes G-Bändermuster findet man z. B. auch im Chromosom Nr. 1 von *Clethrionomys rufocanus* (GAMPERL 1982) oder im Chromosom Nr. 2 von *Microtus agrestis* (COOPER und HSU 1972). Ein Chromosom, das dem gesamten submetazentrischen Chromosom entspricht, ist bei *Microtus subterraneus* vorhanden, während sich bei *Arvicola terrestris* der kurze Arm von einem anderen Chromosom ableitet (eigene Ergebnisse). Daher erscheint es wahrscheinlicher, daß die submetazentrische Form dieses Chromosoms die ursprünglichere ist und die subtelozentrische Form, wie sie bei *Microtus arvalis asturianus* vorkommt, durch perizentrische Inversion daraus entstanden ist.

Ein weiterer Polymorphismus betrifft die großen Heterochromatinblöcke im Zentromerenbereich der kleinen Autosomen (Abb. 2–5). Während bei allen untersuchten Tieren die 5 großen Autosomenpaare und auch eine Reihe von den kleinen kein Heterochromatin zeigen, weisen die übrigen besonders große und intensiv gefärbte Heterochromatinblöcke in unterschiedlicher Zahl auf. Die Zahl variiert von 22 bei der ssp. *arvalis* aus der Eifel über 20 (ssp. *arvalis* aus Osnabrück und ssp. *asturianus*) bis 18 (ssp. *arvalis* aus Neumarkt). *Microtus arvalis asturianus* hat zwei akrozentrische Chromosomenpaare (Nr. 11 und 12) ohne Zentromerenheterochromatin, *Microtus arvalis arvalis* aus der Eifel und aus Neumarkt je eines (Nr. 11 bzw. Nr. 13) und *Microtus arvalis arvalis* aus Osnabrück keines. Da die Heterochromatinblöcke sowohl bei den akrozentrischen als auch bei den metazentrischen Chromosomen immer in gerader Zahl vorhanden sind, kann man annehmen, daß sie



Abb. 1. Vergleich der G-Bänder von *Microtus arvalis asturianus* (A) und *Microtus arvalis arvalis* aus Osnabrück (B)

jeweils auf homologen Chromosomen liegen. Diese ausgedehnten Heterochromatinblöcke, die an akrozentrische Chromosomen angelagert kurze Arme bilden, können ebenfalls zu einer Veränderung der ursprünglich akrozentrischen Chromosomen bzw. zu Problemen bei der Zuordnung führen.

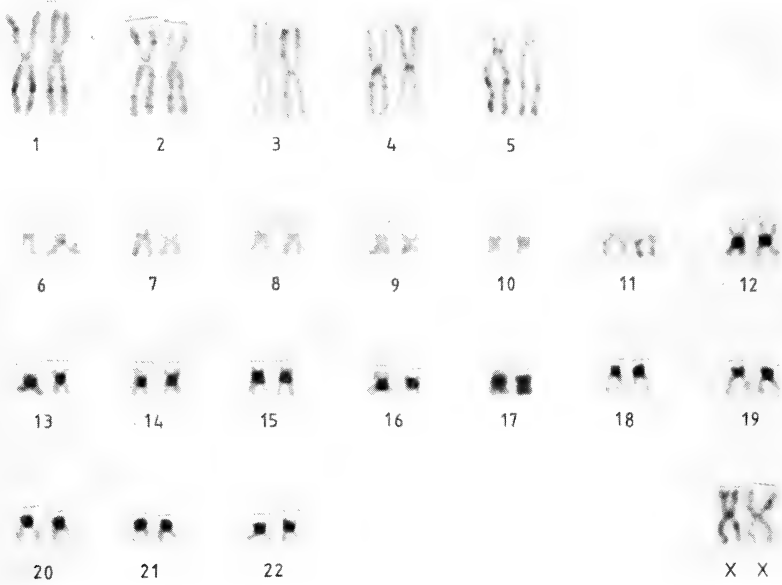


Abb. 2. C-Bänderkaryogramm von *Microtus arvalis arvalis* (♀) aus der Eifel

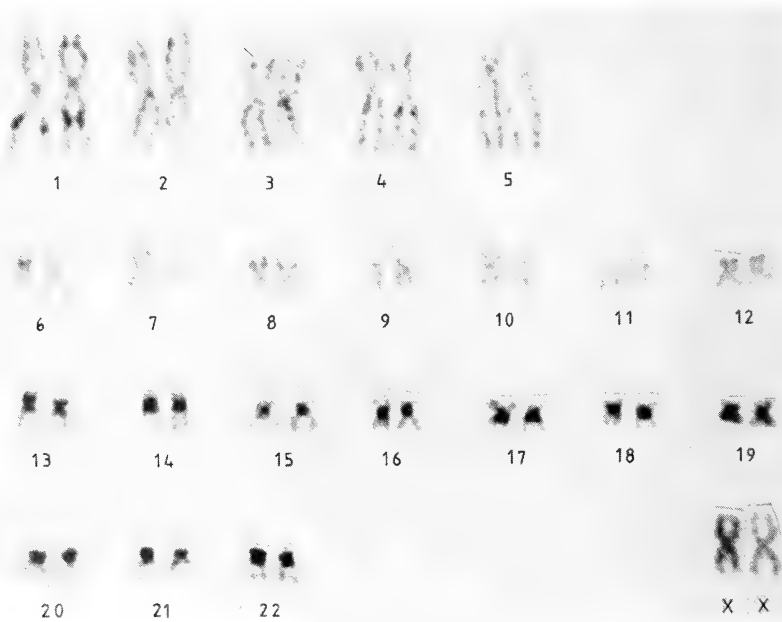


Abb. 3. C-Bänderkaryogramm von *Microtus arvalis arvalis* (♀) aus Osnabrück

Ein detaillierter Vergleich aller Chromosomen von *Microtus arvalis* mit denen anderer Wühlmausarten liegt nicht in der Absicht dieser Arbeit. Er würde sich auch wegen der vielen kleinen metazentrischen Chromosomen schwierig gestalten, da ihre G-Bänder durch die perizentrischen Inversionen gegenüber den ursprünglich akrozentrischen Chromosomen nicht nur stark verändert worden sind, sondern auch noch große Ähnlichkeiten zwischen einzelnen Chromosomenpaaren bestehen. Der Vergleich beschränkt sich daher auf die 5 großen Chromosomenpaare von *Microtus arvalis* s. str., die sich durch Robertsonsche Fusionen aus ursprünglich 20 akrozentrischen Chromosomen, wie sie noch im Karyotyp von *Clethrionomys rufocanus* vorhanden sind (GAMPERL 1982), ableiten lassen. Auch die Entstehung größerer meta- oder submetazentrischer Chromosomen bei einigen anderen Wühlmausarten, z. B. *Microtus subterraneus* ($2n = 52$, 1 großes metazentrisches und 1 großes submetazentrisches Chromosomenpaar) und *Microtus oeconomus* (FREDGA 1980) ($2n = 30$, hauptsächlich metazentrische Fusionschromosomen), läßt sich so erklären. Allerdings lassen sich die 4 großen metazentrischen Chromosomenpaare der Feldmaus nicht vollständig mit metazentrischen Chromosomen von *Microtus oeconomus* oder *Microtus subterraneus* homologisieren, da sich die neuentstandenen Chromosomen jeweils aus verschiedenen akrozentrischen Ausgangschromosomen zusammensetzen, eine Tatsache, die auf eine weitgehend unabhängige Entstehung des Feldmauskaryotyps vor allem gegenüber dem von *Microtus oeconomus* hinweist. Mit *Microtus subterraneus* hat die Feldmaus zumindest das submetazentrische Chromosom Nr. 5 gemeinsam, wobei es – wie schon oben erwähnt – intraspezifisch bei einigen der vorgestellten Tiere eine weitere Abänderung durch eine perizentrische Inversion erfahren hat. Auch die Entstehung des Chromosoms Nr. 3 kann nicht durch Robertsonsche Fusion allein erklärt werden. Es muß mindestens noch einen zusätzlichen Umbau durchgemacht haben. Der Karyotyp von *Microtus arvalis* s. str. setzt sich also nicht nur fast ausschließlich aus Chromosomen zusammen, die gegenüber den Ausgangschromosomen verändert wurden, sondern weist darüber hinaus an einigen Chromosomen (Nr. 3 und 5) noch zusätzliche Umstrukturierungen auf. Eine ähnliche Situation besteht auch bei anderen stark abgeleiteten Karyotypen, die hauptsächlich aus zweiarmigen Chromosomen bestehen (ELDER 1980).

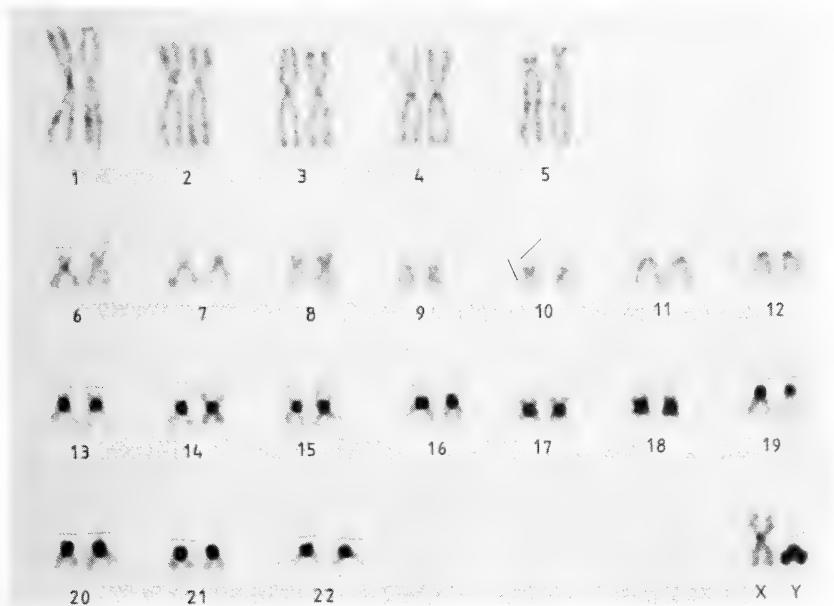


Abb. 4. C-Bänderkaryogramm von *Microtus arvalis asturianus* (♂)

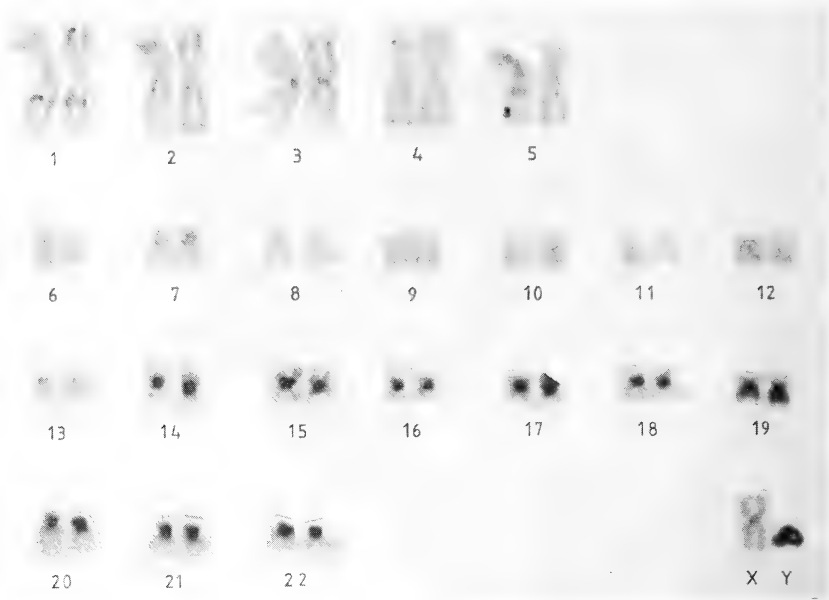


Abb. 5. C-Bänderkaryogramm von *Microtus arvalis arvalis* (♂) aus Neumarkt

Betrachtet man das C-Bändermuster der in dieser Arbeit vorgestellten Vertreter von *Microtus arvalis*, so wird auch hier ein deutlicher Unterschied gegenüber anderen Wühlmausarten offenbar (GAMPERL et al. 1982). C-Bänderstudien von weiteren Vertretern der Superspecies „*Microtus arvalis*“ wären notwendig, um herauszufinden, ob dieses bisher für Wühlmäuse einmalige Heterochromatinmuster auch bei anderen Vertretern vorkommt. Es wäre vor allem interessant zu wissen, ob das C-Bändermuster von *Microtus subarvalis* mit $2n = 54$ Chromosomen ähnlich aussieht wie das anderer „primitiver“ Wühlmäuse, z. B. der Schneemaus (BELCHEVA et al. 1980) oder der Rötelmäuse (GAMPERL 1982), d. h. mit kleinen Heterochromatinblöcken an mehr oder weniger allen Chromosomen versehen ist, oder ob es ähnlich massive Blöcke an einigen kleinen Chromosomen aufweist wie bei den hier vorgestellten Individuen von *Microtus arvalis*. Weitere G- und C-Bänderuntersuchungen von Vertretern der Superspecies „*Microtus arvalis*“ könnten daher nicht nur dazu beitragen, eine lückenlose Abfolge der Chromosomenumbauten zu konstruieren, die zur Entstehung des Karyotyps von *Microtus arvalis* s. str. geführt haben, sondern auch zusätzliche Daten zur Veränderung im Gehalt und der Verteilung von Heterochromatin im Verlauf der Evolution liefern.

Danksagung

Für die Überlassung und Bestimmung der Tiere möchte ich mich besonders herzlich bedanken bei J. NIETHAMMER, Bonn, R. SCHRÖPFER, Osnabrück, und W. SIXL, Graz.

Zusammenfassung

G- und C-Bänderkaryogramme einiger europäischer Vertreter von *Microtus arvalis* s. str. ($2n = 46$) werden beschrieben. Nach C-Bänderfärbung lassen sich ausgedehnte Heterochromatinblöcke in der Zentromerenregion einiger kleiner Autosomen darstellen. Die Zahl dieser Heterochromatinblöcke variiert bei den untersuchten Tieren von 18 bis 22. Weitere Chromosomenvariationen, die mit perizentrischen Inversionen erklärt werden können, liegen in den Autosomenpaaren Nr. 5, 9, 17 und 18 vor. – Homologien mit Chromosomen anderer Wühlmausarten werden diskutiert.

Literatur

- BELCHEVA, R. G.; PESHEV, T. H.; PESHEV, D. T. (1980): Chromosome C- and G-banding patterns in a Bulgarian population of *Microtus guentheri* Danford et Alston (Microtinae, Rodentia). *Genetica* 52/53, 45–48.
- BELCHEVA, R. G.; PESHEV, T. H.; RADJABLI, S. I. (1977): Analysis of the chromosome set in the Bulgarian population of *Microtus arvalis*. *Zoll. ŽH* 56, 315–317. (Russ.)
- COOPER, J. E. K.; HSU, T. C. (1972): The C-band and G-band patterns of *Microtus agrestis* chromosomes. *Cytogenetics* 11, 295–403.
- CORBET, G. B. (1978): The mammals of the palaearctic region. A Taxonomic review. *Brit. Mus. Nat. Hist.*
- ELDER, F. F. B. (1980): Tandem fusion, centric fusion, and chromosomal evolution in the cotton rats, genus *Sigmodon*. *Cytogenet. Cell Genet.* 26, 199–210.
- FREDGA, K.; PERSSON, A.; STENSETH, N. C. (1980): Centric fission in *Microtus oeconomus*. A chromosome study of isolated populations in Fennoscandia. *Hereditas* 92, 209–216.
- GAMPERL, R. (1982): Chromosomal evolution in the genus *Clethrionomys*. *Genetica* 57, 193–197.
- GAMPERL, R.; EHMANN, C.; BACHMANN, K. (1982): Genome size and heterochromatin variation in rodents. *Genetica* 58, 199–231.
- KRÁL, B. (1976): A species of the genus *Microtus* (Microtidae, Mammalia) new for the fauna of Bulgaria. *Zool. Listy* 24, 353–360.
- KRÁL, B.; LYAPUNOVA, E. A. (1975): Karyotypes of 46-chromosome *Microtus arvalis* (Microtidae, Rodentia). *Zool. Listy* 24, 1–11.
- KRÁL, B.; ZIMA, J.; HERZIG-STRASCHIL, B.; ŠTĚRBA, O. (1979): Karyotypes of certain small mammals from Austria. *Folia Zool.* 28, 5–11.
- MALYGIN, V. M. (1973): Karyotypes of *Microtus transcaspicus* and the role of karyological method in estimation of species independence of voles from the group *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae). *Zool. ŽH* 52, 791–794. (Russ.)
- MALYGIN, V. M. (1974): A comparative morphometric analysis of karyotypes in two geographical forms of 46-chromosome common vole, *Microtus arvalis*. *Zool. ŽH* 53, 769–778. (Russ.)
- MALYGIN, V. M.; ORLOV, V. N. (1974): Areas of 4 species of voles (superspecies *Microtus arvalis*) by karyological data. *Zool. ŽH* 53, 616–622. (Russ.)
- MATTHEY, R. (1957): Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae). *Rev. Suisse Zool.* 64, 39–71.
- MATTHEY, R. (1973): The chromosome formulae of eutherian mammals. In: *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. Ed. by A. B. CHIARELLI and E. CAPANNA. London-New York: Academic Press.
- MEJER, M. N.; MOROZ, I. M.; ORLOV, V. N.; SCHOLL, E. D. (1973): Zwillingsarten der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 49, 387–402.
- NIETHAMMER, J.; WINKING, H. (1971): Die spanische Feldmaus (*Microtus arvalis asturianus* Miller, 1908). *Bonn. Zool. Beitr.* 22, 220–235.
- ORLOV, V. N.; MALYGIN, V. M. (1969): Two forms of the 46-chromosome *Microtus arvalis* Pall. In: *The mammals: Evolution, karyology, taxonomy, fauna*. Ed. by N. N. VORONTSOV. Novosibirsk: Acad. Sci. USSR. (Russ.)
- SAVIĆ, I.; SOLDATOVIĆ, B.; DULIĆ, B. (1971): Prilog poznavanju kariotipa vrste *Microtus arvalis* Pallas, 1779 (Rodentia, Microtidae) iz Vojvodine. *Arh. Biol. Nauka, Beograd* 23, 27P–28P.
- SUMNER, A. T. (1972): A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Exp. Cell Res.* 75, 304–306.
- SUMNER, A. T.; EVANS, H. J.; BUCKLAND, R. (1971): New technique for distinguishing between human chromosomes. *Nature New Biol.* 232, 31–32.
- ŽIVKOVIĆ, S.; PETROV, B. (1974): Record of a vole of the *Microtus arvalis* group with 54 chromosomes (*Microtus subarvalis* Meyer, Orlov et Skholl, 1972) in Yugoslavia and comparison of its karyotype with that of *Pitymys felteni* Malec et Storch, 1963 (Rodentia, Mammalia). *Genetika* 6, 283–288.
- ŽIVKOVIĆ, S.; RIMS, D.; RUŽIĆ, A.; PETROV, B. (1974): Cytogenetical characteristics, taxonomic status and distribution of the voles with 46 and 54 chromosomes of the *Microtus arvalis* group in Yugoslavia (Rodentia, Mammalia). *Arh. Biol. Nauka, Beograd* 26, 123–124.

Anschrift der Verfasserin: Dr. ROSWITHA GAMPERL, Institut für Medizinische Biologie und Human-genetik der Universität Graz, Harrachgasse 21/8, A-8010 Graz, Österreich

Feeding behavior and diets of Neotropical water rats, genus *Ichthyomys* Thomas, 1893

By R. S. VOSS, J. L. SILVA L. and J. A. VALDES L.

*Museum of Zoology, University of Michigan, U.S.A. and Instituto de Zoologia Tropical,
Universidad Central de Venezuela*

Receipt of Ms. 18. 8. 1982

Abstract

Observations of the feeding behavior of captive animals and dissections of the digestive tracts of kill-trapped specimens suggest that Neotropical water rats of the genus *Ichthyomys* regularly consume a wide variety of aquatic organisms, chiefly arthropods, and are not so piscivorous as their name implies. Behavioral and dietary data further indicate that crabs of the family Pseudothelphusidae may be an important food source for lowland populations of water rats; highland populations of *Ichthyomys*, however, may be largely insectivorous.

Introduction

Semiaquatic rats of the genus *Ichthyomys* are among the most unusual of Neotropical mammals, but few reliable data on their ecology or habits are available. A single fish contained in the stomach of the holotype of *I. stolzmanni*, a Peruvian form, led THOMAS (1893a, b) to infer that the rodent was piscivorous; subsequent authors have therefore referred to species of *Ichthyomys* as Fish-Eating Rats, and have even attributed the alimentary habits implied by this dubious sobriquet to other, related cricetine genera whose diets are wholly unknown. In this note we report observations on the feeding behavior of two captive specimens of *Ichthyomys*, present data on stomach contents of wild-caught examples, and discuss the probable trophic role of these rats in Neotropical streams and rivers.

Feeding behavior

The two captive animals from which our behavioral observations derive are examples of *Ichthyomys pittieri* (HANDLEY and MONDOLFI 1963). The holotype of *I. pittieri* was collected in 1958 from a small, clear mountain stream (Fig. 1) flowing through evergreen rainforest in the Cordillera de la Costa of Estado Aragua, Venezuela (BEEBE and CRANE 1947 describe the local ecology), but efforts by numerous collectors over the following 22 years failed to secure any additional specimens. In 1979 VOSS revisited the type locality and took a single adult male water rat (MBUCV [= Museo de Biología, Universidad Central de Venezuela; Caracas] I-2776), the second known specimen, in a National live trap set in shallow water beneath an overhanging rootmat at 925 m elevation. The animal was kept alive for five days in the laboratories of the Universidad Central de Venezuela at Estacion Biologica Rancho Grande. That its behavior might be observed, the rat was placed nightly in a glass 50 gallon terrarium filled to a depth of several centimeters with local soil and provided with a large, shallow enamel pan containing 1–2 cm of tap water. Food items, collected from local streams, were placed in the water or were offered the rodent with forceps. Observations totalling about 10 hours were made shortly after dusk by artificial

light on five consecutive nights. Movements and noises outside the tank elicited no apparent response from the rat. Behaviors described below were exhibited repeatedly by the animal during its period of confinement, and are here reported as though comprising a typical feeding sequence.



Fig. 1. The type locality of *Ichthyomys pittieri* in the Cordillera de la Costa, Estado Aragua, Venezuela 10° 21' N, 67° 41' W; the portion of the stream shown in the photograph is at approximately 900 m elevation (photogr. by P. KAARAKKA)

Upon entering the water-filled pan, the rat invariably lowered its muzzle in such a way that the tips of the mystacial vibrissae were brought in contact with the bottom of the container and began to move swiftly about in the water with the ventrally-directed whiskers sweeping a broad path before it. This evidently purposive searching behavior, characterized by direct and close application of vibrissae to substrate, was never observed while the rat was outside of water. Live prey items were attacked when they moved after having been touched by vibrissae; struggling items underfoot, however, were usually ignored as were most items (dead or alive) that did not move when touched by whiskers. Small prey (15–20 mm or less in length) were seized with the forepaws and bitten repeatedly until subdued. Usually, such diminutive items were eaten *in situ*, the rat typically crouching on its hindquarters in the shallow water with the prey held between its forepaws. Pieces of the morsel were bitten off rapidly, chewed and swallowed until

no more remained. Caddisfly (Trichoptera: Hydropsychidae), stonefly (Plecoptera: Perlidae), dragonfly (Odonata: Libellulidae) and small dobsonfly (Megaloptera: Corydalidae) larvae were eaten in this way.

Larger prey elicited other, conspicuously different responses from the rat. Tadpoles (unidentified, to 50 mm), fishes (Characidae: *Creagrutus beni*, to 55 mm standard length) and large dobsonfly larvae (to 65 mm) were pinned to the bottom of the pan with the forepaws, bitten repeatedly until moribund, and then carried out of the water to be consumed on dry land. Securing and eating large prey were often lengthy processes. Slippery animals (fish and tadpoles) appeared difficult to capture, even in the very shallow water of the pan. Dobsonfly larvae were difficult to subdue, and the rat acted several times

as thought it had been bitten while attacking these large and formidable insects. Once carried out of the water, large prey items were held pressed to the substrate with the forepaws, seized with the incisors, and torn apart by powerful, backward jerks of the head and neck. Prey of all kinds were thoroughly comminuted by the incisors and only briefly chewed.

Behaviors described above seemed to vary chiefly with prey size inasmuch as similar responses were elicited by similar-sized prey of several species. Freshwater crabs (Pseudothelphusidae, to 50 mm carapace width), however, were attacked, subdued and



Fig. 2. *Ichthyomys pittieri* (the Rancho Grande specimen) eating a crab. Fragments of previous meals litter the foreground (photogr. by P. KAA-RAKKA)

eaten in a distinctive, stereotyped manner. When encountered by the rat, crabs usually reacted by raising and spreading their open chelae. The rodent always attacked immediately, darting at the crab with swift, lunging movements of forepaws and head until one of the claws and then the other were pinned to the substrate and bitten off at the base. The rat then seized the carapace with its forepaws (Fig. 2) and, tipping it from side to side, bit off the remaining walking legs; afterwards, the crustacean was turned upside down and the exoskeleton opened with powerful bites through the posterior margins of the carapace and abdomen. With lower incisors and tongue, the rat scooped out gills, muscle and viscera and then discarded the empty shell (Fig. 3). If the crab was a large one, the rat would frequently bite open the proximal segments of each of the detached walking legs and eat the enclosed muscle. Because the rat was sacrificed shortly after it had eaten several crabs, Voss was able to confirm by dissection that only gills, muscle and viscera had been consumed; the few small exoskeletal fragments contained in the gut would not have been identifiable had their source been unknown.

The Rancho Grande water rat evinced marked preferences for some of the aquatic organisms offered it but completely refused others. Crabs were always accepted and were eaten immediately, as were dobsonfly and dragonfly larvae. Fishes and tadpoles, however, while invariably killed and carried out of the water, were seldom eaten completely. Sometimes the rat would eat a small portion, from fishes near the caudal peduncle, from tadpoles the tail tip. Often, however, the fish or tadpole was simply carried outside the pan, dropped, and subsequently ignored. The rodent appeared unable to capture live *Colostethus collaris* (Dendrobatidae), a locally ubiquitous streamside frog, but would accept and eat dead frogs when these were provided. By contrast, *Pachychilus laevisimus* (Pachychilidae), an abundant local freshwater snail, was never eaten by the rat even when shells had been crushed prior to presentation.

The Rancho Grande rat fed voraciously; during one typical 75 minute foraging bout the rodent consumed a total of two frogs, six crabs, five dobsonfly and two stonefly larvae, and one caddisfly and one dragonfly larva.

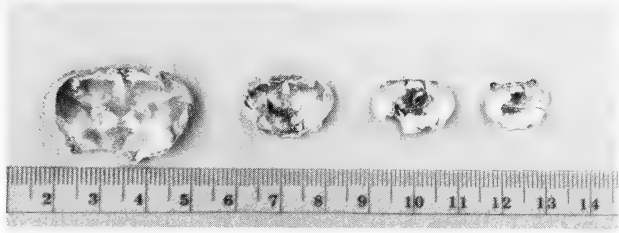


Fig. 3. Carapaces of pseudoscorpion crabs eaten by the Rancho Grande water rat; scale in cm (photogr. by P. KAARAKKA)

The second live example of *Ichthyomys* (MBUCV I-2803) for which we have some behavioral information was collected by SILVA and VALDES at an elevation of 700 m on the northern slopes of the Cordillera de la Costa above Naiguata, Distrito Federal, Venezuela. The capture site occupies a zone of transition between the dry forests of the lower slopes and the wet forests of the higher slopes of the sierra (see STEYERMARK and HUBER 1978 for a description of local phytophysiology). The rat was captured by hand in the early afternoon as it was eating a crab (*Neopseudoscorpion fessor*) at the edge of a cement overflow canal that drained a nearby water collecting tank. The animal was maintained alive in a small wire cage for two days in the field, but died of unknown causes shortly after being transported to Caracas.

The Naiguata rat was offered local frogs (*Colostethus* sp.) and crabs (*N. fessor* and *Eudaniella ranchograndensis*). Only the crustaceans were accepted, and the sequence of rat/crab behavioral interactions observed by SILVA and VALDES were strikingly similar to those already described for the Rancho Grande rat: the rodent pinned the crab's chelae with its forepaws and then severed the limbs near their articulation to the carapace with its incisors; afterwards, the remaining four pairs of walking legs were detached, and the carapace inverted and opened with bites through the caudal margin; the soft contents both of the carapace and of the proximal limb segments were eaten. Over the two day period during which it was maintained in the field, the Naiguata rat killed and ate a total of 13 *N. fessor*, each of about 40 mm carapace width, and 1 *E. ranchograndensis* 54 mm in width. The rodent was frozen soon after its death; dissection of the digestive tract revealed that, like the Rancho Grande rat, the Naiguata specimen had ingested only a few small exoskeletal fragments.

Dissections

Additional dietary data are available from ten kill-trapped specimens: *Ichthyomys hydrobates* (Venezuela, Merida; UMMZ [= University of Michigan Museum of Zoology; Ann Arbor] 156375), *I. soderstromi* (Ecuador, Pichincha; AMNH [= American Museum of Natural History; New York] 64624), *I. tweedii* (Ecuador, Pichincha; UMMZ 126300, 155782-155788). Complete alimentary tracts were dissected from fluid-preserved carcasses and their contents removed to 70 % ethanol. Macroscopically distinctive prey fragments (tergites, antennae, mouthparts, legs, gills, etc.) were sorted and identified by matching them with corresponding parts of intact specimens collected from streams; invertebrates thus identified as prey were sent to specialists for taxonomic determination. After removal of larger fragments, the finely-masticated residuum in each gut was cleared in potassium hydroxide and hydrogen peroxide and stained with alizarine in order to heighten optical contrasts between vertebrate bone fragments (if present) and the non-osseous tissues of invertebrates.

All digestive tracts examined contained abundant arthropod exoskeletal fragments. Eight of ten tracts contained Arthropoda exclusively, but two (of *I. tweedii* from western Ecuador) contained also teeth and bone fragments of small fishes (Teleostei: Characidae). The single specimen of *I. hydrobates* from Venezuela contained stonfly (Perlidae), cad-

disfly (Hydropsychidae), and dragonfly (Aeshnidae) larvae in its gut, while the stomach and intestines of one *I. soderstromi* specimen from Quito contained only unidentifiable insect fragment. Dobsonfly larvae (Corydalidae), crabs (Pseudothelphusidae) and semiaquatic cockroaches (Orthoptera: Blattidae) together comprised 95 % of the pooled stomach contents of eight *I. tweedii* from the Andean foothills of western Ecuador. While occasional, isolated plant fragments were encountered in the digestive tracts of some specimens, no obviously masticated boli of vegetable material or other evidences of deliberate herbivory were discovered.

Discussion

Fishes are eaten, at least occasionally, by some species of *Ichthyomys*, but data reported in this note suggest that these water rats regularly consume a wide variety of other aquatic organisms, chiefly arthropods, and are not so exclusively piscivorous as their name implies. In fact, these rodents might, in lowland situations, as appropriately be regarded as cancrivorous. That crabs constitute a regular item in the diet of *I. pittieri* is strongly suggested by the very similar, stereotyped behavioral responses elicited by crabs from rats of this species collected over 100 km apart. That crabs are also eaten by other lowland forms of *Ichthyomys* is demonstrated by their occurrence in the digestive tracts of *I. tweedii* from western Ecuador.

The lotic waters of the Neotropical lowlands are rife with decapod Crustacea, and it would be remarkable indeed if these invertebrates were not often included in the diets of carnivorous semiaquatic mammals such as water rats. Shrimps and crayfishes as well as crabs are abundant in the swamps and slower-moving watercourses of the coastal plains and river basins, but in the rocky brooks and streams of the Andean foothills and associated sierras from which most examples of *Ichthyomys* have been taken, the dominant decapods are crabs of the family Pseudothelphusidae (PEARSE 1911; HOLTHUIS 1959; FITTKAU 1964; PATRICK 1966; RODRIGUEZ 1980). Pseudothelphusids are conspicuous elements of the faunas of streams in which they occur. Small crabs frequent the wet streambanks and shallow riffles where they can be observed foraging at all hours; adults appear to be more nocturnal in their habits, and can be discovered at the bottoms of deep pools, beneath rocks and in excavated burrows along the water's edge or even wandering far from streams (CRANE 1949; WEIBEZAHN 1952; VOSS, unpubl. field notes). Armed with formidable crushing or cutting chelae, even small pseudothelphusids can deliver a painful pinch, and it is not surprising that the live *Ichthyomys* specimens we observed exhibited distinctive behaviors for despatching these crustaceans.

While crabs may comprise an important item in the diets of *Ichthyomys* populations in neotropical lowland and foothill situations, however, it is unlikely that they do so at very high elevations from which decapods may regularly be absent. Of 58 streams sampled by the senior author in the course of fieldwork from 1978 to 1980 in Ecuador and Venezuela, decapod crustaceans were found to be present in 26 watercourses sampled below 1500 m elevation, but were not encountered in 29 streams sampled above 1700 m; the highest elevation at which decapods were taken was at 1643 m in western Ecuador. Similarly, PEARSE (1916) recorded four species of *Pseudothelphusa* from streams in the foothills of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia between 770 and 1540 m, but found no decapods in the cold brooks at 2550 m in the same mountains. In Venezuela, Pseudothelphusid crabs are the only decapods that occur regularly at elevations above 500 m, but records from altitudes exceeding 2000 m are apparently unknown (RODRIGUEZ 1980). Some highland populations of *Ichthyomys* as, for example, *I. soderstromi*, might therefore be almost exclusively insectivorous, and in this respect may resemble species of related cricetine genera that also inhabit streams at high elevations (HOOPER 1968; VOSS, in prep.).

Acknowledgements

For advice and assistance we express our thanks and appreciation to PEDRO DURANT, FRANCISCO FERNANDEZ, FRANCISCO MAGO, EDGARDO MONDOLFI, GONZALO MEDINA, JUHANI OJASTE and ROGER PEREZ in Venezuela, and to CARLOS AGUIRRE, SERGIO FIGUERRA, MIGUEL MORENO and FERNANDO ORTIZ in Ecuador. The Instituto de Zoología Tropical (Universidad Central de Venezuela), the Grupo de Ecología Animal (Universidad de los Andes, Mérida) and the Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (Quito) extended the senior author support and hospitality during fieldwork from 1978 to 1980.

We are grateful to R. M. BAILEY, J. B. BURCH, A. G. KLUGE, R. W. BAUMANN, O. S. FLINT and L. K. GLOYD for identifying non-mammalian specimens reported here. Partial financial support for the fieldwork was provided by grants from the National Science Foundation (DEB 7910189 to R. S. VOSS and P. MYERS), the University of Michigan, the American Museum of Natural History, the Explorer's Club and the Society of Sigma Xi.

Zusammenfassung

Ernährungsweise und Nahrung der neotropischen Wasserratte, Genus Ichthyomys Thomas, 1893

Beobachtungen an gefangenen Tieren und Untersuchungen am Verdauungstrakt von Museumsmaterial ergaben, daß neotropische Wasserratten der Gattung *Ichthyomys* gewöhnlich eine große Vielfalt aquatischer Organismen verzehren, hauptsächlich Arthropoden. Sie sind demnach nicht in dem Maße piscivor, wie aus dem Namen zu schließen ist. Die Beobachtungen und Nahrungsanalysen weisen außerdem darauf hin, daß für die Flachland-Populationen Crustaceen der Familie Pseudothelphusidae eine bedeutende Nahrungsquelle darstellen. Hochland-Populationen von *Ichthyomys* scheinen demgegenüber stärker insectivor zu sein.

References

- BEEBE, W.; CRANE, J. (1947): Ecology of Rancho Grande, a subtropical cloud forest in northern Venezuela. *Zoologica* 32, 43–60.
- CRANE, J. (1949): Fresh-water crabs of the genus *Pseudothelphusa* from Rancho Grande, Venezuela. *Zoologica* 34, 25–30.
- FITTKAU, E. J. (1964): Remarks on limnology of central Amazon rain-forest streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 15, 1092–1096.
- HANDLEY, C. O. Jr.; MONDOLFI, E. (1963): A new species of fish-eating rat, *Ichthyomys*, from Venezuela (Rodentia: Cricetidae). *Acta Biol. Venezuelica* 3, 417–419.
- HOLTHUIS, L. B. (1959): The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). *Zool. Verh. Leiden* 44, 296 p.
- HOOPER, E. T. (1968): Habitats and food of amphibious mice of the genus *Rheomys*. *J. Mammalogy* 49, 550–553.
- PATRICK, R. (1966): Limnological observations and discussion of results. In: The Catherwood Foundation Peruvian-Amazon Expedition: Limnological and Systematic Studies. Ed. by R. PATRICK. *Acad. Nat. Sci. Philadelphia Monog.* 14, 5–40.
- PEARSE, A. S. (1916): An account of the Crustacea collected by the Walker Expedition to Santa Marta, Colombia. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 49, 531–556.
- RODRIGUEZ, G. (1980): Los Crustáceos Decápodos de Venezuela. Caracas: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
- STEYERMARK, J. A.; HUBER, O. (1978): Flora del Avila. Caracas: Publicación especial de la SVCN Vollmer Foundation y MARNR.
- THOMAS, O. (1893a): A fish eating rodent. *Natur. Sci.* 2, 286.
- THOMAS, O. (1893b): On some mammals from central Peru. *Proc. Zool. Soc. London* 23, 333–341.
- WEIBZAHN, F. H. (1952): Contribución al estudio de los cangrejos dulceacuicolas de la región Baruta-El Hatillo. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 12, 67–70.

Authors' addresses: ROBERT S. VOSS, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, MI 48109, U.S.A.; JOSE LORENZO SILVA LUGO and JULIO ANTONIO VALDES LUENGO, Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela

Untersuchungen zur Kurzzeitperiodik beim Meerschweinchen (*Cavia aperea* f. *porcellus*)¹

1. Bewegungsaktivität unter Licht-Dunkelwechsel, Dauerdunkel und Dauerlicht

Von D. BÜTTNER und FRANZISKA WOLLNIK

*Institut für Versuchstierkunde und Zentrales Tierlaboratorium
der Medizinischen Hochschule Hannover*

Eingang des Ms. 10. 6. 1982

Abstract

*Investigations on ultradian rhythms in the guinea pig (*Cavia aperea* f. *porcellus*) 1. Locomotor activity under light-dark, continuous dark and continuous light*

Studied locomotor activity of the male guinea pig (*Cavia aperea* f. *porcellus*), exposed to different light conditions.

Under a light-dark cycle (LD 12:12) the guinea pig was found to be dark-active. The main maximum of activity occurs at the beginning of the dark period and a ancillary maximum follows 8 h later.

The pattern of locomotor activity is characterized by the alternation of short activity bursts and short resting periods, mainly during the dark period. The total time of rest within 24 h summed up on an average of 6 h 11 min (± 1 h 27 min) under LD, whereby 4 h 06 min (± 1 h 14 min) of rest were spent in the light period.

After exposure to continuous dark or light the circadian rhythms were markedly reduced and the short activity bursts manifested themselves during the whole 24-h-period. The total time of rest within 24 h decreases to 4 h 45 min (± 1 h 42 min) (DD) respectively 2 h 58 min (± 1 h 50 min) (LL). Now the time of rest is evenly divided between the previous dark and light period.

Analysis of power spectra confirm the reduction of the 24-h-rhythms and the manifestation of ultradian rhythms of 1–2 h period length after exposure to continuous dark or light. Furthermore the power spectra show a 8-h-rhythm which is nearly constant under different light conditions.

Einleitung

Bisherige Beschreibungen zur Tagesperiodik der motorischen Aktivität beim Meerschweinchen beruhen fast ausschließlich auf Freilandbeobachtungen domestizierter Tiere *Cavia aperea* f. *porcellus* (KING 1956) oder freilebender Arten der Gattungen *Cavia* (FUCHS 1980), *Microcavia* und *Galea* (ROOD 1972; PEARSON 1951).

Unter Freilandbedingungen werden diese Spezies als überwiegend dämmerungsaktiv beschrieben; jeweils mit dem Lichtwechsel ist eine allgemeine Aktivitätszunahme zu beobachten. Starke Sonneneinstrahlungen während der Mittagsstunden werden besonders gemieden.

Eine Registrierung der Bewegungsaktivität von *Cavia aperea* f. *porcellus* unter Laborbedingungen und an Einzeltieren, jedoch unter konstanten Lichtverhältnissen, wurde von NICHOLLS (1926) durchgeführt. Sie beschreibt die Tiere als nahezu ständig aktiv und stellt keine tageszeitlichen Veränderungen der Aktivität fest. Dieser Befund erscheint uns

¹ Unterstützt durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft SFB 146.

bemerkenswert, da andere Nagerspezies unter standardisierten Laborbedingungen eine ausgeprägte Circadianperiodik aufweisen (ASCHOFF 1962).

Ziel dieser Arbeit war es daher, die Bewegungsaktivität des Hausmeerschweinchens kontinuierlich zu erfassen und nach verschiedenen Verfahren zu analysieren. Die Untersuchungen beschränken sich auf einzeln gehaltene männliche Tiere, um soziale Interaktionen und Einflüsse durch den Geschlechtszyklus auszuschließen.

Material und Methode

Für die Untersuchungen standen insgesamt 12 männliche Meerschweinchen (*Cavia aperea f. porcellus*) im Alter von 2–5 Monaten aus der hauseigenen Kolonie zur Verfügung. Die Tiere waren vor Beginn der Messungen in Gruppenhaltung (Haltungsboxen $50 \times 75 \times 20$ cm) unter standardisierten Laborbedingungen (Raumtemperatur 20 ± 1 °C, 55 ± 5 % relative Luftfeuchtigkeit, Futter (Herilans-Haltung) und Wasser aus Trinkflaschen ad lib., Weichholzgranulat und Heu als Einstreu, Licht-Dunkelwechsel [12:12; 6.00–18.00]) aufgewachsen.

Für die Messungen wurden die Tiere in eine Klimakammer von 2×2 m Grundfläche mit gleichen klimatischen Verhältnissen überführt und einzeln in Makrolonkäfigen (Typ IV, $34 \times 55 \times 20$ cm) gehalten. Die Beleuchtung erfolgte bei Haltung im Licht-Dunkelwechsel und Dauerlicht durch eine 65-W-Leuchtstoffröhre, bei Haltung im Dauerdunkel durch eine 60-W-Rotlichtlampe.

Die Messungen begannen erst nach ausreichender Adaptation der Tiere (3–4 Wochen) an die neue Umgebung. Die Bewegungsaktivität wurde registriert. Da immer nur 4 Tiere zur gleichen Zeit erfaßt werden konnten, erfolgten die Messungen nacheinander an 3 Gruppen mit jeweils 4 Tieren.

Zwei Gruppen setzten sich aus Tieren im Alter von 4–5 Monaten zusammen. Die dritte Gruppe enthielt etwas jüngere Tiere im Alter von 2 Monaten. Da sich zwischen den beiden Altersgruppen keine Unterschiede in der Bewegungsaktivität feststellen ließen, werden sie in der weiteren Beschreibung zusammengefaßt.

Alle drei 4er-Gruppen wurde bei Haltung unter Licht-Dunkelwechsel (LD 12:12) und unter Dauerdunkel gemessen, eine der Gruppen zusätzlich unter Dauerlicht. Die Meßperioden umfaßten jeweils 5 Tage. Wegen eines technischen Ausfalls konnte eine Gruppe unter Licht-Dunkelwechsel nur 4 Tage gemessen werden. Die Messungen erfolgten nicht unmittelbar nach dem Beleuchtungswechsel, sondern erst nach einer Adaptationszeit von 10–12 Tagen.

Die Bewegungsaktivität wurde durch einen kapazitiven Bewegungsaufnehmer erfaßt, der sich unter dem Kunststoffkäfig befindet und ein der Bewegung proportionales Gleichspannungssignal liefert. Dieses Signal wird über einen A/D-Wandler von einem Kleinrechner in 10-Intervallen abgefragt, zu 5-min-Mittelwerten verrechnet und abgespeichert. Parallel dazu wurde die Bewegungsaktivität auch über einen Papierschreiber aufgezeichnet, um eventuelle Störungen schon während der Meßperiode bemerken zu können.

Die verwendeten kapazitiven Bewegungsaufnehmer sind zwar eichbar, jedoch hängt das Gleichspannungssignal auch stark vom Körpergewicht der Tiere ab. Um die Tiere dennoch direkt miteinander vergleichen zu können, wurden die Meßwerte jedes Tieres vor der weiteren Auswertung bezüglich seiner mittleren Aktivität über die gesamte Meßperiode (100%-Wert) normiert.

Ergebnisse

Tagesprofil der Bewegungsaktivität unter Licht-Dunkelwechsel

Abb. 1 zeigt den tageszeitlichen Verlauf der Bewegungsaktivität beim Meerschweinchen unter Licht-Dunkelwechsel (LD 12:12). Für das Tagesprofil wurden aus den abgespeicherten 5-min-Werten jeweils 30-min-Mittelwerte berechnet und die zeitgleichen Werte von 12 Tieren und 5 bzw. 4 Meßtagen gemittelt. Die senkrechten Linien geben die Standardabweichung zwischen den Tieren an. Der 100%-Wert der Skala entspricht der mittleren Aktivität über die gesamte Meßperiode.

Während der Dunkelphase ist allgemein eine höhere Aktivität zu beobachten, die mit einem auffälligen Aktivitätsgipfel beim Ausschalten des Lichtes einsetzt. Ein zweiter, weniger ausgeprägter Gipfel ist etwa 3–4 h vor dem Einschalten des Lichtes zu erkennen. Nach Einschalten des Lichtes ist die Aktivität am geringsten, erst zum Abend hin nimmt sie langsam wieder zu. Im Mittel entfallen bei den 12 Tieren 63 % der Gesamtktivität auf die Dunkelphase und 36 % auf die Lichtphase (Standardabweichung $s = \pm 8$ %).

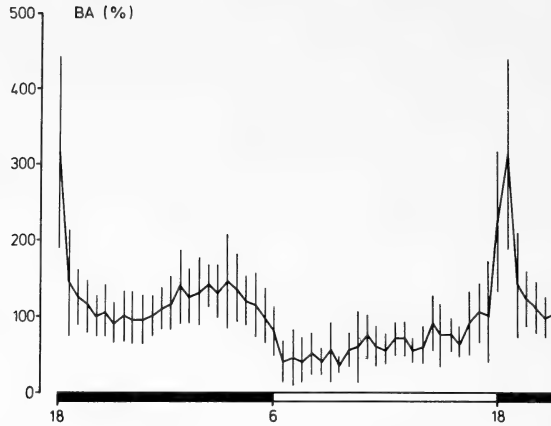


Abb. 1. Tageszeitlicher Verlauf der Bewegungsaktivität beim Meerschweinchen. Jeder 30-min-Wert stellt das Mittel aus 4 bzw. 5 Meßtagen mit 12 Tieren dar. Die senkrechten Linien geben die Standardabweichung zwischen den Tieren an. Der 100%-Wert der Skala entspricht der mittleren Aktivität über die gesamte Meßperiode

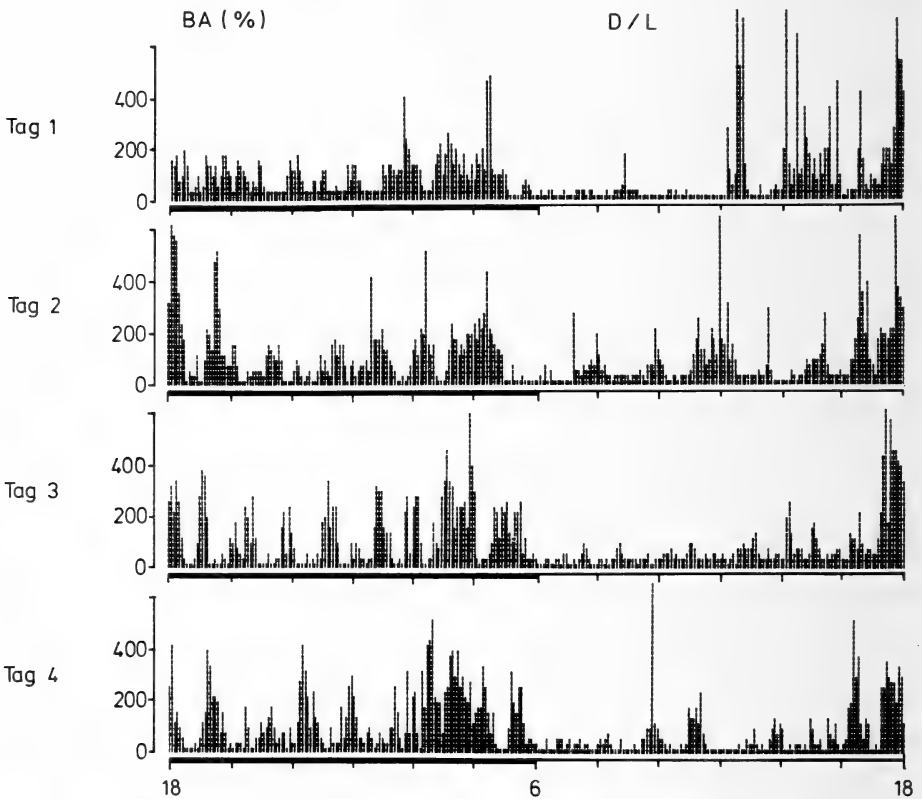


Abb. 2. Bewegungsaktivität eines Tieres über 4 Tage bei Licht-Dunkelverhältnissen. Das Histogramm zeigt 5-min-Mittelwerte; der 100%-Wert der Skala entspricht der mittleren Aktivität des Tieres innerhalb der Meßperiode. Die Dunkelphasen sind durch waagerechte schwarze Balken gekennzeichnet

Einzelregistrierungen der Bewegungsaktivität unter verschiedenen Lichtverhältnissen

Bei Verwendung feiner Zeitraster wird deutlich, mit welcher Regelmäßigkeit sich beim Meerschweinchen Perioden der Ruhe und der Aktivität kurzfristig abwechseln. An den Einzelregistrierungen eines Tieres unter den verschiedenen Lichtverhältnissen lassen sich auffällige Unterschiede im Muster der Bewegungsaktivität beobachten.

Licht-Dunkelwechsel

Abb. 2 zeigt die Einzelregistrierungen eines Tieres über 4 Tage mit einem Licht-Dunkelwechsel von 12:12 Stunden, wobei jeder Histogrammbalken einen 5-min-Mittelwert darstellt. Der 100%-Wert entspricht der mittleren Aktivität des Tieres über die jeweilige Meßperiode. Auch hier ist die allgemeine Steigerung der Aktivität während der Dunkelphase zu bemerken. Einzelne Aktivitätsschübe, die durch kurze Ruhephasen voneinander

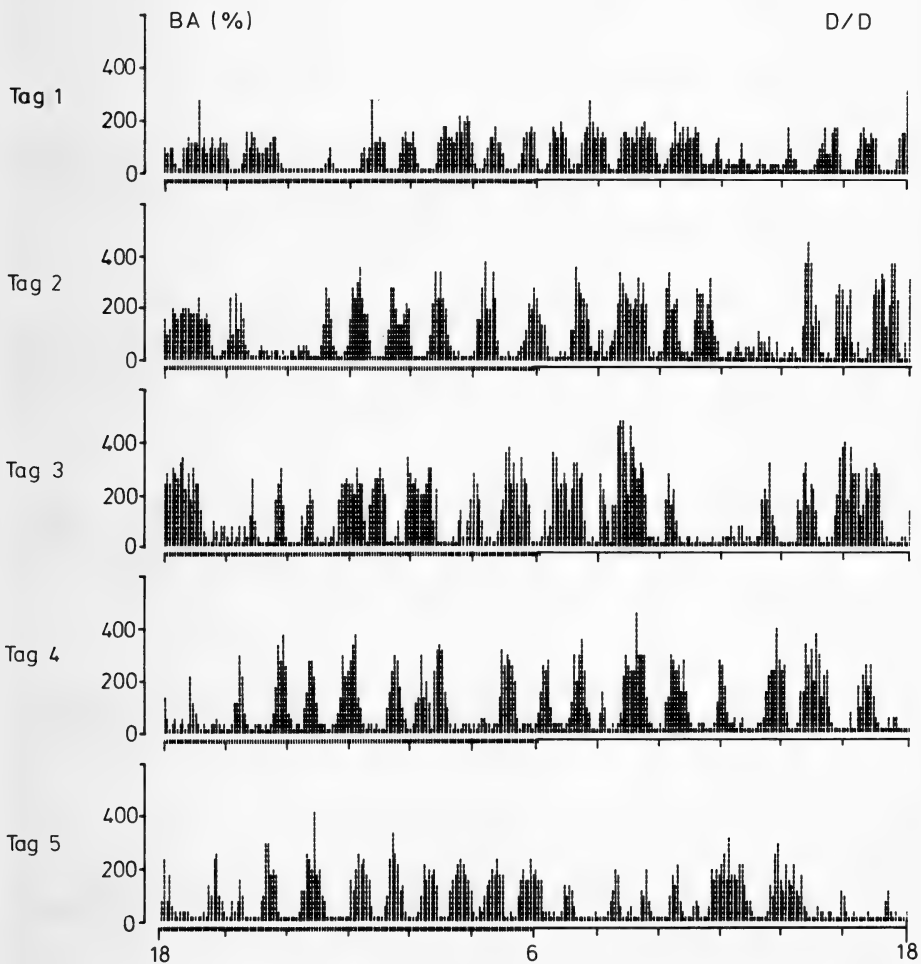


Abb. 3. Bewegungsaktivität des Tieres von Abb. 2 über 5 Tage bei Dauerdunkel. Das Histogramm zeigt 5-min-Mittelwerte; der 100%-Wert der Skala entspricht der mittleren Aktivität des Tieres innerhalb der Meßperiode. Die Dunkelphasen des ursprünglichen Lichtwechsels sind durch waagerechte schraffierte Balken gekennzeichnet

getrennt sind, folgen im Abstand von etwa 1–2 h aufeinander. Der dritte Tag zeigt diese Aktivitätsschübe besonders deutlich. Während der Lichtphase ist die Bewegungsaktivität stark gedämpft und steigt erst zur Dunkelphase hin wieder an. Kurz vor den Lichtwechseln fällt eine Verdichtung der Aktivität auf.

Dauerdunkel

Bereits nach zweiwöchiger Adaptation an die Haltung unter Dauerdunkel (D/D) ergeben sich wesentliche Änderungen im Aktivitätsmuster. Abb. 3 zeigt eine Einzelregistrierung über 5 Tage vom selben Tier wie in Abb. 2. Die einzelnen Aktivitätsschübe treten regelmäßiger auf und sind von den Phasen, in denen nur Kleinaktivitäten registriert werden, deutlich abgesetzt. Der Abstand zwischen den Aktivitätsphasen beträgt 1–2 h. Lediglich in den ersten drei Tagen fallen in der Mitte der früheren Licht- bzw. Dunkelphase einzelne Aktivitätsschübe aus. Die frühere 24-h-Periode ist weitgehend aufgelöst. Im 3. bis 5. Tag ist eine weitere schwache, rhythmische Komponente erkennbar. Sie kommt in

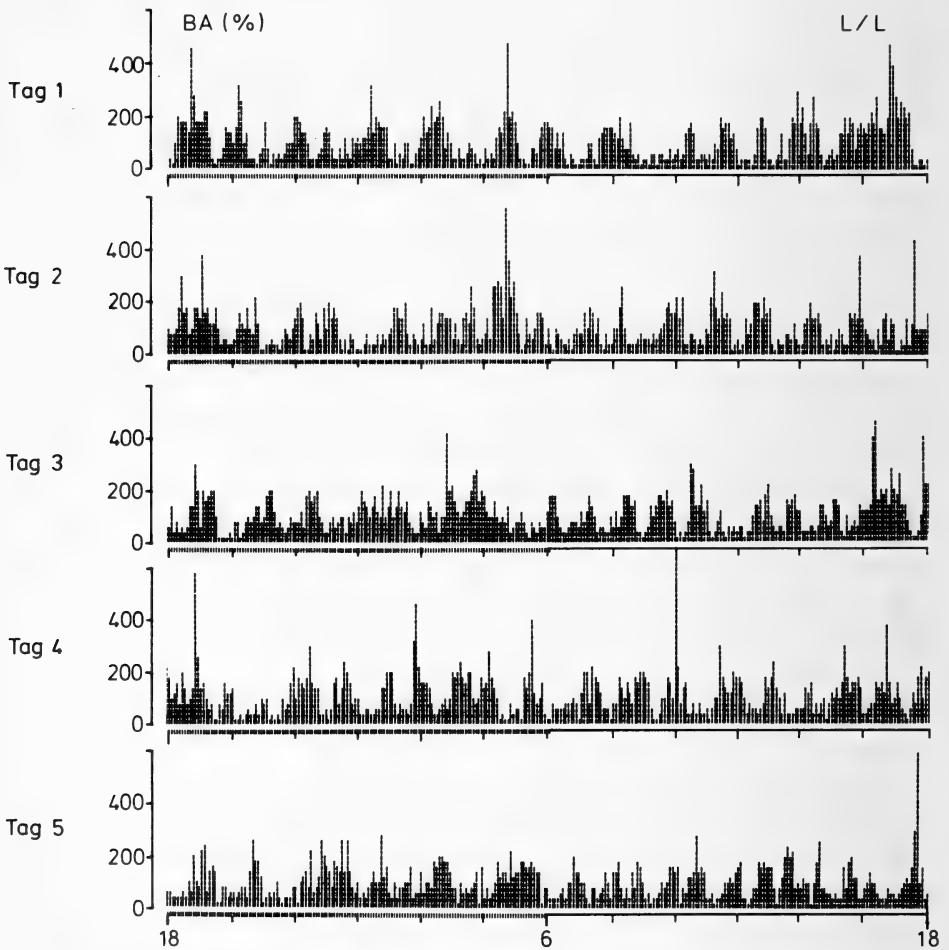


Abb. 4. Bewegungsaktivität des Tieres von Abb. 2 und 3 über 5 Tage bei Dauerdunkel. Das Histogramm zeigt 5-min-Mittelwerte; der 100%-Wert der Skala entspricht der mittleren Aktivität des Tieres innerhalb der Meßperiode. Die Dunkelphasen des ursprünglichen Lichtwechsels sind durch waagerechte schraffierte Balken gekennzeichnet

der Verstärkung eines Aktivitätsschubes und gleichzeitigen Abschwächung des nachfolgenden Schubes im Abstand von 8 h zum Ausdruck.

Dauerlicht

Bei Haltung im Dauerlicht (L/L) bleiben die Aktivitätsschübe ähnlich regelmäßig wie im Dauerdunkel. In Abb. 4 sind wiederum die Einzelregistrierungen desselben Tieres wie in Abb. 2 und 3 wiedergegeben. Die einzelnen Aktivitätsphasen sind etwas breiter und nicht so deutlich voneinander abgesetzt wie bei der Haltung im Dauerdunkel. Zwischen den Aktivitätsschüben liegen häufig kleinere Aktivitäten. Eine Circadianperiodik ist nicht erkennbar.

Gesamtruhezeit über 24 h

Als Ruhephase wird ein 5-min-Mittelwert definiert, der unter 20 % des Gesamtmittels der Bewegungsaktivität liegt. Dies entspricht einer Einheit in den unter Abb. 2, 3, 4 gezeigten Einzelregistrierungen. Bei der Festlegung der Ruheschwelle auf den 20%-Wert werden einzelne Mikroaktivitäten noch nicht erfaßt, kurz nacheinanderfolgende Körperbewegungen ohne Ortsveränderung überschreiten jedoch im allgemeinen diesen Wert.

Um das Verhältnis Ruhezeit zu Aktivitätszeit unter den verschiedenen Lichtbedingungen zu vergleichen, wurde von allen Tieren die mittlere Dauer der Gesamtruhezeit über 24 h bestimmt. Zusätzlich wurde bei Haltung unter Lichtwechsel die mittlere Ruhezeit getrennt für die Licht- und Dunkelphase berechnet bzw. unter konstanten Lichtverhältnissen getrennt für die entsprechenden Tageshälften. Die Ergebnisse sind in der Tabelle zusammengefaßt. Die Standardabweichungen beziehen sich auf die Streuungen zwischen den Tieren.

Unter allen Lichtverhältnissen sind die Ruhezeiten stets kürzer als die Aktivitätszeiten. Die längste Gesamtruhezeit innerhalb von 24 h ist unter Licht-Dunkelwechsel (6 h 11 min) zu finden. Die getrennte Berechnung der Ruhezeiten für die beiden Tageshälften zeigt, daß dies in erster Linie auf die besonders lange Ruhezeit während der Lichtphase zurückzuführen ist. Diese ist mit 4 h 06 min fast doppelt so lang wie die Ruhezeit in der Dunkelphase

Tabelle

Mittlere Gesamtruhezeit aller Tiere innerhalb von 12 bzw. 24 Stunden

Bei Licht-Dunkelwechsel getrennt berechnet für Licht- (L) und Dunkelphase (D), bei konstanter Beleuchtung getrennt für die entsprechenden Tageshälften. Die Standardabweichungen beziehen sich auf die Streuungen zwischen den Tieren

	24 Stunden		12 Stunden	
			18.00-6.00 (D)	6.00-18.00 (L)
LD	6 h 11 min (± 1 h 27 min)		2 h 05 min (± 39 min) —***—	4 h 06 min (± 1 h 14 min)
	**		**	***
DD	4 h 45 min (± 1 h 42 min) ***		2 h 41 min (± 58 min) —ns—	2 h 03 min (± 53 min)
	*		**	
LL	2 h 58 min (± 1 h 50 min)		1 h 23 min (± 21 min) —ns—	1 h 35 min (± 36 min)

*** = p < 0.001
** = p < 0.01

mit 2 h 05 min. Ein T-Test ergibt hochsignifikante Unterschiede ($p < 0.001$) zwischen den Ruhezeiten während der Tag- und denen während der Nachthälfte. Unter Dauerdunkel bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Ruhezeiten in der ursprünglichen Nachthälfte (2 h 41 min) und in der ursprünglichen Taghälfte (2 h 03 min). Die Werte beider 12-h-Abschnitte unterscheiden sich auch nicht signifikant von den Werten aus der Nachthälfte unter Licht-Dunkelwechsel.

Bei Haltung im Dauerlicht sind die Ruhezeiten mit 1 h 23 min (Nacht) und 1 h 35 min (Tag) etwas kürzer als im Dauerdunkel. Diese Ruhezeiten entsprechen in der Größenordnung eher den Werten der Nachthälfte als denen der Taghälfte unter Licht-Dunkelwechsel.

Für die mittleren Gesamtruhezeiten über 24 h ergeben sich jedoch beträchtliche Unterschiede zwischen der Haltung unter Licht-Dunkelwechsel (6 h 11 min), Dauerdunkel (4 h 45 min) oder Dauerlicht (2 h 58 min).

Durchschnittliche Länge der einzelnen Ruhephasen

Aus den Registrierungen der 12 Tiere unter den verschiedenen Lichtverhältnissen wurden Häufigkeitsverteilungen für die Länge der einzelnen Ruhezeiten je Tier berechnet. Abb. 5 zeigt diese Verteilungen getrennt für die Licht- und Dunkelphase bzw. bei Haltung unter Dauerlicht oder Dauerdunkel getrennt für die ursprünglichen Tageshälfen. Für die Dauer einer einzelnen Ruhephase wurde die kleinstmögliche Klassenbreite von 5 min gewählt. Die Angaben sind Durchschnittswerte aus allen 12-h-Abschnitten aller Tiere.

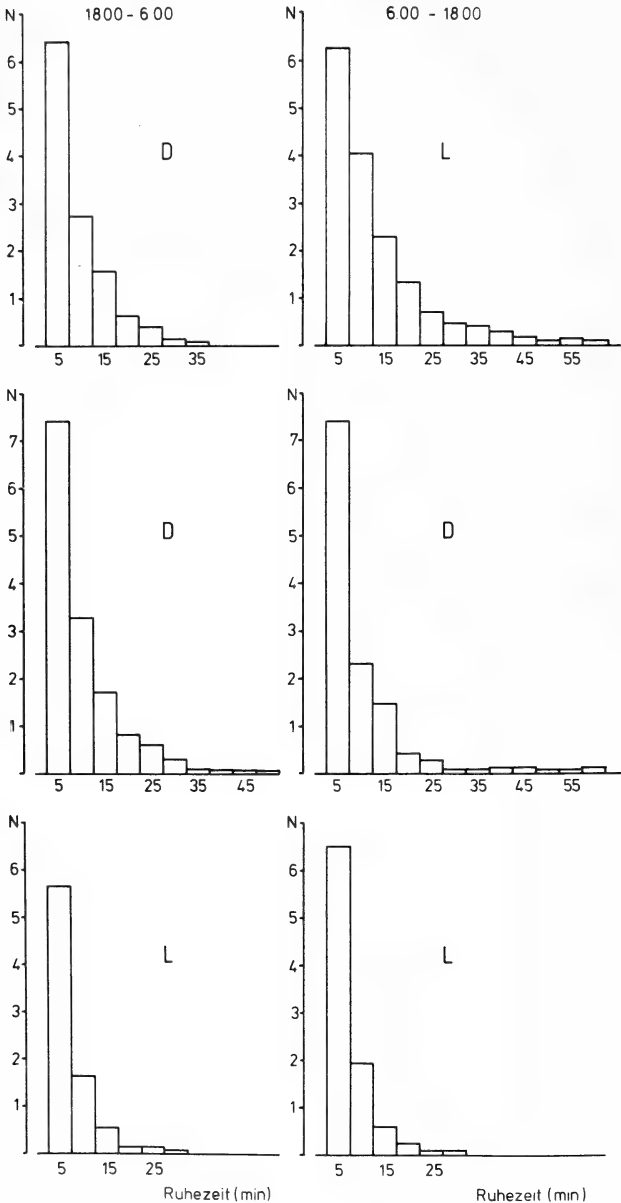


Abb. 5. Häufigkeitsverteilungen der Länge einzelner Ruhephasen, gemittelt über alle 12-h-Abschnitte aller Tiere. Die Verteilungen wurden getrennt für die Licht- (L) und Dunkelphase (D) bzw. bei Haltung unter Dauerdunkel (DD) oder Dauerlicht (LL) getrennt für die ursprünglichen Tageshälfen berechnet

Am häufigsten sind unter allen Lichtverhältnissen Ruhephasen von nur 5 min Dauer. Ununterbrochene Ruhephasen von mehr als 20 min Dauer sind selten, sie treten höchstens zwei- bis dreimal innerhalb von 12 h auf. Die Unterschiede zwischen den Häufigkeiten bei den verschiedenen Lichtverhältnissen sind gering. Sie sind am deutlichsten noch zwischen der Licht- und Dunkelpphase unter Licht-Dunkelwechsel vorhanden. Hier bewirkt das Licht längere Ruhephasen, was bereits an der Gesamtaktivität festzustellen war. Ebenso bestätigt sich die allgemeine Verkürzung der Ruhephasen unter Dauerlicht in der betreffenden Häufigkeitsverteilung.

Frequenzanalyse

Zur genaueren Bestimmung der Periodizität der Aktivitätsmuster eignen sich verschiedene Verfahren, von denen das von HALBERG und PANOFSKY (1961; PANOFSKY und HALBERG 1961) ausgewählt wurde, weil es durch die frequenzlineare Darstellung eine hohe Auflösung im Bereich kurzer Periodenlängen ermöglicht, aber gleichzeitig die 24-h-Periodik mit erfaßt. Dabei muß die schlechte Auflösung längerer Perioden in Kauf genommen werden. Ferner bietet dieses Verfahren die Möglichkeit, einen Mittelwert für alle Tiere und einen statistischen Vertrauensbereich zu berechnen.

Abb. 6 zeigt die so gewonnenen Frequenzspektren für alle 12 Tiere unter Licht-Dunkelwechsel und für 4 Tiere unter Dauerlicht. Zu jedem Spektralschätzwert ist der 95%-Vertrauensbereich angegeben.

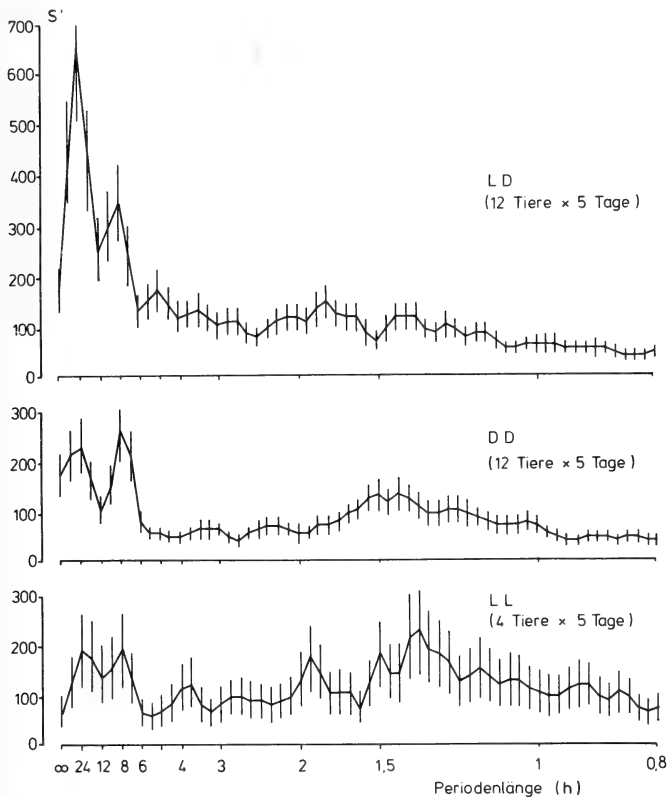


Abb. 6. Frequenzspektren der Bewegungsaktivität, berechnet aus den Meßwerten von allen 12 Tieren unter Licht-Dunkelwechsel (LD) und Dauerdunkel (DD) und von 4 Tieren unter Dauerlicht (LL). Zu jedem Spektralschätzwert ist der 95%-Vertrauensbereich als senkrechter Balken angegeben

Unter Licht-Dunkelwechsel dominiert die 24-h-Periodik. Daneben ist noch eine signifikante 8-h-Periodik sichtbar, im Bereich von 1–2 h sind periodische Anteile nur schwach angedeutet.

Unter Dauerdunkel wird die 24-h-Periodik erheblich reduziert. Ihr Anteil im Frequenzspektrum entspricht jetzt dem der 8-h-Periodik. Im Bereich von 1–2 h Periodenlänge liegt ein breites Band signifikanter, ultradianer Rhythmen. Die Breite dieses Bandes ist auf die große Variabilität dieser Rhythmen zwischen den einzelnen Tieren zurückzuführen.

Frequenzanalysen einzelner Tiere zeigen, daß bei einem Tier z. B. ultradiane Rhythmen von 1,6 h, bei einem anderen Tier von 1,2 h Periodenlänge vorherrschen oder zwei verschiedene Periodenlängen in diesem Frequenzbereich gemeinsam auftreten. Auf die Darstellung dieser individuellen Unterschiede wird hier verzichtet.

Bei Haltung unter Dauerlicht werden die 24-h-Periodik und die 8-h-Periodik noch weiter reduziert. Ihre Anteile am Frequenzspektrum sind hier sogar kleiner als der Anteil der 1- bis 2-h-Periodik. Die einzelnen Spektralschätzwerte sind jedoch mit einer größeren statistischen Unsicherheit behaftet, da für die Erstellung des Frequenzspektrums unter Dauerlicht nur die Meßwerte von 4 Tieren zur Verfügung standen.

Diskussion

ASCHOFF (1957) beschreibt den Bigeminus, d. h. das Auftreten von zwei Aktivitätsgipfeln im Tagesverlauf als ein typisches Muster der Tagesperiodik. Dabei kann der erste Gipfel zu Beginn der Aktivitätsphase größer und regelmäßiger auftreten als der zweite.

Die größere Aktivität während der Nachtstunden (63 %) sowie der scharfe Aktivitätsgipfel zum Wechsel von der Licht- zur Dunkelphase sprechen dafür, *Cavia aperea* f. porcellus den dunkel- bzw. dämmerungsaktiven Tieren zuzuordnen. Hinweise für die Dämmerungsaktivität verschiedener Meerschweinchenpezies unter natürlichen Lichtverhältnissen finden sich auch bei ROOD (1972) und FUCHS (1980), während PEARSON (1951) *Cavia musteloides* in seinem natürlichen Habitat als tagaktiv beschreibt.

Die weitgehende Übereinstimmung in der Aktivitätsverteilung zwischen Meerschweinchenkolonien unter Freilandhaltung (FUCHS 1980) und einzeln gehaltenen Tieren läßt vermuten, daß soziale Interaktionen die Circadianperiodik nicht wesentlich beeinflussen und somit Beobachtungen an Einzeltieren ein durchaus repräsentatives Bild der Aktivitätsverteilung ergeben.

FUCHS (1980) beschreibt jeweils zum Lichtwechsel zwei annähernd gleich große Aktivitätsgipfel. Allerdings war bei ihm die natürliche Nachtzeit nur 8 h lang und somit kürzer als unsere Dunkelphase unter Laborbedingungen. Es bleibt offen, ob der an unseren Tieren einige Stunden vor dem Einschalten des Lichtes zu beobachtende abgeflachte, zweite Gipfel unter einer verkürzten Dunkelphase verstärkt werden kann, oder ob diese Abweichung in den Ergebnissen von FUCHS auf methodische Unterschiede in der Bewertung der Aktivität zurückzuführen ist.

Wegen der häufig und kurzfristig auftretenden motorischen Aktivität ohne Ortsveränderung ergeben sich beim Meerschweinchen besondere Schwierigkeiten bei der Ermittlung von Ruhe- oder Aktivitätszeiten. Die Berechnung der Ruhe- und Aktivitätszeiten hängt im starken Maße von ihrer Definition und den Möglichkeiten ihrer quantitativen Erfassung ab.

Nach unserer Definition der Schwelle zwischen Aktivität und Ruhe wurde bei Haltung unter Licht-Dunkelwechsel eine Gesamtruhezeit von 6 h 11 min über 24 h ermittelt, davon entfallen 4 h 06 min Ruhe auf die Lichtphase und nur 2 h 05 min auf die Dunkelphase. Dies entspricht den von PELLET und BÉRAUD (1967) elektrophysiologisch ermittelten Ruhezeiten. Unter Dauerdunkel wird die Gesamtruhezeit durch das Auffüllen der ursprünglichen Lichtphase mit Aktivitätsschüben auf 4 h 45 min reduziert. Die Ruhezeiten unter Dauer-

licht sind ebenfalls nicht mit der auffallend langen Ruhezeit in der früheren Lichtphase vergleichbar. Unter Dauerlicht wird die Gesamtruhezeit innerhalb von 24 h sogar noch weiter auf 2 h 58 min reduziert, was in erster Linie durch eine Verbreiterung der Aktivitätsschübe bedingt ist. Die Gesamtruhezeit setzt sich aus auffallend kurzen Phasen absoluter Ruhe zusammen. Ruhephasen von mehr als 15 min Länge sind nur selten.

Übereinstimmend mit unseren Ergebnissen beschreibt NICHOLLS (1926) das Meerschweinchen als nahezu ständig aktiv. Bei Haltung unter Dauerlicht oder Dauerdunkel konnte sie keine circadiane Rhythmik feststellen, unterscheidet aber zwischen zwei verschiedenen Formen der Aktivität: einer kontinuierlichen Aktivität ohne Ruhephasen und einer „intermittent activity“ mit Ruheperioden von wenigen Sekunden bis zu 10 min. Hierin ist eine Parallele zu sehen zu den von uns registrierten Aktivitätsschüben und den dazwischenliegenden Ruhephasen, die von nur kurzen Aktivitäten unterbrochen sind.

Eine genaue Aussage über die Periodizität dieser Aktivitätsmuster ist nur über eine Frequenzanalyse möglich. Diese ergibt, daß das Aktivitätsmuster von *Cavia aperea f. porcellus* im wesentlichen durch eine Kurzzeitperiodik von 1–2 h Periodenlänge bestimmt wird. Diese Kurzzeitperiodik wurde für das Meerschweinchen noch nicht explizit beschrieben, tritt aber mit unterschiedlichen Periodenlängen bei vielen Spezies auf (ASCHOFF 1962).

Auch für das Meerschweinchen scheint ein enger Zusammenhang zwischen Futteraufnahme und Kurzzeitperiodik zu bestehen. Aus Beobachtungen von NICHOLLS (1926) geht hervor, daß es – wie viele andere Säuger – nach vorangegangener Bewegung zur Futteraufnahme ruht. Somit könnte beim Meerschweinchen in der Kurzzeitperiodik der Bewegungsaktivität auch eine ungewöhnliche kurze Periodik des Energieverbrauchs und der Energieaufnahme zum Ausdruck kommen.

Unter Licht-Dunkelwechsel ist die Kurzzeitperiodik mit Periodenlängen um 1,5 h in der Frequenzanalyse nur andeutungsweise vorhanden, obwohl sie in den Einzelaufzeichnungen durchaus sichtbar ist. Sie läßt sich aber bereits nach etwa 14 Tagen unter Dauerdunkel eindeutig nachweisen.

Hierbei ist zu beachten, daß die Variabilität zwischen den Tieren in der Zusammenfassung zu einem breiten Band signifikanter Periodenlängen führt, während Einzelanalysen der Tiere schärfer abgesetzte Periodenlängen ergeben.

Die Bedeutung der 8-h-Komponente ist bislang unklar. Sie tritt in den Einzelaufzeichnungen als verstärkter Aktivitätsgipfel im Abstand von 8 h mit anschließender Reduktion des nachfolgenden Aktivitätsschubes auf. Die Frequenzanalysen zeigen unter allen Lichtbedingungen eine Stabilität der 8-h-Rhythmik, die eine biologische Bedeutung vermuten läßt. Dafür spricht auch die Tatsache, daß der Abstand zwischen den beiden Aktivitätsgipfeln unter Licht-Dunkelwechsel etwa 8 h beträgt. Gegen eine Interpretation als Oberwelle der 24-h-Periodik spricht, daß weitere harmonische Oberwellen unterhalb von 8 h fehlen. Lediglich unter Dauerlicht heben sich ultradiane Rhythmen von 4 und 2 h vom Grundrauschen ab. Der direkte Vergleich mit den anderen Lichtbedingungen ist allerdings problematisch, da hier nur die Ergebnisse von 4 Tieren und dadurch größere Vertrauensbereiche der Spektralschätzwerte vorliegen.

Als normale Reaktion auf das Fehlen des Lichtes als „Zeitgeber“ ist bei dunkelaktiven Tieren unter Dauerdunkel eine Verkürzung und unter Dauerlicht eine Verlängerung der Circadianperiodik zu erwarten (ASCHOFF 1958). Die hier gezeigten Einzelregistrierungen der Bewegungsaktivität lassen jedoch nach Wegfall des Lichtwechsels kein Driften der Circadianperiodik erkennen, sondern zeigen eher ein Auffüllen der früheren Lichtphase mit periodischen Aktivitätsschüben.

Die Reduktion der Circadianperiodik unter Dauerdunkel oder Dauerlicht wird auch in der Frequenzanalyse sichtbar. HOMNA und HIROSHIGE (1978) beschreiben ähnliche Vorgänge bei der Ratte. Allerdings benötigen diese Tiere etwa 3 Monate bis zur Auflösung der Circadianperiodik.

Bei unseren Untersuchungen kann nach der kurzen Adaptation an Dauerlicht oder Dauerdunkel noch nicht von einer Stabilisierung des Bewegungsmusters ausgegangen werden. Es ist daher zu vermuten, daß die Circadianperiodik nach längerer Haltung ohne Lichtwechsel noch weiter reduziert oder vollständig aufgelöst wird, wie es auch von NICHOLLS (1926) beschrieben wird. Damit wird die Frage aufgeworfen, ob die Circadianperiodik beim Meerschweinchen überhaupt einen endogenen Charakter besitzt oder ob sie durch die vorherigen Haltungsbedingungen nur aufgeprägt wurde. Die Verstärkung der ultradianen Rhythmen bei konstanten Lichtverhältnissen spricht dafür, die Kurzzeitperiodik als den wesentlichen Bestandteil der endogenen Periodik anzusehen.

Zusammenfassung

Die Bewegungsaktivität männlicher Meerschweinchen (*Cavia aperea* f. *porcellus*) wurde unter verschiedenen Lichtverhältnissen registriert.

Unter Licht-Dunkelwechsel (LD 12 : 12) ist das Meerschweinchen nachtaktiv. Besonders während der Dunkelphase ist das Aktivitätsmuster durch einen ständigen Wechsel von kurzen Aktivitäts- und Ruhephasen bestimmt. Das Hauptaktivitätsmaximum liegt zu Beginn der Dunkelphase, ein weiteres Maximum folgt nach 8 Stunden.

Die Gesamtruhezeit innerhalb von 24 h beträgt durchschnittlich 6 h 11 min (\pm 1 h 27 min), wovon 4 h 06 min (\pm 1 h 14 min) Ruhe auf die Lichtphase entfallen.

Bei Haltung unter Dauerdunkel (DD) oder Dauerlicht (LL) wird die Circadianperiodik reduziert, während sich die kurzen Aktivitätsschübe über die gesamten 24 h verteilen. Die Gesamtruhezeit verkürzt sich auf 4 h 45 min (\pm 1 h 42 min) (DD) bzw. 2 h 58 min (\pm 1 h 50 min) (LL), wobei nun auf die beiden ursprünglichen Tageshälften etwa gleiche Ruhezeiten entfallen.

Frequenzanalysen bestätigten die Reduktion der Circadianperiodik und die Manifestierung der 1-bis 2-h-Periodik unter Dauerdunkel oder Dauerlicht. Eine weitere Spektralkomponente, die 8-h-Periodik, bleibt unter den verschiedenen Lichtverhältnissen nahezu konstant.

Literatur

- ASCHOFF, J. (1957): Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* **13**, 361–367.
 — (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. *Z. Tierpsychol.* **15**, 1–30.
 — (1962): Spontane okomotorische Aktivität. In: *Handbuch der Zoologie*. Ed. G. HELMCKE und H. v. Lengerken, Berlin. Bd. 8, Lfg. 30, Teil 11, 1–76.
 FUCHS, S. (1980): Spacing patterns in a colony of guinea pigs: Predictability from environmental and social factors. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **6**, 265–276.
 HALBERG, F.; PANOFKY, H. (1961): Thermo-variance spectra; Method and clinical illustrations. *Exp. Med. Surg.* **19**, 285–321.
 HONMA, K.; HIROSHIGE, T. (1978): Endogenous ultradian rhythms in rats exposed to prolonged continuous light. *Am. J. Physiol.* **235**, R250–R256.
 KING, J. A. (1956): Social relations of the domestic guinea pig living under semi-natural conditions. *Ecology* **37**, 221–228.
 NICHOLLS, E. E. (1926): A study of the spontaneous activity of the guinea pig. *Comparative Psychology* **2**, 303–330.
 PANOFKY, H.; HALBERG, F. (1961): Thermo-variance spectra; Simplified computational example and other methodology. *Exp. Med. Surg.* **19**, 323–338.
 PEARSON, O. P. (1951): Mammals in the highlands of southern Peru. *Bull. Mus. Comp. Zool.* **106**, 117–174.
 PELLET, J.; BÉRAUD, G. (1967): Organisation nyctémérale de la veille et du sommeil chez le cobaye (*Cavia procellus*); Comparaisons interspécifiques avec le rat et le chat. *Physiol Behav.* **2**, 131–137.
 ROOD, J. P. (1972): Ecological and behavioural comparisons of three genera of argentine cavies. *Animal. Behav. Monogr.* **5**, 1–83.

Anschrift der Verfasser: Dr. rer. nat. DIETMAR BÜTTNER und Dipl.-Biol. FRANZISKA WOLLNIK, Institut für Versuchstierkunde und Zentrales Tierlaboratorium, Medizinische Hochschule Hannover, Konstanty-Gutschow-Str. 8, D-3000 Hannover 61

The type locality of the Javan rhinoceros (*Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822)

By L. C. ROOKMAAKER

Receipt of Ms. 29. 9. 1982

There has always been uncertainty about the type locality of *Rhinoceros sondaicus*. In 1821, a hide and skeleton of a young adult single-horned rhinoceros was received in Paris. DESMAREST (1822: 399–400) described it as "*Rhinoceros sondaicus* . . . Espèce nouvelle, découverte par MM. DIARD et DUVAUCEL, envoyée au Muséum d'Histoire Naturelle en 1821". He first stated that the animal was found in "Sumatra" (p. 400), but corrected this in the supplement to his book, published simultaneously, into "trouvé à Java, et non à Sumatra, comme nous l'avons indiqué par erreur" (p. 547).

SODY (1941: 61; 1946, 1959: 133, 157) doubted the accuracy of this emendation primarily because DIARD and DUVAUCEL never collected together in Java, and he considered Sumatra as the correct type locality of *R. sondaicus*. Although SODY's historical arguments have not received any comment, most recent authors give the type locality as "probably Java" (e.g. HOOIJER 1946: 6; GROVES 1967: 233; HONACKI et al. 1982: 311; ROOKMAAKER in press). It is possible to settle this problem more definitively.

STRESEMANN (1951: 146) summarized the more important biographical details of ALFRED DUVAUCEL (1793–1824) and PIERRE-MÉDARD DIARD (1794–1863). DUVAUCEL, the stepson of GEORGES CUVIER, had been sent to India as "naturaliste du Roi" in 1817. DIARD went to India on his own accord to collect plants and animals. They met near Calcutta in May 1818. Shortly after, they were engaged by STAMFORD RAFFLES (1781–1826) and travelled with him from India to Sumatra arriving in 1819. On the way, they collected a large number of animals, some of which they sent to Paris. Because this was a breach of their contract, RAFFLES was very annoyed when he learned about it and he sent both Frenchmen away. DUVAUCEL returned to India and probably never visited Java. DIARD was imprisoned and taken to Batavia (Jakarta) where he was released. While it is unknown if he travelled outside the city, he was able to make a large collection of Javan animals. DIARD left Java in 1821 never to return.

DESMAREST (1822) was not the only one to describe the rhinoceros received in Paris in 1821. CUVIER (1822), too, discussed its osteological characteristics. First, he listed a "squelette d'un rhinocéros unicolore de cette espèce, de Java, adulte, que M. DIARD vient de nous envoyer de cette île" accompanied by a "Mémoire manuscrit de MM. DIARD et DUVAUCEL, sur ce rhinocéros [the species described by BELL in 1793] et sur celui de Java" (CUVIER 1822: 4). After comparing the skeleton with specimens from Africa and India and with the description of the Sumatran rhinoceros by BELL (1793), CUVIER (1822: 20–42) accepted its specific distinction without providing a binomial name. This conclusion was considerably confirmed by "les observations de deux de mes élèves, MM. DIARD et DUVAUCEL, consignées dans un mémoire qu'ils ont présenté à la Société des Sciences de Batavia, et par l'envoi qu'ils nous ont fait d'un squelette adulte, et d'une peau de cette espèce" (CUVIER 1822: 26). On the next page, CUVIER (1822: 27) again said that "les mêmes jeunes naturalistes se sont assurés que ce rhinoceros particulier jusqu'à présent à l'île de Java, n'est point une simple variété du bicolore du Sumatra."

The "Mémoire sur le rhinocéros" mentioned above is still in the central library of the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris (MNHN, MS. 625 no. 13). There are one rough and one fair copy, both 18 pages long, unsigned and undated. DIARD mentioned its despatch in a letter to CUVIER dated "Batavia 9 avril 1821" (MNHN, MS. 625 no. 11). The Mémoire essentially contains a description of the external morphology, anatomy, osteology and dentition of the rhinoceros which "paraît être particulier à l'île de Java". It is stated that a copy was sent to the "société des recherches asiatiques" (CUVIER, above, mentioned the Société des Sciences de Batavia), but it was never published.

It appears clear that the type specimen of *R. sondaicus* Desmarest, 1822 was collected in Java by DIARD alone. The exact locality is undeterminable because DIARD's travels or transactions in Java are unknown. The note on this species and the Sumatran rhinoceros probably was written by DIARD although it may have included observations by DUVAUCÉL. The type locality of the Javan rhinoceros (*Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822) is Java.

References

- BELL, W. (1793): Description of the double-horned Rhinoceros of Sumatra. Phil. Trans. R. Soc. 1793, 3-6, pls. 2-4.
- CUVIER, G. L. C. F. (1822): Recherches sur les ossemens fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. Nouvelle édition, vol. 2, part 1. Paris, Amsterdam: G. Dufour et E. D'Ocagne.
- DESMAREST, A. G. (1822): Mammalogie ou description des espèces de Mammifères. Seconde partie, contenant les ordres des rongeurs, des edentés, des pachydermes, des ruminans et des cétacés. Paris: Veuve Agasse.
- GROVES, C. P. (1967): On the rhinoceroses of South-East Asia. Säugetierkundl. Mitt. 15, 221-237.
- HONACKI, J. H.; KINMAN, K. E.; KOEPL, J. W. (Eds.) (1982): Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Lawrence: Allen Press and the Association of Systematic Collections.
- HOOIJER, D. A. (1946): Prehistoric and fossil rhinoceroses from the Malay Archipelago and India. Zool. Meded. Leiden, 26, 1-138.
- ROOKMAAKER, L. C. (in press): Bibliography of the rhinoceros: an analysis of the literature on the recent rhinoceroses in culture, history and biology. Rotterdam: Balkema.
- SODY, H. J. V. (1941): De Javaansche neushoorn *Rhinoceros sondaicus* historisch en biologisch. Buitenzorg: 's Lands Plantentuin.
- (1946): [Review of] "Prehistoric and fossil rhinoceroses of the Malay Archipelago and India", door D. A. Hooijer. Diss. Leiden, 1946. Natuurwet. Tijdschr. Ned. Indië 102, 151.
- (1959): Das javanische Nashorn, *Rhinoceros sondaicus*, historisch und biologisch. Z. Säugetierkunde 24, 109-240.
- STRESEMANN, E. (1951): Die Entwicklung der Ornithologie von Aristoteles bis zur Gegenwart. Berlin: F. W. Peters.

Author's address: L. C. ROOKMAAKER, Dokter Guepinlaan 23, 4032 NH Ommeren, Holland

BEKANNTMACHUNG

Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 28. September 1982 im großen Hörsaal des Zoologischen Instituts der Universität, Akademiestraße 26, in Salzburg

Der 1. Vorsitzende, Herr KUHN, eröffnet die Versammlung um 16.45 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr KUHN verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1981:
Im Berichtsjahr erschien der 46. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde“ in 6 Heften mit zusammen 400 Seiten. Neu aufgenommen wurden seit der letzten Tagung 13 Mitglieder. Ihren Austritt zum Jahresende 1981 erklärten 2 Mitglieder. Durch den Tod verlor die Gesellschaft ihr Ehrenmitglied Prof. Dr. HERMANN POHLE sowie 4 weitere Mitglieder: FRITZ BOLLE, Dr. ANDRIENNE PRELL, OTTO SCHULZ, OTTO STRECK. Damit hat die Gesellschaft gegenwärtig 720 Mitglieder.
Auf Einladung von Prof. H. F. MOELLER (Zoologisches Institut der Universität Heidelberg) und von Dr. D. POLEY (Tiergarten Heidelberg) fand die 55. Hauptversammlung der Gesellschaft vom 7. bis 11. September 1981 in Heidelberg statt. Über 100 Mitglieder und Gäste versammelten sich zu 38 Vorträgen. Ein gemeinsamer Besuch des Heidelberger Tiergartens und eine ganztägige Exkursion zur Deutschen Greifenwarte Burg Gutenberg beendeten die Tagung.
3. Herr KUHN berichtet, in Vertretung von Herrn EVERTS, über die derzeitige Finanzlage. Im Geschäftsjahr 1981 deckten die Mitgliedsbeiträge die Ausgaben nicht.
4. Herr KUHN verliest den Bericht der Kassenprüfer, der Herren DITTRICH und WÄCHTLER, die keinen Anlaß zur Beanstandung gefunden hatten.
5. Die Anträge auf Entlastung des Schatzmeisters und des Vorstandes werden bei drei Enthaltungen angenommen.
6. Für das Geschäftsjahr 1982 werden als Kassenprüfer die Herren BECKER, DITTRICH und WÄCHTLER gewählt.
7. Herr GEORGI berichtet über die Preisentwicklung bei der Zeitschrift für Säugetierkunde. Da die Mitgliedsbeiträge die Kosten für die Zeitschrift nicht mehr decken, müssen die Beiträge ab 1983 erhöht werden. Der Vorstand beantragt, den Beitrag für Vollmitglieder auf 85,- DM, für Studenten auf 60,- DM und für Mitglieder ohne Zeitschriftenbezug auf 10,- DM festzusetzen. Nach längerer Diskussion wird der Antrag des Vorstandes bei einer Gegenstimme und 4 Enthaltungen angenommen.
8. Die Einladung von Herrn NOBIS, die nächstjährige Hauptversammlung vom 25.-29. September 1983 in Bonn abzuhalten, wird einstimmig angenommen.
Für 1984 laden die Herren FESTETICS, KUHN und VOGEL nach Göttingen ein. Die Mitgliederversammlung stimmt diesem Vorschlag vorläufig zu.
Für 1987 liegt eine feste Einladung von Herrn KLÖS nach Berlin vor.
9. a. Herr NIETHAMMER berichtet über den 3. Internationalen Theriologenkongreß in Helsinki. Der nächste Kongreß findet in 3 Jahren in Kanada statt, der übernächste in einem westeuropäischen Land. Herr NIETHAMMER wird gebeten, die Verbindung zum Internationalen Theriologenkongreß aufrecht zu erhalten und als Vertreter der Gesellschaft aufzutreten.
b. Herr NOVALE (Bonn-Bad Godesberg) erstellt eine neue „Rote Liste der gefährdeten Tiere Deutschlands“. Es wird um begründete Änderungswünsche gebeten.

- c. Herr KRAPP (Bonn) berichtet, daß in Rom eine italienische Gesellschaft für Säugertierkunde gegründet wurde.
- d. Herr DRESCHER berichtet über die Aufgaben der internationalen Walfangkommission. Alle Untersuchungen über Wale sollen dieser Kommission gemeldet werden.
- e. Herr SCHMIDT weist auf das europäische Fledermaus-Symposium im September 1983 in Bonn hin.

Prof. Dr. H.-J. KUHN
1. Vorsitzender

Prof. Dr. E. KULZER
Geschäftsführer

Prof. Dr. U. SCHMIDT
Schriftführer

BUCHBESPRECHUNG

SIEWING, R. (Hrsg.): **Evolution**. 2. Aufl. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag 1982. UTB 748. 466 S., 142 Abb., DM 26,80. ISBN 3-437-20265-0.

Das vorliegende Buch ist das Ergebnis einer Ringvorlesung, die an der Universität Erlangen für Hörer aller Fakultäten abgehalten wurde. In 25 Kapiteln sind 20 Fachgelehrte bemüht, entsprechend dem Konzept des Vorhabens dem naturwissenschaftlich Interessierten die neuesten Ergebnisse auf dem Gebiet der Evolution nahezubringen. Ein Blick in das Inhaltsverzeichnis macht deutlich, daß im vorliegenden Falle „Evolution“ nicht im herkömmlichen Sinne nur als „organic evolution“, als Evolution der Organismen verstanden werden will, sondern als Entwicklung in einer umfassenderen Bedeutung, die die kosmischen Vorgänge ebenso einschließt wie die kulturgeschichtliche und technische Entwicklung des Menschen bis hin zur Erfindung des Computers. Gleichwohl herrscht die biologische Thematik vor, denn 17 Kapitel sind Problemen gewidmet, die von der Entstehung des frühesten Lebens, der Evolution des Stoffwechsels, der Entstehung der eukaryotischen Zelle, der Evolution der Tiere und Pflanzen, der Paläontologie und dem Verhalten über die Ökologie, die Embryologie, die Zoogeographie, die Selektionstheorie, die Genetik und Populationsgenetik bis hin zur Artenstehung, zur Evolution der Hominiden und zur Sonderstellung des Menschen in biologischer Sicht reichen.

Das Buch wird eingeleitet mit Ausführungen über die Entwicklung des Kosmos, der Sterne und der Elementsynthese. Ein Kapitel befaßt sich dann mit der chemischen Entwicklung, eines mit der Entstehung der Erdkruste, ein weiteres mit der Evolution des irdischen Sauerstoffbudgets. Dann folgen die oben genannten biologischen Themen. Den Abschluß bilden Erörterungen über die Stellung des Menschen im Evolutionsprozeß unter theologischen Aspekten, über die Evolution der Kulturen und schließlich noch über die Entwicklung im Bereich der Technik.

Jedes Kapitel ist in sich abgeschlossen, die Kenntnis des vorausgegangenen also nicht für das Verständnis des nachfolgenden notwendig. Daß für das Verständnis mancher Kapitel – besonders für die mathematisch-physikalisch ausgerichteten kosmologischen Darstellungen – gewisse Grundkenntnisse vorauszusetzen sind, versteht sich von selbst.

Obwohl sich das Buch an einen breiten Leserkreis wendet, sollten sich besonders der Biologiestudent, aber auch der Biologielehrer und andere an biologischen Problemen Interessierte angesprochen fühlen, da in übersichtlicher, wenn auch knapper Form alle Grundprobleme der Biologie beleuchtet und die neuesten Forschungsergebnisse klar dargestellt werden. Zahlreiche Abbildungen verdeutlichen die textlichen Ausführungen. Den einzelnen Kapiteln ist ein Literaturverzeichnis angefügt, so daß eine Vertiefung in die jeweilige Materie möglich ist. Dem raschen Auffinden bestimmter Sachverhalte dient ein das Buch beschließendes Stichwortverzeichnis. H. REICHSTEIN, Kiel

Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungswahl von Gams- und Rotwild

unter besonderer Berücksichtigung der mikrobiellen Besiedlung und der Verdauungsvorgänge im Pansen. Von Ute Drescher-Kaden. Heft 12 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung“; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde“. 1981. 108 Seiten mit 29 Abbildungen und 30 Tabellen. Kartoniert 54,- DM

Bei weiterem Rückgang der Viehhaltung im Alpengebiet gilt es zu prüfen, ob ein der tragbaren Wilddichte entsprechendes Vorkommen von wildlebenden Wiederkäuern auf aufgegebenen Almen und Ödland zur alternativen Nutzung geeignet wäre. Um hierbei alle Ansprüche des in den betreffenden Biotopen lebenden Wildes zu erfassen, sind neben Studien über Wohn- und Aktionsbereiche, Aktivitätszyklen und Sozialverhalten speziell auch ernährungsphysiologische Untersuchungen erforderlich.

Diesem Ziel dienen vergleichende, in sieben Gebieten des Alpenraumes an Gams- und Rotwild durchgeführte ökophysiologische Untersuchungen sowie Vergleichsmessungen am Rotwild eines Gebietes der Voralpenregion. Die in Feldversuchen gewonnenen Ergebnisse verdeutlichen die Zusammenhänge zwischen Ausbildung des Verdauungstraktes und artspezifischer Nahrungswahl unter wechselnden Ernährungsbedingungen, geben Einblick in mikrobielle Besiedlung und Fermentationsleistungen des Pansens und erlauben die Zuordnung von Gams und Rotwild als „intermediäre Ernährungstypen“.

Angesprochen sind Tier- und Ernährungsphysiologen, ferner Ökologen, Wildbiologen, Forstwirte, Landschaftspfleger und Gehegetierärzte, die ihre Wildkenntnisse vertiefen möchten und Kriterien zur Beurteilung von Biotopkapazitäten suchen.

Palatability and Flavor Use in Animal Feeds. Schmackhaftigkeit des Futters und Flavor-Anwendung

First International Symposium on Palatability and Flavor Use in Animal Feeds, 10.–11. October 1978 in Zurich. 18 Vorträge, zusammengestellt von Hans Bickel. Heft 11 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung“; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde“. 1980. 148 Seiten mit 27 Abbildungen und 77 Tabellen. Texte englisch, deutsch oder französisch, mit je einer englischen und deutschen, in einem Fall auch französischen Zusammenfassung. Kartoniert 58,- DM

Wesentliche Voraussetzung der heutigen, auf hohe Leistung ausgerichteten Tierproduktion ist eine bedarfsgerechte Fütterung. Welche Möglichkeiten sich Wissenschaft und Praxis bieten, um durch Verwendung von Flavor den Geschmack des Futters zu verbessern, wird in 18 Beiträgen dieses Heftes geprüft.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 232,- DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 43,- DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Wingfield/Rawlings

Kleintierchirurgie

Ein Atlas chirurgischer Techniken

Von Prof. Dr. Wayne E. Wingfield, Athens/Georgia und Prof. Dr. Clarence A. Rawlings, Fort Collins/Colorado. Aus dem Amerikanischen von Gabriele König. 1983. 208 Seiten mit 80 Abbildungen in 266 Einzeldarstellungen und 1 Tabelle. Balacron geb. DM 68,-.

In diesem topographisch-anatomischen Atlas beschreiben die Autoren, elf Chirurgen, mit Unterstützung zweier medizinischer Zeichner und auf der Basis ihrer Erfahrungen sowohl in der Universitätsklinik als auch in der privaten Kleintierpraxis, die von ihnen ausgewählten, bevorzugten und erfolgreichen Operationsmethoden in Wort und Bild. Sie umfassen orthopädische Eingriffe, die Chirurgie an den Organen, die Neurochirurgie und die Ophthalmochirurgie. Weitere Kapitel über allgemeine Chirurgie, Anästhesie, Vorbereitung und Nachbehandlung des Patienten, Instrumente und Materialien ergänzen den Atlas zu einer abgerundeten Darstellung der Chirurgie an Hund und Katze.

Die naturgetreuen oder schematischen Abbildungen ermöglichen es dem Operateur, sich einen exakten Überblick über die operativen Techniken zu verschaffen, um auch während eines Eingriffs eventuell auftretende Komplikationen besser vorbereitet zu sein und gleichzeitig sein weiteres Vorgehen seinem Können und den Erfordernissen des Augenblicks entsprechend zu modifizieren. Die Erklärungen zu den Abbildungen finden sich meist auf der jeweils benachbarten Seite.

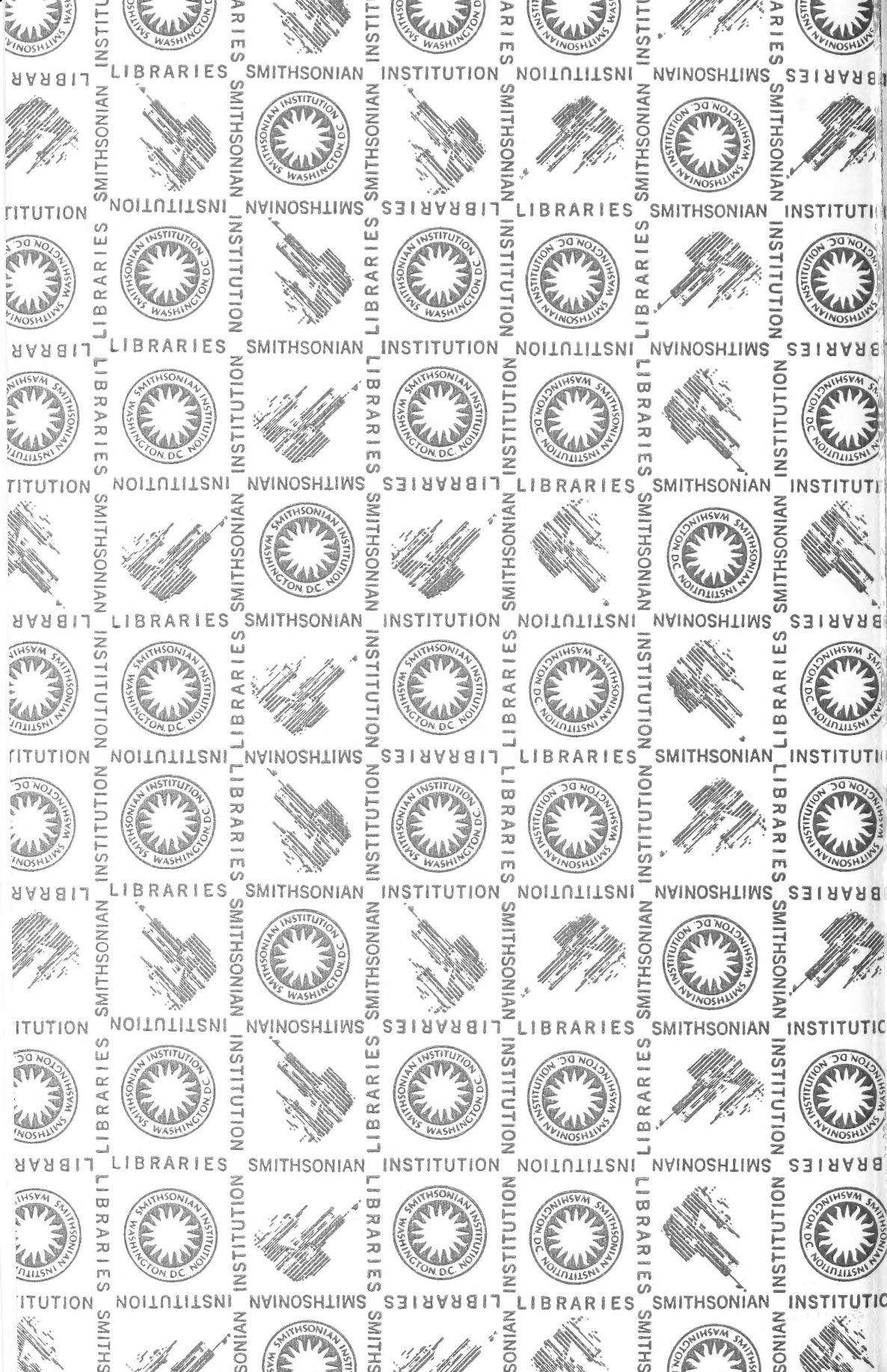
Für die Studierenden der Veterinärmedizin, für alle Kleintierpraktiker sowie für alle Tierkliniken ist dieser hervorragend ausgestattete Atlas ein unentbehrliches, praktisches Arbeits- und Hilfsmittel und für alle veterinärmedizinischen Institute und Bibliotheken ein wichtiges Nachschlagewerk.

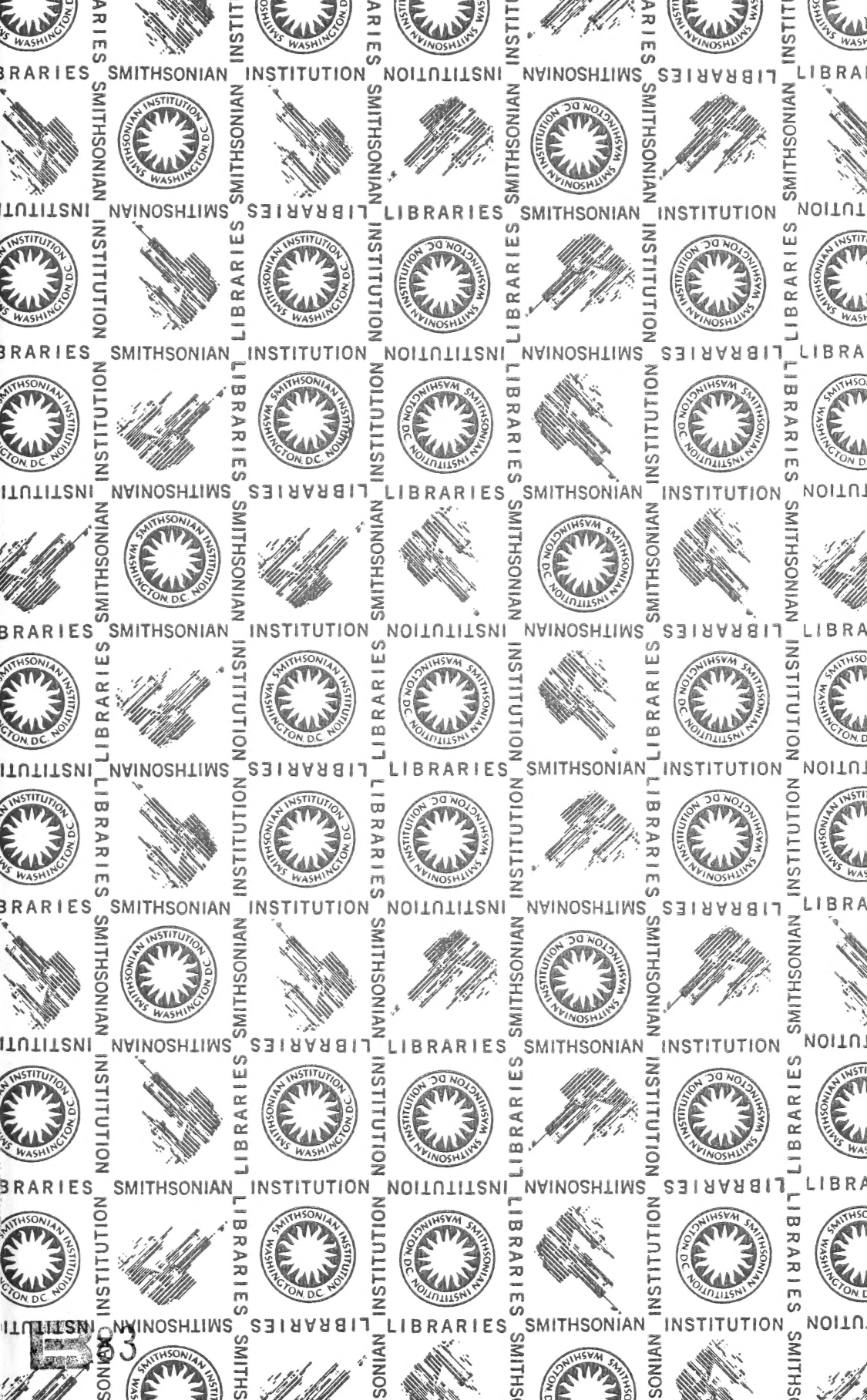
**PAUL
PAREV**

Berlin und Hamburg

4 18489







SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00953 1054