



ZEI  
8524

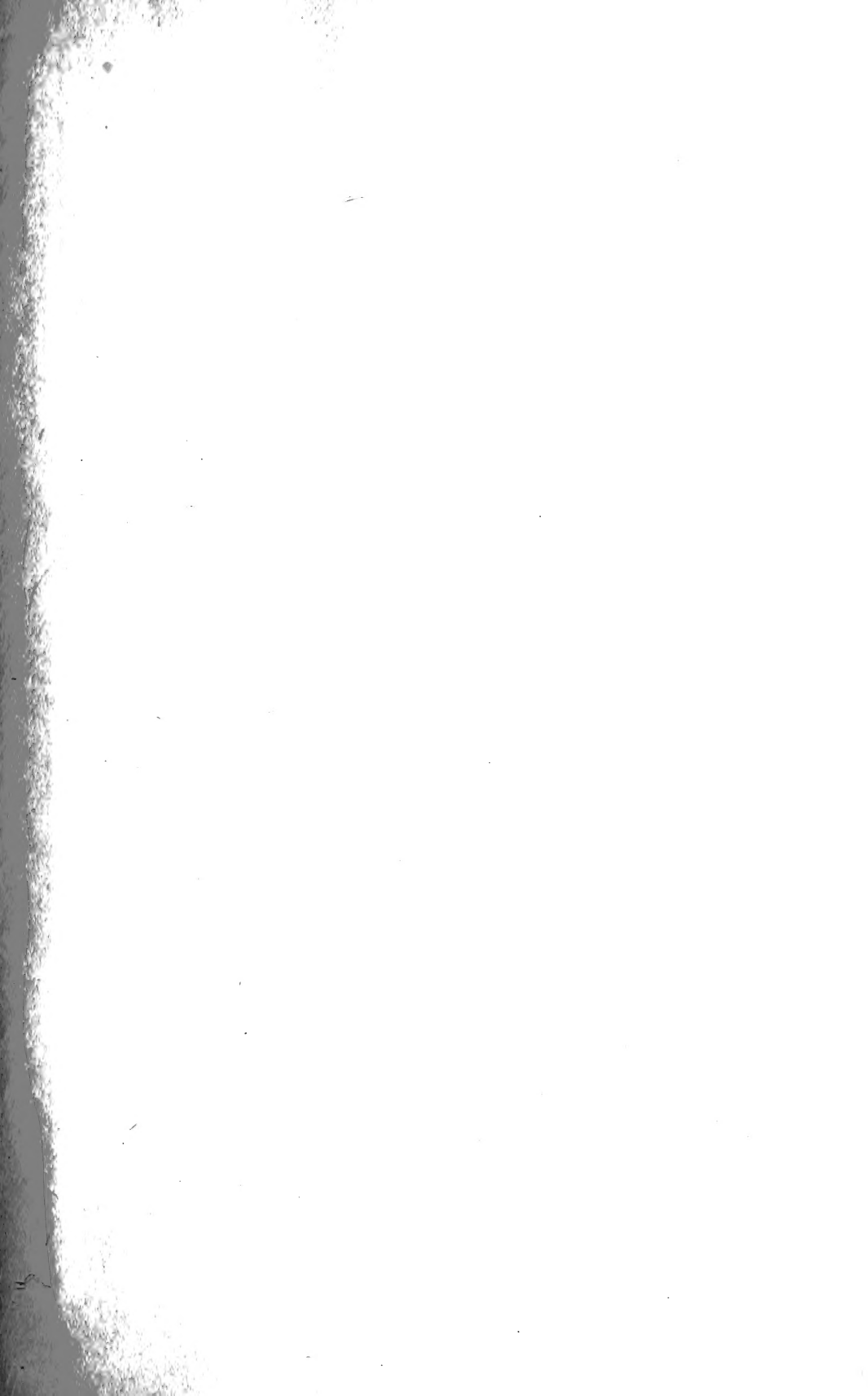
HARVARD UNIVERSITY



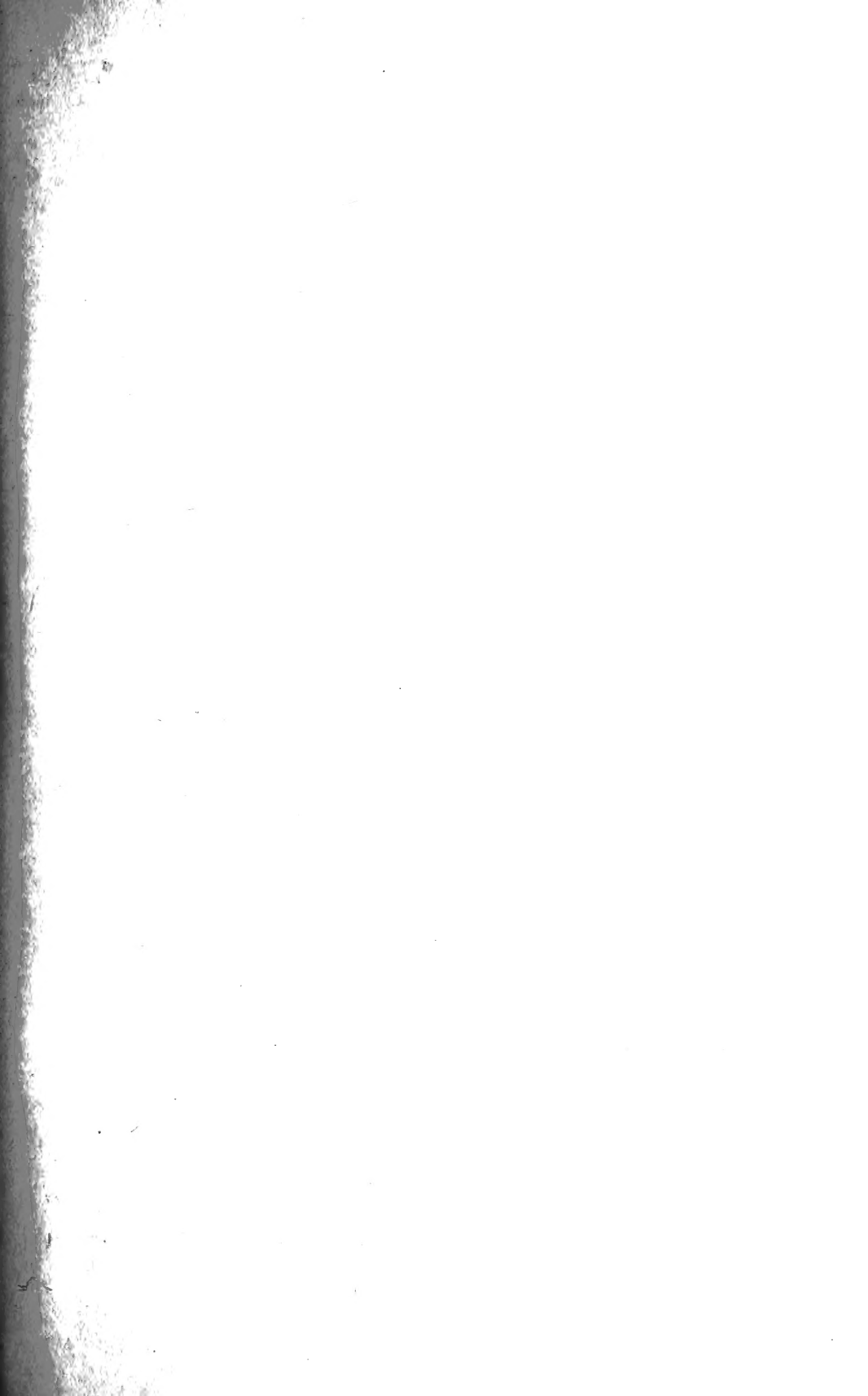
LIBRARY

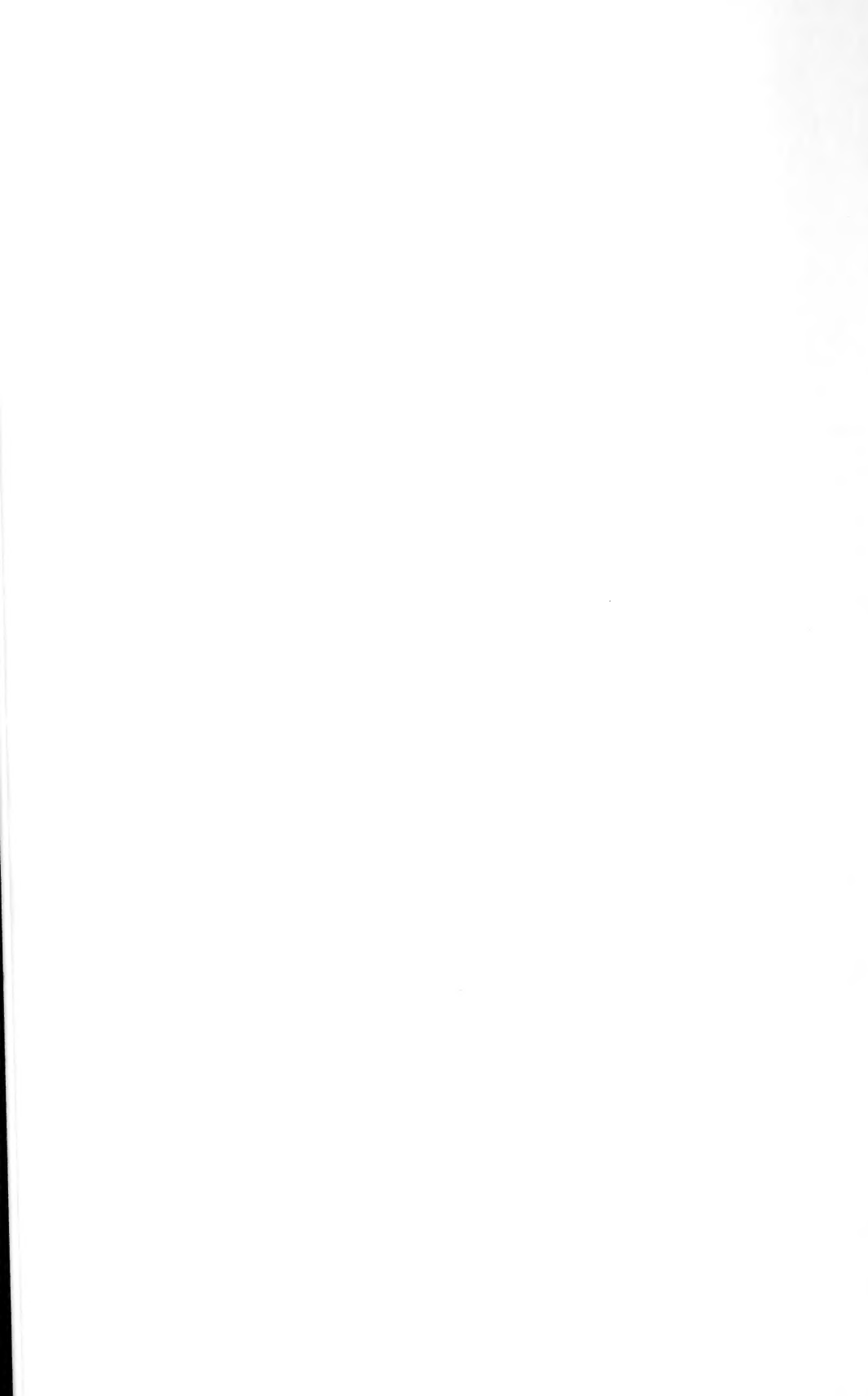
OF THE

Museum of Comparative Zoology









1073-4

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam – H. DATHE, Berlin –  
W. HERRE, Kiel – K. HERTER, Berlin – J. KÄLIN †, Frei-  
burg/Schweiz – H.-G. KLÖs, Berlin – B. LANZA, Florenz  
H. NACHTSHEIM, Berlin – T. C. S. MORRISON SCOTT,  
London, – D. STARCK, Frankfurt a. M. – E. THENIUS,  
Wien – W. VERHEYEN, Antwerpen – K. ZIMMERMANN †,  
Ellenberg

Schriftleitung E. MOHR, Hamburg – M. RÖHRS, Hannover

32. BAND · 1967

Mit 203 Abbildungen



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

LANDWIRTSCHAFT · VETERINÄRMEDIZIN · GARTENBAU · FORSTWESEN · JAGD UND FISCHEREI

HAMBURG 1 · SPITALERSTRASSE 12

# INHALT

## I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

ATALLAH, SANA ISA: A collection of mammals from El-Jafr, southern Jordan . . . . .	307
BÖHME, W., und REICHSTEIN, H.: Ist die Brandmaus, <i>Apodemus agrarius</i> (Pallas, 1771), ein stenökes Säugetier? . . . . .	176
BOESSNECK, J., und DRIESCH-KARPF, A. VON DEN: Die Tierknochenfunde des fränkischen Reihengräberfeldes in Kleinlangheim, Landkreis Kitzingen . . . . .	193
BREE, P. J. H. VAN: Über das Calvarium eines Entenwals, <i>Hyperoodon ampullatus</i> (Forster, 1770), aus dem Hafen von Amsterdam . . . . .	103
BRENTJES, B.: Maritime Säugetiere in den Kulturen des Alten Orient . . . . .	114
CLAUDE, C.: Morphologie und Altersstruktur von zwei schweizerischen Rötelmauspopulationen, <i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber, 1780) . . . . .	159
DIETERLEN, FRITZ: Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivu-see-Gebietes (Congo) . . . . .	1
FERIZ, H.: Über eine prähistorische Tonplastik von <i>Trichechus</i> cf. <i>inunguis</i> (Sirenia) vom oberen Amazonas . . . . .	373
FLEISCHER, G.: Beitrag zur Kenntnis der innerartlichen Ausformung und zwischenartlicher Unterschiede von Gebiß und Zähnen einiger Arten der Gattung <i>Canis</i> . . . . .	150
FÖLSCH, D.: Vor- und Nachgeburtsphasen bei drei Flughundgeburten, <i>Pteropus giganteus</i> (Brunnich, 1782) . . . . .	375
FRANK, F.: Die Wurfzeit des Waldlemmings, <i>Myopus schisticolor</i> (Lilljeborg, 1844) . . . . .	172
FRANK, F.: Eine einfache Methode zur Ermittlung des Scheiden-pH von Kleinsäugetieren . . . . .	187
FRANK, F.: Brachyostismus, eine neuartige Skelettwachstums-Mutation . . . . .	292
FRANK, F.: KLAUS ZIMMERMANN in memoriam . . . . .	314
GEWALT, W.: Über den Beluga-Wal <i>Delphinapterus leucas</i> (Pallas, 1776) im Rhein bei Duisburg . . . . .	65
GROVES, C. P.: On the Gazelles of the genus <i>Procapra</i> Hodgson, 1846 . . . . .	144
GROVES, C. P.: Geographic Variation in the Black Rhinoceros <i>Diceros bicornis</i> (L., 1758) . . . . .	267
GROVES, C. P., and MAZÁK, V.: On some taxonomic problems of Asiatic wild asses; with a description of a new subspecies ( <i>Perissodactyla</i> ; <i>Equidae</i> ) . . . . .	321
HEMMER, H.: Untersuchungen zur Kenntnis der Leoparden ( <i>Panthera pardus</i> ) des südlichen Afrikas . . . . .	257
JACZEWSKI, Z.: Regeneration and Transplantation of Antlers in Deer, Cervidae . . . . .	215
JANSKY, L.: Evolutionary adaptations of temperature regulation in mammals . . . . .	167
KAIKUSALO, A.: Beobachtungen an gekäfigten Knirpsspitzmäusen, <i>Sorex minutissimus</i> Zimmermann, 1780 . . . . .	301
KLÍMA, M.: Die Entwicklung des Brustbeinkammes bei den Fledermäusen . . . . .	276
KOCK, D.: Die Verbreitung des Schimpansen, <i>Pan troglodytes schweinfurthii</i> (Giglioli, 1872) im Sudan . . . . .	250
KNORRE, D. VON: Ein weiterer Fund des Steppeniltisses <i>Putorius eversmanni</i> Lesson, 1827, aus Böhmen . . . . .	189
LAAR, V. VAN, and DAAN, S.: The Etruscan Shrew, <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822), found on Samos, Greece . . . . .	174
LAWRENCE, BARBARA: Early domestic dogs . . . . .	44
LEHMANN, E. VON: Fund eines Stangenfragmentes von <i>Cervus (Eucladoceros) ctenoides</i> Nesti, 1841, bei Bergheim/Erft . . . . .	182



LEUTHOLD, WALTER: Beobachtungen zum Jugendverhalten der Kob-Antilopen . . . .	59
LÜTTSCHWAGER, J.: Zum Vorkommen von Hauseseln zur Römerzeit nördlich der Alpen	355
MÄRZ, R.: Nachweis der Kleinäugigen Wühlmaus, <i>Pitymys subterraneus</i> (de Sélys-Longchamps, 1836), auf Rügen . . . . .	181
MEYER, H.: Beobachtungen über Hämoglobine und Blutkaliumwerte bei Mähnschafen ( <i>Ammotragus lervia</i> ) und Tahren ( <i>Hemitragus jemlahicus</i> ) . . . . .	178
MOHR, E.: Pottwale an den deutschen Nordseeküsten . . . . .	107
NADLER, CH. F., and LAY, D. M.: Chromosomes of some Species of <i>Meriones</i> (Mammalia: Rodentia) . . . . .	285
NIETHAMMER, G., und J.: Zur Variabilität der Kehlzeichnung beim Steinmarder, <i>Martes foina</i> (Erxleben, 1777) . . . . .	185
NIETHAMMER, G.: OTTO WETTSTEIN VON WESTERSHEIMB † . . . . .	378
NIEVERGELT, B.: Die Zusammensetzung der Gruppen beim Alpensteinbock . . . . .	129
REICHSTEIN, H.: Populationsstudien an steppenbewohnenden Nagetieren Ostafrikas, 1. Mitt. . . . .	309
SAVIĆ, I., und MIKES, M.: Zur Kenntnis des 24-Stunden-Rhythmus von <i>Spalax leucodon</i> Nordmann, 1840 . . . . .	233
SCHMIDT, A.: Über das graue Langohr, <i>Plecotus austriacus</i> Fischer, 1829, in Brandenburg	246
SCHULTZ, W.: Der Schwertwal — <i>Orcinus orca</i> (Linnaeus, 1758) . . . . .	90
SERGEANT, D. E.: Age determination of land mammals from annuli . . . . .	297
SLIJPER, E. J.: White Whales in Netherlands Waters . . . . .	86
SOLDATOVIĆ, B., ŽIVKOVIĆ, S., SAVIĆ, J., und MILOŠEVIĆ, M.: Vergleichende Analyse der Morphologie und der Anzahl der Chromosomen zwischen verschiedenen Populationen von <i>Spalax leucodon</i> Nordmann, 1840 . . . . .	238
VOLF, J.: „New Sighting of Przewalski-Horses?“ . . . . .	245
WANCKEL, C. O.: Einige alte Bilder und Plastiken vom Biber, <i>Castor fiber</i> L. . . . .	367
WESLEY, F.: Stereotypy and Teat Selection in Pigs . . . . .	362

## II. Bekanntmachungen

Mitteilungen . . . . .	64, 256, 383
Internationale Primatologen-Gesellschaft . . . . .	256

## III. Schriftenschau

BUBENIK, A. B.: Das Geweih . . . . .	317
DÜCKER, GERTI: Das Verhalten der Schleichkatzen . . . . .	320
FEWSON, D., GRAVERT, H. O., HINRICHSEN, J. K., LAUPRECHT, E., und WALTER, E.: Die wichtigsten genetisch-statistischen Fachausdrücke in der Tierzucht . . . . .	317
GRZIMEK, BERNHARD: Vierfüßige Australier . . . . .	64
HEPTNER, V. G., und NAUMOV, N. P.: Die Säugetiere der Sowjetunion . . . . .	127
HERSHKOVITZ, PHILIP: Catalog of living Whales . . . . .	125
JOHANSSON, IVAR, RENDEL, JAN, and GRAVERT HANS-OTTO: Haustiergenetik und Tierzucht . . . . .	383



S-ES-B

C 22209 F

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

MUS. COMP. ZOOLOGY  
LIBRARY

APR 7 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — H. DATHE, Berlin —  
W. HERRE, Kiel — K. HERTER, Berlin — J. KÄLIN†, Frei-  
burg/Schweiz — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZA, Flo-  
renz — H. NACHTSHEIM, Berlin — T. C. S. MORRISON-  
SCOTT, London — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THE-  
NIUS, Wien — W. VERHEYEN, Antwerpen — K. ZIMMER-  
MANN, Ellenberg

Schriftleitung E. MOHR, Hamburg — M. RÖHRS, Hannover

**32. BAND · HEFT 1**

**Februar 1967**



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



APR 7 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

# Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo)

Teil I<sup>1,2</sup>

Ein Beitrag zum Problem der Populationsdynamik in den Tropen

Von FRITZ DIETERLEN

*Eingang des Ms. 5. 8. 1966*

## I. Einleitung

Die Erforschung der Kleinsäuger und besonders der Nagetiere in den Tropen der ganzen Welt war bis jetzt im wesentlichen auf Fragen systematischer Einordnung und geographischer Verbreitung beschränkt.

Angesichts der Fülle tropischer Nagetierformen ist unser Wissen über sie verschwindend gering, was ganz besonders auch auf Afrika zutrifft, wo wir uns in der Literatur vorwiegend an die Bearbeitung von Expeditionsausbeuten, an Faunenbeiträge oder Checklists halten müssen, so z. B. über Südafrika (ROBERTS 1951), Südwestafrika (SHORTRIDGE 1934), Nord-Rhodesien (ANSELL 1960), Angola (MONARD 1935, HILL/CARTER 1941), Tanzania (SWYNNERTON 1951), Congo (HATT 1940, SCHOUTEDEN 1947, RAHM/CHRISTIAENSEN 1963, MISONNE 1963), ehemals französische Gebiete Zentralafrikas (MALBRANT/MACLATCHY 1949, MALBRANT 1952), Kamerun (JEANNIN 1936, EISENTRAUT 1963), Nigeria (ROSEVEAR 1953), ehemals französische Gebiete Westafrikas (DEKEYSER 1955) usw.

Größere ökologische oder biologische Untersuchungen haben Seltenheitswert, kleinere Notizen finden sich weit verstreut in der Literatur.

So besitzen wir auch noch recht wenig Angaben zu Fragen von Fortpflanzung und Populationsdynamik, denen die vorliegende Untersuchung gilt.

Sie kann einem allgemeinen wissenschaftlichen Interesse dienen, besonders einem Vergleich von Tropen und gemäßigter Zone, ferner der Kenntnis und Kontrolle landwirtschaftlich und medizinisch wichtiger Formen, wie sie in unserem zentralafrikanischen Untersuchungsgebiet in größerer Zahl vorhanden sind (DIETERLEN 1966 a). Voraussetzung für eine intensivere Bearbeitung biologischer Fragen in Afrika sind feste Standorte an gut gewählten Plätzen, besonders Freilandstationen von denen aus die Umgebung erforscht und das anfallende Material sofort bearbeitet werden kann. Zu den wenigen bisher existierenden Einrichtungen gehört das Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale (I.R.S.A.C.), welches Anfang der fünfziger Jahre von den Belgiern in ihren damaligen Besitzungen Congo, Rwanda und Urundi errichtet wurde, als ein Netz von mustergültigen Instituten und Freilandstationen.

Das Zentrum des IRSAC wurde in Lwiro, 40 km nördlich der Stadt Bukavu und in

<sup>1</sup> Im Teil I erscheinen Untersuchungen aus dem Anbaugbiet, welches biotopisch und klimatisch größere Gegensätze aufweist als die Bergwaldzone und besonders das Regenwaldgebiet des Congo-Beckens. Aus diesen Gebieten soll im Teil II berichtet werden.

<sup>2</sup> Dem Andenken des 1966 verstorbenen A. R. CHRISTIAENSEN, Assistent der Säugetierabteilung des I. R. S. A. C. gewidmet.

10 km Entfernung vom Westufer des Kivusees errichtet (Abb. 1). Die Lage ist ideal gewählt: Grenzgebiet von Congo-Becken nach Ostafrika, Höhenlage von 1750 m mit gesundem Klima, welches ebenso intensives Arbeiten wie in Europa zuläßt. Durch eigene Wasserversorgung, Stromgeneratoren (für Bedarfsfälle), große Labors, handwerkliche Ateliers, eine umfangreiche Bibliothek, Post- und Telegraphenstation, Autoreparatur und Tankstelle und große Wohnhäuser hat man dem Institut eine weitgehende Eigenständigkeit gegeben.

Säugetierkundliche Forschungen wurden besonders durch den jetzigen Generaldirektor des IRSAC Dr. U. RAHM durchgeführt, wie auch von seinem Vorgänger in der Mammalogie Dr. P. L. PIRLOT.

Mit einem Stipendium der Fritz-Thyssen-Stiftung (Köln) im Rahmen des Afrika-programms des Ifo-Institutes für Wirtschaftsforschung (München) kam ich am 3. Mai

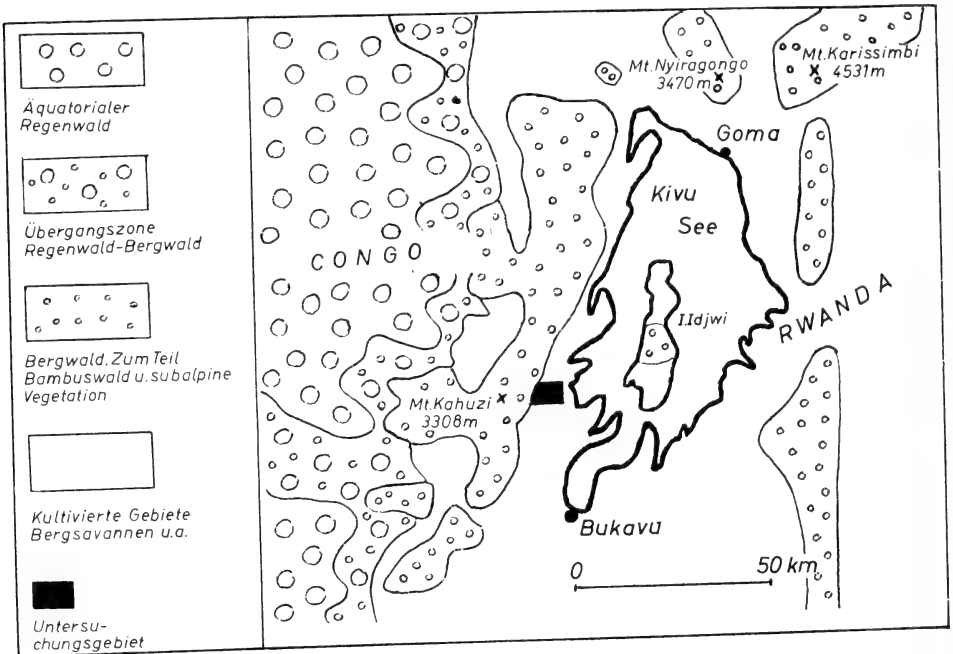


Abb. 1. Das Kivuseegebiet mit den wichtigsten Vegetationszonen und dem Untersuchungsgebiet (schwarzes Viereck)

1963 ans IRSAC mit dem Auftrag, Untersuchungen zur Ökologie und Biologie der Nagerpopulationen im dichtbesiedelten und -bebauten Gebiet an der (kongolesischen) Westseite des Kivusees durchzuführen.

Die Fritz-Thyssen-Stiftung kam mir bei meinen Bemühungen mit außerordentlicher Großzügigkeit entgegen. Sie hat meine Forschungen vom 1. März 1963 bis zum Februar 1966 unterstützt. Ihr und ganz besonders Herrn Dr. E. COENEN gilt mein verbindlicher Dank; am IRSAC vor allem Herrn Dr. RAHM und seiner Frau für stete Hilfe in wissenschaftlichen oder technischen Fragen, ebenso dem Assistenten der säugetierkundlichen Abteilung, Herrn A. R. CHRISTIAENSEN.

## II. Das Kivu-Hochland und das Untersuchungsgebiet

### Überblick<sup>3</sup>

Über eine Erstreckung von etwa 7 Breitengraden — 3 nördlich, 4 südlich des Äquators — berühren sich im Bereich der zentralafrikanischen Schwelle die Großgebiete östliches Hochafrika und Congobecken. Im südlichen Teil dieser Zone liegt der Kivusee. An seiner Gestalt und Form, wie auch an der der anderen zentralafrikanischen Seen läßt sich der nordsüdliche Verlauf des Grabenbruches ablesen, dessen Sohle recht unterschiedliche Höhenlagen aufweist. Von Norden her steigt sie vom Tal des oberen Nil zum Albertsee auf 620 m an, weiter zum Edwardsee (912 m) und hinauf zum Kivusee (1460 m), von wo aus sie entlang des den Kivusee entwässernden Ruzizi-Flusses schroff in die ca. 800 m hoch gelegene gleichnamige Ebene abfällt, die in den 773 m hohen Spiegel des Tanganyikasees übergeht. Am Grund dieses 1400 m tiefen Sees erreicht sie die tiefste Stelle. Durch Tanganyika- und Nyassasee setzt sich der fast 3000 km lange Graben fort und endet am Sambesi.

Seine Entstehung verdankt der Graben dem Einbrechen der sog. zentralafrikanischen Schwelle, welches im Tertiär einsetzte und wohl im Diluvium seinen Höhepunkt erreichte; die Bewegungen halten bis heute an.

Während das Bild des Grabens über große Strecken klar sichtbar ist, ist es nördlich des Edwardsees durch das riesige bis auf 5120 m ansteigende Ruwenzori-Massiv gestört. Auch am Nordende des Kivusees ist die Grabenstruktur verwischt: ein gewaltiger, in den Kratern des Nyiragongo (3470 m) und Nyamulagira (3051 m) noch heute lebendiger Vulkanismus, hier der Zone der Grabensohle entsprungen, hat den Kivusee nach Norden abgeriegelt. Virunga-Vulkane werden diese aktiven zusammen mit einer dicht östlich davon stehenden Gruppe erloschener Vulkane genannt, deren höchster der 4531 m hohe Karissimbi ist. Über ihre Kämme, wie auch über den östlichen Grabenrand am Kivusee zieht sich die Wasserscheide Kongo—Nil. Daß der Vulkanismus ursächlichen Zusammenhang mit der Grabenbildung hat, steht außer Zweifel. Erloschener Vulkanismus, stellenweise den westlichen Grabenrand überdeckend, hat auch die Landschaft des Untersuchungsgebietes um Lwiro geprägt. Übersteigt man ihn auf der 2300 m hohen Paßstraße am Kahuzi (3308 m), so ist man auf der andern Seite in wenigen Stunden in nur noch 800 m Meereshöhe, ist klimatisch, floristisch und faunistisch gesehen bereits im Congobecken, das seine tiefsten Stellen in 350 m hat. Von hier bis zum rund 2000 km entfernten Golf von Guinea dehnt sich der immerfeuchte äquatoriale Regenwald. — Den Bergwald des östlichen Grabenrandes (in Rwanda) nach Osten hin durchfahrend, gelangt man nach 60 km an den Waldrand. Bis zum Indischen Ozean, in über 1000 km Entfernung gibt es nun, abgesehen von wenigen inselartigen Wäldern, keinen Regenwald mehr, sondern Trockenwälder (*Brachystegia*), Savannen und Steppen in ihren verschiedenen Ausprägungen. Man steht am westlichen Rande Ostafrikas, das sich über weite Gebiete in einer Meereshöhe von 1100 bis 1500 m erstreckt. Der geographische Gegensatz der beiden Großgebiete, zwischen denen der Kivusee liegt, ist natürlich eng verknüpft mit dem klimatischen (s. S. 11).

*Vegetation und Bebauung* (vgl. *Abb. 1*). Drei für das Verständnis dieser Arbeit wichtige Vegetations- und Faunengebiete müssen hier genannt werden.

Erstens, im Westen hinter der Bergkette des Grabenrandes der bis 1000 m hinaufreichende äquatoriale Regenwald, dessen Charakterbaum *Gilbertiodendron* (*Macrobium dewevrei*) ist. Zweitens, nach einer Übergangszone, der Bergurwald, der etwa von 1800 bzw. 2000 m an, sich westlich und östlich des Grates nach oben hin ausbreitet und etwa ab 2300 m in Bambuswald (*Arundinaria alpina*) übergeht. Drittens, das

<sup>3</sup> Angaben über das Klima S. 11 ff.

eigentliche Untersuchungsgebiet, eine zwischen Kivusee und Bergwald auf basaltischem Lavaboden sich erstreckende, dicht besiedelte und kultivierte Baumsavanne, eine sog. *Erythrina*-Savanne. Man kann annehmen, daß sie einfach durch allmähliche Lichtung des ursprünglichen bis an den See reichenden Waldes entstanden ist, der aber z. T. eine andere Zusammensetzung gehabt haben dürfte. Wichtigste Pflanzen dieser Savanne sind nach RAHM/CHRISTIAENSEN (1963): *Bridelia micrantha*, *Kohtsia africana*, *Albizzia grandibracteata*, *Erythrina tomentosa*, *Acanthus pubescens*, *Pennisetum purpureum* usw.

Der Boden ist äußerst fruchtbar und die Dichte der Bevölkerung, vom Stamm der Bashi, mit bis zu 150 Einwohnern/km<sup>2</sup>, sehr hoch.

Die auffallendste Kulturpflanze des von den Bashi geprägten Landschaftsbildes (vgl. z. B. HECQ, 1958), ist die vorwiegend zur Biergewinnung angebaute Banane, die oft in großer Ausdehnung einen beträchtlichen Teil der Berghänge bedeckt. In diesen Hainen liegen auch viele Dörfer der Bashi, meist Zusammenschlüsse verstreut stehender Grüppchen von Hütten. In großen Mengen, aber verteilt, und bunt gemischt auf viele kleine Parzellen, werden ferner angebaut: Hirse (*Sorghum*), Buschbohnen, Maniok, Mais und Bataten. Häufig sind Mischkulturen von Bohnen mit Maniok oder mit Mais. In kleinerem Umfang werden Erdnüsse, Zuckerrohr und verschiedene Gemüse angebaut.

Einen andern Aspekt des Landschaftsbildes bieten die von Europäern geschaffenen, z. T. großen Plantagen von Kaffee (besonders in Höhenlagen zwischen 1500 und 1800 m) und Tee (besonders zwischen 1800 und 2300 m) und Baumkulturen von *Eukalyptus* (*smithii*, *globulus*, *maideni*, *saligna*), Chinarindenbäumen (*Cinchona*) und Zypressen (*Cupressus lusitanica*).

Es gibt auch weite Flächen nicht bebauten Landes, so Grasland oder Sekundärbusch, beides von Rindern, Ziegen oder Schafen beweidet; ferner in manchen Senken größere Sümpfe.

Aus dichtem grasigen Sekundärbusch, oft stark mit Elefantengras (*Pennisetum purpureum*) durchmischt, bestehen auch die sog. Zwischenfeldstücke, Streifen ungenutzten Gebietes zwischen den Eingeborenenfeldern. Sie sind Hauptaufenthalt der Muriden.

Die Eingeborenenfelder zeigen im Anbau ein buntes Gemisch. Da die einzelnen Stücke nicht groß sind, ein Feld kann von 0,5 Ar bis 20 Ar gehen, findet man oft auf kleinem Raum alle von den Bashi angebauten Nahrungspflanzen.

Während Bananen und auch Maniok das ganze Jahr hindurch geerntet werden können, haben die Hauptnahrungspflanzen Hirse und Bohnen zwei Erntezeiten im Jahr, deren Schwerpunkte im Februar und Juli liegen. Nach der Juliernte läßt die Bestellzeit, bedingt durch die Trockenheit, einige Wochen auf sich warten. — Abhängig von der Intensität und Dauer der Trockenzeit wirkt sich die Trockenheit auch unterschiedlich stark, jedoch immer nachteilig für die Nager, auf die Zwischenfeldstücke und Sekundärbuschgebiete aus.

Die hier geschilderten Verhältnisse von Bebauung und Vegetation gelten vornehmlich für das Untersuchungsgebiet, für eine Erstreckung von je etwa 10 km nach Norden und Süden von Lwiro aus und für Höhenlagen zwischen 1500 und 1900 m, keineswegs aber für das ganze Siedlungsgebiet der Bashi, denn außerhalb der hier geschilderten Zone existiert auf weniger fruchtbaren und trockeneren Böden weit geringerer Anbau und dafür größere Weidefläche. Das wirkt sich natürlich auch auf die Zusammensetzung und Dichte der Muridenpopulationen aus.

### III. Die Biotope und ihre Bewohner

Zunächst seien die wichtigsten Biotope beschrieben, zu denen weniger die Felder selbst gerechnet werden können, die kaum als Aufenthaltsorte in Frage kommen, sondern die Vegetation, die die Felder umgibt.



Diese schon genannten *Zwischenfeldstücke* sind etwa 5 bis 30 m breite Gebiete, die oft streifenförmig die bebauten Landstücke voneinander trennen. Die Vegetation steht dort meist dicht bis sehr dicht und ihre Zusammensetzung ist je nach Bodengüte und Alter des betreffenden Stückes verschieden. So gibt es Abschnitte, die jahrelang nicht für den Anbau verwendet wurden und unberührt geblieben sind. Dort steht oft bis zu 6 m hohes, aus umfangreichen Wurzelstöcken wachsendes Elefantengras, das zusammen mit Strauchwerk, verkrüppelten Bäumen usw. eine dichte, ohne Machete kaum zu durchdringende Pflanzenmasse bildet. Auf weniger gutem Boden wächst weniger oder kein Elefantengras; dort bilden andere, niedrigere Gräser, oft zusammen mit Buschwerk, die Hauptvegetation. Meist sind Zwischenfeldstücke mit einem Wall von Erde und vermodernerer Pflanzenteile umgeben, gejätetes Unkraut und Abfälle von der letzten Ernte. — Vom abgeernteten und gerade verwildernden Feld bis zum *Elefantengras-* oder *Grasbuschdickicht* gibt es natürlich alle Übergänge von Zwischenfeldstücken, deren beide Haupttypen hiermit schon genannt sind. Zwischen beiden vermittelt ein dritter Typ, nämlich Stücke, die eine *Mischung* von Elefantengras und Grasbusch darstellen. Da alle Typen noch unterschiedliches Alter, Lage und damit verschiedene Dichte und Höhe haben, erhöht sich die Zahl der Varianten der Zwischenfeldstücke.

*Feuchtbüsch.* Dieser Biotop kann sich im Mischkulturland vorwiegend im Schatten, z. B. einer der Eukalyptusbaumgruppen oder an steilen, von der Sonne weniger begünstigten Hängen entwickeln. Er ist mikroklimatisch ein Wald im kleinen. Vergleichbares findet sich in Europa z. B. an feuchten Hängen, wo Brennesseln mit Gebüsch vermischt stehen.

*Sumpfige Gebiete* mit hohem Grundwasserstand.

*Wald.* Reste ursprünglichen Waldes haben sich bei Lwiro z. B. am Rande des Sumpfes Lushala erhalten. Bebautes Land stößt stellenweise direkt an diesen Wald, zu dem im wesentlichen Elemente des Bergwaldes gehören.

Weitere Kulturlandbiotope, die für Nagerfang in Frage kommen, waren schließlich Monokulturen von Bananen, Kaffee, Tee, Zypressen und Eukalyptusbäumen.

### Die Nagetiere

Die Säugetierwelt des Gebietes westlich des Kivusees ist ungemein artenreich. Zwischen See und äquatorialem Regenwald kann man mit rund 120 Arten rechnen, größtenteils nachgewiesen durch RAHM/CHRISTIAENSEN (1963) und in weiteren in Druck befindlichen Arbeiten dieser Autoren. Wir wollen uns hier auf die Aufzählung der 50 Nagetierarten beschränken, die rund 40% der Säugerfauna ausmachen. Zwei Drittel dieser Nager sind Muriden.

#### HYSTRICIDAE (Stachelschweine):

*Hystrix stegmanni*  
*Atherurus centralis*

#### THRYONOMYIDAE (Borstenferkel):

*Choeromys harrisoni*

#### ANOMALURIDAE (Dornschwanzhörnchen):

*Anomalurus jacksoni*  
*Anomalurus beecrofti*  
*Anomalurus pusillus*  
*Idiurus zenkeri*

#### SCIURIDAE (Hörnchenartige):

*Protoxerus stangeri*  
*Funisciurus carruthersi*  
*Funisciurus anerythrus*  
*Funisciurus erythropus*  
*Aethosciurus rwenzori*  
*Tamiscus emini*  
*Tamiscus alexandri*

#### MUSCARDINIDAE (Schläfer):

*Claviglis vulcanicus*

## MURIDAE (Mäuse- und Rattenartige):

## Otomyinae:

*Otomys tropicalis* Thomas  
*Otomys denti* Thomas

## Deomyinae:

*Deomys ferrugineus* Thomas

## Dendromyinae:

*Dendromus insignis* Thomas  
*Dendromus* spec.  
*Delanymys brooksi* Hayman

## Murinae:

*Lophuromys aquilus*  
 Thomas and Wroughton  
*Lophuromys luteogaster* Hatt  
*Lophuromys rahmi* Verheyen  
*Lophuromys woosnami* Thomas  
*Lophuromys* spec.  
*Leggada triton* Thomas  
*Leggada minutoides* Smith  
*Leggada bufo* Thomas

*Leggada* spec.

*Thamnomys surdaster* Thomas  
*Thamnomys kempi* Hatt  
*Oenomys hypoxanthus* Pucheran  
*Pelomys fallax* Heller  
*Praomys jacksoni* de Winton  
*Stochomys longicaudatus* Tullberg  
*Aethomys walambae* Wroughton  
*Colomys goslingi*  
 Thomas and Wroughton  
*Malacomys longipes* Milne-Edwards  
*Dasymys incomtus* Sundevall  
*Hybomys univittatus* Peters  
*Lemniscomys striatus* Linné  
*Cricetomys gambianus* Waterhouse  
*Mastomys coucha* A. Smith  
*Mylomys cuninghamei* Thomas  
*Hylomyscus alleni* Waterhouse  
*Hylomyscus denniae* Thomas  
*Rattus rattus alexandrinus* Rafinesque  
*Rattus rattus frugivorus*  
 E. Geoffroy et Audouin

## RHIZOMYIDAE (Wurzelratten):

*Tachyoryctes ruandae*  
 Lönnberg et Gyldenstolpe

Diese Liste umfaßt wohlgerneht nur Nager des Gebietes westlich des Kivusees. Würden wir das Virunga-Vulkangebiet und die Savannen Rwandas und um den Edwardsee hinzuzählen, so kämen allein bei den Muriden mit *Lophuromys sikapusi*, *Arvicanthus abyssinicus*, *Lemniscomys griselda*, *Pelomys hopkinsi* und *Zelotomys hildgardae* mindestens fünf weitere Arten hinzu.

Von den sechs Unterfamilien der Muridae sind drei (Otomyinae, Dendromyinae und Deomyinae) rein afrikanisch, zwei (Rhynchomyinae und Hydromyinae) sind indomalaisch und australisch verbreitet. Nur die Murinae (Langschwanzmäuse) sind in der ganzen Alten Welt verbreitet. Mit über 74 Gattungen stellen sie in ihrer systematischen Kategorie, der Unterfamilie, das größte Kontingent unter den Säugetieren überhaupt; gleichzeitig machen sie im Entfaltungsfächer der Muriden wohl den jüngsten und größten Abschnitt aus. Angesichts ihrer sehr kurzen Vergangenheit kann man ihre Entwicklung als explosionsartig bezeichnen.

Ihr auffallendstes gemeinsames Merkmal ist der Mangel an Spezialisierungen (ELLERMAN, 1941). Anpassungen fürs Leben am Wasser, unter der Erde und auch fürs Baumleben sind relativ selten und dann meist schwach ausgebildet. Das letztere Merkmal (kletternde Lebensweise) wurde von ST. LEGER (1934) für die afrikanischen Murinae übertrieben herausgestellt und sogar zur Grundlage einer neuen systematischen Einteilung gemacht. ST. LEGER und anderer Autoren Einteilung der Subfamilie in Climbing Rats und Terrestrial Rats erscheint heute keinswegs gerechtfertigt. Auch manche von ELLERMAN vorgenommene Gruppierungen können als überholt bezeichnet werden, ganz besonders seit den Resultaten der cytogenetischen Forschungen der neueren Zeit, die vor allem von MATTHEY vorangetrieben wurden und die eine neue Phase in der Säugetier- und ganz besonders in der Kleinnager-Systematik einleiteten.

MATTHEY (1958) konnte nicht nur bekräftigen, daß die heutige Nagetierklassifika-

tion SIMPSONS (1945) natürlicher ist als die von ELLERMAN (1941) aufgestellte — so wirken die Muridae, wenigstens Murinae und Dendromyinae, in ihrer großen cytologischen Heterogenität sehr einheitlich gegenüber den cytologisch homogenen Gruppen Crice-  
tinae, Gerbillinae und Microtinae, die mit andern zusammen von SIMPSON zur Familie der Cricetidae vereinigt worden sind — er konnte überdies auch zeigen, daß viele von ELLERMAN, ST. LEGER und andern Systematikern aufgestellte Gruppen, z. B. Vereinigung einiger Untergattungen zu einer Gattung, cytologisch nicht gerechtfertigt sind und daß dadurch die Systematik der unteren Kategorien gerade bei den Muriden neu konzipiert werden muß.

Ich will daher vorsichtig bei der Einordnung der bearbeiteten Formen verfahren und nur Arten und nicht Unterarten nennen. Angesichts der mangelhaften Erfassung vieler Teile Afrikas auf seine Kleinnager — von z. T. riesigen geographischen Räumen existieren in Museen überhaupt keine oder völlig unzureichende Sammlungen — erscheint es heute noch bei den meisten Arten sinnlos, sie in Unterarten einzuteilen, bzw. die von ELLERMAN aufgereihten Formen kritiklos zu übernehmen.

In der Anbauzone, die in dieser Arbeit behandelt wird, kommen 20 Muridenarten vor (ferner *Tachyoryctes*, *Choeromys*, *Hystrix* und *Claviglis*) — es sind dies:

<i>Lophuromys aquilus</i>	<i>Mastomys coucha</i>
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	<i>Otomys tropicalis</i>
<i>Praomys jacksoni</i>	<i>Dendromus insignis</i>
<i>Dasymys incomtus</i>	<i>Hybomys univittatus</i>
<i>Leggada triton</i>	<i>Mylomys cunninghamei</i>
<i>Leggada bufo</i>	<i>Aethomys walambae</i>
<i>Leggada minutoides</i>	<i>Cricetomys gambianus</i>
<i>Pelomys fallax</i>	<i>Delanyomys brooksi</i>
<i>Thamnomys surdaster</i>	<i>Colomys goslingi</i>
<i>Lemniscomys striatus</i>	<i>Rattus r. alexandrinus</i>

Bis zu 14 Muridenarten können auf kleinem Raum im gleichen Biotop, z. B. in einem Zwischenfeldstück gefangen werden. Die seltenen Formen, *Colomys*, *Cricetomys*, *Mylomys*, *Aethomys* und *Delanyomys* scheiden in dieser Untersuchung ganz aus.

Nun seien die häufigeren Arten der Anbauzone in Größe und Aussehen und in ihren ökologischen Ansprüchen kurz skizziert (Gewichte siehe Tab. 13).

*Lophuromys aquilus*. Die in den Fängen am häufigsten auftretende Art hat auch die größte ökologische Valenz. Im dichten *Pennisetum* ist sie ebenso häufig wie im trockenen Grasbusch. Auch in Feuchtgebüsch, Waldresten, Bananenpflanzungen ist sie immer anzutreffen. *Lophuromys* ist überwiegend tagaktiv. Adulte Tiere haben eine Kopfrumpflänge von 115 bis 140 mm. Der Schwanz ist für eine Murine auffallend kurz, seine Länge schwankt zwischen 60 und 80 mm. Das Rückenfell ist schwärzlich-rostrot gefärbt, die Bauchfärbung variiert von gelbbraun bis rostrot.

*Oenomys hypoxanthus*: Sein idealer Biotop ist dichtes Elefantengras, wo er Nahrung und Klettermöglichkeit in Hülle und Fülle findet. Auch Waldränder und Lichtungen werden bevorzugt. Je trockener und vegetationsärmer die Biotope werden, desto seltener wird auch *Oenomys*. An seiner rostroten Nase, am agutifarbenen und rötlich-braunen Rückenfell und der weißen oder gelbweißen Bauchfärbung ist *Oenomys* leicht zu bestimmen. Er ist polyphasisch tag- und nachtaktiv. Kopfrumpflänge 150 bis 180 mm, Schwanzlänge 165 bis 200 mm. Der Schwanz ist fast immer 10 bis 20 mm länger als Kopf und Körper.

*Praomys jacksoni* ist nachtaktiv und liebt schattige und relativ feuchte Biotope mit Bäumen oder Felsen als Schlupfwinkel. Feuchtgebüsch in oder außerhalb von Waldstücken oder Bananenpflanzungen ist der bevorzugte Lebensraum. An trockenen oder schattenarmen Plätzen ist *P.* nicht oder selten anzutreffen. Die Rückenfellfärbung vari-

iert bei adulten Tieren von schwärzlichgrau bis rotbraun, die Kopfrumpflänge von 105 bis 130 mm, die Schwanzlänge von 115 bis 155 mm. Der Schwanz ist immer länger als Kopf und Körper, in der Regel 20 bis 25 mm.

*Lemniscomys striatus*: Ein überwiegend tagaktives Tier, bevorzugt den trockenen Grasbusch, wo es zu den drei häufigsten Arten zählt. In den feuchteren *Pennisetum*-Biotopen ist die Art wesentlich schwächer vertreten, in Waldstücken überhaupt nicht. Diese hübsche Streifenmaus ist bekannt durch ihre hellen gesprenkelten Längsstreifen und den schwarzen Aalstrich im Rückenfell. Kopfrumpflänge beträgt 105 bis 140 mm, Schwanzlänge 120 bis 150 mm. Der Schwanz ist immer länger als Körper und Kopf, in der Regel 15 bis 20 mm.

3 *Leggada*-Arten — *triton*, *minutoides* und *bufo* — kommen im Untersuchungsgebiet vor. Die häufige *triton* und die seltene *bufo* ähneln einander sehr in der Kopfrumpflänge: 60 bis 85 mm bei *triton*, 65 bis 85 mm bei *bufo*, doch ist der Schwanz bei *triton* nie länger als 60 mm (var. 40 bis 60 mm) bei *bufo* dagegen nie kürzer (60 bis 75 mm). *Minutoides* ist kleiner (KRL: 55 bis 70 mm, SL: 45 bis 60 mm) als die beiden andern Arten, die kleinste Muride des Untersuchungsgebietes überhaupt. Mit etwas Erfahrung sind die Arten auch an der Färbung und zwar der Bauchseite zu unterscheiden: *triton* ist dort grau, *bufo* grau mit orangefarbener Beimischung, und bei *minutoides* ist die Grundfärbung hell mit bräunlich-roter Beimischung. Die unterschiedlichen ökologischen Ansprüche sind an einem größeren Material mit genauer Herkunft nachzuweisen: *triton* ist im trockenen Grasbusch am häufigsten, in feuchten Biotopen nur sehr schwach vertreten, *minutoides* ist im Grasbusch fast gleich stark wie *triton*, noch häufiger dagegen in den etwas feuchteren und schattigen *Pennisetum*-Grasbusch-Mischgebieten, nimmt aber im reinen *Pennisetum* wieder ab; *bufo* hat ihr Optimum offenbar in hoher Luftfeuchtigkeit, so in sumpfigem Gebiet, im Wald und am Waldrand. Wahrscheinlich sind alle drei *Leggada*-Arten tag- und nachtaktiv.

*Otomys tropicalis* (Otomiyinae) ist wie *Dasymys* ein wühlmausähnlicher Typ und mit 150 bis 185 mm Kopfrumpflänge eine der größten Muriden des Gebietes. Der Schwanz erreicht mit 80 bis 110 mm nur knapp 60% der KRL. Der Rücken von *Otomys* ist braun gefärbt mit schwärzlicher Beimischung. Die Art ist polyphasisch tag- und nachtaktiv. Sie hat ihr Optimum im Grasbusch, ist aber auch im feuchteren Elefantengras oft anzutreffen.

*Dasymys incomtus*. Erwachsene Tiere messen ohne Schwanz 130 bis 165 mm. Der Schwanz ist immer kürzer, im Mittel 20 bis 30 mm, und seine Länge variiert von 110 bis 140 mm. Die Grundfärbung des Felles ist dunkelgrau und am Rücken mit brauner Beimischung. Die nachtaktive Art hat eine relativ weite ökologische Valenz und ist fast in allen Biotopen, mit Ausnahme des Waldes, zu finden, doch ist sie nirgends besonders häufig.

*Pelomys fallax*: Mit agutifarbenem Rückenfell, wohl nahe verwandt mit *Lemniscomys* und *Mylomys*, hat eine Kopfrumpflänge von 125 bis 175 mm und eine Schwanzlänge von 120 bis 160 mm. Der Schwanz ist immer kürzer als K + R, im Mittel 15 bis 25 mm. Abgesehen von Wald, sumpfigem Gebiet und Feuchtigkeitsgebüsch, also Gebiete mit hoher Luftfeuchtigkeit, ist die tagaktive *Pelomys* fast überall, doch nur selten wo gehäuft anzutreffen.

*Mastomys coucha*, wohl die bekannteste Muride Afrikas, ist ein hier in der Regel dunkelgrau (manchmal auch bräunlichgrau) gefärbtes, rein nächtlich lebendes Tier. Es tritt nur an manchen Stellen auf, so besonders im trockenen Grasbusch, der offenbar seinem Optimum entspricht und ist dort stellenweise häufig. Die Kopfrumpflänge adulter Tiere beträgt 105 bis 150 mm, die Schwanzlänge 95 bis 130 mm. Der Schwanz ist immer und rund 20 mm kürzer als Kopf und Körper.

*Thamnomys surdaster*, ein in Bäumen und Sträuchern lebendes nachtaktives Tier mit sehr langem Schwanz, kommt entsprechend seiner vorwiegend kletternden Lebensweise

fast nur in Gebüsch, Gehölzen und an Waldrändern vor. Die Kopfrumpflänge adulter Tiere variiert von 100 bis 125 mm, die Schwanzlänge von 140 bis 185 mm. Das Rückenfell ist bräunlich gefärbt, der Bauch nahezu rein weiß.

*Hybomys univittatus* ist außerhalb des Waldes nur selten und dann im Feuchtbüsch anzutreffen. Die Art ist tagaktiv. Die variable Rückenfärbung ist ein schwer zu beschreibendes Schwärzlich-Braun, das auch ins Rostrote übergehen kann. Ein dunkler Aalstrich ist schwach ausgebildet. Die Bauchfärbung variiert noch mehr. Mit 115 bis 135 mm ist die Kopfrumpflänge erwachsener Tiere immer und im Durchschnitt rund 15 mm größer als die Schwanzlänge, die von 100 bis 125 mm variiert.

*Dendromus insignis* (Dendromyinae) führt eine vorwiegend kletternde Lebensweise bei weiter ökologischer Valenz. Man findet die überwiegend nachtaktive Art in nahezu allen Biotopen mit Ausnahme des Waldes. *Dendromus* ist am Rücken lichtbraun gefärbt und mit schwarzem Aalstrich versehen. Der Bauch ist hell bis weiß gefärbt. Die Kopfrumpflänge erwachsener Tiere beträgt 65 bis 90 mm, die Schwanzlänge 75 bis 100 mm. Der Schwanz ist immer und rund 15 bis 20 mm länger als Kopf und Körper.

*Rattus r. alexandrinus*. In der Umgebung von Lwiro scheint es nur diese Unterart zu geben (doch findet man in der Stadt Bukavu auch *R. r. frugivorus*); jedenfalls gehören mehr als 500 Individuen, die wir fingen, zu *alexandrinus*. Sie bewohnt Hütten und Häuser von Eingeborenen und Europäern. Kaum eine Eingeborenenhütte scheint frei von Ratten zu sein und *Rattus* ist wahrscheinlich der einzige Nager, der die Hütten ständig bewohnt. Allgemein lebt er vorwiegend im oberen Teil des Hauses, besonders im Dach, ist gelegentlich aber auch im Untergrund anzutreffen.

## IV. Populationsdynamische Studien

### 1. Fangtechnik

Die Fänge des Zeitraumes, über den hier berichtet wird, begannen am 20. Mai 1963 und endeten am 23. Mai 1966, gingen also über fast genau 36 Monate. Sie wurden dauernd und wo nötig regelmäßig durchgeführt. Dabei fingen wir im Untersuchungsgebiet nahezu 7000 Nager und Insektenfresser.

#### a. Fallenfänge

Von Totfallen verwendete ich nur Schlagfallen der deutschen Marke „Luchs“, die in Ostafrika und im Congo in der Metallausführung erhältlich ist. Sie erwies sich der Holzausführung als überlegen, da sie gegen Witterung und Transport weniger empfindlich ist.

Als bester Köder erwiesen sich Erdnüsse, die ich daher immer und überall verwendete. Versuche mit andern Mitteln (Maniok, Mais, Brot, Rauchfleisch) hatten keine besseren Fänge erbracht.

Die Fallen, meist ungefähr 100, wurden in Linien gesetzt. Grenzten Felder an ein Stück nicht bebauten Gebietes, so wurden die Fallen nur in der Nähe dieser Biotopgrenze gesetzt. Lag das Fanggebiet nicht direkt an Feldern, so wurden Fallenlinien hindurch gelegt. Der Abstand zwischen zwei Fallen betrug durchschnittlich 2,5 m. Fänge in einem bestimmten Gebiet dauerten meist 5 Tage. Kontrolliert — Fänge eingesammelt, zugeschnappte oder leergefressene Fallen neu gestellt — wurde täglich zweimal, und zwar morgens zwischen 7.30 und 8.30 Uhr und nachmittags zwischen 15 und 17 Uhr. — Während der 87 Fangperioden standen die Fallen in 25 verschiedenen Fanggebieten, von denen 18 mehr als einmal befangen wurden, die meisten vier- bis sechsmal in Abständen von durchschnittlich fünf Monaten. Der Verlauf der traplines wurde dabei möglichst genau eingehalten, d. h. die Fallen gleich wie beim vorigen Mal gesetzt.

### b. Einzäunungsfänge

Dies ist eine neue Methode zum Lebendfang von Kleinsäufern<sup>4</sup>. Einzäunungsfang bedeutet, kurz gesagt, Fang nach Einzäunung eines ausgewählten Gebietes mit Wellblechplatten und Niedermähen der gesamten Vegetation. Auf diese Weise wurden 34 000 qm Gelände von Nagerbiotopen gesamt und der Kleinsäugerbestand von mehr als tausend Tieren lebend gefangen.

## 2. Artenzusammensetzung und Populationsdichte in den Hauptbiotopen

Die nebenstehende Tabelle 1 beruht auf einer vorsichtigen Schätzung für den Anteil aller Kleinsäuger. Sie soll noch einmal die wichtigsten ökologischen Unterschiede zeigen. Elefantengras- und Grasbuschbestände sind die wichtigsten Zwischenfeldbiotope.

Tabelle 1

Geschätzter Anteil der Nager- und Spitzmausarten in den beiden häufigsten Biotopen im Anbauggebiet für die Jahre 1963 bis 1965

Art	Pennisetum- bestände	Grasbusch- bestände
<i>Leggada triton + minutoides</i>	20%	20%
<i>Lophuromys aquilus</i>	17%	17%
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	18%	6%
<i>Praomys jacksoni</i>	8%	1%
<i>Lemniscomys striatus</i>	5%	13%
<i>Dasymys incomtus</i>	7%	9%
<i>Pelomys fallax</i>	3%	2%
<i>Otomys tropicalis</i>	4%	11%
<i>Mastomys coucha</i>	2%	5%
<i>Dendromys insignis</i>	9%	10%
<i>Thamnomys surdaster</i>	1%	1%
übrige Muriden	1%	1%
Spitzmäuse	5%	4%

Feuchtgebüsch und Bananenpflanzungen sind meist nicht dicht belegt, doch dominiert immer *Praomys jacksoni*, manchmal mit über 50% Anteil. Ähnlich ist es in den Galeriewaldstücken, wo ich Anteile von 47% für *Praomys*, 35% von *Hybomys* und 10% für *Lophuromys aquilus* errechnete.

Zur Bestimmung der Populationsdichte führte ich ausgiebige Erhebungen durch, deren Ergebnisse noch veröffentlicht werden sollen. Die Populationsdichte ist in den Zwischenfeldstücken — zweifellos dank des günstigen Nahrungsangebotes in den Feldern — sehr hoch. Sie beträgt dort (Mittel aus den drei typischen Biotopen) 1 Tier auf 27 qm, also 370 Tiere je ha.

In den Mischbeständen von *Pennisetum* und Grasbusch kommen gar auf 1 ha 454 (1 Tier auf 22 qm); in den schlechtest besetzten felderfernen Biotopen immer noch auf 1 ha 100 Tiere.

## 3. Jahreszeitlicher Verlauf der Fortpflanzung

### a. Einleitung

Wie sehr die Fortpflanzungszeiten der kleinen Nager von jahreszeitlichen Bedingungen abhängig sind, wissen wir aus den gemäßigten Klimaten der Erde, wo besonders die jährlichen Wechsel der Temperatur die primären Faktoren sind.

Den wenigen Arbeiten, in denen etwas über Fortpflanzungszeiten tropischer Nager steht, können wir entnehmen, daß auch sie jahreszeitlich beeinflusst sind, und man kann vermuten, daß sich mit stärkeren jahreszeitlichen Gegensätzen auch eine Fortpflanzungsperiodik ausbildet. Wichtig ist, zu wissen, daß die tropischen Jahreszeiten nicht oder wenig durch die Temperaturen, sondern durch die Niederschläge bestimmt werden.

<sup>4</sup> Genaueres bei DIETERLEN (in Vorb.): Eine neue Methode für Lebendfang und Dichtebestimmung von Kleinsäufern.

Aufgabe dieser Arbeit war es, festzustellen, ob eine Fortpflanzungsperiodik der Muriden der Anbauzone am Kivusee existiert und wie sie mit den Jahreszeiten in Zusammenhang zu bringen sei; beispielsweise auf direktem Wege, d. h. in direktem Zusammenhang von meteorologischen Faktoren und Fortpflanzung, bzw. indirekt, d. h. über die Auswirkungen des Wetters auf Vegetation, Nahrung, Biotop, menschliche Kulturen usw. (vgl. auch DIETERLEN, 1966 b). Sind ferner sog. innere Faktoren im Spiel, die durch äußere Ereignisse nicht zu erklären sind, gleich ob sie Verstärkung oder Verminderung der Fortpflanzungsaktivität bewirken? Schließlich: wie sehr wirken die Jahreszeiten überregional; wann und wo gibt es lokale Abweichungen?

### b. Das Klima der Kivu-region und des Untersuchungsgebietes

Zum Verständnis des Problems Fortpflanzung und Jahreszeiten bedarf es einer ausreichenden Kenntnis und deshalb einer genaueren Schilderung der Klimafaktoren.

Im Bereich des zentralafrikanischen Grabens berühren sich, wie schon erwähnt, die geographisch und klimatisch gegensätzlichen Großgebiete Congobecken und östliches Hochafrika.

Das Congobecken wird beherrscht von immerfeuchtem Klima mit gleichbleibend hoher Wärme, mit großen Niederschlagsmengen in weitgehend ausgeglichener Verteilung der Regen über das ganze Jahr hinweg. Die Folge ist ein immergrüner tropischer Regenwald, der das ganze Becken ausfüllt. Die jährlichen Niederschläge liegen zwischen 1500 und 3000 mm. Es gibt Gegenden mit niederschlagsarmen und -reichen Monaten, doch keinen Monat ohne Niederschlag; von einer Trockenzeit kann nicht gesprochen werden. Nach den Rändern des Beckens hin stellen sich regenarme Zeiten in den Monaten der flachsten Sonnenbahn ein, die in den Randgebieten südlich des Äquators zwischen ungefähr Juni und August und nördlich zwischen November und Januar liegen. Das bedeutet, daß dort durch die eingeschaltete Trockenphase *Jahreszeiten* (hygrische J.) auftreten. Die trockeneren Zeiten dauern um so länger, je weiter der Ort vom tropischen Beckenklima entfernt ist. Unter diesen Verhältnissen tritt dann auch der immerfeuchte Wald zurück und geht in diesem wechselseuchten Bereich in die Feuchtsavanne mit immergrünen Galeriewäldern entlang der Flüsse über.

Während die Randschwellen des Beckens im Norden und Süden fast ebenen Charakter haben und selten 1000 m übersteigen, erhebt sich im Osten aus einer mittleren Höhe von 600 bis 1000 m der Rand auf relativ kurze Distanz zu Höhen bis über 3000 m zur zentralafrikanischen Schwelle, wodurch sich auch die klimatischen Verhältnisse sehr rasch ändern. Das Hochland um den Kivusee, rund 1000 m über dem Congobecken gelegen, stellt in vieler Hinsicht einen Übergang zwischen den gegensätzlichen Klimaten im Westen und Osten her, wiewohl es entscheidend von einem ostafrikanischen Element, dem *Südostpassat* beeinflusst wird (VANDENPLAS, 1948). Diese horizontale, im Indischen Ozean entspringende Luftströmung bringt Niederschläge nur dort, wo sie durch ein kräftiges Relief zum Aufsteigen gezwungen wird, so im östlichen Tanzania und im südöstlichen Kenya. Im Bereich dieser Randschwellen liegen die jährlichen Regen meist zwischen 750 und 1250 mm, in einigen Gebieten auch darüber. Dem ebenen Hochland Ostafrikas bringt der Passat keine Niederschläge, sie sind daher bedeutend trockener, mit jährlichen Regenmengen von weniger als 750 mm, und empfangen die Niederschläge größtenteils in der Periode der Zenitalregen, die den Gebieten mit passatischen Steigungsregen noch zusätzliche Niederschläge bringen. Auf weiten Flächen dehnt sich Dorn-Savanne als Dornbusch oder auch als dürrtiges Grasland mit niedrigen Akazien, sowie Kurzgrassteppe aus.

Verallgemeinernd kann man sagen, daß das eigentliche Hochland Ostafrikas eine große Trockenzeit hat, die 4 bis 8 Monate dauert und zwischen April und November liegt. Gegen den Äquator hin dauert sie kürzer, doch stellt sich hier im Januar eine sog. kleine Trockenzeit ein, wodurch die übrige Zeit des Jahres in die beiden Regenzeiten: kleine Regenzeit von Oktober bis Dezember, große Regenzeit von Februar bis Mai geteilt wird.

Besondere Verhältnisse hat die Umgebung des Victoriasees, dessen riesige Wasserfläche Klima und Vegetation beeinflusst. Hier erfährt der Südostpassat eine Stärkung, indem er vom See Feuchtigkeit aufnimmt. Weiter westlich über den Massiven von Rwanda und Burundi wird er allmählich zu weiterem Aufsteigen gezwungen, wodurch auch die Niederschlagsmengen zunehmen; doch erst die Höhen des Grabens am Kivusee bewirken stärkeres Aufsteigen, Kondensation des Wasserdampfes und Steigungsregen, die östlich des Sees je nach Höhenlage zwischen 1200 und 1800 mm Niederschlag bringen. Dann sinkt der Passat in den Kivu-Graben ab und steigt an der über 1500 m über dem See liegenden Barriere des Westrandes wieder in die Höhe unter noch stärkerer Niederschlagsbildung: Von 1200 bis weit über 2000 mm pro Jahr.

Tabelle 2

## Die Monate in der Reihenfolge der Niederschlagsmengen

1930 bis 1939: Niederschlagsmittel aus 2 INEAC-Stationen. 1955 bis 1964: Niederschlagsmittel aus 3 INEAC-Stationen. 20 Jahre: Mittlerer Niederschlag aus 20 Jahren. Ferner sind monatliches Mittel an Niederschlagstagen und eine Einteilung nach N.stufen angeführt.

Monat	1930 — 39	1955 — 64	20 Jahre	N.tage	N.stufe
April	222	196	209	24	
März	182	206	194	24	
Dezember	166	204	185	24	III
Oktober	178	189	184	23	
November	187	178	182	24	
Februar	200	160	180	21	
September	164	156	160	17	
Januar	154	143	148	20	II
Mai	129	116	123	17	
August	51	52	53	8	
Juni	43	54	48	7	I
Juli	24	25	25	5	

Das Kivuhochland hat ein gemäßigteres Klima, es ist bereits subtropischem Gebiet zuzurechnen (VANDENPLAS, 1948).

Klimatische Daten des Untersuchungsgebietes:

Da das Untersuchungsgebiet in Höhen zwischen 1650 und 1850 m Höhe liegt, ganz ähnlich wie die drei unteren Wetterstationen des landwirtschaftlichen Forschungsinstitutes INEAC, die nur 10 km südlich von Lwiro liegen und in ähnlichen Hanglagen situiert, wie sie auch die IRSAC-Gegend auszeichnen, wende ich die aus 20 Jahren (1930 bis 1939 und 1955 bis 1964/65) vorliegenden Niederschlagsdaten, ferner Temperaturdaten, auch auf mein Untersuchungsgebiet an.

Die insgesamt 4 Wetterstationen sind auf nur etwa 5 bis 6 km Entfernung Luftlinie von Osten nach Westen und bergaufwärts angeordnet und liegen in Höhen von 1703, 1730, 2055 und 2378 m. In der monatlichen Verteilung der Niederschläge differieren die beiden Gebiete von INEAC und IRSAC nur geringfügig, es ist jedoch sicher, daß die Gegend des INEAC im ganzen mehr Niederschläge empfängt als die des IRSAC (vgl. S. 14).

Nach den INEAC-Daten fallen in Höhenstufen von 1700 m etwa 1550 mm jährlicher Niederschlag, in 1800 m etwa 1635 mm, in 1900 m ungefähr 1720 mm, in 2000 m etwa 1805 mm und bei 2100 m rund 1890 mm.

Tabelle 3

## Niederschlags- und Regentagssummen der ausgeprägteren Jahreszeiten

	2. Hälfte Regenzeit			1. Hälfte Regenzeit		Trockenzeit		
	N.mm	N.tg		N.mm	N.tg	N.mm	N.tg	
Februar	180	21	Oktober	184	23	Juni	48	7
März	194	23	November	182	24	Juli	25	5
April	209	24	Dezember	185	24	August	53	8
Summen	583	68		551	70		126	20



Wichtigster Faktor für meine Untersuchungen waren die *monatlichen Niederschläge* in Gesamtmengen und Regentagen und ihre Verteilung über das ganze Jahr hinweg.

Aus den Tabellen 2 und 3 ist folgendes zu entnehmen: Feuchtester Monat im langjährigen Mittel ist mit einem gewissen Abstand der April, dann folgen mit nur geringen Abständen untereinander die anderen fünf regenreichen Monate. März und Februar bilden mit April zusammen die eine, Oktober, November und Dezember zusammen die andere Hälfte der Regenzeit des Jahres. Alle Regenmonate ordne ich der Niederschlagsstufe III zu, welche Monate mit mehr als 170 mm und mehr als 20 Regentagen einschließt. Zur Stufe II zähle ich die Übergangsperioden, Monate mit mehr als 100 mm und wenigstens 15 Regentagen. Es sind, wie der Januar, Zeiten, in die regelmäßig eine Periode geringeren Niederschlages fällt („kleine Trockenzeit“), oder es sind Übergangsperioden zur „großen Trockenzeit“ wie der Mai, oder von der Trockenzeit zur Regenzeit, wie der September. Die trockenen Monate der Stufe I setzen sich sehr klar ab von den Übergangsmonaten; ihre feuchteste Zeit, der August, geht im langjährigen Mittel nur knapp über die 50-mm-Grenze und erreicht acht Niederschlagstage. Man kann daher ganz eindeutig von drei Monaten Trockenzeit reden, auch wenn die internationale Norm dafür unter 50 mm liegt, d. h. nicht als Niederschlagsmonate eingestufte Perioden haben weniger als 50 mm.

Die Niederschläge fallen im Untersuchungsgebiet vorwiegend als Geländeregen (Stauungsregen) und als Konvektionsregen, so in der Trockenzeit, wo die meisten Niederschläge bei Gewittern niedergehen. Es kommt häufig vor, daß dabei 70 bis 90% des ganzen Monatsniederschlages von zwei oder nur einem Gewitter herrühren. Auch in den Übergangsmonaten, besonders im September, fallen nach meinen Beobachtungen die meisten Regen bei Gewittern. Gewitter sind auch in den Regenzeiten häufig, aber ihr Anteil an den monatlichen Niederschlägen scheint nicht gleichmäßig zu sein. Im regenreichen April 1964 z. B. (fast 260 mm) fielen die meisten Niederschläge ohne die geringste Gewittertätigkeit.

Sehr schwere Tagesniederschläge von mehr als 50 mm kommen jährlich etwa zweimal vor, nach den langjährigen Beobachtungen besonders gehäuft im März und April. Das Rekordmaximum zwischen 1955 und 1965 waren 88,5 mm an einem Tag im Oktober 1959. Der größte Niederschlag innerhalb einer Pentade wurde Mitte April 1966 mit 230,5 mm gemessen.

Abschließend wollen wir vorsichtig formulieren, daß die Zeit von September bis Mai im Hinblick auf die Niederschläge recht einheitlich ist und im ganzen als feuchte Periode bezeichnet werden kann, die in einer Zeit von wenigen Wochen im September einsetzt, meist im Januar einen Tiefstand erreicht und in der Regel im Mai in wenigen Wochen ausklingt, um in eine deutliche Trockenzeit überzuleiten.

*Die Temperaturen.*  
Nach Messungen in der Station Molehe (1730 m)

Tabelle 4

Schattentemperaturen der INEAC-Station Molehe (1730 m) in den einzelnen Monaten

Durchschnitt aus 6 Jahren 1959 bis 1964

Monat	Ø der tägl. Max.	Ø der tägl. Min.	Ø der mittl. Tagestemp.	Mittl. tägl. Amplitude
Januar	23,9	13,5	18,7	10,4
Februar	24,2	13,0	18,6	11,2
März	24,2	13,2	18,7	11,0
April	23,7	13,7	18,7	10,0
Mai	23,6	14,0	18,8	9,6
Juni	23,6	13,0	18,3	10,6
Juli	23,6	12,4	18,0	11,2
August	24,9	12,9	18,9	12,0
September	24,7	13,3	19,0	11,4
Oktober	24,0	13,2	18,8	11,2
November	23,7	13,0	18,5	10,7
Dezember	23,8	13,2	18,5	10,6
Jahresmittel	24,0	13,2	18,6	10,8

kann man auch für das Untersuchungsgebiet eine mittlere Jahrestemperatur von  $18,6^{\circ}\text{C}$  annehmen (Tab. 4). Das Mittel aus den Monatsmaxima beträgt dabei  $24,0^{\circ}\text{C}$ , das der Monatsminima  $13,3^{\circ}\text{C}$ , die jährliche Amplitude also  $10,7^{\circ}\text{C}$ . Die Schwankungen von Monat zu Monat sind sehr gering. Mit  $19,0^{\circ}\text{C}$  durchschnittlicher Tagestemperatur ist der September der wärmste, mit  $18,0^{\circ}\text{C}$  der Juli der kühlfte Monat. Das Mittel der Tagesmaxima liegt im August bei  $24,9^{\circ}\text{C}$  am höchsten, das der Minima von Mai bis Juli am niedrigsten. Durch die kühlen Trockenzeitnächte hat der Juli auch die durchschnittlich geringsten Minima mit  $12,4^{\circ}\text{C}$  gegenüber  $14^{\circ}\text{C}$  im Mai.

Tage ohne Sonnenschein sind sehr selten, völlig wolkenlose Tage nicht häufig. Für den Menschen sehr auffallend sind die Temperaturschwankungen während weniger Minuten bei raschem Wechsel von Sonnenschein und durch Wolken verdeckter Sonne. Diese Gegensätze sind meist subjektiv viel stärker als die Unterschiede zwischen Schatten- und Sonnenplätzen bei Sonnenschein.

Trübe regnerische Tage, manchmal 3 bis 4 aneinander, kommen ab und zu in der Regenzeit vor. In der Trockenzeit, besonders im Juli, kann der Himmel tage-, sogar wochenlang dunstig-trüb sein, bei stark verminderter Intensität und Dauer der Sonneneinstrahlung.

#### *Jahreszeitenverlauf von 1963 bis 1966*

Im Mittel des gesamten Niederschlages unterscheiden sich die drei Jahre wenig vom langjährigen Mittel von ca. 1710 mm. Sehr verschieden dagegen waren die einzelnen Jahre. 1963 lag mit 1902 mm weit über dem Durchschnitt, 1964 mit 1447 mm weit darunter und 1965 mit 1714 mm hatte ein normales Jahresmittel.

*Tabelle 5*  
Monatliche Niederschläge in mm im langjährigen Mittel, für die Jahre 1963, 1964, 1965 und für 1966 bis einschl. Mai

Monat	langj. mm	1963 mm	1964 mm	1965 mm	1966 mm
I	147	239	120	99	164
II	180	102	182	111	236
III	194	250	100	243	313
IV	209	291	275	180	313
V	137	253	31	101	45 <sup>1</sup>
VI	48	16	65	54	—
VII	24	7	30	6	—
VIII	53	15	49	60	—
IX	160	149	63	190	—
X	185	98	168	238	—
XI	182	232	162	180	—
XII	185	252	202	252	—

<sup>1</sup> nur 1 Station

1963: Die „Kleine Trockenzeit“ fiel anstatt auf Januar, in den Februar. Die Regenzeit wurde ebenfalls einen Monat hinausgeschoben und endete nach sehr feuchtem Mai abrupt in den ersten Junitagen. Dann folgten bis Anfang September drei eindeutige Trockenzeitmonate. Der Oktober war viel zu trocken.

1964: In der ersten Regenperiode des Jahres war der März viel zu trocken. Die Trockenzeit

begann schon Anfang Mai, und anstelle der üblichen drei Monate folgte eine fünfmonatige Trockenzeit. Zwar lag das Monatsmittel im Juni und September über 50 mm Niederschlag, doch konnte dies den Gesamtcharakter dieser langen Trockenzeit nicht beeinflussen.

1965: In diesem Jahr wurde das aus den langjährigen Beobachtungen ermittelte Schema ungefähr eingehalten. So blieb die Regen- und Trockenperiode in ihren zeitlichen Grenzen und auch im Mittel ihrer Niederschläge.

Im Jahre 1966 brachten die ersten vier Monate, besonders der März und April Rekordmengen, während der folgende Mai bereits der Trockenzeit zugerechnet

werden konnte. — Hier muß jedoch bemerkt werden, daß besonders im April, dem regenreichsten Monat der letzten 12 Jahre, beträchtliche Unterschiede der Regenmenge sowohl in vertikaler Richtung auftraten, die das Maß der üblichen Unterschiede weit überschritten, wie auch in horizontaler Richtung. Die Höhenstufe über 2000 m bekam mit 437,3 mm Rekordniederschlag (Station Tshibinda), während das Mittel aus den zwei Stationen der 1700-m-Stufe (Nyamunyune: 155,7 mm, Molehe 222,5 mm) unter dem Aprildurchschnitt blieb; am 10 km nördlich davon gelegenen IRSAC verhielt es sich ganz ähnlich, nur bekam die 2000-m-Stufe etwa gleich wenig Niederschlag wie die 1700-m-Gegend.

*c. Bestimmungsmethoden der Fortpflanzungsaktivität*

Es gibt verschiedene Methoden, Grad und Verlauf der Fortpflanzungsaktivität einer Art zu bestimmen. Bei den Männchen kann man ihn an Zustand und Größe der Testes zu ermitteln versuchen, bei den Weibchen am Zustand der Vulva, des Uterus und des Ovars, am Vorhandensein, Zahl und Größe von Embryonen und am Zustand der Zitzen. Schließlich auch an den nichterwachsenen Tieren, an Abfolge und Anzahl des Auftretens von jungen und halberwachsenen Individuen in den Fängen. Je länger und je mehr Tiere verschiedener Arten man fängt, desto mehr Methoden lassen sich verwenden, und von der Zahl und Sicherheit der Methoden wiederum kann abhängen die Genauigkeit der Aufschlüsse.

Bestimmung der Fortpflanzungsaktivität einer Population an den Männchen allein ist nicht möglich, da zumindest in tropischen Gebieten die Testes der Adulten vieler Arten auch in Zeiten weitgehender Fortpflanzungsruhe groß und aktiv bleiben können, wie eigene Untersuchungen und von DELANY (1964 a) und ROGERS BRAMBELL/DAVIS (1941) ergaben. Aus meinen Meßergebnissen der Teste von mehr als 150 Männchen aus mehreren Arten, bevorzugt in der Trockenzeit durchgeführt, kann ich entnehmen, daß diese Methode ein völlig unsicheres Verfahren ist.

PIRLOT (1954, 1957) hat allein nach der Jungtier-Anteil-Methode gearbeitet und, wie wir noch sehen werden, unzuverlässige Resultate erzielt.

Am meisten lohnt die Untersuchung der adulten Weibchen (S. 33), wobei schon äußerliche Feststellungen gute Aufschlüsse geben können, doch ist die Untersuchung des Uterus die sicherste Methode, nicht allein nur auf trächtig oder nichtträchtig, sondern auf die Erfassung aller möglichen Stadien, so auch auf resorbierte Embryonen (S. 31). An diese Methode hielt ich mich.

Das in Tabelle 6 gebrachte Material wurde drei Jahre lang gesammelt; es ist für jeden Monat hinreichend groß — im Mittel 189 adulte Weibchen — um diesen Zeitabschnitt zu charakterisieren.

Trächtig bedeutet hier, daß makroskopisch sichtbare Embryonen vorhanden waren, von denen ein Teil resorbiert sein konnte. Aber auch nichtsäugende Weibchen mit sämtlichen in Resorption befindlichen Foeten — dieser Anteil macht maximal 10% der trächtigen Tiere aus — zählte ich als fortpflanzungsaktiv, denn für die Bewertung einer bestimmten Jahreszeit ist primär das Trächtigwerden, nicht das Mißlingen einer Gravidität ausschlaggebend, das ja ganz verschiedene Ursachen haben kann und nur teilweise jahreszeitlich bedingt ist (S. 31). Es muß ferner bedacht werden, daß ein gewisser geringer Anteil der nichtträchtigen/nichtsäugenden Weibchen den trächtigen zugeschlagen werden müßte, da die nicht sichtbaren Anfangsstadien der Gravidität nicht erfaßt werden konnten. Ob die trächtigen Weibchen auch zugleich säugend waren, ist aus der Tabelle nicht zu ersehen. Unter „säugend“ werden hier nur makroskopisch als nicht-trächtig, aber eindeutig als säugend anzusprechende Weibchen (und damit als fortpflanzungsaktiv) verstanden, da diese ja vor kurzem selbst noch trächtig waren. Doch muß bemerkt werden, daß zweifellos mehr Weibchen säugend waren als angegeben, weil nicht immer der Zustand des Gesäuges notiert wurde; ferner war es nicht immer ein-

fach, zu entscheiden, ob ein Weibchen säugend war oder nicht, denn der Zustand der Zitzen variiert von Art zu Art sowohl bei Säugenden als auch bei Nichtsäugenden, wie ich bei einigen im Käfig züchtenden Arten beobachten konnte. So kann z. B. bei *Otomys*, *Dasymys* oder *Rattus* das Gesäuge derart offen liegen, daß man bestimmt annimmt, das Tier säuge, obwohl das nicht der Fall sein muß. Umgekehrt sind die Zitzen wirklich säugender Tiere bei manchen Arten wenig oder gar nicht prominent und sichtbar, so besonders bei *Lophuromys*.

#### d. Ergebnisse

*Besprechung der Befunde für alle Arten.* Wir wollen zunächst den Verlauf über die ganze Untersuchungszeit hinweg, also die Kurve in Abb. 2 und die Prozentzahlen in der letzten Spalte der Tab. 6 betrachten. — Vorab muß noch klargelegt werden, daß Höhen und Tiefen der Kurven allein über Schwankungen im Anteil der trächtigen — folglich adulten — Weibchen aussagen und nichts über die absolute Zahl der Weibchen und damit auch nichts über Populationswachstum oder -dichte.

Ein Ansteigen der Fortpflanzungskurve kann erstens bedeuten, daß die Pausen zwischen zwei Würfen bei vielen Individuen geringer werden und/oder zweitens, daß neue Generationen herangewachsen sind, deren Weibchen unter günstigen Bedingungen erstmals fortpflanzungsaktiv werden, was dann u. U. ein sprunghaftes Ansteigen der Kurve zur Folge haben kann. Die Schwankungen der Kurve sind also zugleich Maßstab für die Wurffolgendichte (bei einer gerade  $\pm$  konstant bleibenden Population) und für den relativen Anteil der Weibchen an der Fortpflanzung (bei einer sich gerade stärker verjüngenden Population adulter Tiere).

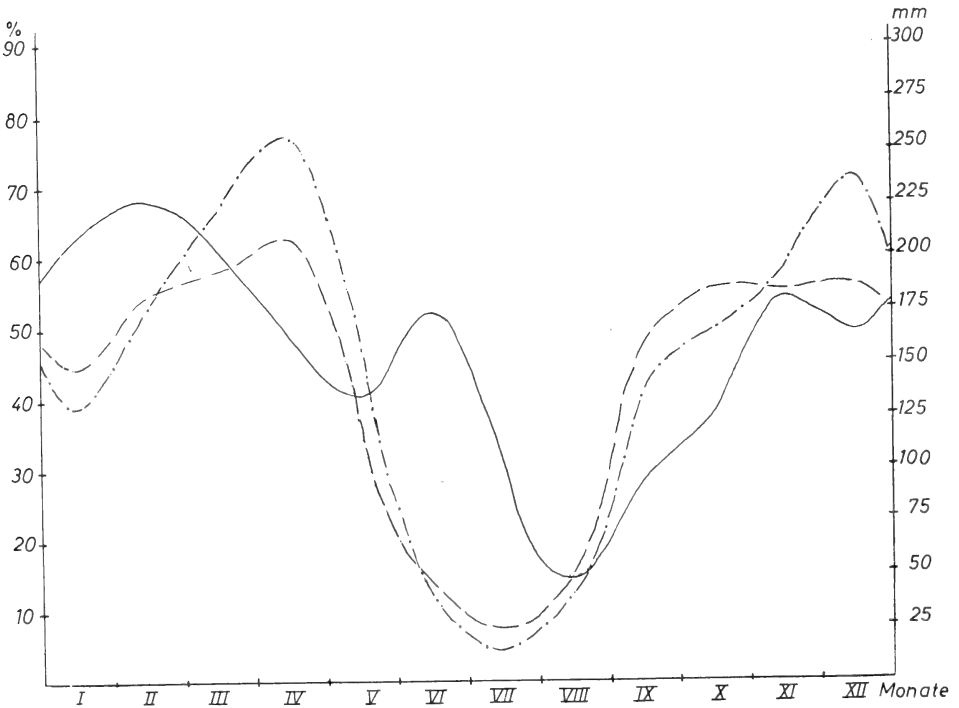


Abb. 2. Verlauf der Fortpflanzung aller Arten (ohne *Rattus*), ausgedrückt im Prozentsatz der fortpflanzungsaktiven Weibchen (—), im Vergleich zum Mittel der Niederschläge (mm) im Untersuchungszeitraum von 37 Monaten (— · — · —) und zum langjährigen Mittel der Niederschläge (— — — —)

*Im Spätherbst 1966 erschien*

# BIOLOGIE DER MEERESHÖHLEN

TOPOGRAPHIE, FAUNISTIK UND ÖKOLOGIE  
EINES UNTERSEEISCHEN LEBENSRAUMES  
EINE MONOGRAPHIE

Von Dr. RUPERT RIEDL

a. o. Professor am I. Zoologischen Institut der Universität Wien

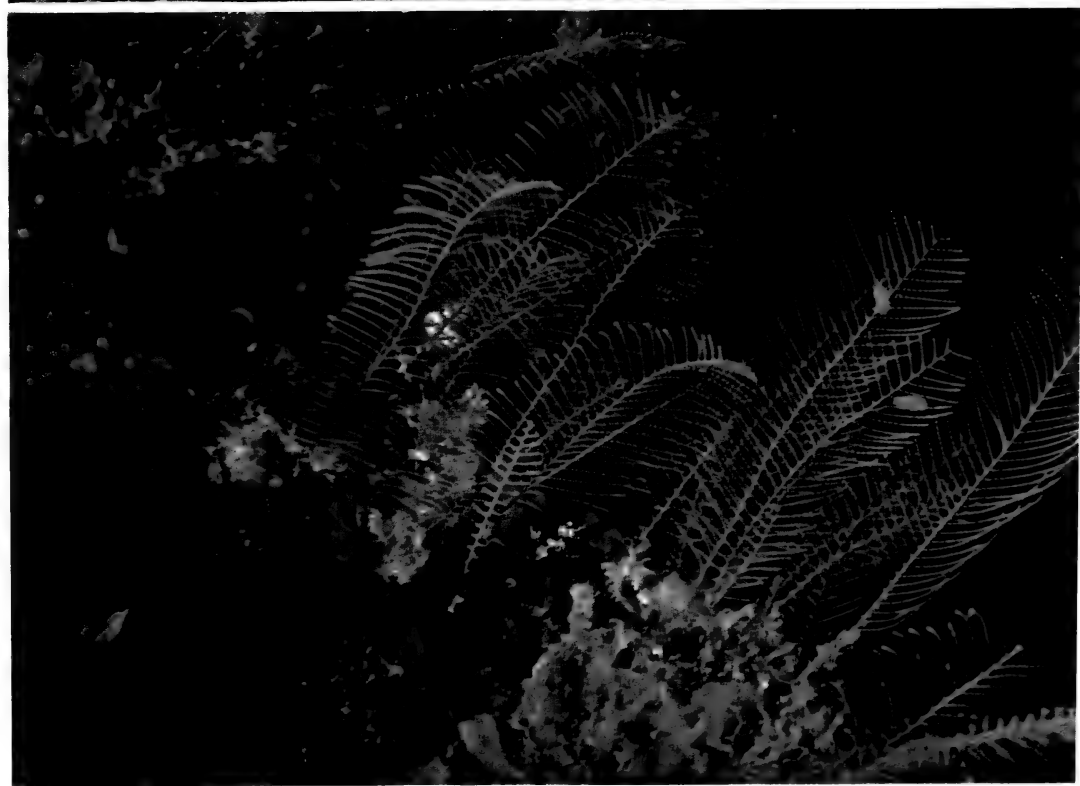
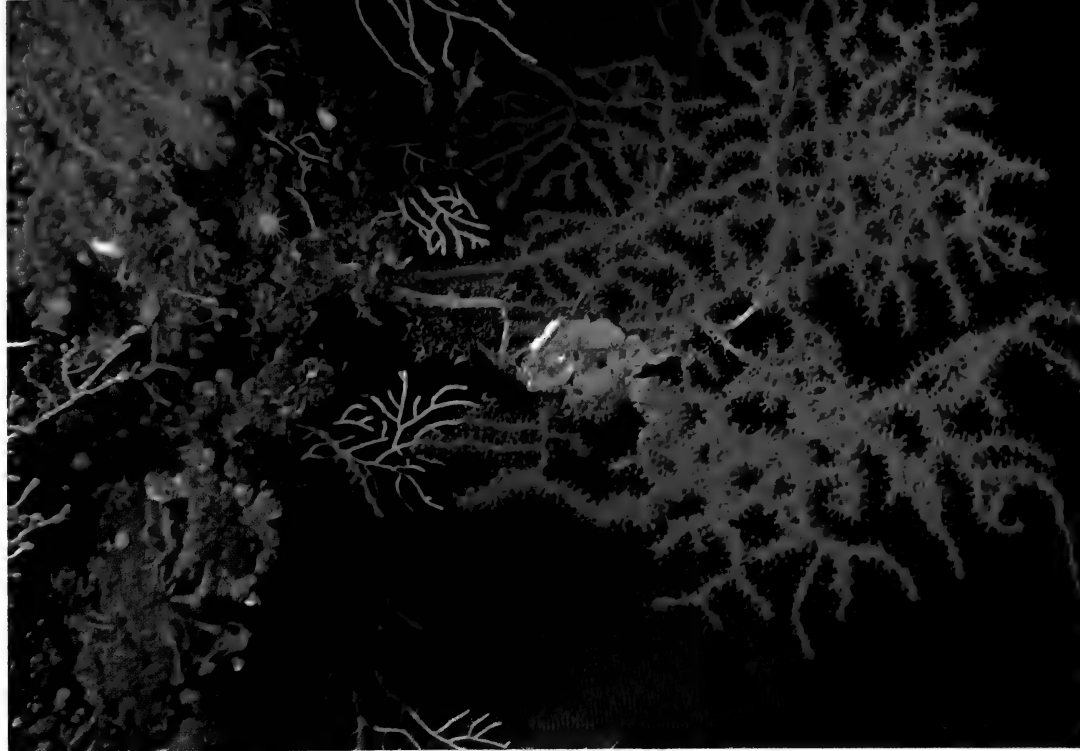
1966 / 636 Seiten mit 350 Abbildungen, davon 22 farbig auf Tafeln,  
und 30 Tabellen / Ganz auf Kunstdruckpapier / Ganzleinen 186,- DM

## INHALTSÜBERSICHT

EINFÜHRUNG .. .. .	15
<b>I. PROBLEME UND METHODEN .. .. .</b>	<b>19</b>
A. Die Problemstellung .. .. .	19
1. Die Ausgangspunkte der Problemstellung 19 – 2. Die Arbeitshypothesen 25	
B. Die Höhlenuntersuchungen .. .. .	27
1. Die österreichische Tyrrhenia-Expedition 1952 27 – 2. Die weiteren Untersuchungen 45	
<b>II. DIE TOPOGRAPHIE DER HÖHLEN .. .. .</b>	<b>51</b>
A. Das Felslitoral .. .. .	51
1. Das Vorkommen und die Grenzen des Felslitorals 52 – 2. Die Veränderungen und die Gliederung des Felslitorals 57	
B. Das Höhlenvorkommen .. .. .	67
1. Über die Häufigkeit der Meereshöhlen 67 – 2. Größen und Grenzfälle 76 – 3. Das Werden und Vergehen der Höhlen 83	
C. Die Typen der Höhlen .. .. .	94
1. Die Gestaltungsmerkmale der Höhlentypen 94 – 2. Die Tiefenlage des Höhleneinganges 100 – 3. Die innere Gliederung der Höhlen 105	
D. Topographische Definition der Meershöhlen .. .. .	107

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

<b>III. DIE BEWOHNER DER HÖHLEN</b> .. .. .	109
A. Die Flora .. .. .	109
1. Algen 110 – 2. Pilze und Blütenpflanzen 119	
B. Die Fauna .. .. .	120
1. Einzeller, Schwämme und Nesseltiere 121 – 2. Die Gruppen der Würmer 144 – 3. Die Gliederfüßer 157 – 4. Die übrigen Wirbellosen 174 – 5. Die Wirbeltiere 192	
C. Faunistische Vergleichsfragen .. .. .	199
1. Übersicht der faunistischen Erfassung 200 – 2. Umfang und Grenzen der echten Höhlenarten im Meere 211	
D. Faunistische Definition der echten Meereshöhle .. .. .	242
<b>IV. DIE ANORDNUNG DER HÖHLENBESIEDLUNG</b> .. .. .	244
A. Die Faunenordnung einer typischen Höhle .. .. .	244
1. Die Zonierung oder die Faunenstaffelung einer Höhle 245 – 2. Substratneigung und Faunenverteilung (Decken, Wände und Böden) 258	
B. Die Faunen verschiedener Höhlen .. .. .	264
1. Die Bedeutung der Wassertiefe 264 – 2. Die Bedeutung der Höhlengröße 273 – 3. Die Bedeutung der Höhlengestalt 283	
C. Die zeitlichen und geographischen Faunenänderungen .. .. .	303
1. Die kleinräumigen Faunenänderungen 304 – 2. Die regionalen Faunenunterschiede 324	
D. Ökologische Definition der Seehöhle .. .. .	327
<b>V. DIE FAKTOREN DER HÖHLENBESIEDLUNG</b> .. .. .	328
A. Die anorganischen Faktoren .. .. .	329
1. Die Bedingungen der Lichtexposition 330 – 2. Die Wirkungen der Lichtexposition 337 – 3. Die Bedingungen der Bewegungsexposition 349 – 4. Die Wirkungen der Bewegungsexposition 356 – 5. Die Merkmale von Substrat und Wasserkörper 367	
B. Die organischen Faktoren .. .. .	369
1. Die Raumkonkurrenz 369 – 2. Die Bedingungen des Benthos 371 – 3. Die Bedingungen des Wasserkörpers 384	
C. Die Verhaltensweisen der Höhlenbewohner .. .. .	394
1. Die Stufen der Substratbeziehung 395 – 2. Die Grade der Höhlenbeziehung 399 – 3. Die Ursachen der Höhlenbeziehung 412	
D. Funktionelle Definition der Seehöhle .. .. .	417
<b>VI. DIE HÖHLENFAUNA ALS SYSTEM</b> .. .. .	419
A. Methoden und Begriffe .. .. .	420
1. Die allgemeinen Prinzipien 420 – 2. Die ökologischen Einheiten und die Systembedingungen 422	
B. Die Ausprägung der Assoziationen .. .. .	427
1. Die Gruppeneinheiten und ihre Grenzen 427 – 2. Gefügeteile und „Summarische Umwelt“ 437 – 3. Die Bindungsweisen der Assoziationsteile 445	
C. Die Geschlossenheit der Assoziationen .. .. .	462
1. Der Nahrungskreislauf 462 – 2. Der Austausch mit benachbarten Lebensräumen 465 – 3. Der Wechsel der Lebensräume 468	
D. Ursachen und Wirkungen der Assoziierung .. .. .	475
1. Die exogenen Faktoren 475 – 2. Die endogenen Faktoren 483 – 3. Die historischen Faktoren der Höhlenbesiedlung 491	



Tafel Va (oben): Hornkorallen-Bestände an tieferer Steilwand. 80-cm-Ausschnitt einer Wandkante in 30 m Tiefe. Die korallrote *Paramuricea chamaeleon* teils bewachsen von Schwämmen, Bryozoen und Salmacinen, gelb die zartere *Eunicella cavolinii*, teils überzogen von dem roten *Parerythropodium coralloides*, an der Wand Kalkalgenkrusten und die gelben Sternchen

*Fortsetzung der Tafelerklärung*

von *Leptopsammia pruvoti*, das Substrat ist von knolligen, teils abgestorbenen Bryozoen- und Corallinen-Krusten überzogen, die von endolithischen Algen befallen sind; Prvić (Abb. 11, Nr. 51. Phot. SVOBODA, Lampenblitz/Perutz C 18).

*Tafel Vb* (unten): Exponierter Hydroidenbestand im extremen Phytalschattengebiet. 7-cm-Ausschnitt eines hängenden Wandteiles in 1 m Wassertiefe. *Aglaophenia tubulifera* mit reifen Corbulae (zwei rechts im Bilde deutlich), halblinks die zarteren Plumularien-Fiedern, auf Krusten junger Thalli der grünen *Zanardinia* und des rosafarbenen *Pseudolithophyllum*; Vrbnik (Abb. 125 A. Phot. SVOBODA, Lampenblitz/Perutz C 18).



E. Biocoenotische Definition der Seehöhle .. .. .	495
<b>VII. DIE HÖHLE ALS TEIL DES LITORALSYSTEMS</b> .. .. .	<b>497</b>
A. Die Herleitung der Höhlenfauna .. .. .	497
1. Methoden und Begriffe 498 – 2. Die Anpassungsreihen 503 – 3. Die Lebensform-Typen 507 – 4. Die Lebensort-Typen 514 – 5. Die Theorie oder die Ursachen der Lebensort-Typen 526 – 6. Anhang 532	
B. Die Gliederung des Litoral-Systems .. .. .	536
1. Die Primärfaktoren 537 – 2. Die Stufen des Litoral-Systems 554 – 3. Die Landschaften des Litorals-Systems 563	
C. Systematische Definition der Seehöhle .. .. .	577

**M**it diesem Werk ist eine neue Form der Monographie eines marinen Lebensraumes geschaffen worden. Sie beruht auf den Methoden und Ergebnissen der „neuen Litoralforschung“, deren biologische Untersuchungen mit Hilfe der Taucherei den engsten Kontakt mit dem Milieu der Organismen anstreben und zu unmittelbarer Anschauung des Meeresgrundes geführt haben. Die bisher so gut wie unbetretenen Seehöhlen sind durch ihre Geschlossenheit für diese Untersuchungen besonders geeignet und ermöglichen bereits eine spezielle Monographie über ein Gebiet, das bislang als völliges Neuland galt.

Den Ausgangspunkt dieser Forschungen bildeten mehrfache Expeditionen und nachfolgende Untersuchungen des Verfassers und seiner Mitarbeiter sowie verschiedene unterseeische Höhlenstudien kroatischer, italienischer und französischer Schulen. Sie haben aus einem zuvor gänzlich unerforschten einen der bestbekanntesten Lebensräume des Mediterrans gemacht und zudem eine Brücke zwischen Meereskunde und klassischer Höhlenforschung geschlagen. Die Entdeckung einer neuen Einwanderungspforte, durch die Meerestiere ins unterirdische Süßwasser der Kontinente eindringen, die Feststellung von fast 1000 Meerestierarten im Höhlengebiet, insbesondere von Formen aus großen Meerestiefen im finsternen Seichtwasser, die Konfrontation mit stammesgeschichtlichen Reminiszenzen in der heutigen Tierverteilung, die Aufdeckung neuer Lebensform-Typen sowie neue Einsichten in den Mechanismus und in die Herkunft der Lebensgemeinschaften und nicht zuletzt ein besseres Verständnis für die Organisation der Küstengebiete überhaupt, verbunden mit dem Nachweis eines erfolgreichen Zusammenwirkens von Ökologie, Faunistik und maritimer Klimatologie, von Geomorphologie, Hydrodynamik und Meeresbotanik durch gemeinsame Anschauung der Erscheinungen am Seeboden, sind die wichtigsten Ergebnisse. Mehr als 300 Textabbildungen und 16 einzigartige Farbtafeln geben einen vorzüglichen Eindruck von Lage, Größe und Struktur der behandelten Meereshöhlen, von den Verfahren und den Schwierigkeiten ihrer Erforschung sowie von dem faszinierenden Artenreichtum ihrer Bewohner.

Durch die Fülle der mitgeteilten Forschungsergebnisse und der ihnen zugrundeliegenden neuartigen Untersuchungsmethoden ist das Werk von elementarer Bedeutung für die Meeresbiologie im weitesten Sinne, für Geologie, Klimatologie und Hydrodynamik, für Aquarien, zoologische Museen und Präparatoren. Darüber hinaus wird es wegen seiner großen Anschaulichkeit lebhaftes Interesse bei Tierhändlern und Sammlern, Tauchern und Fischern finden sowie bei allgemein an der Natur Interessierten.

Von Dr. RUPERT RIEDL erschien ferner:

## **Fauna und Flora der Adria**

Ein systematischer Meeresführer für Biologen und Naturfreunde. In internat. Gemeinschaft zahlr. Meeresbiologen bearb. und hrsg. von Univ.-Doz. Dr. RUPERT RIEDL, Wien. 1963 / 640 Seiten mit 2590 Abb., z. T. farbig, im Text und auf Tafeln / Leinen 58,- DM / Kartonierte Studienausgabe ohne Farbtafeln 46,- DM

Dieser Meeresführer bedient sich eines neuen, Leitzahlen benutzenden Übersichtssystems. 1500 Arten werden auf diese Weise mit 30 000 Merkmalen geordnet. Das Buch ermöglicht es, auch die nicht behandelten Arten nach ihrer Gruppenzugehörigkeit zu bestimmen. Über 2500 Abbildungen fassen jeweils die systematischen Gruppen zusammen. Bei aller Wissenschaftlichkeit bewahrt das Buch den Charakter eines Feldführers

---

## **Die Unterwasserfauna der Mittelmeerküsten**

Ein Taschenbuch für Biologen und Naturfreunde. Von Prof. Dr. WOLFGANG LUTHER und Dr. KURT FIEDLER, Darmstadt. 1961 / 253 Seiten und 46 Tafeln / 500 Abb., davon 300 farbig, im Text und auf Tafeln / 2 doppelseitige Unterwassertafeln / Leinen 28,- DM

## **Das Meer—der größte Lebensraum**

Eine Einführung in die Meereskunde und Meeresbiologie. Von R. E. COKER. Aus dem Engl. übersetzt und bearb. von Dr. IRMTRAUT und Dr. GOTTHILF HEMPEL, Hamburg. 1966 / 211 Seiten mit 136 Abb. im Text und auf 16 Tafeln / Leinen 28,- DM

## **Die Fische**

Eine Naturgeschichte für Sport- und Berufsfischer, Aquarianer, Biologen und Naturfreunde. Von J. R. NORMAN. In zweiter engl. Ausg. bearb. von P. H. GREENWOOD, D.Sc. Deutsche Ausg. bearb. und erweit. von Dr. KARL HEINZ LÜLING, Bonn. 1966 / 458 Seiten mit 21 Abb. auf Tafeln und mit 393 Zeichnungen von W. P. C. TENISON / Leinen 44,- DM

## **Riesenfische, Wale und Delphine**

Ein Taschenbuch für Biologen, Sport- und Berufsfischer und für Naturfreunde. Von J. R. NORMAN und F. C. FRASER, D.Sc. Aus dem Engl. übersetzt und bearb. von Dr. GERHARD KREFFT und Dr. KURT SCHUBERT, Hamburg. 1963 / 341 Seiten mit 119 Abbildungen / Leinen 24,- DM

## **Geheimnisvoller Delphin**

Eine Studie. Von HENRY CHAPIN. Aus dem Amerik. übersetzt von CHRISTA LÜBBEN. 1965 66 Seiten mit 15 Abb. im Text und auf 6 Tafeln / Leinen 14,80 DM

## **Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung**

Neue Folge. Erscheint 1966 im 18. Jahrgang. Hrsg. von Prof. Dr. ADOLF BÜCKMANN und Prof. Dr. ULRICH SCHMIDT, Hamburg. Schriftleitung: Prof. Dr. ADOLF BÜCKMANN, Hamburg. Jährlich 2 Hefte mit wechselndem Umfang in zwangloser Folge / 4 Hefte bilden einen Band von höchstens 24 Druckbogen / Abonnementspreis je Druckbogen (16 Seiten) etwa 5,- DM, zuzüglich Versandkosten

ZU BEZIEHEN DURCH IHRE BUCHHANDLUNG:

Tabelle 6

**Fortpflanzungsverlauf von Monat zu Monat, ermittelt am Fortpflanzungszustand aller adulten Weibchen aller Muridenarten (mit Ausnahme von Rattus) im Untersuchungsgebiet von Mai 1963 bis Mai 1966**

Aktiv bedeutet entweder trächtig (und evtl. zugleich säugend) oder säugend (aber nicht trächtig), weiteres dazu im Text. Nichtaktiv bedeutet nichtsäugend und nichtträchtig.

Monat insges.	insgesamt adulte ♀♀ n =	Monat / einz. Jahr		Fortpflanzungszustand			Anteil der Aktiven am Ges.fang	Mittel der Anteile der jew. Monate
		adulte ♀♀ n =	aktiv trächt.   säug.	nicht aktiv				
I	146	1964	43	20	4	19	56 %	63,0 %
		1965	48	32	1	15	69 %	
		1966	55	31	4	20	64 %	
II	208	1964	70	35	6	29	59 %	67,7 %
		1965	94	59	1	34	64 %	
		1966	44	35	—	9	80 %	
III	243	1964	78	39	5	34	56 %	61,3 %
		1965	118	77	9	32	73 %	
		1966	47	19	7	21	55 %	
IV	181	1964	60	28	6	26	57 %	49,3 %
		1965	85	29	15	41	52 %	
		1966	36	12	2	22	39 %	
V	198	1963	20	12	2	6	70 %	40,7 %
		1964	97	28	16	53	45 %	
		1965	39	4	2	33	15 %	
		1966	42	14	—	28	33 %	
VI	184	1963	28	16	2	10	64 %	52,3 %
		1964	111	45	4	62	44 %	
		1965	45	17	5	23	45 %	
VII	204	1963	49	15	7	27	45 %	31,0 %
		1964	124	22	2	100	19 %	
		1965	31	9	—	22	29 %	
VIII	232	1963	25	4	—	21	16 %	14,5 %
		1964	80	11	4	65	19 %	
		1965	127	11	—	116	8,5 %	
IX	198	1963	41	12	3	26	36,5 %	28,5 %
		1964	71	9	1	61	14 %	
		1965	86	25	5	56	35 %	
X	145	1963	51	19	1	31	39 %	37,3 %
		1964	50	14	1	35	30 %	
		1965	44	17	2	25	43 %	
XI	173	1963	44	14	5	25	43 %	54,7 %
		1964	76	39	—	37	51 %	
		1965	53	36	1	16	70 %	
XII	150	1963	11	4	—	7	36,5 %	49,5 %
		1964	77	37	3	37	52 %	
		1965	62	33	4	25	60 %	
2262							Jahresmittel: 45,8 %	

Ein Anstieg nach einem längeren Fortpflanzungstief bedeutet, daß mangels Nachwuchses die älteren adulten Weibchen einen Wurf setzen und viele möglichst gleich anschließend noch einen zweiten usw., wenn der Anstieg anhalten soll. Werden die Wurfpausen größer, wird auch die Kurve flacher, denn ehe nicht die neue Generation

geschlechtsreif wird, sind es immer noch dieselben adulten Weibchen, die die Fortpflanzung bestreiten.

Man kann das Jahr zunächst einfach in zwei Abschnitte einteilen: Die Zeit, die über dem Jahresmittel von ca. 46% liegt, das sind die Monate November bis Juni und die unterdurchschnittlichen Monate Juli bis Oktober. Ein Niveau hoher Fortpflanzungstätigkeit wird von Januar bis März gehalten (64%), dann folgt bis Mai ein kontinuierlicher Abfall auf 40%, zum Juni ein sehr bemerkenswerter Anstieg auf 52% und dann erneut regelmäßiges Absinken auf den Jahrestiefpunkt im August mit 14,5%. Bis zum November erfolgt dann ein dreimonatiges gleichmäßiges Ansteigen auf 55%, sodann zum Dezember hin ein leichter Rückgang, und schließlich wird zum Jahresanfang wieder das hohe Januar-März-Niveau erreicht. Klare Verhältnisse zeigt der Verlauf also von Januar bis März und von Juni bis November.

Nun ein Vergleich des *Verlaufs in den einzelnen Jahren* (vgl. Kurven in Abb. 5 bis 8), allerdings sind nur 1964 und 1965 vollständig. Die Januar-März-Periode ist in allen Jahren etwa gleichartig hoch, nur liegt sie 1964 bei 57%, 1965 dagegen bei 69%, 1966 bei 66% jedoch mit großen Schwankungen. Während 1964 das hohe Niveau bis zum April hin anhielt und zum Mai nur langsam abfiel, erfolgte 1965 von März bis Mai ein Abstieg von 73 auf 15%; 1966 war der Höhepunkt schon im Februar mit 80% erreicht, doch war der Abstieg bis Mai (33%) weniger drastisch als 1965. Der Mai ist (auch niederschlagsmäßig) der Monat der größten Gegensätze: Während die Fortpflanzungsaktivität 1963 bei 70% liegt und im Jahr darauf nur bei 45%, hat sie 1965 mit 15% fast den Minimalpunkt erreicht. Bezeichnend für den Juni ist eine hohe Aktivität. 1963 und 1964 gab es nur einen geringen Abfall vom Mai her, 1965 dagegen einen Wiederanstieg, so stark, daß er das Gesamtergebnis des Juni (1963 bis 1965) über das des Mai erhebt.

Nahezu gleichartig war in allen drei Jahren das starke Nachlassen der Fortpflanzung bis August. 1963 lag der Tiefpunkt in diesem Monat, 1964 im September, 1965 wieder im August. Ebenso klar wie der Abfall zum Jahresminimum ist in allen Beobachtungsjahren der Wiederanstieg von September bis November, ferner die Verflachung der Kurve im Dezember, vor dem stärkeren Anstieg zum Januar.

Für 1963 ist bezeichnend: Verhältnismäßig steiler Abfall vom Juli zum Augustminimum und dann ebenso rascher Anstieg zum September und Weiteransteigen zum Januar-März-Niveau. Während der Zeitraum minimaler Fortpflanzungstätigkeit (unter 35%)<sup>5</sup> 1963 nur etwa zweieinhalb Monate dauert, erstreckt er sich 1964 über vier Monate von Juli bis Oktober. In zweieinhalb Monaten verdoppelt sich dann (bis Januar 1965) die Fortpflanzungsrate auf fast 70%. Auf das relativ lang dauernde Tief folgt also recht rasch ein sehr hochliegendes Hoch. Man ist versucht, aus dem Hoch von 1965 und dem Absturz zum Mai zu schließen, daß ein Abfall um so rascher und tiefer geht, je höher die Hochperiode war, was jedoch im Frühjahr 1966 nicht bestätigt werden konnte. Umgekehrt könnte ein Ansteigen aus einem besonders tiefen und/oder langdauernden Tief auf ein um so höheres und/oder länger dauerndes Hoch führen, z. B. von 1964 auf 1965. Ferner könnte ein niederes Hoch nicht so rasch und intensiv in ein Tief fallen wie im ersten Halbjahr 1964 oder ein Wiederanstieg aus einem kurzdauernden Tief könnte in der Regel nur langsam und ungleichmäßig zum Niveau des nächsten Jahres führen, wie 1963/64.

#### *Verlauf bei den einzelnen Arten* (s. Tab. 7 und Abb. 3 und 4)

Zunächst sei auf die teilweise enormen Unterschiede hingewiesen, die zwischen den einzelnen Formen in der Fortpflanzungsleistung im gesamten Jahresverlauf bestehen. So

<sup>5</sup> Vorläufig bezeichne ich minimale Fortpflanzung als unter 35% liegend, mittlere von 35 bis 55% (Jahresmittel bei 45%) und hohe ab 55%.

genügt offenbar den *Leggada*-Arten ein Jahresdurchschnitt von 31 %, während *Otomys* (vgl. Tab. 10) 91,5 % benötigt, um bestehen zu können. Darauf soll noch einmal eingegangen werden.

*Lophuromys aquilus*: Rund 4 bis 5 Monate – Mai bis September – liegt die Fortpflanzungsrate unter 35 %. Zur Fortpflanzung kommen offenbar nur unter günstigen Bedingungen lebende Tiere, gleichzeitig wird der Bestand durch Folgen der Trockenzeit dezimiert. Der Anstieg auf das Oktober-Dezember-Niveau dürfte dadurch bedingt sein, daß die meisten Weibchen (mit Ausnahme der in der Trockenzeit geborenen) ihren ersten Wurf nach dem Minimum entweder tragen oder eben erst gesetzt haben. Die Verflachung der Kurve im Januar kommt wohl durch eine die meisten Weibchen betreffende Wurfpause zustande und der Wiederanstieg zum Februar-März-Niveau, dem Jahresgipfel, durch die zunehmende Beteiligung der in den vergangenen Monaten gehäuft geborenen Tiere, ferner der meisten älteren Tiere, die nun mindestens 9 Monate alt sind. Diese älteren dürften nun seit Oktober ihren zweiten bis dritten, die vom Juli bis September geborenen ihren zweiten Wurf tragen und die aus der Zeit Oktober-Dezember stammenden Weibchen nun erstmals trächtig sein. Ab März scheint die Aktivität erschöpft zu sein. Entweder legen nun alle eine Wurfpause ein (natürlich nie genau synchron), ehe sie noch ein-, höchstens zweimal werfen oder ein größerer Teil stellt bereits jetzt die Fortpflanzung ein, während ein anderes (Tiere von Januar bis März?) voll aktiv bleibt. Der Gesamtverlauf von *Lophuromys* ist höchst einfach, einfacher als bei den meisten andern Arten, die im Juni noch einen stärkeren Wiederanstieg der Fortpflanzung erleben. Ähnliches kann auch bei *Lophuromys* vorkommen (Tabelle 8). So war 1965 ein geringes Aufleben der Fortpflanzungsaktivität im Juni/Juli zu verzeich-

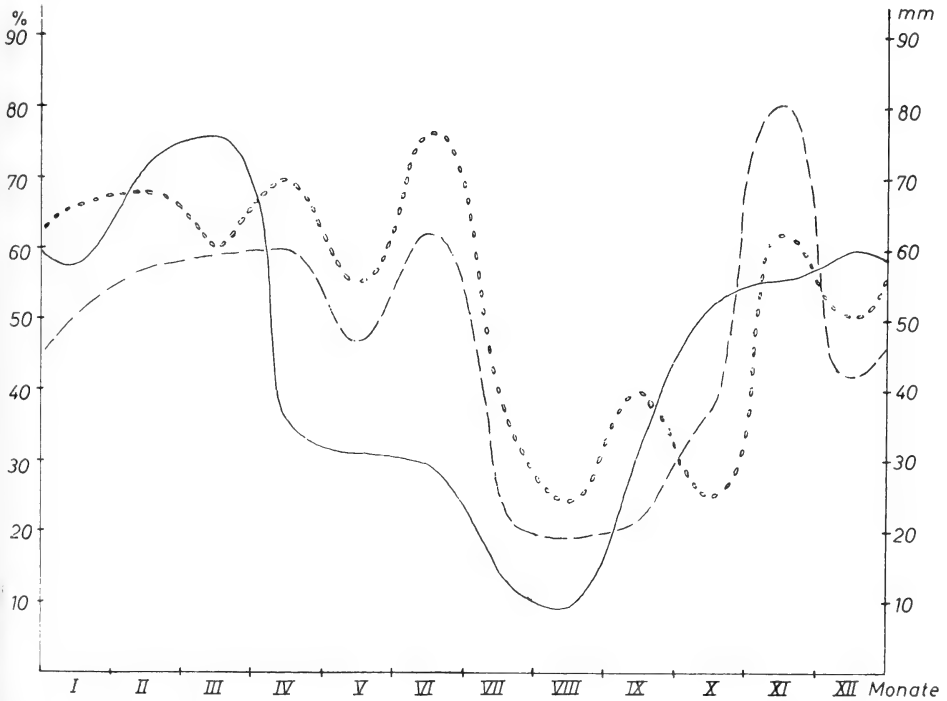


Abb. 3. Jahreszeitlicher Verlauf der Fortpflanzung (Prozentsatz der aktiven Weibchen) bei den in den Fängen drei häufigsten Arten *Lophuromys aquilus* (—), *Oenomys hypoxanthus* (- - -) und *Praomys jacksoni* (o o o). Errechnet aus 37 Monaten von Mai 1963 bis Mai 1966

Tabelle 7

### Jährlicher Fortpflanzungsverlauf bei den sechs häufigsten Muriden-Formen.

n = Gesamtzahl der gefangenen adulten Weibchen. f. akt. = Anteil der fortpflanzungsaktiven Weibchen in %. Januar bis April der Jahre 1963—1966. Mai 1963—1966. Juni bis Dezember der Jahre 1963—1965.

Monat	<i>Lophuromys</i>		<i>Oenomys</i>		<i>Praomys</i>		<i>Lemniscomys</i>		<i>Leggada tr./min</i>		<i>Dasymys</i>	
	n	f.akt.	n	f.akt.	n	f.akt.	n	f.akt.	n	f.akt.	n	f.akt.
I	47	57,3 0/0	20	50 0/0	15	66 0/0	17	70 0/0	15	80 0/0	4	(100 0/0)
II	74	71,7 0/0	42	57 0/0	38	68 0/0	14	71 0/0	5	60 0/0	15	87 0/0
III	56	76,0 0/0	29	59 0/0	50	60 0/0	16	62,5 0/0	19	37 0/0	14	64 0/0
IV	62	36,7 0/0	30	60 0/0	43	70 0/0	13	15 0/0	9	22 0/0	9	78 0/0
V	82	31,0 0/0	34	47 0/0	22	55 0/0	17	47 0/0	20	20 0/0	8	62,5 0/0
VI	72	29,7 0/0	32	62,5 0/0	13	77 0/0	16	56 0/0	18	50 0/0	11	82 0/0
VII	70	14,7 0/0	28	25 0/0	23	39 0/0	25	40 0/0	27	30 0/0	9	45 0/0
VIII	76	9,3 0/0	36	19 0/0	29	24 0/0	35	9 0/0	24	0 0/0	16	19 0/0
IX	72	32,7 0/0	36	22 0/0	20	40 0/0	23	13 0/0	10	0 0/0	7	14 0/0
X	59	52,0 0/0	27	37 0/0	12	25 0/0	20	25 0/0	4	25 0/0	5	(0 0/0)
XI	58	56,0 0/0	21	81 0/0	24	62,5 0/0	20	30 0/0	11	31 0/0	14	29 0/0
XII	57	60,0 0/0	19	42 0/0	10	50 0/0	29	59 0/0	7	14 0/0	10	80 0/0
Summe	785		354		297		245		169		122	
J.Mittel		43,9 0/0		46,8 0/0		53,0 0/0		41,5 0/0		31,5 0/0		55,0 0/0

nen, und dem hohen Wert des Mai 1963 könnte ein geringer im April vorangegangen sein. In allen Jahren ganz eindeutig ist der starke Abfall vom März zum April und in der Summe der Jahre eine Verflachung des Abfalls von April bis Juni. Die Jahresminima liegen im Juli oder August. Dann setzt die Vermehrungsaktivität relativ schnell ein und erreicht spätestens im Oktober einen Wert, der weit über dem anderer Arten liegt, die längere Anlaufzeit nach der Trockenzeit brauchen.

*Oenomys hypoxanthus*: Auch bei dieser Form bleibt die Fortpflanzungsrate lange Zeit gering, rund drei Monate (Juli bis September) unter 25 0/0. Sehr steil ist der Anstieg auf über 80 0/0 im November; offenbar werden in den vorangehenden sechs bis acht

Wochen mehr oder weniger alle vor dem Juli geborenen Weibchen trächtig. Anschließend scheint ein größerer Teil Wurfpausen einzulegen, denn anders ist das Dezember-Tief nicht zu erklären. Am kontinuierlichen Anstieg vom Dezember zum April-Maximum beteiligen sich sowohl die älteren Weibchen mit vermutlich ein bis zwei Würfen, ferner in steigendem Maße die ab Oktober geborenen; sie scheinen im wesentlichen für das April-Maximum verantwortlich zu sein. Ob die Weibchen einer Art mit 2 bis 3 oder erst mit 4 Monaten geschlechtsreif werden (Tab. 13), kann also für den ganzen Jahresverlauf von großer Bedeutung sein. Das Tief im Mai dürfte dann mit dem im Dezember korrespondieren und der Wiederanstieg im Juni mit dem An-

Tabelle 8

### Verlauf der Fortpflanzung bei *opburomys aquilus* in den einzelnen Jahren

Prozentzahlen: Anteil der aktiven Weibchen

Monat	1963 0/0	1964 0/0	1965 0/0	1966 0/0
I		50	67	55
II		63	70	82
III		69	79	80
IV		36	32	42
V	66	24	16	18
VI	55	14	20	
VII	19	5	20	
VIII	11	13	4	
IX	45	11	42	
X	52	42	62	
XI	27	64	77	
XII		63	57	

stieg vom Januar zum März. Nach dem Juni wirkt sich dann das jahreszeitliche Geschehen wohl auf junge und ältere Erwachsene aus.

*Praomys jacksoni*: Der fortpflanzungsmindernde Einschnitt in der Trockenzeit ist nicht so tief und dauert nicht so lange wie bei *Lophuromys* und *Oenomys*. Nur rund einhalb Monate, zwischen Juli und September, liegt die Rate unter 35%. Der Anstieg zum November-Maximum ist ähnlich wie bei den andern Arten zu erklären. Der geringe Wert im Oktober könnte durch die zu geringe Anzahl der gefangenen Weibchen oder zufallsbedingt sein. Wie das hohe Jahresniveau von *Praomys* zeigt, legt diese Art weit weniger oder kürzer dauernde Wurfpausen ein als z. B. *Lophuromys* und *Oenomys*, doch könnte der Dezembereinschnitt aus einer solchen etwas längeren Pause resultieren. Trotzdem muß sich wenigstens eine Verflachung der Kurve in dieser Zeit zwangsläufig einstellen, weil noch nicht genügend jüngere Adulte vorhanden sind, die einen weiteren Fortpflanzungsanstieg bewirken könnten. Diese zwischen September und November geborenen Weibchen werden ab Januar wirksam, so daß die Kurve dann — mit kleinen Unterbrechungen — bis zum Juni hin weiter ansteigt.

*Lemniscomys striatus*: Sehr spät, erst ab November, überschreitet diese Form die 35%-Grenze, dann aber, schon im Dezember die 55%, um auf ein drei bis vier Monate währendes hohes Niveau von ca. 65% zu gelangen. Spätes Ansteigen und der anschließende Gipfel, der im Februar erreicht ist, scheinen in Zusammenhang zu stehen. Ich habe für dieses, vom Schema der drei vorgenannten Arten abweichende Verhalten nur ungenügende Erklärungen. Zum späten Ansteigen der Fortpflanzungsaktivität auf das Jahresende könnte man anführen, daß die Trockenzeitfolgen sich einfach nachhaltiger auswirken als auf andere Arten, sodann scheint eine pausenarme oder -lose Wurf-

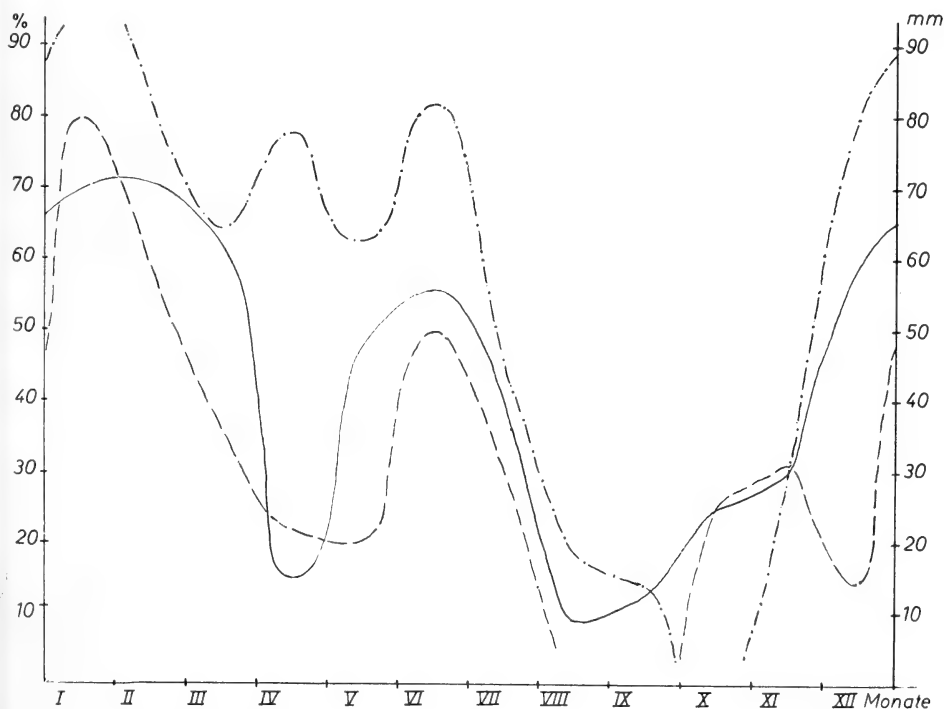


Abb. 4. Jahreszeitlicher Verlauf der Fortpflanzung (Prozentsatz der aktiven Weibchen) bei *Lemniscomys striatus* (—), *Leggada triton + minutoides* (---) und *Dasymys incomtus* (-.-.-). Mai 1963 bis Mai 1966

folge ( 2 bis 3 Würfe pro Weibchen) den lange dauernden Gipfel zu bewirken. Das im April folgende Minimum scheint daraus zu resultieren, daß nun viele ältere Adulte eine völlige oder höchstens durch einen Wurf unterbrochene Pause bis Oktober einlegen. Der Wiederanstieg vom April zum Junigipfel wäre durch die nun geschlechtsreif gewordenen aus dem hohen Dezember-März-Niveau stammenden Weibchen zu erklären.

*Leggada triton + minutoides*: Das Material von 169, das zudem auf die einzelnen Monate ungleichmäßig verteilt ist, reicht nur aus, ein ungefähres Bild vom Verlauf zu geben. Dieser ist dem von *Lemniscomys* ähnlich; doch die Fortpflanzungsrate liegt allgemein viel niedriger und erreicht im Jahresmittel nur 31,5%. Das hohe Niveau hält nur über Januar und Februar an; im April und Mai liegen die Werte schon weit unter dem Durchschnitt bei 20%, doch erfolgt zum Juni wieder ein Anstieg auf 50%. Das Minimum im August/September scheint nahezu absolut zu sein, alle 34 aus dieser Zeit stammenden Weibchen waren inaktiv! Bei derartigem Nachwuchsmangel und gleichzeitiger Verminderung des Bestandes, könnte man erwarten, daß viele oder alle überlebenden Weibchen — die ja adult sind — mit Einsetzen der Fortpflanzungszeit im Oktober aktiv werden, doch kommt die Fortpflanzung nur sehr zögernd in Gang. Knapp ein Drittel beteiligt sich im November und nur ein Siebtel im Dezember. Erst im Januar sind dann 80% der Weibchen, viele davon wohl jung und vom Oktober/November stammend, trächtig.

*Dasymys incommutus*: Die Jahreskurve ähnelt stark der von *Praomys*, nur scheint der Tiefpunkt im Oktober zu liegen, und während *Praomys* im November bereits einen Hochpunkt erreicht, „erholt“ sich *Dasymys* jetzt, gelangt aber dann in wenigen Wochen bis zum Dezember auf das sehr hohe, im Durchschnitt nahe bei 80% liegende Niveau, das 7 Monate lang bis Juni anhält.

Der Verlauf bei den sechs besprochenen, mit Abstand häufigsten Gattungen hat folgende Dinge gemeinsam: Alle, außer *Lophuromys*, haben in der ersten Jahreshälfte — unterschiedlich verteilt und verschieden ausgeprägt — zwei Fortpflanzungsgipfel, deren erster zwischen Januar und April und deren zweiter im Juni liegt. Dazwischen, April oder Mai, liegt eine Periode geringerer Fortpflanzung. *Lophuromys* hat nur einen Gipfel im März und dann stetig fallende Tendenz, die sich bei den andern Arten erst

ab Juni, dann aber ganz eindeutig durchsetzt. Bei allen Arten liegt der Tiefpunkt im August oder September, mit Ausnahme von *Dasymys*. Von da an nimmt die Aktivität wieder zu, um, wie bei *Lemniscomys* und *Dasymys*, dem Gipfel des Jahresanfangs zuzustreben oder um im November/Dezember ein erstes Maximum zu erreichen, auf das im Dezember oder Januar ein eindeutiges Tief folgt vor dem Wiederanstieg zum Maximum des Jahresanfangs.

Von großem Interesse ist die Frage, warum *Lophuromys* in der Fortpflanzung schon im April nachläßt und sich dann nicht mehr erholt. Diese Art hat ja von Oktober bis März ein hohes Vermehrungsniveau, müßte also bis zur Trockenzeit genügend Nachwuchs haben, der ein höheres Niveau halten könnte, wie das bei andern Arten der

Tabelle 9

Fortpflanzungsverlauf von zusammen sieben weniger häufigen Muridenarten (s. Text)

f. akt.: fortpflanzungsaktiv,  
n. akt.: nicht fortpflanzungsaktiv

Monat	n insg.	n n. akt.	n f. akt.	% f. akt.
I	24	10	14	58%
II	16	12	4	25%
III	38	17	21	56%
IV	10	4	6	60%
V	14	5	9	64%
VI	14	4	10	71%
VII	17	12	5	29%
VIII	10	9	1	10%
IX	24	17	7	29%
X	15	11	4	27%
XI	20	12	8	40%
XII	16	10	6	37%
	218	123	95	ϕ 42,2%



Fall ist. — Auch bei *Leggada* läßt die Fortpflanzung früh schon im März nach, erholt sich aber zum Juni noch einmal. Dieser Anstieg aus einem 2 bis 3 Monate dauernden Tief auf 50% im Juni ist, da der Abstand zum Januar/Februar-Maximum zu groß ist, schwerlich mit diesem zu korrelieren.

So sehen wir, daß nur bei einigen Arten die Verhältnisse einigermaßen einfach aus der Biologie der Art heraus erklärt werden können.

*Weniger häufige Arten:* Des pro Art geringeren Materials wegen, seien diese sieben Formen (außer *Otomys*) — *Mastomys*, *Pelomys*, *Thamnomys*, *Dendromus*, *Hybomys*, *Mylomys*, *Delanyms* — summarisch besprochen (s. Tab. 9).

Es ergibt sich, abgesehen von dem wohl untypischen Wert des Februar, ein der Gesamtkurve ähnlicher Verlauf. Es hat wenig Sinn, diese nicht gesicherten Ergebnisse näher zu besprechen — *Mastomys* scheint, ähnlich *Leggada*, eine sehr niedere jährliche Wurffrate (Jahresmittel der Fortpflanzung nur 27%; n = 67) zu besitzen, *Pelomys* eine normale (47%; n = 49), *Thamnomys* eine höhere (57%; n = 32).

Nun sei noch *Otomys tropicalis* hervorgehoben, bei dem trotz geringen Materials sich eindeutige Resultate ergeben. Diese Fortpflanzungsleistung ist ganz ungewöhnlich hoch und übertrifft die anderer Arten bei weitem (Tab. 10). Selbst wenn man den relativ zu hohen Fanganteil des allgemein fortpflanzungsstarken Monats März reduziert, kommt im Gesamtergebnis des Jahres noch eine fast 90% betragende Fortpflanzungsaktivität heraus. Von den 65 aktiven Weibchen waren 62 trächtig und nur drei säugend/nichtträchtig. Daraus kann man schließen, daß bei *Otomys* die nahezu pausenlose Wurffolge verwirklicht ist, was in einleuchtendem Zusammenhang mit der geringen Wurffzahl und dem Ontogenesetyp (Nestflüchter) dieser interessanten Form steht.<sup>6</sup> Bezeichnend ist, daß 5 von den 6 Nichtträchtigen zwischen Juni und Oktober, also in der allgemein fortpflanzungsarmen Zeit gefangen wurden. Bemerkenswert ist auch, daß *Otomys*, als eine Art mit pausenloser Wurffolge, mitten unter anderen Formen lebt, deren aller Fortpflanzung stärkeren jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist.

*Nager menschlicher Behausungen (Rattus)*

Wie schon erwähnt, ist im Untersuchungsgebiet nur *Rattus rattus alexandrinus* als eigentlicher Bewohner menschlicher Behausungen anzusehen. Diese Form wird hier gesondert behandelt, da erstens bis zum Abschluß dieser Arbeit nicht regelmäßig gefangen wurde und zweitens, weil *Rattus*, als ausschließlich kommensale Form, dauernd unter anderen Umweltsbedingungen lebt, besonders im Hinblick auf die Nahrung und deren Erwerb, als die wildlebenden Muriden.

Wir führten bis jetzt erst drei Hauptfänge durch (n = 528): Im März/April 1965 (Regenzeit), im August 1965 (Schwerpunkt Trockenzeit) und im Juni 1966, jedesmal in etwa 30 Hütten; pro Hütte wurden durchschnittlich 5 bis 7 *Rattus* gefangen.

Von 60 im März/April gefangenen adulten Weibchen (die Gewichtsgrenze zwi-

Tabelle 10

Fortpflanzungsverlauf von *Otomys tropicalis*

Monat	n insg.	n n. akt.	n f. akt.	% f. akt.
I	4	1	3	75%
II	4	0	4	100%
III	21	0	21	100%
IV	4	0	4	100%
V	3	0	3	100%
VI	8	1	7	87%
VII	5	0	5	100%
VIII	4	1	3	75%
IX	6	1	5	83%
X	3	2	1	33%
XI	5	0	5	100%
XII	4	0	4	100%
	71	6	65	91,5%

<sup>6</sup> In Vorb.: DIETERLEN: Beiträge zur Biologie der Gattung *Otomys*.

schen adult und nichtadult konnte ich bei 70 g festlegen) waren 20% trächtig, im Juni 32% (n = 72) und im August 1,5% (n = 68). Das beweist wenigstens, daß die Trockenzeit eine enorme Einschränkung der Fortpflanzung bewirkt. Auch die Verteilung der Altersgruppen läßt darauf schließen, daß ab März verhältnismäßig viel Nachwuchs vorhanden ist: Nichterwachsene Tiere im März/April 37,5%, im Juni 34,3% und im August 27,3%. Die Sexualproportion — Durchschnitt insgesamt 45,1% Männchen und 54,9% Weibchen — verschob sich in dieser Zeit um ein geringes zugunsten der Männchen.

Unterdessen gehen die *Rattus*fänge weiter, und ich hoffe im vorgesehenen Teil II dieser Arbeit weitere Angaben machen zu können.

#### 4. Fortpflanzungs- und Niederschlagsperiodik

##### a. Untersuchungsgebiet

Obwohl Fortpflanzung und Niederschlagsverteilung bisher nicht in nähere Beziehung zueinander gebracht wurden, ging doch schon aus vielem ein deutlicher Zusammenhang zwischen beiden Phänomenen hervor, den wir nun betrachten wollen (vgl. Abb. 2).

Die Schwankungen unter oder über den Normalwert in den regenreicheren Monaten von Oktober bis April sind zwar von Jahr zu Jahr und auch von Monat zu Monat manchmal erheblich, jedoch wird in dieser Zeit im Mittel immer ein ausreichendes Niederschlagsniveau erreicht, das die Vegetation zu ihrer normalen Entfaltung kommen läßt, womit auch die Voraussetzung für einen mehr oder weniger normalen Fortpflanzungsverlauf erfüllt scheint. In dieser Zeit sind die Niederschläge nur noch Grundlage für anhaltende Fortpflanzung, nicht aber ihr Auslöser; d. h. aus weiter steigendem

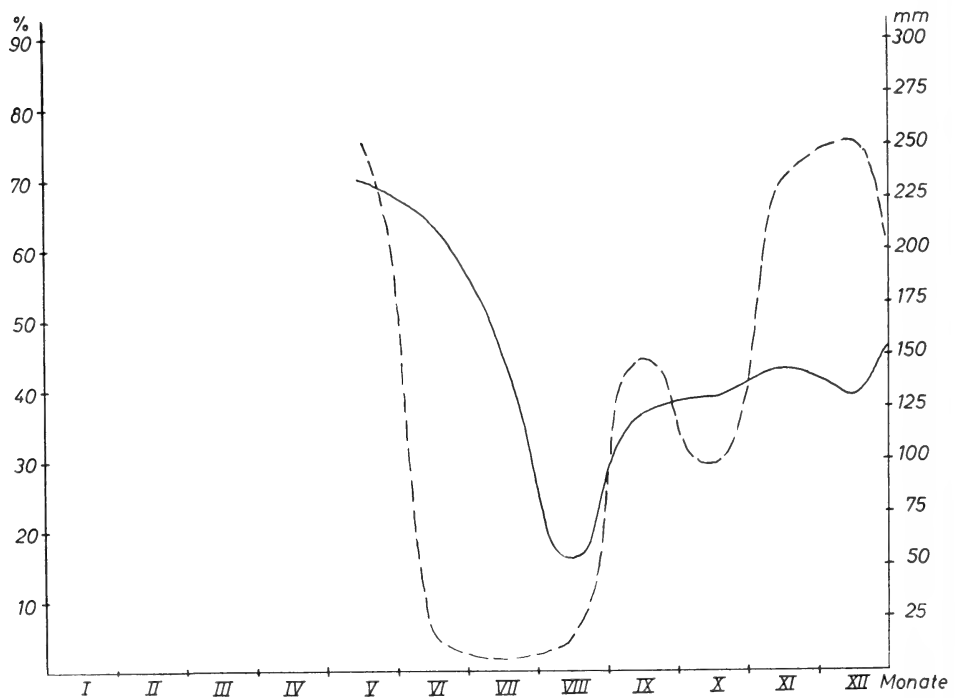


Abb. 5. Verlauf von Fortpflanzung in % (————) und Niederschlägen in mm (----) im Jahre 1963

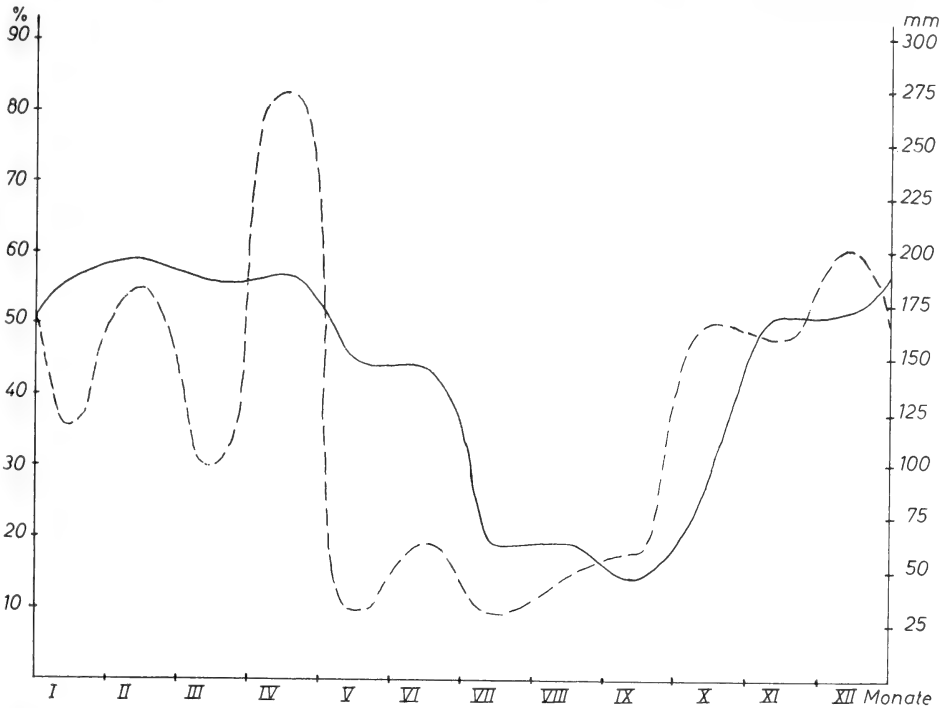


Abb. 6. Verlauf von Fortpflanzung in % (————) und Niederschlägen in mm (— — — —) im Jahre 1964

Niederschlag muß bei normalem Zustand der Vegetation kein weiteres Ansteigen der Reproduktion resultieren. Weicht die Fortpflanzungsrate in dieser Periode vom Normalwert ab, so hängt dies in der Regel nicht mit Klimafaktoren zusammen, sondern mit (z. B. im Dezember gehäuft auftretenden) Wurfpausen oder mit momentanem Mangel jüngerer adulter Weibchen.

Anders dagegen in den Monaten Mai bis September, also in den zeitl. Grenzen der Trockenzeit. 1963 dauerte die niederschlagsarme Zeit nur zweieinhalb Monate, woraus eine nur knapp zwei Monate dauernde fortpflanzungsarme Zeit resultierte (Abb. 5). 1964 gingen mit der fast fünf Monate dauernden Trockenperiode fast vier fortpflanzungsarme Monate einher (Abb. 6). Daß die Zeiten geringerer Fortpflanzung kürzer sind, als die niederschlagsarmen Perioden, rührt daher, daß diese eine gewisse Anlaufzeit brauchen bis sie sich auf die Fortpflanzung einschränkend auswirken können. Dagegen lebt die Reproduktion schon bald nach Wiedereinsetzen regelmäßiger Niederschläge auf. So war es wenigstens 1963 und 1964. In der Trockenzeit von Juni bis September scheint also die Fortpflanzungsaktivität wieder mehr oder weniger direkt vom Niederschlag abhängig zu werden.

1965, als die Niederschläge gleichmäßig vom Märzgipfel bis zum Junitief abnahmen, sank gleichzeitig die Fortpflanzungsaktivität von März bis Mai auf ein frühes Minimum, um dann aber zum Juni hin stark aufzuleben, worauf sie wieder auf das August-Minimum absank (Abb. 7). Maitief und Junihoch mögen teilweise mit Dingen des Populationswachstum zusammenhängen (s. unten). Daß die Kurve vom Mai zum Juni eher flach verläuft (1964) oder gar ansteigt (1965), jedenfalls höchstens schwach abfällt (1963), scheint zu bedeuten, daß der Einfluß der Trockenzeit noch nicht derart wirksam wird, um die erste Fortpflanzungsaktivität der vornehmlich jüngeren Er-

wachsenen, die dem Hoch zwischen Januar und März entstammen, zu hemmen. Erst nach Juni wird die Aktivität der Weibchen generell eingeschränkt.

Die Kurven geben jedoch noch manches Problem auf. So bleibt zunächst rätselhaft, weshalb ab März (was besonders für *Lophuromys* gilt) die Fortpflanzung bis Mai abzusinken beginnt, noch lange ehe die Trockenzeit einsetzt oder sonst ein meteorologisches Ereignis oder eines in der Vegetation auftritt. Ob hier eine bestimmte Altersgruppe Fortpflanzungspausen einlegt oder ob dies alle Weibchengruppen betrifft, kann ich nicht sagen.

Weitere Fragen: Warum nahmen die Muridenpopulationen z. B. nach der kurzen (und offenbar schonend verlaufenen) Trockenzeit von 1963 die Fortpflanzung so zögernd auf (im andern Fall würde das einen Ansatz zu Übervermehrung bedeutet haben), so zögernd, daß sie von einer hohen Ausgangsposition im September von 36,5% über diese Rate kaum hinauskamen und erst im Januar 1964 auf ein höheres über 55% liegendes Niveau gelangten? 1965 dagegen war eine normal lange Trockenzeit, und mit Einsetzen der starken Septemberregen stieg auch die Fortpflanzungsaktivität von 8,5% im August über 35% im September auf 70% im November an. Ferner: Warum stieg die Fortpflanzungsrate nach der langen Trockenzeit 1964 aus dem Septembertief so kontinuierlich bis auf 73% im März an? Die Niederschläge können hier kaum als Erklärung dienen, denn 1963 z. B. hat der gewaltige Anstieg des Niederschlags im November/Dezember die Fortpflanzungsrate nicht mit nach oben gezogen, und die ausgesprochen geringen Regenmengen im Januar/Februar haben die Fortpflanzungsaktivität nicht vermindern können. Dies zeigt, daß eine immerhin zwei Monate dauernde Einschränkung des Niederschlags bis herunter auf etwa 100 mm einer gerade in Schwung gekommenen Fortpflanzung nichts anhaben kann, daß sie es aber nach

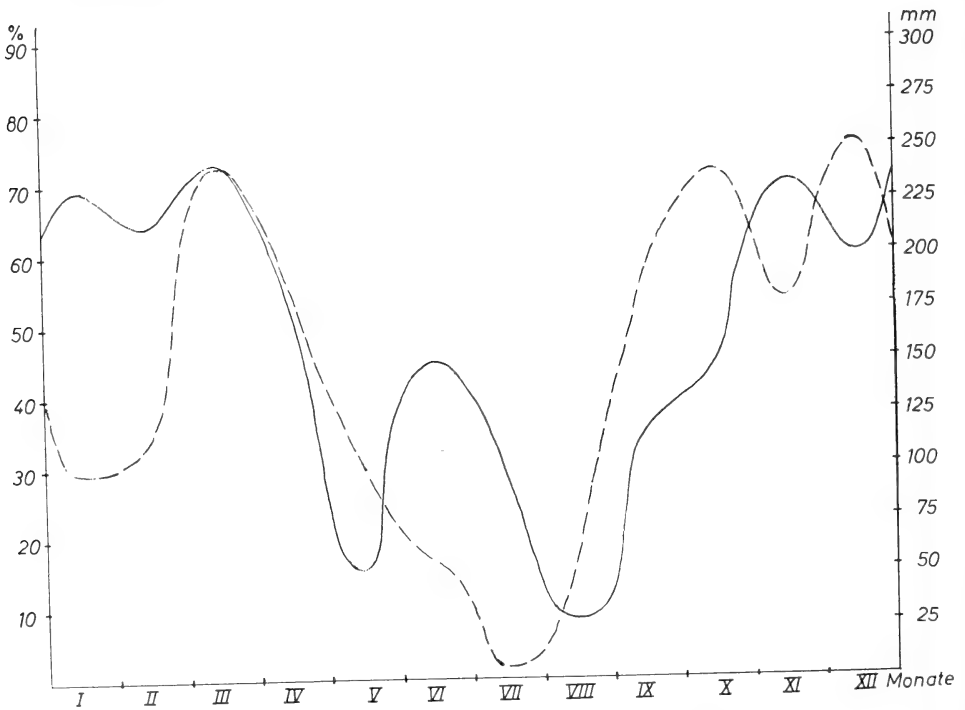


Abb. 7. Verlauf von Fortpflanzung in % (————) und Niederschlägen in mm (-----) im Jahre 1965

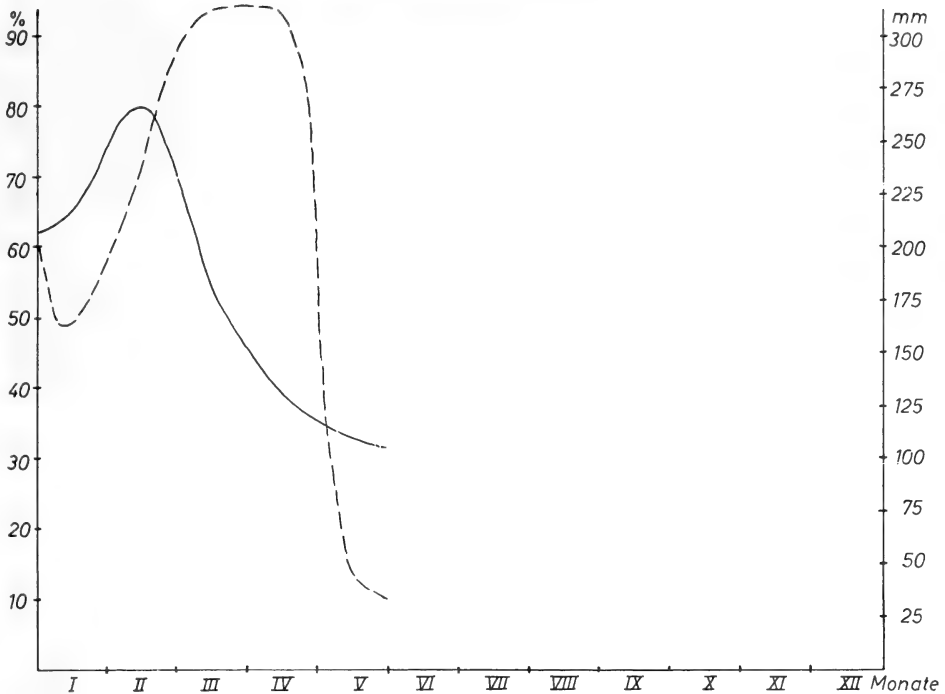


Abb. 8. Verlauf von Fortpflanzung in % (—) und Niederschlägen in mm (---) im Jahre 1966

einer gewissen Dauer der Reproduktionsperiode in zeitlicher Nähe zur Trockenzeit offenbar eher vermag (Mai 1965).

Die Frage, ob es zu bestimmten Jahreszeiten lokale Unterschiede in der Fortpflanzungsaktivität gibt, muß — im Gegensatz zu den Ansichten WAGNERS (1953, 1961) — für das Untersuchungsgebiet eindeutig verneint werden. Einen besonders klaren Beweis lieferte dafür eine am Ende (August) der sehr intensiven Trockenzeit des Jahres 1966 durchgeführte Einzäunungsfangaktion in einem sumpfigen Gebiet, wo die Vegetationsbedingungen unverändert günstig geblieben waren. 95% (n = 42) der adulten Weibchen aus zehn Muridenarten waren nicht fortpflanzungsaktiv!

Wir haben gesehen, daß die Periodik der Fortpflanzung mit der der Niederschläge allgemein eine weitgehende Übereinstimmung zeigt, die sich selbst auf die, gegenüber freilebenden Formen erheblich anderen Bedingungen unterworfenen Haus-Ratten erstreckt. Abweichungen lassen sich teilweise aus dem Populationswachstum (Altersgruppenstruktur) erklären, teilweise müssen sie auf unbekannte Faktoren zurückgeführt werden.

#### b. Andere Gebiete und Erdteile

Genauere Untersuchungen oder auch nur Überlegungen zu Fragen der Fortpflanzungsperiodik sind über afrikanische und tropische Nager allgemein bisher genau so spärlich durchgeführt worden, wie auf andern Gebieten. In einigen wenigen Arbeiten wurden diese Fragen für Afrika angeschnitten, selten aber über eine längere Zeit hinweg bearbeitet.

*Wildlebende Nager.* ROGERS BRAMBELL/DAVIS (1941) haben an einem ausreichenden Material von *Mastomys erythroleucus* in Sierra Leone ein Fortpflanzungsmaximum am Ende der Regen- und Anfang der Trockenzeit festgestellt und ein Minimum um die

Wende Trocken-/Regenzeit. CHAPMAN/CHAPMAN/ROBERTSON (1959), ebenfalls mit *Mastomys (coucha)* beschäftigt, konnten im südwestlichen Tanzania gleichermaßen eine Periode gesteigerter Fortpflanzung für das Ende der Regenzeit und bis weit hinein in die Trockenzeit nachweisen. Diese Periode fällt mit einem Optimum an Ernährungs- und Deckungsmöglichkeiten in der Vegetation zusammen. MEASROCH (1954) hat für *Tatera brantsi* (Gerbillinae) in Transvaal die gleiche Korrelation zwischen Reproduktion und Niederschlag gefunden, wie die oben genannten Autoren. HANNEY (1964) fing in Malawi (Nyassaland) trüchtige Weibchen von *Lophuromys flavopunctatus* (syn. mit *aquilus*) nur zwischen Oktober und Mai in der Regenperiode. DELANY (1964 a, b) der in Uganda jedesmal in der zweiten Hälfte der Jahre 1961 und 1963 Kleinsäuger fing, stellte äußerst geringe Fortpflanzung in den Trockenzeitmonaten Juli bis September fest, jedoch ein Anwachsen im Oktober mit Beginn der „kleinen“ Regenzeit, und er kann auch die Annahme von SOUTHERN/HOOK (1963) stützen, die aus einem kleinen Material aus Uganda auf eine erhöhte Fortpflanzung in der Hauptregenzeit von März bis Mai schließen.

Nach Untersuchungen von HEISCH/GRAINGER/d'SOUZA (1953) in Pestgebieten Kenyas stimuliert das Einsetzen starker Regen die Vermehrung von Nagerpopulationen. Ferner wird das Nahrungsangebot als populationsdynamischer Faktor genannt.

Blieben noch die Untersuchungen aus dem Congo zu besprechen. PIRLOT (1954) hat sich in einer ausführlichen Studie mit dem jahreszeitlichen Verlauf der Vermehrung von *Lophuromys*, *Praomys*, *Mastomys*, *Thamnomys* und *Tatera* in Südkatanga befaßt. Er scheint der einzige zu sein, der an einem größerem Material und über längere Zeit hinweg gearbeitet hat (3700 Nager, 27 Monate). Leider hat PIRLOT seine Schlüsse nur aus dem jahreszeitlich wechselnden Anteil der nichtadulten Tiere in den Fängen gezogen, wodurch ihm viele wertvolle Daten entgangen sind. Sein wichtigstes Ergebnis: Das Fortpflanzungsmaximum liegt bei allen untersuchten Arten zwischen Februar und Juni, was wieder mit Ende der Regen- und Anfang der Trockenzeit zusammenfällt. Für *Praomys*, *Thamnomys* und *Lophuromys* liegen die Höhepunkte noch mehr in der Regenzeit, für *Mastomys* und *Tatera* mehr gegen die Trockenzeit zu. Trotz dieser eindeutigen jahreszeitlichen Fixierung lehnt es PIRLOT aber ab, Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Niederschlägen finden zu wollen.

Derselbe Autor hat dann (PIRLOT, 1957) eine zweite Studie zu diesem Problem über die Nager von Lwiro veröffentlicht. Die Fortpflanzung bestimmt er wieder nach der gleichen unsicheren Methode: Monatlicher Anteil der nach dem Gewicht bestimmten Jungtiere am Gesamtfang. Da er die Jugendentwicklung dieser Arten nicht kannte und somit über Alter, Gewichtsentwicklung und ihre jahreszeitliche Bedingtheit nichts Genaueres wußte, sind ihm grundlegende Fehler unterlaufen. Aus seinen zahlreichen *Lophuromys*- und *Oenomys*-Fängen konnte er dadurch keinerlei Fortpflanzungsperiodik nachweisen. Aus seinen *Otomys*-Fangzahlen zieht er keine Schlüsse; würde man es versuchen, wären sie nicht richtig. Bei *Leggada* erhielt er durch die Fangmethode zu wenig Jungtiere, um zu einem Ergebnis zu gelangen, und lediglich aus seinen *Praomys*-Fängen, die auf ein Fortpflanzungshoch zwischen April und Juni schließen lassen, läßt sich etwas dem wirklichen Verlauf entsprechendes ablesen.

Schließlich sind noch GOORMANS/CHRISTIAENSEN (1960) mit einer Untersuchung aus der Gegend Butembo-Lubero (Nordkivu) zu nennen, die allerdings nur im März und Juli eines Jahres durchgeführt wurde. Der Anteil trächtiger Weibchen (jedesmal mehr als 100) lag im März erstaunlicherweise mit nur 19% sehr niedrig gegenüber dem Juli mit 42%, woraus man schließen kann, daß dazwischen — d. h. Wende Regen-/Trockenzeit ein Fortpflanzungshoch gelegen haben könnte. Der hohe Anteil im Juli ist bemerkenswert deshalb, da er wesentlich von den Ergebnissen DELANYS (1963) abweicht, der viele seiner Nager nur rund 80 km östlich davon (im Queen Elizabeth-Park in Uganda) fing, allerdings auf viel niedrigerer Höhenlage und in trockenerer Vegetation. Ebenso

interessant sind die Unterschiede in den beiden Monaten im Vergleich zum Kivuseegebiet.

Ähnliche Verhältnisse, wie bisher bei Nagern gefunden wurden, scheinen bei vielen *afrikanischen Vögeln* gegeben zu sein (MOREAU, 1950; CHAPIN, 1956; EISENTRAUT, 1963). Die Brutzeit vieler südlich der Sahara lebender Arten — doch keineswegs aller — fällt mit den Regenzeiten und dem Anfang der Trockenzeit zusammen, was auch für die Gegend von Lwiro gilt.

Aus den *übrigen Tropen-Gebieten* ist zu diesem Thema über Säuger und Nager nicht viel bekannt<sup>7</sup>. Aus Südostasien bringen WADE (1958) und HARRISON (1951, 1952, 1955) Angaben für Regenwaldgebiete in Borneo und Malaya, aus Amerika DAVIS (1945) von Brasilien und WAGNER (1953, 1961) aus Südmexiko. — Im Urwald Borneos setzt die Fortpflanzung vieler Arten fast schlagartig, kurz nach Beginn einer Zeit minimaler Niederschläge (von Trockenzeit kann man hier nicht sprechen) ein und scheint noch in dieser Zeit ihren Höhepunkt zu erreichen, womit nachgewiesen ist, daß auch in tropischen Regenwäldern eine Fortpflanzungsperiodik existieren kann. In Malaya scheint, wenigstens bei Nagern und Insektivoren, nur eine vage Korrelation zwischen Fortpflanzung und den in ihrer Stärke schwankenden Niederschlägen zu bestehen. Die Angaben aus Südmexiko deuten auf eine Hauptfortpflanzungszeit in den niederschlagsreichen Monaten hin.

*Nager menschlicher Behausungen.* Ehe die Ergebnisse über kulturfolgende Formen der Tropen besprochen werden, soll nochmals betont werden, daß diese Tiere, die sich fast ausschließlich — wie *Rattus* — oder doch überwiegend — wie *Mastomys* — in vielen Gebieten dem Menschen und seinen Behausungen angeschlossen haben, fast dauernd völlig andern Umweltsbedingungen ausgesetzt sind als wildlebende Nager. Deshalb ist es besonders interessant zu prüfen, wie Klimafaktoren auf ihre Fortpflanzung einwirken. Auch hier ist die Korrelation zwischen Niederschlägen und Vermehrung unverkennbar: BUXTON (1936) unterstreicht dies für seine Untersuchungen an Haus- und Wanderrattenpopulationen der Stadt Lagos/Nigeria. Das Trächtigkeitsmaximum liegt kurze Zeit nach dem Niederschlagsgipfel. Ähnliches gilt für *Rattus* in Dakar/Senegal (CAZANOVE, 1932), ferner für *Rattus* in Nairobi/Kenya (SYMES, 1932); die jährlichen Fortpflanzungszeiten liegen jedenfalls nicht in der Trockenphase. SYMES (1932) und auch BUXTON (1936) betonen, daß die Fortpflanzung bei *Rattus* aber in erster Linie von Nahrungsfaktoren, besonders qualitativer Art, abhängig ist, die aber wiederum mit klimatischen Ereignissen korreliert sein können. — Die *Rattus r. kandianus*-Kolonien in Colombo/Ceylon haben ihre beiden Fortpflanzungsgipfel ebenfalls kurz nach den Höhepunkten der (Monsum-)Regen (HIRST/VADIVELU, 1929), und in Bombay/Indien folgt das Fortpflanzungsmaximum des *Rattus r.* subsp. unmittelbar auf das Monsunniederschlagsmaximum, während das Minimum in der Trockenzeit liegt; bei *Rattus norvegicus* ist diese Korrelation aber nicht gegeben. MISONNE (1963) hat für sein Untersuchungsgebiet Butembo-Lubero (Nordkivu) für die in Eingeborenenhütten lebenden *Mastomys* und *Rattus rattus* enormen Zuwachs an Jungtieren im Anschluß an die Hauptniederschlagszeit gefunden, nur teilweise dagegen für die im Gebiet des oberen Ituri (Nordostcongo) lebenden *Mastomys*-Populationen.

Die *Fortpflanzungsperioden der Nager der gemäßigten Zonen* Eurasiens und Nordamerikas sind natürlich viel besser erforscht. Während in den Tropen (bei der Ausgeglichenheit der Temperaturverhältnisse) vor allem Schwankungen in den Niederschlägen als auslösende Faktoren für eine Fortpflanzungsperiodik in Frage kommen mögen, sind es in der gemäßigten Zone die Temperaturen — (doch spielen auch Tageslänge und Niederschläge eine gewisse Rolle). Sie beeinflussen die Vegetation entscheidend und

<sup>7</sup> Ihrer kurzen Tragzeit wegen können die Nager allgemein mit den meisten Säugern schwerlich verglichen werden.

prägen den Charakter der Jahreszeiten. Daher kommt der Winter als Fortpflanzungszeit (auch für *Rattus*) allgemein nicht in Frage, was aber nicht für alle Arten gleichermaßen zutrifft (vgl. FRANK, 1954, 1964). Gut angepaßte Formen können durchaus auch in scheinbar ungünstigen Jahreszeiten regelmäßig Junge aufziehen, andere nur gelegentlich bei lokal günstigen Bedingungen. — Die interessante Studie von FLUX (1965) zeigt, wie groß die Unterschiede in den Fortpflanzungszeiten zwischen Feldhase und Wildkaninchen sind und wie gering innerhalb jeder der Formen auf nördlicher und südlicher Halbkugel. Bei *Lepus* scheint vielerorts die Fortpflanzung ohne Rücksicht auf Umweltbedingungen in Gang zu kommen, während *Oryctolagus* darin viel stärker abhängig ist und zwar vorwiegend von frischem jungen Grünzeug, was wiederum von Niederschlag und Wärme abhängt. Andererseits wird die Fortpflanzung eingestellt zu einer Zeit, da noch Nahrung in Fülle vorhanden ist, weshalb noch andere Faktoren im Spiel sein müssen.

Allgemein können solche Fragen erst bei genauer Kenntnis der Umwelt-, Ernährungs- und Fortpflanzungsansprüche einer Art beurteilt werden. Deshalb sind die Zweifel PIRLOTS (1954), ob die Fortpflanzungszeiten vieler Nager ihren Umweltbedingungen gut angepaßt sind, nur zum Teil berechtigt. Aus Angaben PIRLOTS (1954), CHAPMAN/CHAPMAN/ROBERTSON (1959) und MISONNES (1963) geht hervor, daß *Mastomys* seinen Vermehrungsgipfel ziemlich weit in die Trockenzeit hineingeschoben hat, daß dieser also nach dem anderer Muriden liegt. *Mastomys*, an trockene Biotope bestens angepaßt, mit seiner für Muridenverhältnisse extremen Anspruchslosigkeit und einer enormen Jungenzahl, kann derartiges offenbar noch am ehesten riskieren.

## 5. Weitere teilweise periodische Schwankungen in Fortpflanzungsfaktoren und Populationsstruktur

Eine jahreszeitliche Periodik könnte auch noch aus anderen mit der Fortpflanzung und Populationsstruktur zusammenhängenden Faktoren abzulesen sein, so aus der Wurfgröße, dem Auftreten resorbierter Embryonen, aus der Wurffolge, dem Auftreten unterschiedlicher Altersgruppen, aus Wechseln in der Sexualproportion usw. Sofern diese Dinge unserem Thema dienlich sind, will ich auf sie eingehen.

### a. Wurfgröße

Wurfgröße ist (Resorptionen weggelassen) recht genau aus Embryonenzahlen und der Jungenzahl züchtender Tiere zu ermitteln. Jahreszeitliche Schwankungen sind bei einigen Arten unzweifelhaft nachzuweisen (Tabelle 11). So trägt *Lophuromys aquilus* zwischen Januar und Mai durchschnittlich 2,25, von Juni bis September nur 2,00 und zwischen Oktober und November 2,10 Junge pro Wurf. Vom Tiefpunkt in der Trockenzeit zum Hochpunkt in der zweiten Hälfte der Regenzeit ist also ein deutliches Ansteigen zu beobachten. Bei *Oenomys* liegt das Embryonenmittel zwischen August und Oktober bei 1,95, in der übrigen, allgemein günstigeren Zeit des Jahres dagegen bei 2,55. *Praomys* hat zwischen Januar und April ein Mittel von fast 4,00 Jungen pro Wurf, zwischen Mai und Dezember dagegen von nur 3,37. Bei den anderen Arten konnte ich ähnliche Verhältnisse an einem geringeren Material nachweisen. Wir sehen, daß die größten Würfe einer Art allgemein in der günstigen Fortpflanzungszeit zwischen Oktober und Juni, bevorzugt aber zwischen Januar und April ausgetragen werden. Dies steht in gutem Einklang mit Ergebnissen aus Europa von STEIN (1957) und PELIKÁN (1964, 1966), die an *Microtus arvalis* bzw. drei *Apodemus*-Arten die überdurchschnittlichen Wurfgrößen ebenfalls in der günstigsten Zeit, inmitten der Fortpflanzungssaison, feststellten. Wie es zu diesen Unterschieden kommt, soll hier nicht erörtert werden.



Tabelle 11

Jahreszeitliche Schwankungen der Embryonenzahl bei *Lophuromys*, *Oenomys* und *Praomys*

Abschließend ist noch zu bemerken, daß im Untersuchungsgebiet viele Arten mit verhältnismäßig geringen Wurfgrößen vorkommen. So hat *Otomys* nur 1,35 Junge pro Wurf; *Hybomys*, *Lophuromys*, *Oenomys* und *Dasymys* haben 2 bis 3 Junge pro Wurf; durchschnittlich 3 bis 4 Junge haben *Thamnomys*, *Praomys*, *Dendromus* und *Leggadatriton*; zwischen 4 und 5 gibt es bei *Leggada minutoides*, *Mylomys* und *Lemniscomys*. Und nur *Pelomys* (5,45), *Rattus* (5,55) und *Mastomys* (9,80) haben durchschnittlich mehr als 5 Junge pro Wurf.

Monat	<i>Lophuromys</i>		<i>Oenomys</i>		<i>Praomys</i>	
	n ♀♀	Ø Emb.	n ♀♀	Ø Emb.	n ♀♀	Ø Emb.
I	24	2,25	8	2,50	6	4,00
II	50	2,28	22	2,27	24	4,00
III	39	2,20	14	2,71	14	3,93
IV	19	2,00	12	2,08	16	4,00
V	17	2,47	8	2,50	7	3,00
VI	14	2,00	18	2,50	7	3,14
VII	6	2,00	7	2,85	3	3,33
VIII	4	2,00	6	2,16	5	3,60
IX	18	2,05	7	1,85	5	3,40
X	30	2,10	8	1,87	1	4,00
XI	31	2,09	13	2,84	13	3,23
XII	24	2,16	7	2,57	3	3,33

b. Resorptionen

Für die untersuchten Arten kann allgemein gesagt werden, daß Resorptionen ganz überwiegend in der ersten Hälfte der Tragzeit auftreten und im letzten Drittel ausgesprochen selten sind.

Wichtig ist, zwischen partiellen, die oft nur einen Embryo betreffen und totalen Resorptionen, die den ganzen Wurf erfassen, zu unterscheiden. Die partiellen machen ungefähr 30% aller Resorptionen (aller Arten) aus (Tab. 12). Sie sind einfach zu erkennen: Der betr. Embryo ist dann kleiner als die andern, manchmal auch schon deformiert oder deutlich verfärbt. Bei totaler Resorption ist das Bild vielfältiger und scheint abhängig vom Alter der Embryonen, in dem das Absterben begann und von der Dauer, d. h. wie lange der Resorptionsprozeß schon anhält. Hat die Resorption relativ großer Embryonen erst begonnen, so sind diese meist im Längsverlauf des Uterus deformiert; der Uterus hat noch rötliche oder ins Helle gehende Färbung und oft strähnige, gewellte Oberfläche. Mit fortschreitender Resorption wird der tote Embryo dunkler und kompakter, und der plazentale Teil hat den größten Umfang und Volumen. Als Endstadium können dann die sog. Plazentaflecken oder -narben (placental scars) zurückbleiben, die von denen normaler Geburten aber nicht zu unterscheiden sind. Da Plazentarnarben im Uterus wohl allgemein wenigstens ein Jahr

Tabelle 12

Verteilung der Resorptionen aller Arten (außer *Rattus*) auf die einzelnen Monate

Monat	Trag. ♀♀	Verhält.		Summe	Anteil d. Resortp.
		part.	tot.		
I	92	3	9	12	13,0%
II	136	7	6	13	10,0%
III	156	8	16	24	15,0%
IV	92	4	9	13	14,0%
V	78	3	7	10	13,0%
VI	89	4	9	13	14,0%
VII	55	1	4	5	9,0%
VIII	30	2	6	8	27,0%
IX	55	1	6	7	13,0%
X	54	3	3	6	13,0%
XI	95	5	6	11	12,0%
XII	81	2	21	23	28,0%
	1013	43	102	145	14,3%
		(30%)	(70%)		

erhalten bleiben, besitzen wir in ihnen ein zusätzliches und sicheres Mittel zur Unterscheidung zwischen adulten und nichtadulten d. h. zwischen nulli- und primi- bzw. multiparen Weibchen. Die Aufklärung dieser Verhältnisse verdanken wir u. a. den Arbeiten von DENO (1937, 1941), DAVIS/EMLEN (1948) und CONAWAY (1955).

Abgesehen von den Werten in August und Dezember ist der Anteil von Resorptionen unter den tragenden Weibchen recht gleichförmig, und eine jahreszeitliche Periodik ist nicht erkennbar. Den hohen Augustanteil könnte man damit erklären, daß trotz schlechter Umweltbedingungen ein Teil der Weibchen vorwiegend im Juli in Brunst gekommen ist, und daß die weitere Verschlechterung der Bedingungen dann die Resorption bewirkte. Dann müßte der Resorptionsanteil aber in Juli und September auch etwas höher liegen. Für den ungewöhnlichen Dezemberwert, der vor allem im Jahre 64 zustande kam — 15, davon 14 totale Resorptionen; 37,5% — habe ich keine Erklärung. Immerhin ist interessant, daß diese Häufung in einem Monat auftritt, in dem die Fortpflanzungsaktivität der (ganz überwiegend älteren) Weibchen nach dem ersten Hoch im November etwas nachläßt. Warum sich dies aber auch in vielen Resorptionen zeigen muß und nicht nur in Wurfpausen, ist nicht recht verständlich.

### c. Wurffolge

Daß die Wurfabfolge im Laufe des Jahres verschieden ist, kann natürlich schon aus den unterschiedlichen Anteilen trächtiger Weibchen geschlossen werden. Liegt dieser Anteil konstant sehr hoch, wie bei *Praomys* und *Dasymys* von Januar bis Juni oder wie bei *Otomys* das ganze Jahr hindurch, so dürfen wir für diese Zeit eine dichte, z. T. pausenlose Wurffolge, annehmen; ist er umgekehrt längere Zeit nieder oder schwankend, so müssen wir auf größere Pausen schließen. Auch in Gefangenschaftszuchten zeigt sich bei *Dasymys* und *Praomys* eine Tendenz zu möglichst dichten Wurffolgen, während bei *Oenomys* und *Mastomys* z. T. größere Pausen zwischen zwei Würfen üblich sind. Eine zusätzliche Hilfe zur Ermittlung der Wurffolge ist die Berechnung der säugenden Tiere unter den trächtigen Weibchen. Ist ein trächtiges Weibchen säugend, so dürfen wir höchstens eine kurze Pause zwischen beiden Trächtigkeiten annehmen. Doch können trächtige Weibchen mit einiger Sicherheit nur dann als säugend angesprochen werden, wenn ihre Embryonen nicht mehr als ca.  $\frac{2}{3}$  der Entwicklung hinter sich haben. Bei späteren Stadien können geschwollene Zitzen auch nur mit dem zu erwartenden Wurf zusammenhängen.

Eine starke Häufung trächtiger und zugleich säugender Weibchen aus den Monaten Januar bis Juli zeigt, daß die Wurffolgen in dieser Zeit ganz allgemein dichter sind als in der Zeit des Fortpflanzungsminimums von Juli bis September und auch bis zum Dezember hin.

### d. Populationsdichte

Mit der Fortpflanzungsperiodik in Lwiro müßte erwartungsgemäß eine solche der Individuendichte gekoppelt sein. Dichteschwankungen müßten sich in höheren Fängen ungefähr ab Februar und in schwächeren ungefähr ab August nachweisen lassen. Prüfen wir dies zunächst an den Einzäunungsfängen nach. Wir fingen in den Zwischenfeldbiotopen von

Februar bis Mai auf 12 180 qm 535 Tiere, das ist 1 pro 23 qm, und von

Juni bis September auf 3 360 qm 93 Tiere, das sind 1 pro 36 qm, und von

Oktober bis Januar auf 4 810 qm 125 Tiere, das ist 1 pro 38 qm.

Die Resultate sprechen deutlich für die obige Annahme.

Nachweis aus den Fallenfängen: In den einzelnen Monaten einer Untersuchungszeit von Mai 1963 bis August 1965 hatten wir folgende durchschnittlichen Fangerfolge: Januar: 9,5%; Februar: 11,0%; März: 17,5%; April: 16,0%; Mai: 18,0%; Juni:

15,3%; Juli: 13,3%; August: 16,0%; September: 17,0%; Oktober: 11,0%; November: 14,5%; Dezember: 13,0%. Fassen wir die Monate wieder, wie oben, zu Gruppen zusammen, so bekommen wir für Februar bis Mai 15,6%, für Juni bis September 15,4% und von Oktober bis Januar: 12,0% — also eine Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Einzäunungsfänge.

So gut das Ergebnis aussieht, gibt es doch Einzelheiten, die widersprüchlich sind. So dürften die Fangresultate im Januar und Februar nicht niedriger sein als im November/Dezember, und der Sprung vom ungewöhnlich hohen Septemberwert zum Oktober dürfte nicht so kraß sein. Das niedrige Januarresultat kam in beiden Jahren (1964 und 1965) zustande. Vorerst weiß ich dafür keine Erklärung.

Die Individuendichte liegt in der Zeit zwischen Oktober und Januar, also in den Monaten nach der Trockenzeit, den Einzäunungsfängen zufolge rund 60%, nach Fallenfängen 20 bis 30% niedriger als zwischen Februar und Mai. Auch die Trockenzeitmonate Juli bis September haben nach den Fallenfängen noch eine verhältnismäßig hohe, nach den Einzäunungsfängen bereits eine geringere Dichte, ein Widerspruch auf den wir hier nicht eingehen müssen.

Sicher ist die Trockenzeit im ganzen eine Periode mittlerer Populationsdichte, gelegen zwischen dem Bevölkerungshoch am Ende der Niederschlagsperiode (Gipfelpunkt wohl im Mai) und dem Tief an ihrem Beginn, welches wohl im Oktober liegt; denn seit rund zwei bis drei Monaten ist die Fortpflanzungsrate gering geblieben, und die Einbußen der Populationen sind infolge der Trockenheit wohl über Gebühr hoch gewesen. Die adulten Tiere, die nun zur Fortpflanzung kommen, vermögen dieses Defizit nur allmählich auszugleichen, insbesondere deshalb, weil sie nun nicht, wie man erwarten könnte, pausenlos Wurffolgen liefern, sondern gewisse Abstände einhalten, die einen Arten kleinere, die anderen größere. Dieses im ganzen zögernde Wiedereinsetzen der Fortpflanzung ist für den folgenden Verlauf sehr wichtig und neben anderm, z. B. der relativ geringen Wurfgröße wegen (S. 31) ein Grund, daß es nicht zu einer Übervermehrung kommt.

So steigt die Populationsdichte nur langsam an und liegt auch im Dezember/Januar noch verhältnismäßig niedrig. Erst dann kommen in steigendem Maße die ab September/Oktober geborenen Tiere zur Fortpflanzung und bringen nun zusammen mit den älteren Erwachsenen, deren Wurffolge etwas enger wird, die Bevölkerung auf ihr Dichtemaximum. — Wenn wir annehmen, daß der Populationsverlust ungefähr gleichmäßig über das ganze Jahr verteilt ist, so brauchten wir, um den Jahresverlauf der Dichte zu skizzieren, die Kurve der Fortpflanzungsrate nur etwas nach hinten phasenverschoben aufzeichnen.

#### e. Altersgruppen

Hat man ein großes Fangmaterial, wie es mir bei den wichtigen Arten zur Verfügung stand, so ist das Gewicht das beste Kriterium für eine Einteilung der Altersgruppen. Im Zweifelsfalle können noch Körpermaße und andere Daten hinzugezogen werden. Für die Einreihung in das Erwachsenenalter diente mir bei den Weibchen die unterste Gewichtsklasse trächtiger Tiere. Z. B. waren von 203 trächtigen *Lophuromys aquilus* nur 2% in der Gewichtsklasse von 40 bis 49 g, aber schon 17% in der Klasse der 50 bis 54 g schweren Tiere, folglich entschied ich, Weibchen ab 45 g als adult zu bezeichnen. Und für die Unterscheidung in juvenile und halbadulte Tiere nahm ich das durchschnittliche Gewicht von Jungen, die abgesäugt werden. Die Daten dazu erhielt ich bei mehreren Arten aus meinen Zuchten, bei andern Arten entschied ich es durch Schätzung (Tab. 13).

Die annähernd wirkliche Zusammensetzung der Altersgruppen, die jahreszeitlich schwankt, wie wir noch sehen werden, ist keinesfalls durch Fallen- sondern nur durch Einzäunungsfänge zu ermitteln. Aus Fallenfängen können wir lediglich den relativen

Tabelle 13

Alter und Gewichte von Tieren im Stadium des Absäugens und Geschlechtsreifwerdens

	juvenil bis		halbadult bis, bzw. adult ab	
	Gramm	Tage	Gramm	Tage
<i>Oenomys</i>	30	30	70	100—130
<i>Praomys</i>	20	30	30	50—90
<i>Mastomys</i>	10—20	25—30	40	70—80
<i>Dasyms</i>	30	30	75	60—80
<i>Dendromus</i>	7—8	30—40	9—10	60—70
<i>Thamnomys</i>	20	30—35	30	80—90
<i>Otomys</i>	40—50	30—40	90	150—180
<i>Lophuromys</i>	30	30—40	45	50—70
<i>Lemniscomys</i>	20	30—50	35	70—90
<i>Pelomys</i>	30	40	75	90—100
<i>Hybomys</i>	30	30—40	45	60—80
<i>Leggada triton</i>	4—5	25—30	8	50
<i>Rattus r. alex.</i>	—	—	70	—

ganz genau sein und uns ein Teil der Jungtiere entgangen sein sollte, denn es zeigt, daß der Anteil nicht erwachsener Tiere in den Populationen geringer ist, als der der Adulten. Eine genauere jahreszeitliche Unterteilung der Altersgruppen aus Fallen- und Einzäunungsfängen zusammen bestätigt im großen und ganzen die Ergebnisse, die ich durch Untersuchung trächtiger Weibchen bekam.

#### f. Sexualproportion

Für afrikanische Nager gibt es nur wenige Angaben zum Geschlechtsverhältnis. In den Populationen des Untersuchungsgebietes überwogen die Männchen mit 56% (n = 3346), vor den Weibchen mit 44% (2626).

Tabelle 14

Der Männchenanteil in % bei den einzelnen Arten  
Gesamtergebnis von Mai 1963 bis September 1966

Art	n	% ♂♂
<i>Lophuromys aquilus</i>	1609	51,8%
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	1002	49,6%
<i>Praomys jacksoni</i>	896	59,5%
<i>Lemniscomys striatus</i>	717	59,1%
<i>Leggada triton</i>	200	61,5%
<i>Leggada minutoides</i>	89	68,5%
<i>Leggada</i> <sup>1</sup>	560	64,6%
<i>Dasyms incommis</i>	373	53,1%
<i>Mastomys coucha</i>	190	61,1%
<i>Otomys tropicalis</i>	207	56,0%
<i>Pelomys fallax</i>	140	55,0%
<i>Thamnomys surdaster</i>	79	55,2%
<i>Dendromus insignis</i>	157	66,3%
<i>Rattus r. alexandrinus</i>	528	45,1%

<sup>1</sup> 560 unbestimmte *L. triton* und *minutoides*.

prozentualen Anteil der Altersgruppen aller Arten zusammen ablesen — ein beträchtlicher Unterschied.

Bei den Einzäunungsfängen waren 33%, bei Fallenfängen nur 13% aller gefangenen Tiere noch nicht adult. Bei Fängen nach der ersten Methode betrug der Anteil noch nicht adulter Tiere von Januar bis September ungefähr  $\frac{1}{3}$  der Gesamtpopulation und in den Monaten Oktober bis Dezember nur etwa  $\frac{1}{5}$ . Dieses Ergebnis ist erstaunlich, selbst wenn es nicht

Nur geringe Unterschiede sind zwischen den Ergebnissen von Fallen- und Einzäunungsfang abzulesen, was beweisen mag, daß die Fallenmethode in bezug auf die Geschlechter nicht besonders selektiv wirkt, denn es ist völlig unwahrscheinlich, daß die Einzäunungsmethode auslesend ist.

Wie Tab. 14 zeigt, bestehen von Art zu Art sehr erhebliche Unterschiede. Und wie wenig konstant, die Sexualproportion von Monat zu Monat, besser von Jahreszeit zu Jahreszeit ist, zeigt die Tabelle 15.

Man könnte die Unterschiede bei den einzelnen Arten noch besser herausstellen, wenn man die Jahreszeiten jeweils etwas verschieden einteilen würde, doch hielt ich mich wegen der besseren Übersicht an das

Tabelle 15

Veränderungen der Sexualproportion in drei wichtigen Jahresabschnitten. Die Prozentzahlen geben den Männchenanteil bei den einzelnen Arten gesondert und für alle Arten zusammen an

	Jan. bis Mai		Juni bis Sept.		Okt. bis Dez.	
	n	% ♂♂	n	% ♂♂	n	% ♂♂
alle Arten	2 811	56,3 %	1 891	54,5 %	1 270	58,0 %
<i>Lophuromys</i>	722	51,3 %	477	49,1 %	410	55,3 %
<i>Oenomys</i>	451	48,2 %	377	49,7 %	174	50,0 %
<i>Praomys</i>	532	57,9 %	233	58,4 %	131	60,3 %
<i>Lemniscomys</i>	252	60,0 %	248	56,5 %	217	61,3 %
<i>Leggada t. + m.</i>	251	68,5 %	156	58,3 %	102	75,5 %
<i>Dasymys</i>	190	53,2 %	101	49,5 %	82	58,5 %
<i>Mastomys</i>	58	63,8 %	83	65,0 %	49	47,0 %
<i>Otomys</i>	97	56,7 %	74	56,8 %	36	59,8 %
<i>Dendromus</i>	117	64,0 %	27	70,4 %	13	77,0 %

Schema in Tab. 15. Bei allen Arten, außer *Mastomys*, liegt das Fangmaximum an Männchen zwischen Oktober und Dezember, also in der auf die Trockenzeit folgenden Periode des starken Auflebens der Fortpflanzungsaktivität. Bei 4 Gattungen liegt das Fangminimum an Männchen in den Trockenzeitmonaten, bei weiteren 4 Gattungen zwischen Januar und Mai. Bei *Mastomys* scheint die Männchen-Aktivität in der Trockenzeit am höchsten, am niedrigsten zwischen Oktober und Dezember, was allerdings nicht mit der Fortpflanzungsaktivität korreliert werden kann.

Der höhere Männchen-Anteil, zumindest von Oktober bis Dezember, kann ohne weiteres aus der höheren Beweglichkeit und dem Herumschweifen der Männchen in der Vermehrungsperiode erklärt werden, wodurch die Wahrscheinlichkeit steigt, daß sie in eine Falle gehen. Aus Europa und Nordamerika sind ähnliche Ergebnisse bekannt, vgl. z. B. PELIKÁN (1964).

## 6. Faktoren des Wachstums und des Schwundes der Populationen

### a. Untersuchungsgebiet

Aus meinen Untersuchungen und den meisten zitierten Arbeiten geht eine klare Übereinstimmung von Niederschlagsverteilung und Fortpflanzung hervor, obgleich nur ein Teil dieser Arbeiten nach sicheren Methoden durchgeführt wurde und nur wenige etwas über den *ganzen Jahresverlauf* aussagen können.

Man kann sagen, daß der Einfluß von Temperatur, Lichtverhältnissen u. a. als unbedeutend gelten kann. Faktoren, die mit zeitlich und mengenmäßig gesteigerten Niederschlägen zusammenhängen, bringen die Fortpflanzung in Gang, die in vielen Gebieten um die Wende Regen-/Trockenzeit ihren Höhepunkt erreicht, zu einem Zeitabschnitt, da die Bedingungen der Vegetation für Ernährung, Schutz, Nestbau usw. (noch) optimal sind.

Im Kivuseegebiet allerdings liegt das Fortpflanzungsmaximum deutlich vor der Wende Regen-/Trockenzeit, nämlich im Februar und März, also im letzten Drittel, der von September bis April/Mai dauernden Niederschlagsperiode, deren regenreichster Monat der April ist. An der Wende zur Trockenzeit ist die Fortpflanzungsrate bereits um  $\frac{1}{3}$  des Maximalwertes reduziert.

Die Niederschlagsperiodik bewirkt die für die Nager bedeutendsten Veränderungen in der *Vegetation*. So schränkt die zunehmende Trockenzeit ab Juni das Wachstum von wilden und angebaute Pflanzen ein. Im Juli werden die Felder abgeerntet, erst Ende

August wieder bestellt und so dauert es Monate, bis in ihnen wieder genügend Nahrung zur Verfügung steht. Erntezeiten, in denen ein Maximum an hochwertiger Nahrung verfügbar ist, haben keinen direkt nachzuweisenden steigernden Einfluß auf den Fortpflanzungsverlauf. In den meisten dicht bewachsenen Zwischenfeldstücken ist das Nahrungsangebot nicht derartigen Einschnitten unterworfen wie in den Kulturen und erreicht viel früher wieder einen guten Stand.

Da die Vegetation von Feldern und Zwischenfeldstücken auch Schutz bietet, der in der Trockenzeit durch Aberntung, durch Verdorren und Brände reduziert wird, womit auch der Aktionsraum beschnitten wird, muß neben der Ernährung auch diese wichtige Eigenschaft der Vegetation genannt werden. In intensiven Trockenzeiten können wochenlange Dürren die Vegetation derart an- und austrocknen, daß Brände viel tiefer in feuchtere und dichtere Bestände eindringen können als sonst. Dann kann sich von den trockeneren Beständen der kultivierten Zone so gut wie nichts halten.

Nicht nur der Nahrungsmangel an sich wirkt negativ, er veranlaßt die Tiere auch zu größeren Exkursionen in die ohnehin gelichtete Vegetation, womit sie zusätzlicher Gefahr durch Feinde ausgesetzt sind.

Unter dieser allgemeinen Verschlechterung muß die Fortpflanzung eingeschränkt werden. Junge, die in der ungünstigsten Zeit zwischen Mitte Juli und Mitte September geboren werden, müssen unter sehr schwierigen Bedingungen aufwachsen.

Welche Faktoren nun positiv oder negativ stimmend auf die Fortpflanzungsbereitschaft einwirken, ist schwerlich genau zu bestimmen. Zweifellos ist es ein Faktorenkomplex. Mit der Nahrungsverknappung und dem Ansteigen der stress-Bedingungen geht sicher, wenigstens bei den Weibchen, auch eine hormonale Umstimmung einher. Daß die Aktivität im September/Okttober nach Anwachsen der Niederschläge und vermehrtem Vegetationswachstum wieder zunimmt, ist einfach gesagt. Es mag sein, daß in dieser Zeit mehr oder bestimmte Vitamine in der Nahrung sind, die die Fortpflanzungsbereitschaft zu steigern vermögen. Mehr als Vermutungen sind darüber nicht bekannt.

Es muß jedoch betont werden, daß auch überregionale, vom äußeren Zustand der Vegetation unabhängige Faktoren wirksam sein müssen.

Welches sind nun die *äußeren Faktoren*, die *direkt einschränkend* auf die Population einwirken. In erster Linie sind hier *Fress-Feinde* zu nennen. So kommt eine große Zahl von *Kleinraubtieren* als Muridenvertilger in Frage, und zweifellos steht ihr starker Bestand in engem Zusammenhang mit den starken Muridenpopulationen.

Acht Arten von Raubtieren stellen, größtenteils nachgewiesenermaßen (RAHM/CHRISTIAENSEN 1963) den Nagern nach: Es sind dies Serval (*Felis serval*), die häufige Falbkatze (*Felis ocreata*), der Streifenschakal (*Canis adustus*), die häufige Tigergenette (*Genetta tigrina*), die Zibethkatze (*Civettictis civetta*), der häufige Ichneumon (*Herpestes ichneumon*), eine weitere Schleichkatze (*Atilax paludinosus*) und der zahlreich vertretene Streifenmarder *Poecilogale albinucha*. Über die stellenweise enorme Wirkung von Kleinraubtieren auf Nagerpopulationen hat z. B. PEARSON (1964) berichtet. Ein weiterer Säuger der bei uns Nager angreift, besonders wohl deren Jungtiere, ist die große Spitzmaus *Crocidura occidentalis*.

Unter den *Vögeln* sind mäusejagende Tagraubvögel verhältnismäßig schwach vertreten, doch stellen bei Tage noch Raben (*Corvus albus*) und wohl auch der Cuculide *Centropus monachus* den Mäusen nach. In der Nacht sind es die nicht seltenen Eulen *Tyto alba*, *Tyto capensis* und *Otus leucotis* (vgl. RAHM, 1960), die auf Nagerfang gehen.

Mehrere *Schlangengattungen* gelten als Feinde der Muriden, so besonders die größeren Formen, unter ihnen die schwarze *Thrasops jacksoni*, *Boaedon lineatus* und die Kobra *Naja melanoleuca subfulva*, von der ich drei Mägen untersuchte und jedesmal Nagerreste fand.

Von großer Bedeutung sind zweifellos auch die häufigen *Treiber-Ameisen*, die einen

beträchtlichen Anteil an Jungtieren vernichten mögen. Noch stärker machen sie sich im Regenurwald bemerkbar, so besonders im Zerfressen der Fänge, wie eigene Erfahrungen und Angaben von EISENTRAUT (1963) aus Kamerun zeigen. Haben diese Ameisen ein Nest mit kleinen noch nicht lauffähigen Jungen entdeckt, sind diese hoffnungslos verloren, wenn das Muttertier gerade abwesend ist.

Auf Jungtiere direkt dezimierend können auch Witterungseinflüsse, z. B. schwere Wolkenbrüche mit kurzzeitigen Überschwemmungen wirken, doch haben sie sicher untergeordnete Bedeutung. — Der Gedanke, daß große Niederschläge über längere Zeiten hinweg, also z. B. im April sich nachteilig auf die Vermehrung auswirken könnten, liegt an sich nahe und wurde auch von verschiedenen Seiten geäußert. Dieser Einfluß ist sicher vorhanden, jedoch nur auf Jungtiere, nicht aber auf die Fortpflanzung dieser ihrer Umwelt gut angepassten Arten; denn es ist schwerlich denkbar, daß der z. B. dem März (aber auch Oktober bis Dezember und Februar) gegenüber um etwas niederschlagsreichere April, die *Fortpflanzungsbereitschaft* derart beeinträchtigen sollte, daß sie von 61 auf 49% abfällt, und daß dieser Trend dann zum viel trockeneren Mai hin (40%) auch noch anhalten sollte. Auch müßte sich das am Anteil resorbierter Embryonen irgendwie nachweisen lassen. Ferner müßten Übereinstimmungen zwischen starkem Niederschlag und nachlassender Fortpflanzungsrate in den einzelnen Beobachtungsjahren gefunden werden, was nicht der Fall ist; jedenfalls nicht im April 1964 (Abb. 6) und nicht im März 1965 (Abb. 7). Die Schwankungen in den Monaten Oktober bis Dezember von 1964 und 1965 können als unerheblich angesehen werden.

Gegen unmittelbar auftretende Gefahren, wie Freßfeinde oder Wetterkatastrophen haben mehrere Arten auf verschiedene Weise *schützende Verhaltensweisen* entwickelt, von denen zuerst der Zitzentransport zu nennen ist, der bei vier Arten: *Dasymys incommutus*, *Thamnomys surdaster*, *Otomys tropicalis* und *Praomys jacksoni* perfekt funktioniert. Das Muttertier kann dadurch den ganzen Wurf auf einmal in Sicherheit bringen. Junge *Dasymys* halten bei Gefahr die Zitzen der Mutter derart fest, das man an einem kleinen Jungen die 100 g schwere Mutter samt den andern Kindern hochheben kann. Der Maultransport ist ein weiteres Mittel zur Bergung gefährdeter Jungtiere; er ist bei den meisten Arten ausgebildet.

Die Zahl der Feinde von Nagerjungenen scheint gerade in tropischen Gebieten besonder hoch zu sein. Es wäre denkbar, daß dieser Umstand bei einigen Arten eine Entwicklungsrichtung mit beeinflußt hat, die auf Verringerung der Jungenzahl bei gleichzeitiger Abkürzung der Jugendentwicklungszeit hin tendiert. So bringt *Otomys* ein bis zwei große, bereits lauffähige Junge zur Welt, die einer unmittelbar auftauchenden Gefahr, z. B. Ameisen, nicht hilflos ausgeliefert sind. *Oenomys*, *Dasymys* und *Lophuromys* haben ebenfalls relativ geringe Jungenzahl pro Wurf und eine abgekürzte Nesthockerentwicklung.

Indirekten schädigenden Einfluß haben *Ekto- und Endoparasiten*. Von ersteren kommen besonders die großen in der Haut parasitierenden Larven einer oder mehrerer Arten der Dipteren-Gattung *Cordylobia* in Frage, ferner Flöhe und Zecken, die in wechselnden Anteilen fast auf jeder Art nachzuweisen sind. Flöhe können Jungtiere in solch großer Zahl heimsuchen, daß sie ihren Wirt lebensgefährlich schwächen. Schwere Befall von Cestoden im Dünndarm vieler Muridenarten oder von großen Mengen von Nematoden in Gedärmen und Magen stellte ich immer wieder fest.

*Krankheiten* spielten, zumindest für den Untersuchungszeitraum, eine offenbar geringe Rolle. Unter den mehr als tausend zu allen Jahreszeiten lebend gefangenen Tieren, war kaum eines, das einen kranken Eindruck gemacht hätte; und bei den Einzäunungsfängen hätten uns solche Tiere ja bestimmt in die Hände fallen müssen, wenn es sie gegeben hätte. Ähnlich war es bei den tot gefangenen Tieren, die größtenteils kräftig und gesund erschienen. Krankheiten und Seuchen oder auch physiologische Schwächezustände, wie sie von Nagern aus zusammenbrechenden Populationen nach

einer Übervermehrung geschildert werden, waren also nicht anzutreffen und dürften als Regulatoren in der jährlichen Dichteperiodik keine Rolle spielen.

So sei zum Schluß auf das sehr komplexe Problem der Bestandsregulierung eingegangen; wie es z. B. kommt, daß keine Übervermehrungen stattfinden.

Wir haben im Anbauggebiet optimalen Lebensraum für Muriden, genügend Nahrung und Schutz über eine lange Zeit des Jahres hinweg, bedingt durch ein günstiges, relativ ausgeglichenes Klima. Es gibt nicht nur viele Felder, die Nahrung bieten, sondern auch andere Lebensräume, die nur nicht solche Individuendichten zulassen wie die Zwischenfeldstücke. Die gesamte Vegetation hat etwas ausgeglichenes; zwar gibt es eine größere Zahl verschiedener Lebensräume, doch sind die Biotopgrenzen fast nirgends scharf und unüberschreitbar. Unter diesen günstigen Bedingungen halten die Muriden ihre Lebensräume in großer Arten- und Individuenzahl besetzt und haben praktisch alle ökologischen Nischen ausgenützt. Günstige Biotope sind dichter, ungünstige, oft direkt angrenzend, weniger dicht besetzt.

Fortpflanzungsmöglichkeiten bestehen das ganze Jahr hindurch, sind jedoch in der rund drei Monate währenden Trockenzeit ziemlich eingeschränkt und werden nur unvollkommen ausgenützt. So läßt sich aus den monatlichen Fortpflanzungsraten ersehen, daß zwischen den einzelnen Würfen größere Pausen eingelegt werden. Hinzu kommt, daß mehrere häufige Arten eine geringe Wurfgröße und Wurffolge haben, also nicht auf eine intensive Vermehrung in möglichst kurzer Zeit eingestellt sind.

Nach einigen Monaten günstiger Fortpflanzungsbedingungen, stellt sich während dreier Monate (Januar bis März) ein über 60% liegendes Niveau der Fortpflanzungsrate ein, welches aber im April, noch ehe äußere beschränkende Einflüsse zu erkennen sind, wieder absinkt und nach einem Wiederanstiegen, schließlich dem Trockenzeitminimum zustrebt.

Obwohl die Vermehrungsperiode acht Monate währt und die Fortpflanzung einige Zeit hohe Beträge erreicht, kann daraus keine Übervermehrung resultieren. Die Biotope sind in dieser Zeit zwar dicht besetzt, doch sind sie so reich an Möglichkeiten, daß sie diesen Überschuß verkraften. Gelegenheit zur Abwanderung in weniger günstige Biotope gibt es genug, z. B. in felderferne Lebensräume, die lange nicht so dicht besetzt sind und größere Dichte auf die Dauer auch wohl nicht tragen, da die Tiere dort viel schwierigen Bedingungen ausgesetzt sind.

Jedenfalls besteht dieses Gefälle vom optimalen zum schlechteren Lebensraum fast immer, und das ist entscheidend. WAGNER (1953, 1961) betont in seinen, in den Tropen gemachten Nagerstudien, wie wichtig es ist, daß günstige Biotope von solchen umgeben sind, die den Überschuß bei starkem Populationsdruck aufnehmen können. Ist dies nicht der Fall, so kommt es im günstigen Biotop zu Übervermehrung. — Bei biotopisch sehr stark gebundenen Arten, wie z. B. *Praomys jacksoni*, könnten auch in unserem Gebiet solche Dinge zeitweise akut werden.

Der Überschuß aus der Fortpflanzungszeit wird nun auf natürliche Weise, ganz überwiegend wohl durch die Unzahl der Freßfeinde reduziert, besonders natürlich in der ungünstigen Jahreszeit in der die Lebensbedingungen allgemein schlechter sind und ein Nachwachsen der Population ohnehin nicht möglich ist.

Günstige Umstände, wie kurze Trockenzeit, die theoretisch die Fortpflanzung nur kurzfristig einschränkt (1963), werden offenbar nicht genutzt, um die Population auf eine Überstärke zu bringen. Umgekehrt vermögen stärker reduzierte Populationen (wie 1964) durch Steigerung der Wurffolge rasch wieder auf den Normalwert zu kommen. Die Möglichkeiten zu einer Übervermehrung werden also schon früh durch innere (gedrosselte Fortpflanzung, größere Wurfpausen) und äußere Faktoren (Feinde) gebündelt.

An *Mastomys* haben wir ein Beispiel, daß die Umweltbedingungen in unserer relativ hoch gelegenen Region die Fortpflanzung nachteilig beeinflussen können. Zwar hat



*Mastomys coucha* mit 9,80 die mit Abstand größten Würfe unter den hier lebenden Muriden; doch sind aus anderen Teilen Afrikas höhere Embryonenmittel dieser Art bekannt. REICHSTEIN (mdl. Mitt.) ermittelte 1964 in der Nähe des Manyarasees/Tanzania einen Durchschnitt von 13,4, CHAPMAN/CHAPMAN/ROBERTSON (1959) fanden im südwestlichen Tanzania 11,2 Embryonen im Durchschnitt. Nach MISONNE (1963) hat die Art in den Pestgebieten des Congo ein Wurfmittel von 11,2 Jungen und nach GOORMANS/CHRISTIAENSEN (1960) in einem Teil dieser Gebiete 10 Junge. In Laborzuchten in Südafrika wurden niedrigere Werte gefunden, so 8,3 bei DAVIS (nach HATT, 1963) und 7,32 bei OLIFF (1953); auch bei meinen Käfigtieren waren kleinere Wurfmittel zu verzeichnen. Die geringe Wurfgröße im Untersuchungsgebiet könnte mit der relativ kühlen und feuchten Höhenlage zusammenhängen, die für *Mastomys* nicht optimal ist. Die aus trockeneren Gebieten kommende Art lebt hier gewissermaßen auf Vorposten gegen den Waldblock, daher tritt sie auch nur sporadisch in trockenen Biotopen auf. Zur geringen Jungenzahl kommt noch eine Fortpflanzungsstörung, die in ihrer Häufigkeit bei den hiesigen Nagern einmalig ist. Der Anteil adulter Weibchen mit fetten oder total verferteten, z. T. fortpflanzungsunfähigen Uteri ist sehr hoch.

Allgemein scheint eine Übervermehrung der Muriden im Kivuseegebiet also a priori nicht angestrebt zu werden, die meisten Arten sind — gesteuert durch die Umweltbedingungen — nicht darauf eingestellt, ganz im Gegensatz z. B. zu *Mastomys* in Teilen Ostafrikas (S. 40).

In diesem Zusammenhang ist interessant die Verteilung der Altersgruppen. So ermittelte ich für alle Muriden nur etwa ein Drittel nichtadulte Tiere für die Zeit zwischen Januar und September, in der diese Altersgruppe ja stark vertreten sein sollte. Daraus kann man zunächst schließen, daß der Verlust durch Feinde unter den Jungtieren hoch ist, was aber nicht allein wichtig ist. Dieses Ergebnis steht in direktem Gegensatz zu den Verhältnissen bei Populationen, die zu periodischer Übervermehrung neigen. In Jahren extrem hoher Dichte, bilden diese Arten Populationen, bei denen die nichtadulten drei Viertel des Gesamtbestandes ausmachen, während sie in normalen Jahren immerhin noch 55% betragen, so z. B. bei der Reiseratte (*Sigmodon hispidus*) in den USA (ODUM, 1955).

Schließlich müssen wir noch an eine zwischenartliche Konkurrenz denken, die einer Übervermehrung im Biotop selbst vorbeugt und zwar insofern, als ja nicht der ganze Biotop für eine oder wenige, sondern für viele Arten zur Verfügung stehen muß, die ihn genau untereinander aufgeteilt haben<sup>8</sup> — folglich kann der Bereich jeder einzelnen Art nur eine begrenzte Menge von Tieren aufnehmen, während der Rest in ungünstigere Biotope abwandern muß.

In der ganzen Beobachtungszeit von drei Jahren konnte nicht nachgewiesen werden, daß eine der häufigeren Spezies stärkere Bestandschwankungen durchgemacht hätte. Der Anteil der einzelnen Arten in bestimmten Biotopen variierte über die Monate und Jahre hinweg unerheblich, selten auch stärker, doch war dann keine Regelmäßigkeit erkennbar.

#### b. Andere Gebiete

Echte Übervermehrungen wildlebender Nager wurden in Afrika südlich der Sahara nur von *Mastomys* bekannt, so aus Tanzania, wo sie in den Jahren 1955 bis 1956 zu Plagen geführt haben, ebenso aus Südafrika (Zululand) wo *Mastomys*plagen die Ausbreitung der Pest begünstigen (DAVIS, 1946, 1948).

Weitere Beispiele über positiven Zusammenhang von Pesthäufigkeit und gesteigerter Nagerdichte finden sich bei POLLITZER (1952) und DAVIS (1953).

*Mastomys* ist übrigens die einzige Art, die ihrer offensichtlich großen Bedeutung

<sup>8</sup> In Vorber.: DIETERLEN: Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivuseegebietes.

wegen, stellenweise näher untersucht wurde. Andere Arten solcher relativ trockenen Gebiete, wie es weite Teile von Ostafrika sind (relativ starke klimatische Gegensätze im Jahresverlauf mit entsprechender Auswirkung auf die Vegetation), haben zweifellos auch stärkere Populationsschwankungen, die nur nicht so auffallen, weil diese Formen vielerorts allgemein schwächer vertreten sind als *Mastomys*.

Als ich im Januar 1965 im nördlichen Tanzania zwischen Arusha und Manyarasee während zwei bis drei Wochen meine Fallen stellte, erbeutete ich in 1400 Fallentagen nur 29 Tiere (aus fünf Arten) was einem Fangerfolg von 2% entspricht. Sieben Monate zuvor hatte REICHSTEIN (in Vorb.) im gleichen Gebiet noch eine etwa fünfmal größere Menge (aus 14 Arten) pro Zeit- und Falleneinheit erbeutet. Die Populationsdichte dürfte im August 1964 ihr Maximum erreicht haben und anschließend infolge Aberntens der Felder, durch Verdorren und Abbrennen der Vegetation usw. reduziert worden sein. — Die kleine Regenzeit, die normalerweise im Oktober einsetzt, blieb nun in diesem Jahr weitgehend aus, so daß sich die Pflanzendecke im Januar 1965 noch nicht erholt hatte. Solche Ereignisse müssen sich auf die Kleinnager, besonders bei einer großen Zahl von Freßfeinden, wie sie in diesem Gebiet vertreten ist, katastrophal auswirken und zu einem Populationsminimum führen, wie es im ausgeglichenen Klima des Kivuseegebietes undenkbar ist. — Stellt man sich den umgekehrten Fall einer schwachen kurzdauernden „großen Trockenzeit“ mit geringem Populationsschwund vor, so ist eine Übervermehrung in der folgenden Fortpflanzungsperiode die Folge, die bei einer derart fruchtbaren Art wie *Mastomys coucha*, sich besonders augenfällig auswirken wird.

Ganz sicher ist also das Klima mit stark gegensätzlichen Jahreszeiten einer der Faktoren; hinzu kommt aber noch eine weiträumige klimatische Wirksamkeit, die in engem Zusammenhang mit der Weiträumigkeit der Landschaft steht, wie das in Ostafrika in vielen Gebieten der Fall ist; einer wenig gegliederten Landschaft mit gleichförmigem Vegetationscharakter, z. B. einer natürlichen Steppe oder auch einer Kultursteppe. — In einem derartig gleichförmigen Biotop findet eine angepaßte Art wie *Mastomys* über weite Teile des Jahres hinweg ideale Lebensbedingungen. Hat sie dann noch wenig Konkurrenz durch andere Nager, ist ernährungsmäßig anspruchslos und auch noch besonders fruchtbar, so bringt sie alle Voraussetzungen für eine gelegentliche Übervermehrung mit.

Diese Kombinierung von Faktoren des Klimas, der Landschaft, der Biotope und biologischen Eigenschaften der Nager selbst gilt ganz besonders für Plagegebiete der gemäßigten Zone und wurde dort auch in ihrer Bedeutung erstmals erkannt (z. B. FRANK, 1954). Bezeichnenderweise hat die Feldmaus (*Microtus arvalis*), eine zu Übervermehrungen neigende Art, mit *Mastomys coucha* manches gemeinsam: z. B. beträchtliche Wurfgröße, ferner die Fähigkeit, Würfe in günstigen Zeiten dicht aufeinander zu bringen. — Und diese Merkmale besitzen die meisten im Kivugebiet lebenden Muriden nicht, d. h. für einen Teil von ihnen lassen es die Umweltsbedingungen nicht zu.

Ich könnte mir nach den Angaben HARRISONS (1952, 1955) und aus eigenen Erfahrungen denken, daß im Regenwald die Eigenschaft des jahreszeitlich weitgehend ausgeglichenen Klimas die Bedeutung aller oben für Ostafrika angeführten Merkmale des Ursachenkomplexes hinfällig macht und daß unter anderem deshalb aus diesen (allerdings noch wenig erforschten) Gebieten noch keine Übervermehrungen und Plagen bekannt geworden sind.

So ist man versucht, theoriemäßig den Jahresverlauf der Fortpflanzung im tropischen Regenwald wenigstens für Kleinsäuger als gleichförmig und arm an Schwankungen zu bezeichnen; und die Ausschläge dieser Jahreskurven werden um so größer, je gegensätzlicher die Verteilung der Niederschläge — zeitlich und mengenmäßig — ist. Im geplanten Teil II zu diesem Thema hoffe ich, dazu genauere Angaben machen zu können.

### Zusammenfassung

Über Fragen zu Fortpflanzung und Populationsdynamik tropischer Nager allgemein und afrikanischer Muriden im besonderen wissen wir noch sehr wenig. Aufgabe dieser Untersuchung war es, festzustellen, ob eine Fortpflanzungsperiodik der Muriden der Anbauzone am Kivusee existiert und wie sie mit äußeren Faktoren (Klima, Jahreszeiten usw.) in Zusammenhang zu bringen sei.

Die geographischen Verhältnisse, Klima und Vegetation des Kivuseegebietes, das in vieler Hinsicht einen Übergang zwischen den Großräumen östliches Hochafrika und Congobecken darstellt, werden geschildert. Das Untersuchungsgebiet, an den Hängen des zentralafrikanischen Grabens in der Nähe des Sees und rund 1750 m hoch gelegen, hat ein gemäßigtes Klima. Die mittleren Monatstemperaturen zeigen das ganze Jahr hindurch nur geringe Schwankungen, größere dagegen die Niederschläge. Vereinfacht kann man sagen, daß es eine acht Monate dauernde feuchte Periode gibt, die in der Regel im September beginnt, meist im Januar kurze Zeit einen unbedeutenden Tiefstand erreicht und im Mai innerhalb weniger Wochen in eine rund drei Monate dauernde Trockenzeit übergeht.

Das Anbaugelände hat Savannencharakter. Seine intensive Besiedlung und Bebauung werden beschrieben, ebenso die Muridenbiotope, ökologische Ansprüche und Aussehen der 15 wichtigsten dort vorkommenden Arten, die in vielfältiger Zusammensetzung und hoher Populationsdichte die Biotope zwischen den Feldern bewohnen. In einem Zeitraum von drei Jahren wurden durch zwei verschiedene Fangmethoden nahezu 7000 Kleinnager erbeutet.

So kann der jahreszeitliche Verlauf der Fortpflanzung an einem großen Material — Kriterium: Zustand der adulten Weibchen — und in einer charakteristischen Jahreskurve dargestellt werden für alle Muriden, wie auch für einzelne Arten.

Zwischen Fortpflanzung und Niederschlag besteht ein eindeutiger positiver Zusammenhang. Die in den weitgehend fixierten Jahreszeiten ausreichenden bzw. mangelnden Niederschläge wirken sich über die Vegetation, als Grundlage für Nahrung und Schutz, auf die Fortpflanzung aus; zunehmende Trockenheit schränkt sie stark ein, in der achtmonatigen Niederschlagsperiode ist sie aktiviert. Sie nimmt von Jahr zu Jahr und von Art zu Art aber einen etwas unterschiedlichen Verlauf, der in der Trockenzeit in Dauer und Intensität in direktem Zusammenhang mit den Niederschlägen steht. Unterdurchschnittliche Fortpflanzungsraten treten in der Regenperiode meist zu bestimmten Zeiten auf; sie können teilweise aus populationsdynamischen Gegebenheiten der betreffenden Art erklärt werden. Schwer zu deuten bleibt zunächst, warum die Fortpflanzungsrate im letzten Abschnitt der Niederschlagsperiode, noch lange ehe die Trockenzeit einsetzt oder ein anderes Ereignis in Klima und Vegetation erkennbar ist, abzusinken beginnt, ehe sie nochmals im Anfang der Trockenzeit ein populationsdynamisch zu deutendes Hoch erreicht.

Die Jahreszeiten wirken im Untersuchungsgebiet überregional, d. h. die Einschränkung der Fortpflanzung im Schwerpunkt der Trockenzeit wirkt sich selbst in Gebieten (Sümpfen) aus, in denen die Trockenheit der Vegetation äußerlich nichts anhaben kann.

Im allgemeinen stimmen die wenigen in der Literatur verfügbaren Ergebnisse aus andern Gebieten der Tropen mit den hier gebrachten überein, und es scheint, daß sich proportional zu jahreszeitlichen Gegensätzen auch eine Fortpflanzungsperiodik ausbildet.

Interessanterweise scheint auch die Fortpflanzung von in menschlichen Behausungen lebenden Nagern (besonders *Rattus*-Arten) — die wesentlich andern Bedingungen unterworfen sind als freilebende — weitgehend von Niederschlagszeiten abhängig zu sein.

Eine jahreszeitliche Periodik ist bei einigen Arten in der Wurfgröße und — in direktem Zusammenhang mit den Fortpflanzungszeiten — auch in Wurffolge, Populationsdichte, in den Altersgruppen und in der Sexualproportion in den Fängen nachzuweisen.

Krankheiten und Parasiten spielen im populationsdynamischen Geschehen wohl nur eine geringe Rolle, entscheidend sind dagegen Freßfeinde, besonders Raubtiere, Schlangen, Vögel und Ameisen. Die Frage, warum es nicht zu Übervermehrungen kommt, wird aus Gegebenheiten der Landschaft, der Biotope, interspezifischer Konkurrenz, jährlichem Fortpflanzungsverlauf, geringer Wurfgröße und Wurffolge zu erklären versucht und die Befunde mit solchen aus andern Gebieten verglichen.

### Summary

There are very few informations concerning reproduction and population dynamics of tropical rodents in general and african Muridae in particular. — This work deals with the problem, wheater there is a periodicity of reproduction in the Muridae living in the cultivated region on Lake Kivu (Congo) and wheather it is in any relation with external factors (climate, seasons).

The geographic situation, the climate, vegetation and cultivation of the investigation area are described, further the biotops of the 15 most important species of Muridae. By two different

methods nearly 7000 small rodents were captured in a period of three years. Thus we dispose of a great material to describe in a characteristic curve the seasonal course of reproduction which was determined by the breeding condition of the adult females. Between reproduction and precipitation exists a very clear relation. Sufficient rains or lack of them take effect in vegetation, which is the base for food and cover, and by this on reproduction. By increasing dryness reproduction is restricted during three months whereas it is activated during eight months in the rainy season. From year to year, however, and from species to species the reproduction course varies slightly. In the dry season duration and intensity of reproduction become directly dependent on the lack of precipitations. In the rainy season there are certain periods in which reproduction rates are low; they can partly be explained by the actual phase of population increase of the species concerned. For the present we do not yet know, why the reproduction rate diminishes in the last period of the rainy season, long before the beginning of the dry season or the appearance of another event in climate or vegetation. After that, reproduction reaches a second high in the first part of the dry season which also can be explained by facts of population dynamics. In general, the few informations from other tropical regions which could be found in literature are corresponding with my results. It seems that a reproductive periodicity develops proportional to seasonal contrasts. It is interesting that reproduction of rodents living in human lodgings (like *Rattus* species) also seems to be mainly dependent on precipitation periods, although they are living under quite different conditions as free living rodents.

In some species a seasonal periodicity could be shown also in the litter size, litter sequence, population density, in the age groups and sex ratio.

Diseases and parasites probably are playing a less important role in the population dynamics. very important however are predators, particularly such as carnivores, snakes, birds and ants. The question, why there are no over-populations is explained by facts of the landscape and the biotops, by interspecific competition, the yearly course of reproduction, the relatively small litter-sizes and litter sequences and compared with those of other regions.

#### Literatur

- ANSELL, W. F. H. (1960): Mammals of Northern Rhodesia. Government Printer, Lusaka.
- BUXTON, P. A. (1936): Breeding rates of domestic rats trapped in Lagos, Nigeria, and certain other countries. *J. Anim. Ecol.* **5**, 53—66.
- CAZANOVE, L. (1932): Le problème du rat dans le territoire de Dakar et dépendances. Deux. Conf. Internat. du Rat. Paris, Oct. 1931, 95—146.
- CHAPIN, J. P. (1956): Les oiseaux et les saisons près de Lwiwo. *Fol. Sci. Afr. Centr.* **2**, 3—5.
- CHAPMAN, B. M., CHAPMAN, R. F., and ROBERTSON, I. A. D. (1959): The growth and breeding of the Multimammate Rat, *Rattus (Mastomys) natalensis* (SMITH) in Tanganyika Territory. *Proc. Zool. Soc. London* **133**, 1—9.
- CONAWAY, C. H. (1955): Embryo resorption and placental scar formation in the rat. *J. Mammalogy* **36**, 516—532.
- DAVIS, D. E. (1945): The annual cycle of plants, mosquitoes, birds and mammals in two Brazilian forests. *Ecol. Monogr.* **15**, 243—295.
- DAVIS, D. E., and EMLÉN, J. T. (1948): The placental scar as a measure of fertility in wild brown rats. *J. Wildl. Mgt.* **12**, 162—167.
- DAVIS, D. H. S. (1946): A plague survey of Ngamaland, Bechuanaland Protectorate, during the epidemic of 1944/45. *S. Afr. Med. J.* **20**, 462—467, 511—515.
- (1948): Sylvatic plague in South Africa: History of plague in man 1919—1943. *Ann. Trop. Med. Parasit.* **43**, 207—217.
- (1953): Plague in Africa from 1935—1949. A survey of wild rodents in african territories. *Bull. O. M. S.* **9**, 665—700.
- DEKEYSER, P. L. (1955): Les Mammifères de l'Afrique Noire Française. I. F. A. N. Dakar.
- DELANY, M. J. (1964): A study of the ecology and breeding of small mammals in Uganda. *Proc. Zool. Soc. London* **142**, 347—370.
- (1964 b): An ecological study of the small mammals in the Queen Elizabeth Park, Uganda. *Rev. Zool. Bot. Afr.* **LXX**, 129—147.
- DENO, R. A. (1937): Uterine macrophages in the mouse and their relation to involution. *Amer. J. Anat.* **60**, 433—471.
- (1941): A criterion for distinguishing between virgin and parous animals. *Pharm. Arch.* **12**, 12—16.
- DIETERLEN, F. (1966 a): Populationsstudien an den Muriden des Anbaugesbietes am Kivusee (Congo). *Afrika-Studien des Ifo-Inst., München, im Druck.*
- (1966 b): Périodicité de la reproduction chez les rongeurs de la région de Lwiwo. *Chronique de I.R.S.A.C.* **1**, im Druck.

- EISENTRAUT, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- ELLERMAN, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. London, Brit. Mus.
- FLUX, J. E. C. (1965): Timing of the breeding season in the hare, *Lepus europaeus* PALLAS and rabbit, *Oryctolagus cuniculus* LINNÉ. *Mammalia* 29, 557—562.
- FRANK, F. (1954): Die Kausalität der Nagetier-Zyklen im Lichte neuer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 43, 321—356.
- (1964): Die Feldmaus, *Microtus arvalis* PALLAS, im nordwestdeutschen Rekordwinter 1962/63. *Z. Säugetierkunde* 29, 146—152.
- GOORMANS, G., et CHRISTIAENSEN, A. R. (1960): Contribution à l'étude des rongeurs nuisibles aux cultures rurales dans le Nord-Kivu. *Bull. Agric. du Congo* 52, 95—106.
- HANNEY, P. (1964): The harsh-furred rat in Nyassaland. *J. Mammalogy* 45, 345—358.
- HARRISON, J. L. (1951): Reproduction of rats of the subgenus *Rattus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 121, 673—694.
- (1952): Breeding rhythms of Selangor rodents. *Bull. Raffles Mus.* 24, 109—131.
- (1955): Data on the reproduction of some Malayan mammals. *Proc. Zool. Soc. London*, 125, 445—460.
- HATT, R. T. (1940): Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae collected by the American Museum Congo Expedition. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 76, 457—604.
- (1963): The mammals of the Atlantica Ecological Research Station, Southern Rhodesia. *Zoologica* 48, 33—48.
- HECQ, J. (1958): Le système de culture des Bashi (Kivu, Territoire de Kabare) et ses possibilités. *Bull. Agric. Congo* 49, 969—1000.
- HEISCH, R., GRAINGER, B., und d'SOUZA, A. M. (1953): Results of plague investigations in Kenya. *Trans. R. Soc. Med. Hyg.* 47, 503—521.
- HILL, J. E. and CARTER, T. D. (1941): The mammals of Angola. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 78.
- HIRST, L. F., and VADIVELU, K. (1929): The rat-flea-survey of Kandy. *Ceylon Sessional Paper* no. 13.
- JEANNIN, A. (1936): Les mammifères sauvages du Cameroun. Paris, Lechevalier.
- MALBRANT, R., et MACLATCHY, A. (1949): Faune de l'Équateur Africain Français. Paris, Lechevalier.
- MALBRANT, R. (1952): Faune du Centre Africain Français. Paris, Lechevalier.
- MATTHEY, R. (1958): Les chromosomes des mammifères euthériens. Liste critique et essai sur l'évolution chromosomique. *Arch. Jul.-Klaus-Stift.* 33, 253—297.
- MEASROCH, V. (1954): Growth and reproduction in the females of two species of gerbil, *Tatera brantsi* (A. SMITH) and *Tatera afra* (GRAY). *Proc. Zool. Soc. London* 124, 631—658.
- MISONNE, X. (1963): Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines. *Expl. Parque Nat. Albert, Deux. Série*, 14.
- MISONNE, X. (1963): Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines. *Expl. Parc Nat. d'Angola. Arq. Mus. Bocage, Lisboa*, 6, 1—314.
- MOREAU, R. E. (1950): The breeding seasons of african birds. 1. Land birds. *Ibis* 92, 223—267.
- ODUM E. (1955): An eleven year history of *Sigmodon* population. *J. Mammalogy* 36, 368—378.
- OLIFF, W. D. (1953): The mortality, fecundity and intrinsic rate of natural increase of the Multimammate Mouse, *Rattus (Mastomys) natalensis* (SMITH) in the laboratory. *J. Anim. Ecol.* 22, 217—226.
- PEARSON, O. P. (1964): Carnivore-mouse predation: an example of its intensity and bioenergetics. *J. Mammalogy* 45, 177—188.
- PELIKÁN, J. (1964): Vergleich einiger populationsdynamischer Faktoren bei *Apodemus sylvaticus* L. und *A. microps* KR. et ROS. *Z. Säugetierk.* 29, 242—251.
- (1966): Analyse von drei populationsdynamischen Faktoren bei *Apodemus flavicollis* (MELCH.). *Z. Säugetierk.* 31, 31—37.
- PIRLOT, P. L. (1954): Pourcentages de jeunes et périodes de reproduction chez quelques rongeurs en Congo Belge. *Ann. Mus. Congo, Tervuren. Misc. Zool. Schouteden*, 41—46.
- (1957): Données complémentaires sur la reproduction de quelques rongeurs d'Afrique. *Rev. Zool. Bot. Afr.* 56, 293—300.
- POLLITZER, R. (1952): Plague studies: 6. Hosts of the infection. *Bull. O. M. S.* 6, 381—465.
- RAHM, U. (1960): Note sur le régime alimentaire de l'effraie, *Tyto alba* (SCOP.) au Kivu, Congo. *Gerfaut* 4, 461—463.
- RAHM, U., et CHRISTIAENSEN, A. R., (1963): Les mammifères de la région occidentale du lac Kivu. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, Série in-8, Sci. Zool. No.* 118.
- ROBERTS, A. (1951): The mammals of South Africa. Johannesburg, Central News Agency.
- ROGERS BRAMBELL, F. W., and DAVIS, D. H. S. (1941): Reproduction of the Multimammate Mouse (*Mastomys erythroleucus* TEMM.), of Sierra Leone. *Proc. Zool. Soc. London*, 111, Ser. B., 1—11.

- ROSEVEAR, D. R. (1953): Checklist and atlas of Nigerian mammals. Nigerian Govt., Lagos.
- SCHOUTEDEN, H. (1947): Les mammifères du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. Ann. Mus. Congo Belge, Tervuren, C., Sér. II, III.
- SHORTRIDGE, G. C. (1934): The mammals of South West Africa, London, William Heinemann Ltd.
- SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85, I—XVI, 1—350.
- SOUTHERN, H. N., and HOOK, O. (1963): Notes on breeding of small mammals in Uganda and Kenya. Proc. Zool. Soc. London 140, 503—515.
- STEIN, G. (1957): Materialien zur Kenntnis der Feldmaus. Z. Säugetierk. 22, 117—135.
- ST. LEGER, J. (1931): A key to the families and genera of African Rodentia. Proc. Zool. Soc. London 1931, 957—997.
- SWYNNERTON, G. H. (1951): A checklist to the land mammals of the Tanganyika Territory and the Zanzibar Protectorate. J. E. A. Nat. Hist. Soc. 20, 1—120.
- SYMES, C. B. (1932): Notes on rats, fleas and plague in Kenya (II). Rec. Med. Res. Lab. Kenya, No. 3.
- VANDENPLAS, A. (1947): La température au Congo Belge. Inst. Roy. Météorol. Belge Mém. 32.
- (1948): Sur la répartition verticale des précipitations dans la région montagneuse de l'est du Congo Belge. Bull. Agr. Congo Belge 39, 101—118.
- WADE, PH. (1958): Breeding season among mammals in the Lowland rain-forest of North-Borneo. J. Mammalogy 39, 429—433.
- WAGNER, H. O. (1953): Zur Populationsdynamik der Kleinnager in den Tropen und ihre Ursachen. Bonn. Zool. Beitr. 4, 1—12.
- (1961): Die Nagetiere einer Gebirgsabdachung in Südmexiko und ihre Beziehungen zur Umwelt. Zool. Jahrb. (Syst.) 89, 177—242.
- Anschrift des Verfassers:* Dr. FITZ DIETERLEN, IRSAC, Lwiro, Bukavu, Prov. Kivu, Congo

## Early domestic dogs

By BARBARA LAWRENCE

*Eingang des Ms. 10. 10. 1966*

### Abstract

Evidence is presented to show that domestication of the dog occurred at least as long ago as the tenth millennium B. C., well before the agricultural revolution. Rami and a cranial fragment from about 8,400 B. C. are described from a cave site high in Birch Creek Valley, Lemhi County, Idaho. These antedate the earliest presently reported specimens from the Old World. Since dogs were domesticated from an Old World, not a New World stock, and since the remains discussed are of a small animal with typical dog characters, domestication must have taken place at a considerably earlier date.

The antiquity of typical un-wolflike dogs in the Near East is further confirmed by the occurrence at a site in Southern Turkey of a pair of short, massive dog jaws from about 7,000 B. C.

### Introduction

Additional evidence of the antiquity of the domestication of the dog has recently been unearthed at two very widely separated sites, the one in Lemhi County, Idaho, with two C-14 dates ranging from about 9500—8400 B. C., the other in south central Turkey with C-14 dates clustered around 7000 B. C. The finds are important for different but related reasons. On the one hand, the dates of the North American

material are the oldest for known domestic dog anywhere; on the other, the typically *Canis familiaris* characters of both finds show that domestication must have taken place at an even earlier date to allow time for the appearance of characters which are essentially those of modern dogs — they are not even dingo-like.

## Part I.

### North American dogs

Studies of the origin of domestic dogs have centered largely around the Near East and Western Europe where true dogs have been reliably identified from as early as the 8th millenium B. C. from Europe (DEGERBØL, 1961: 35–36), and the 7th millenium B. C. from Jericho (ZEUNER, 1958: 52–53; REED, 1960: 120, 128). The even greater age of a dog jaw from a postglacial, late Wisconsin alluvial gravel bed in Illinois (GALBREATH, 1938: 307–308) has been largely ignored. This specimen was examined by Major E. A. GOLDMAN and Mr. GERRIT S. MILLER, Jr., both experts on canid identification. Though they were somewhat tentative in their statements, it is clear that they believed the specimen to be *Canis familiaris*. The additional material des-

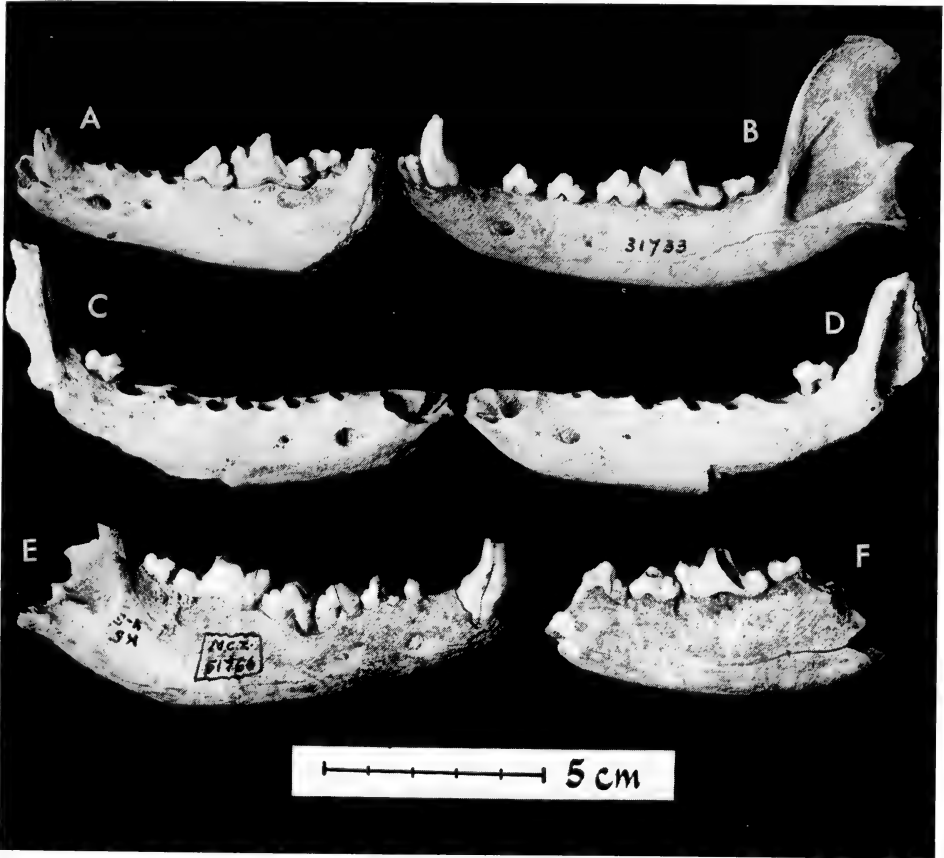


Fig. 1. Rami with the following Museum of Comparative Zoology numbers: A 51770, C and D, 51769, from Birch Creek Valley, Idaho; B, 31733, from La Plata, Colorado; E, 51766, F, 51767, from Çayönü, Turkey.

cribed in this paper from an archeological site in Idaho, called Jaguar Cave, is interesting confirmation of the occurrence of domestic dogs in the postglacial Wisconsin era.

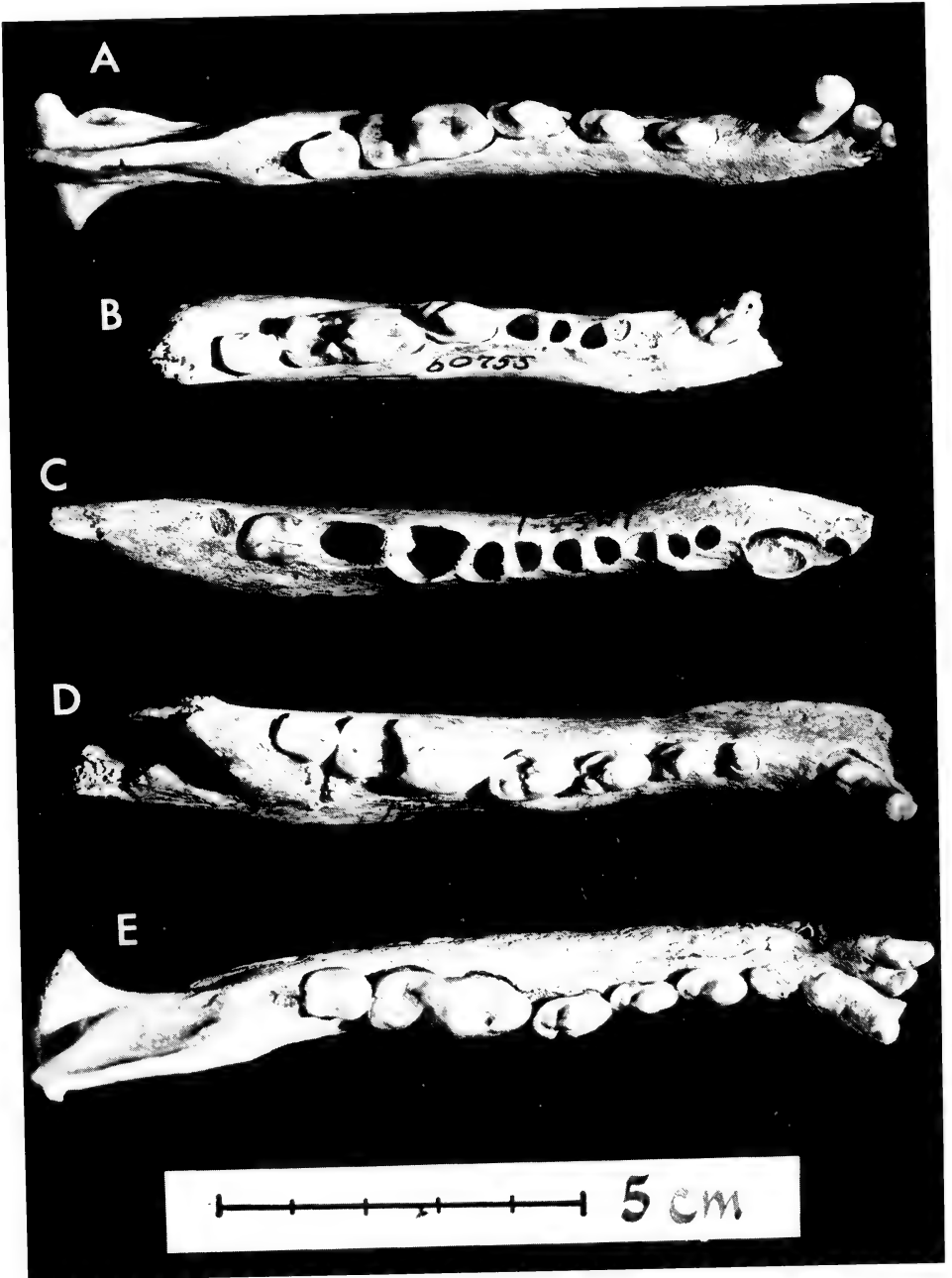


Fig. 2. Rami with the following Museum of Comparative Zoology numbers: A, 31733, from La Plata, Colorado; B, 51770, C, 51769, from Birch Creek Valley, Idaho; D, 51766, from Çayönü, Turkey; E, 51858, from Albuquerque, New Mexico.



*Specimens examined.* Idaho, Lemhi County, Birch Creek Valley, Jaguar Cave: Museum of Comparative Zoology 51769, a pair of mandibles; M. C. Z. 51770, left mandible; M. C. Z. 51771, right maxillary fragment. The material is from a site high in the side of a valley on the west slope of the Beaverhead Mountains, excavated by HIND SADEK-KOOROS during the summers of 1962 and 1963. DORT (1962: 14–16) gives maps and a photograph of the area. Detailed studies of the rest of the fauna are being prepared by HIND SADEK-KOOROS of the Peabody Museum at Harvard and by JOHN E. GUILDAY of the Carnegie Museum in Pittsburgh. Reports on other aspects of the site have been published by MILLER and SADEK (1965) and by DORT et al (1965). Two C-14 dates are available for the site,  $\pm 10,370$  and  $\pm 11,580$  BP; other evidence suggests that these may be too recent.

Of the two dates, the latest, 10,370 BP, is for a hearth in the same square and level as the paired rami M. C. Z. 51769. M. C. Z. 51770 probably is of the same age, and M. C. Z. 51771 may be slightly more recent.

*Description.* The paired mandibles, M. C. Z. 51769, figs. 1, 2, each have the ventral margin and most of the ascending ramus broken away and each lacks all the teeth except  $M_2$ ; the single mandible, M. C. Z. 51770, figs. 1, 2, is broken at the level of  $M_3$  but has the canine and  $P_4 - M_2$  in place; the maxillary fragment, M. C. Z. 51771, fig. 3, is the posterior half of the tooth row of the right maxilla, including half of the alveolus of  $P^2$ ;  $P^4$  is the only tooth preserved. All of these specimens are much too small to be wolf, so comparison needs to be made only with coyote, which differs in a number of diagnostic features. Characteristically, the dog jaws are massive, both deep dorsoventrally and thick lateromedially, and the tooth rows are short compared with the size of the individual teeth (for measurements see Table 1). This shortening is accomplished partly by crowding, particularly of the anterior premolars so that their sockets do not lie in a straight line, and partly by the tilting upward of the level of the tooth row posteriorly so that a straight line from the posterior margin of the alveolus of  $M^3$  to the anterior margin of the alveolus of  $P_1$  passes above  $M_2$ . The jaws, as well as being shortened, are wide-spread in typical dog fashion. The ratio of width across the tooth rows at  $M_2$  to alveolar length from  $P_1$  to  $M_3$  is 71.3 in the Jaguar Cave dog and 51. to 55.5 in six, recent coyotes, selected from a long series for having a relatively short, broad snout.

Width across lower cheek teeth and length of the tooth rows is obviously reflected in proportions of the rostrum, so it is possible to say that the animal in question was rather short-nosed with a broad palate and, since a short, broad nose in dogs is correlated with a steep forehead, one can further say that the animals in question had this most doglike of all characters well developed.

Further evidence that these dogs had rather short noses and broad palates is found in the maxillary fragment. Here the alveolus of  $P^3$  lies at almost a  $45^\circ$  angle to the main axis of  $P^4$ , the former tooth having been crowded out of line by  $P^2$ . Posterior to this, the tooth row curves strongly inward so that a line from the inner margin of the alveolus of  $M^2$  to that of the inner cusp of  $P^4$  barely crosses the inner margin of the alveolus of  $M^1$ . The pinching in of the anterior part of the tooth row and curving inward of the posterior part are characteristic of dogs with short, broad palates. Dogs with long noses have well-spaced teeth and relatively straight tooth rows.

Teeth of the four fragments are less diagnostic. Each  $M_2$  in the pair of rami has the cusps too chipped to show relative size of proto- and metaconid, which is sometimes characteristic. In the other jaw  $M_1$  has the metaconid only moderately developed and, although the enamel is rather badly chipped, the hypoconid, the outer cusp of the heel, appears much better developed than the entoconid, the inner.  $P_4$  has only one cusp between the main cusp and the cingulum. All of these are characters which help distinguish dog/wolf from coyote.

Table 1

Measurements Lower Jaw	Idaho Birch Creek Valley Jaguar Cave MCZ 51769	Idaho Birch Creek Valley Jaguar Cave MCZ 51769	Idaho Birch Creek Valley Jaguar Cave MCZ 51770
	right	left	
Alveolar length P <sub>1</sub> to M <sub>3</sub>	67.6	67.9	63.2 <sup>1</sup>
Alveolar length P <sub>1</sub> to M <sub>2</sub>	64.0	64.3	59.5
Alveolar length P <sub>2</sub> to M <sub>3</sub>	63.7	63.9	60.4 <sup>1</sup>
Greatest thickness of jaw ventral to M <sub>1</sub>	11.6	12.0	11.0
Maximum alveolar width across jaws taken at M <sub>1</sub>		41.5	
Crown length P <sub>4</sub>	—	—	11.2
Maximum width P <sub>4</sub>	—	—	5.7
Crown length M <sub>1</sub> parallel to inner margin	—	—	19.8
Maximum width M <sub>1</sub> at right angles to length	—	—	7.5
Alveolar length M <sub>1</sub> along inner margin	20.8	21.0	19.4
Greatest length M <sub>2</sub>	9.4	9.2	8.2
Maximum width M <sub>2</sub> at right angles to length	6.9	7.0	5.8

<sup>1</sup> Specimen lacks tooth, or alveolus broken, so measurement estimated.

Lower jaws that are unquestionably coyote (*Canis latrans*) also occurred at the site. These are all slimmer with longer, straighter tooth rows. In size of carnassial they fall well within the range of variation, as given by JACKSON (1951: 281–282), for *C. latrans lestes*, although the smallest overlap slightly with dog. Cranial fragments of coyote include one entire left side of a rostrum. The teeth are broken or missing, but characteristic of coyote is the rather straight tooth row, and the wide spacing and slim alveoli of the premolars. A second maxillary fragment of coyote has the last three teeth in place. These show the following coyote characteristics: the carnassial is relatively slim; M<sup>1</sup> has the para- and metacones narrow latero-medially compared with the latero-medial width of the inner part of the tooth. Wear makes this latter difficult to measure really precisely, but in coyotes, measured at right angles to the main axis of the tooth, the greatest width of the paracone, including the cingulum, is less than the distance from the inner base of the paracone to the level of the inner margin of the tooth. In dogs and wolves the reverse is true. Since the teeth are cracked and partly broken, measurements showing these differences could not be made, but they are easily apparent to the eye.

*Additional characters deduced from available fragments.* Tooth size and jaw size vary independently in *Canis* so size of teeth does not necessarily indicate size of skull, as assumed by ZEUNER (1958: 53). Length of the mandibular tooth row, however, is closely correlated with length of rostrum and crowding of either set of premolars may occur when the distance from the carnassial to the alveolus of the canine is too

short to accommodate teeth in their normal alignment. When crowding occurs in the lower jaw, the spaces between the premolars are sharply reduced, although the small space between  $P_1$  and the canine is usually maintained, probably because of the position of the root of the latter. In extreme cases of shortening, the tooth sockets are squeezed out of line and the normal slight overlap between  $P_4$  and  $M_1$  is increased. In the upper jaw where the premolars are more closely spaced, crowding of the tooth row causes the overlapping of  $P^2$  and  $P^3$ . A diagonal position of  $P^3$  is often found in short-nosed animals but is the result of a narrowing of the palate in front of the carnassials rather than shortening of the tooth row.

Essentially, crowding of the teeth is a result of one of three things:

1. Failure in captive animals for development of the jaw to be commensurate with that of the teeth. Such failure is probably from nutritional causes.
2. Young age of an animal so the jaw has not yet reached its maximum size. This is only a temporary crowding.
3. The inheritance of large teeth but of small jaws; this is an inharmonious pattern which does not show up in wild canids but is not infrequent in domestic dogs.

Table 2

Measurements Lower Jaw	Colorado La Plata Valley MCZ 31733	Arizona Canyon del Muerto MCZ 28764	New Mexico Governador MCZ 41172	New Mexico Albuquerque Coll. T. R. Frisbie MCZ 51658	New Mexico Albuquerque Coll. T. R. Frisbie Univ. N. M. 22913	Illinois Coles County Ashmore CNHM P15192	Turkey Çayönü Site MCZ 51767	Turkey Çayönü Site MCZ 51766 right ramus
Alveolar length $P_1$ to $M_3$	$P_1$ missing	$P_1$ missing	68.6	70.	71.	62.9	—	—
Alveolar length $P_1$ to $M_2$	—	—	64.2	65.	64.7	63.7	—	64.5
Alveolar length $P_2$ to $M_3$	61.8	59.4	63.9	64.5	64.3	59.4	—	$M_3$ missing
Greatest thickness of jaw ventral to $M_1$	10.6	10.	9.8	11.9	10.8	9.1	13.3	12.9
Maximum alveolar width across jaws taken at $M_1$	39.5	36.5	39.1	—	38.4 <sup>1</sup>	—	—	—
Crown length $P_4$	10.4	10.2	10.8	11.	10.7	10.2	11.8	11.7
Maximum width $P_4$	5.3	5.6	5.8	5.8	5.8	4.9	6.8	6.9
Crown length $M_1$ parallel to inner margin	18.6	19.3	18.7	21.7	20.2	—	21.8	21.7
Maximum width $M_1$ at right angles to length	8.3	8.0	7.9	9.3	8.2	—	8.6	8.7
Alveolar length $M_1$ along inner margin	18.2	19.0	18.4	21.6	19.9	18.2	21.6	21.8
Crown length $M_2$	8.2	7.7	8.3	9.0	8.8	7.9	8.2	8.5
Maximum width $M_2$ at right angles to length	6.4	6.0	6.8	7.5	6.3	6.0	6.2	6.3

Except where indicated, measurements were taken on left ramus.  
Where a tooth has never erupted, it is listed as "missing".  
<sup>1</sup> Specimen lacks tooth, or alveolus broken, so measurement estimated.

An index for crowding (DEGERBØL, 1961: 39–41), based on the relation of the combined lengths of the premolars to the distance from the posterior border of the alveolus of the canine to the anterior border of the carnassial, has been used by various workers to tell dogs and wolves apart. Actually, to the extent that it shows what happens to wolves in captivity, it is probably more useful as evidence of incipient domestication. Such modifications of skull form in the early stages of domestication would not be genetic but of the phenotype only and probably related to the reasons discussed under (1). In later stages of domestication, overlapping of the teeth, when it occurs, is a genotypic phenomenon as described in (3) and becomes a good diagnostic character for domestic dog, especially as compared with some of the smaller species of the genus *Canis*. An inherited shortening of the rostrum which results in crowding of the teeth is not uncommon in North American Indian dogs.



Fig. 3. Maxillary fragment, Museum of Comparative Zoology number 51770, from Birch Creek Valley, Idaho.

The shortened tooth rows of the specimens at hand show that it is also an ancient trait in domestic dogs.

There is evidence that the individuals from the Jaguar Cave site were broad-headed. In canid skulls, the rostral, the cranial, and the interorbital regions all vary independently of each other in their shape and dimensions. Of these three regions, in normally ossified skulls, the cranial region is by far the most stable. The actual brain case varies least both in length-breadth proportions and in total size. Domestic dog skulls with about equal-sized brain cases may vary tremendously in length and breadth of rostrum, and in tilting and inflation of the interorbital region. Variation of wild canids, as wolves and coyotes, in the relative shape and dimensions of each of these parts of the skull is much less extreme, so that the entire skull appears more harmoniously proportioned. In

these two species, the length-breadth proportions of the rostrum compared to those of the brain case, and the shape of the interorbital region are among the best diagnostic characters.

The lower jaw, spanning the length of the skull, gives at two points particularly rather precise information about cranial proportions. The occlusion pattern of carnassials and molars shows little variation in *Canis* so, in paired rami joined at the symphysis, distance across the molars and carnassials indicates width across the palate. Even more fixed is the relation of condyle to glenoid fossa at the articulation of the jaw. Since in skulls that are not abnormally heavily ossified the distance between these fossae indicates the width of the brain case, the distance across the condyles of the jaws is also indicative of this width. Attempts to establish anterior width of rostrum by measuring the space between the lower canines are less successful. A wide distance here is correlated with a wide rostrum but the converse is not necessarily true. Relative length of different skull segments may also be inferred from proportions of the lower jaw. As explained above, lengthening of the premolar region of the jaw is reflected in lengthening of the rostrum, similarly shortening of the distance from the back of

Table 3

Measurements Skull	Colorado La Plata Valley MCZ 31733	Arizona Canyon del Muerto MCZ 28764	New Mexico Governador MCZ 41172	New Mexico Albuquerque Coll. of T. R. Friebie MCZ 51658	New Mexico Albuquerque Coll. of T. R. Friebie Univ. N. M. 22913	Idaho Birch Creek Valley Jaguar Cave MCZ 51771
Condylar basal length from front of I <sup>1</sup> to occipital condyle	145.9	145.6	145.5	156.3	155.5	—
Palatal length from front of I <sup>1</sup> to median edge of palate	78.9	75.8	77.7	84.1	82.0	—
Length of rostrum from alveolus of I <sup>1</sup> to orbit	66.8	64.9	67.5	72.9	72.2	—
Alveolar length C to M <sup>2</sup>	68.3	65.5	68.4	73.0 <sup>1</sup>	71.0	—
Alveolar length P <sup>1</sup> to P <sup>3</sup>	26.7	24.9	25.9 <sup>1</sup>	27.5 <sup>1</sup>	28.3	—
Alveolar length P <sup>4</sup> to M <sup>2</sup>	30.4	29.7	30.2	34.0 <sup>1</sup>	32.0	33.0 <sup>1</sup>
Minimum distance from alveolus of M <sup>2</sup> to bulla at base of styloid process	36.8	38.3	37.5	37.5	38.8	—
Zygomatic width	92.6	88.0	88.9	—	89.2	—
Interorbital width	30.2	31.5	32.3	32.5	30.7	—
Width across postorbital processes	43.6	43.5	48.0	47.9	43.2	—
Minimum width between alveoli of P <sup>1</sup>	22.9 <sup>1</sup>	20.0	23.4 <sup>1</sup>	24.0	21.8	—
Width of brain case at parieto-temporal suture	49.1	49.1	49.2	50.8	49.0	—
Width between inner margins of glenoid fossae at base of post-glenoid processes	39.8	38.0	39.6	—	39.7	—
Maximum alveolar width across tooth rows	58.8	54.1	56.5	60.0	57.0	—
Height of brain case, not including sagittal crest, taken from basi-occipital	45.0	47.0	49.5	49.0	47.0	—
Crown length P <sup>4</sup> along outer margin	16.8	17.0	16.8	19.1	18.0	19.0
Minimum width P <sup>4</sup> taken between roots	7.2	7.0	7.3	8.3	7.4	8.0
Maximum width P <sup>4</sup>	9.8	9.2	8.7	10.3	9.6	9.6
Alveolar length P <sup>4</sup>	15.7	15.3	15.8	18.7 <sup>1</sup>	16.9 <sup>1</sup>	18.6 <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Specimen lacks tooth, or alveolus broken, so measurement estimated.

M<sub>1</sub> to the condyle means that length of the posterior half of the skull has been reduced. Since the molars normally lie close together, such shortening is generally accomplished by a bending upward, behind M<sub>1</sub>, of the posterior end of the jaw, as well as by a reduction of the space between M<sub>3</sub> and the ascending ramus. Sometimes indeed M<sub>3</sub> is entirely lost. Shortening of the posterior part of the skull may be accomplished by reduction in length either of the interorbital region or of the brain case. Since, as explained above, the length-breadth ratio of the brain case shows a relatively

small amount of variation, the length of the brain case may be estimated, within certain limits, from its width. Once this is established, the length of the interorbital region may also be inferred from the length of the posterior part of the jaw. Precise, detailed dimensions, of course, can never be established in this way, but with the help of comparative material it is possible to arrive at quite a good understanding of the cranial proportions of certain types of dogs from a study of their lower jaws.

Jaws from archaeological sites are often not complete; if both rami are recovered, their angle of diversion at the symphysis is useful in estimating width of palate. When only one ramus is present, a good indication of this angle can be obtained by putting the symphysis on a flat surface and seeing how steeply the jaw slopes upward. Thick-

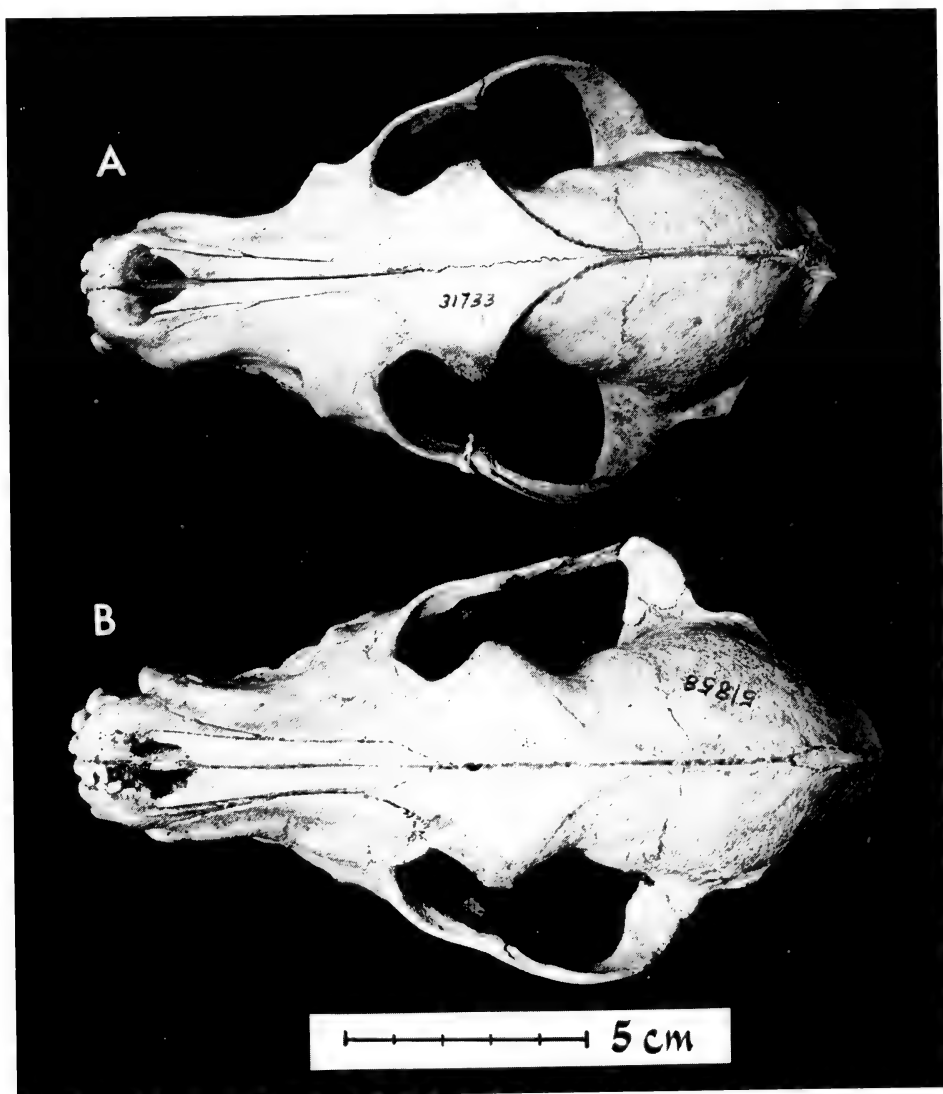


Fig. 4. Dorsal view of skulls of Indian Basket Maker dogs, with following Museum of Comparative Zoology numbers: A, 31733, La Plata, Colorado; B, 51858, Albuquerque, New Mexico.

ness of jaw and presence or absence of teeth make it difficult to measure this angle but by comparison with half of a complete pair of jaws, it can be estimated. Jaws which lack condyle and ascending ramus are still useful in estimating width (and hence length) of brain case if there is enough of the tooth row left to show to what degree it bends inward posteriorly. In dogs with a brain case rather narrow compared to the palatal width, the tooth row *posterior* to  $M_1$  bends inward. This is especially true of short-nosed dogs; in longer nosed dogs a narrowing of the space between the condyles may be achieved entirely by the bend in the tooth row *anterior* to  $M_1$ . This latter bend in the tooth row and a related curve in the lower jaw are very characteristic of the dog/wolf group of canids as compared with coyotes.

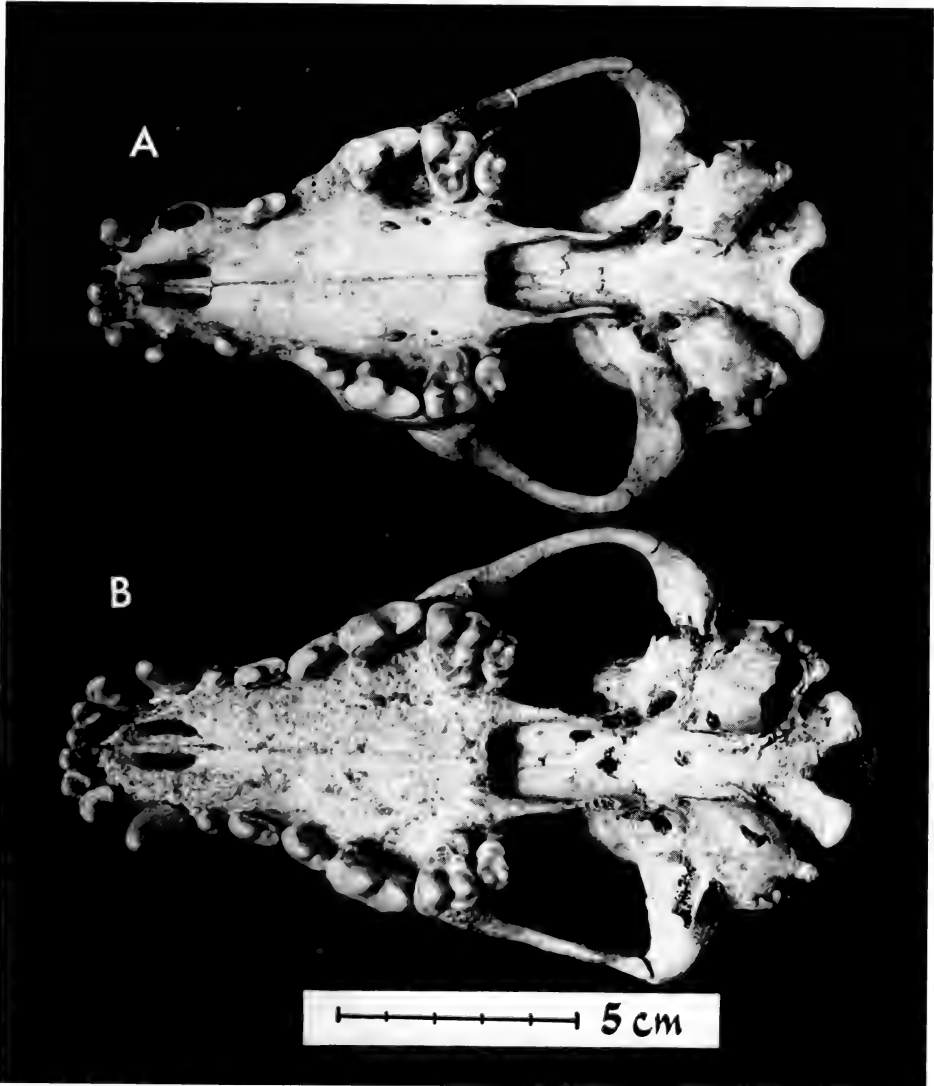


Fig. 5. Ventral view of skulls of Indian Basket Maker dogs, with following Museum of Comparative Zoology numbers: A, 31733, La Plata, Colorado; B, 51858, Albuquerque, New Mexico.

To summarize, occlusion of  $M_1$  with  $P^4$  and  $M^1$  may be taken as a fixed point in the canid skull. Modifications of the lower jaw anterior to this are paralleled by changes in length and width of the rostrum; modifications of the jaw and molar series posterior to this reflect changes in the brain case primarily, and to a certain extent length (but not inflation) of the interorbital region.

*Comparison with other Indian dogs.* Some idea of the probable proportions of the skulls of the Jaguar Cave dogs may be obtained by comparing them with a series of specimens of Indian dogs of much more recent date from the Southwest. These individuals belong to the kind of dog described by G. M. ALLEN (1920: 481-490) as the "small Indian dog or Techichi", and further discussed by LAWRENCE (1944: 74-75) as Basket Maker dogs. In his excellent paper, ALLEN's thesis (1920: 440) is that in the

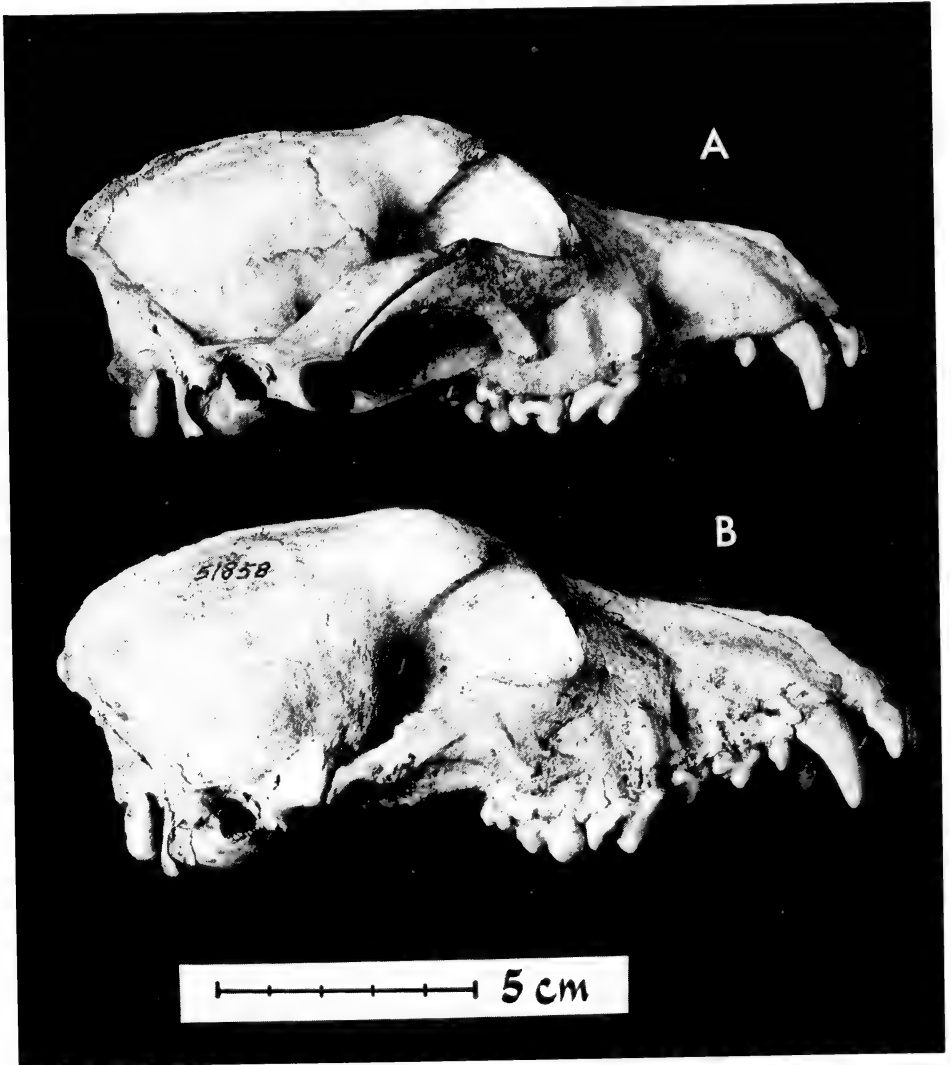


Fig. 6. Right, lateral view of skulls of Indian Basket Maker dogs, with following Museum of Comparative Zoology numbers: A, 31733, La Plata, Colorado; B, 51858, Albuquerque, New Mexico.



Western Hemisphere the Indians had three types of dog: a large wolf-like Eskimo dog, a smaller type of varying proportions, and a much smaller animal of about terrier size, usually with a shortened rostrum. The two latter forms occurred together over much of their range and were referred to by travellers as wolf-like and fox-like. ALLEN distinguishes a number of local varieties of each of these. The present author has confirmed this tendency, in some areas, for dogs to form local, fairly well-defined breeds of which the Basket Maker dogs, figs. 4–6, are an example. These are shown to average somewhat larger than ALLEN's Techichi, although they clearly belong in his third group. Additional finds by THEODORE R. FRISBIE, University of New Mexico, of dogs in a Basket Maker III-Pueblo I site near Albuquerque, New Mexico, include two skulls with jaws of even larger individuals (see measurements Table 2). These confirm this upward revision in size of the Basket Maker dogs to make it truly intermediate between the Techichi and the Plains Indian dog, although the total range of variation is not great. All agree in having the bone rather heavy for the size of the skull, the muzzle shortened and rather narrow, a moderately steep forehead and, in the fully adult individuals, jaws which range from heavy to very heavy. There is considerable variation in tooth size, but even in the ones with the smallest teeth the lower tooth row is crowded, and tilted upward posteriorly.

Of all of these specimens, the one which most closely resembles the Jaguar Cave pair of mandibles is the larger of the two individuals from Albuquerque, MCZ 51858, fig. 2. The actual size of its massive jaws, and the crowded, rather large teeth are very similar to those of the ancient dog. In the Albuquerque jaws, the symphysis is eroded away so neither angle of diversion nor width across the lower molars can be established; the skull, however, has a broad palate. In the five other Basket Maker skulls the ratio of alveolar width across jaws at  $M_1$  to width across upper cheek teeth varies between 68.0 and 70., with a mean of 69. Using this ratio, a skull with the width across the upper molars of the Albuquerque skull, 60. mm, would have a width across  $M_1$  of 41.5. As closely as can be determined, this is the width across  $M_1$  of the Jaguar Cave paired jaws, MCZ 51769, and further confirms that the proportions of palate and rostrum of this individual were similar to those of the Albuquerque specimen.

The brain case of the Jaguar Cave specimen was probably somewhat broader than that of the Albuquerque animal. Although the condyles and upper part of the ascending rami are missing in the former, enough remains to show that the space between them is wider than in our broadest-skulled Basket Maker dog.

The second Jaguar Cave specimen is smaller and relatively more massive than any of our Basket Maker dogs, with the premolar alveoli crowded out of line and with an angle of diversion about equal to that of the paired jaws. The cranial fragment also has the premolars more crowded out of line and the posterior end of the tooth row more bent inwards than in our Basket Maker dogs. Both suggest that the range of variation in these early animals was from a small, short-nosed animal with a broad palate and rather large brain case to a slightly larger, longer-skulled form. In other words, these animals clearly belonged to the smaller Indian dog group.

Comparison has also been made with the jaw referred to earlier from Coles County, Illinois and reported by GALBREATH (1938: 307–308). No Carbon-14 dates are available but in a letter Dr. GALBREATH says, "definitely later than Shelbyville Moraine time (19,000 BP) and possibly not younger than Valdres Time (11,000 BP)", though he goes on to give a more conservative estimate of 8,000 BP as the recentest it could be. The jaw is about the length of the smallest of the Jaguar Cave specimens (see measurements Table 2) but is conspicuously slimmer and the angle of diversion is less. The smaller teeth are less crowded and the back of the tooth row less tilted — a line from the posterior margin of the alveolus for  $M_3$  to the anterior margin of the alveolus for  $P_1$  does not pass above  $M_2$ . These characters of the lower jaw indicate

that this individual had a slightly smaller, more slender skull, with a longer rostrum in relation to length of brain case, than did the Jaguar Cave animals.

## Part II

### Old world dogs

DEGERBØL, in his careful analysis of specimens of *Canis familiaris* from Star Carr (1961), summarizes our knowledge to date of the occurrence and relative size of the earliest Old World remains. According to him, the specimen from Star Carr, with a Carbon-14 date of  $7538 \pm 350$  BC, is the oldest known domestic dog and is of a small, obviously young adult animal with relatively large teeth. Another specimen from Frankfurt am Main, usually called the Senckenberg dog and of about the same geological age, is an animal with smaller teeth. Neither of these have teeth as small as those of the early post-glacial, North American specimens. In the Star Carr skull, however, the crowding of the premolars and curving in of the posterior end of the upper molar series as figured (DEGERBØL, 1961:pls. 2, 3) resemble the arrangement of teeth found in the shortened tooth rows of the Indian dogs.

Material from Japan reported by SHIKAMA and OKAFUJI is not discussed by him. These specimens came from late Pleistocene deposits in Akiyosi District, Yamaguti Province, Japan and were identified as "*Canis* sp. aff. *familiaris* L.". The authors state (1958: 89) that they "cannot find any different characteristics of these specimens from that of recent dog, so that it may be interesting to note from the viewpoint of the history of the Japanese wild dog that in the latest Pleistocene wild dog was living in Japan." Certainly their measurements and figures seem to be of small, heavy-jawed animals, very similar to the ones discussed in this present paper. The specimens were found in the same level in four different caves, and, in one, rami of these were associated with rami of the larger *Canis lupus hodopylax*. Possibly these animals were truly wild; no human remains were found associated with them, but antiquity of true domestic dog remains from North America suggests that they were in fact domestic.

An additional find of approximately the same age as the European material should be reported. This comes from a site called Çayönü near Ergani in the Province of Diyarbakir, Turkey, excavated by the University of Istanbul-University of Chicago Prehistoric Project in 1964. Detailed reports on other aspects of this excavation are currently being prepared at the participating institutions. Two rami, probably a pair, fig. 1 E and F, were found of a rather small animal apparently about the size of the largest Basket Maker dogs but more heavy-boned. The jaws are remarkably thickened latero-medially (see Table 2). The teeth are large and plump with the anterior premolars crowded. The right ramus, which is the most complete, lacked a third molar, and the tooth row bends steeply up posterior to  $M_1$ . Although the ascending ramus and angle of the jaw are missing, enough remains of the ventral border to give further evidence of the shortening of that part posterior to  $M_1$ . The cranial-interorbital length implied by this is very like that of the Basket Maker dogs.

Unfortunately the anterior part of the left ramus is missing, but from the symphysis of the right ramus it is possible to determine that the angle of diversion of the jaws, though a little less than in the broadest-skulled of the Basket Maker dogs, was well within the range of these latter. The combination of shortened tooth row, and heavy jaws modified, posteriorly as described is the best evidence that the animal in question was *C. familiaris*, not a small *C. lupus*. Additional characters indicative of domestication are a pathological condition of the margin of the right jaw involving externally the alveolus of the anterior root of  $P_4$  and the posterior of  $P_3$ , fig. 1 E.

As with the Jaguar Cave material, these two jaws are important because they belong to a strain of dog which had been domestic for long enough to have lost its wolf-like appearance. Though the dates for the site are around 7,000 BC, domestication had taken place earlier. This is no malnourished, campfollowing wolf, but true dog.

A jaw with very similar proportions collected by CARLETON S. COON in Morocco from a neolithic layer in a site at Mugharet el 'Aliya is additional evidence that these smallish, heavy boned dogs occurred over rather a wide area.

Comparison of these early specimens with the series of recent skulls and jaws from near Haditha, Iraq (LAWRENCE, 1956: 80–81), identified as a "smaller form which may be *arabs*," shows this later group to be larger animals, with a relatively longer inter-orbital/brain case region and jaws which are slimmer in proportion to length of tooth row; the heaviest jaw has a  $P_1$  to  $M_2$  alveolar length of 70.2 and a jaw width of 12.1.

Re-examination of this material in the light of considerably more experience with the dog-wolf problem leads the author to believe that they are probably *C. familiaris* with a possibility of some *arabs* hybridization. In the series as a whole, this is suggested by the combination of: the wide range of variation in skull and tooth size, the rather high proportion of skulls lacking teeth either at the anterior or posterior end of the tooth row, and the number of specimens with heavily and sometimes asymmetrically worn teeth. Domestication is further suggested by two skulls which show, in the frontal region, slight damage of a sort that is often seen in more extreme form in skulls of Eskimo dogs. Such damage is probably caused by clubbing the animals across the forehead. One of these two skulls also has the frontshield unusually wide both actually and as compared to width of brain case.

### Ancestry of domestic dogs

Evidence, summarized by DEGERBØL (1961) and LA BAUME (1962), that the nearest ancestor of the domestic dog is a small race of *Canis lupus* is very good. In characters that distinguish between jackals, coyotes, and wolves there is a close resemblance between rather unmodified breeds of dog, as well as dingos, and such small races as *C. l. pallipes* (LAWRENCE, 1956:80–81), and apparently also the Pleistocene form *C. l. variabilis* from China (PEI, 1934:13–18, fig. 1, pls. I, II). Characteristically, northern races of *lupus* are larger than southern and show no overlap in tooth size with dogs. New World wolves all belong to subspecies which are larger than the southern Old World races *pallipes* and *arabs* (if the latter is indeed a wolf and not a hybrid). Because of this, North American dogs cannot have been domesticated from North American wolves. They must have arrived with man and apparently, from the evidence presented here, early in his migration into the continent.

Theories of the origin of domestic dogs have centered around the Near East and Western Europe, largely because, until now, it has been thought that the chronologically oldest specimens have come from these areas. The antiquity of the North American finds, clearly antedating the agricultural revolution, suggests that we should scrutinize more carefully evidence from Turkestan and from southeastern Asia. In the light of all this, the reported dog from Belt Cave (COON, 1951:44; REED, 1960:120, 127) on the shores of the Caspian Sea from possibly 9,000 BC takes on additional importance. Unfortunately this material has disappeared and it is not now possible to ascertain what characters were used to identify it as dog not wolf.

Additional evidence of the antiquity of dogs in the Near East is furnished by the small figurines with curly tails found at Jarmo. In the absence of positively identifiable dog remains from this site, REED (1960: 128) has been reluctant to identify them as definitely *C. familiaris*. With the present discovery that the dogs at Çayönü had

skulls which were already strongly modified, it is perfectly reasonable to suppose that the typically curly tail of domestic dogs may also have developed by this time. Such modifications, together with the antiquity of the North American finds, indicate that domestication of the dog probably took place at least as early as 9–10,000 BC.

### Summary

The antiquity of the North American specimens establishes beyond doubt a proposition that has often been suggested: that dogs were the earliest of man's domestic animals. Whether or not a now extinct form, as *Canis lupus variabilis* of China, or the living *Canis lupus pallipes* of farther west, was the ancestor of domestic dogs, it must have taken considerable time for dogs both to have made their way with man so far south in the Rocky Mountains, and for them to lose so completely their wolf-like characters. While dingos and certain mongrel dogs resemble small wolves in a number of ways, early North American Indian dogs, as described above, show evidence of the differences in kind and degree of variation of different regions of the skull which are one of the most conspicuous features of domestication. The cave in which the specimens were found was apparently a hunting camp and occupied when the climate was somewhat colder than at present. A detailed report on the site is being prepared by Dr. HIND SADEK-KOOROS.

The Turkish find is the oldest positively identifiable dog from the Near East. Confirming as it does the identification of the Jarmo figurines, it indicates that a population of dogs closely associated with man was probably well established in the early village-farming communities. The animals in question were not occasional tame small wolves, but true dogs that had already been domesticated for a considerable period of time. The occurrence of only slightly larger dogs at about the same time in England and in Germany is further evidence that domestication must have taken place while man was still in the hunter-gatherer stage.

### Acknowledgements

The Idaho specimens were collected by Dr. HIND SADEK-KOOROS in the course of excavations supported by the Wenner Gren Foundation and the Milton Fund of Harvard University in 1961 and 1962. The Turkish material was obtained by the University of Istanbul-University of Chicago joint expedition to southeastern Turkey in 1963–1964, financed by the National Science Foundation and the Wenner Gren Foundation. The author is indebted to Dr. THEODORE R. FRISBIE of the University of New Mexico and to Dr. WILLIAM D. TURNBULL of the Chicago Museum of Natural History for the loan of comparative material. Dr. CHARLES A. REED and Dr. HANS STAMPFLI have been kind enough to make critical comment on the manuscript. The photographs were made by FRANK WHITE.

### References

- ALLEN, G. M. (1920): Dogs of the American aborigines. *Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College*, **63**, no. 9, 431–517, pls. 1–12.
- CLUTTON-BROCK, JULIET (1962): Near Eastern canids and the affinities of the Natufian dogs. *Z. Tierzücht. Züchtgsbiol.*, **76**, Heft 2/3, 326–333.
- COON, CARLETON S. (1951): Cave explorations in Iran 1949. *Museum Monographs*, 1–124, pls. 1–14, publ. by the University Museum, Univ. of Pennsylvania, Philadelphia.
- DEGERBØL, MAGNUS (1961): On a find of a Preboreal domestic dog (*Canis familiaris* L.) from Star Carr, Yorkshire, with remarks on other Mesolithic dogs. *Proceedings of Prehistoric Soc.* 1961, New Ser., **27**, 35–55, pls. 1–6.
- DORT, WAKEFIELD, Jr. (1962): Multiple glaciation of southern Lemhi Mountains, Idaho Preliminary reconnaissance report. Tebiwa, *Journal of Idaho State College [sic] Museum*, **5**, no. 2, 2–17, figs. 1–4.
- DORT, W., ZELLER, E. J., TURNER, M. D., and VAZ, J. E. (1965): Paleotemperatures and chronology at an archeological cave site revealed by thermoluminescence. *Science*, **150**, no. 3695, 480–481.
- GALBREATH, EDWIN C. (1938): Post-glacial fossil vertebrates from East-Central Illinois. *Geol. Series, Field Mus. Nat. Hist.*, **6**, no. 20, 303–313, fig. 82.
- (1947): Additions to the flora of the late Pleistocene deposits at Ashmore, III. *Trans. Kansas Academy of Science*, **50**, no. 1, 60–61.
- HAAG, W. G. (1948): An osteometric analysis of some aboriginal dogs. *Univ. Kentucky, Reports in Anthropology*, **7**, no. 3, 107–264, figs. 1–16.

- JACKSON, H. H. T. (1951): Classification and races of the coyote. Part II in YOUNG, S. P. and JACKSON, H. H. T.: "The Clever Coyote": I—XV, 1—411, illustr. Publ. The Stackpole Co., Harrisburg, Pa. and Wildlife Management Institute, Washington, D. C.
- LA BAUME, W. (1962): Zur Abstammung und Herkunft des Haushundes. *Paideuma*, Mitteilungen zur Kulturkunde, **8**, 166—174.
- LAWRENCE, B. (1944): Bones from the Governador area. Appendix C, pp. 73—78, in HALL, E. T. Jr.: "Early Stockaded Settlements in the Governador, New Mexico." Columbia Studies in Archeology and Ethnology, Vol. II, part 1, Columbia Univ. Press.
- (1956): Cave Fauna. Appendix E, pp. 80—81, in FIELD, H.: "Anthropological Reconnaissance in the Near East 1950", Peabody Museum Papers, **48**, no. 2.
- MILLER, LOYE (with appendix by H. SADEK) (1965): Bird remains from an archeological site in the Beaverhead Mountains of southeastern Idaho. *Tebiwa*, Journal of Idaho State University [sic] Museum, **8**, no. 1, 17—28.
- PEI, WEN-CHUNG (1934): On the carnivora from locality 1 of Choukoutien. *Palaeontologica Sinica*, Ser. C, **8**, Fasc. 1, 1—216, pls. 1—24, figs. 1—47. Geological Survey of China.
- REED, C. A. (1960): A review of the archeological evidence on animal domestication in the prehistoric Near East, 119—145, in BRAIDWOOD, R. T., and HOWE, B.: "Prehistoric investigations in Iragu Kurdistan." *Studies in ancient oriental investigation*, no. 31, Oriental Institute University of Chicago.
- SHIKAMA, TOKIO and GORRO OKAFUJI (1958): Quarternary cave and fissure deposits and their fossils in Akiyosi District, Yamaguti Prefecture. *Science Reports of the Yokohama National University*. Section II, Biological and Geological Sciences, no. 7, 43—103, figs. 1—31, pls. 4—15.
- ZEUNER, F. E. (1958): Dog and cat in the Neolithic of Jericho. *Palestine Exploration Quarterly*. Jan.—June, 52—55.

*Author's address:* BARBARA LAWRENCE, Curator of Mammals, Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Cambridge, Massachusetts, USA

## Beobachtungen zum Jugendverhalten von Kob-Antilopen

Von WALTER LEUTHOLD

*Eingang des Ms. 29. 10. 1966*

Während einer längeren Freilandstudie<sup>1</sup> im Semliki-Gebiet (Westuganda) über Verhalten und Fortpflanzung des Uganda-Kob (*Adenota kob thomasi*; siehe BUECHNER, 1961, 1963; BUECHNER and SCHLOETH, 1965; BUECHNER et al. 1966; LEUTHOLD, 1966 a, b) zogen wir (BUECHNER und Verf.) mehrere Kitze mit der Flasche auf. Dabei beobachteten wir einiges über Verlauf und Stärke der Prägung, wobei hier nicht diskutiert werden soll, ob dieser Terminus im strengen, ursprünglich von LORENZ (1935) gebrauchten Sinne auf die beschriebenen Vorgänge anwendbar ist.

Da wir uns auf andere Aufgaben konzentrierten, beobachteten wir nicht systematisch und führten auch keine Experimente aus. Für einschlägige Literaturangaben verweise ich auf KURTS (1967) eingehende Darstellung der künstlichen Aufzucht und des Mutter-Kind-Verhaltens beim Reh (*Capreolus capreolus*).

Herrn Prof. Dr. H. K. BUECHNER, Smithsonian Institution, Washington, danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und für mannigfache Unterstützung während der Arbeit im Feld. Den Herren Dr. F. WALTHER und F. KURT danke ich für das Durchlesen eines ersten Manuskripts und für zahlreiche Anregungen.

<sup>1</sup> Mit Unterstützung der National Science Foundation, Washington, USA.

## 1. Sensible Phase

Kitze, die höchstens 1 bis 2 Stunden alt waren, zeigten bei unserer Annäherung kaum eine Fluchtreaktion. Sie neigten vielmehr dazu, dem von ihnen weggehenden Beobachter nachzufolgen, auch wenn sie noch kaum gehen konnten. Diese ganz jungen Kitze waren leicht an die Flasche zu gewöhnen und aufzuziehen; sie schlossen sich in der Folge am engsten an den Pfleger an. Der Aufzuchterfolg wurde höchstens durch gelegentlich auftretende Infektionen oder Verdauungsstörungen in Frage gestellt.

Kitze, die bereits mehrere Stunden oder einige Tage alt waren, „drückten sich“ zunächst in der typischen Weise vieler junger Boviden und flüchteten bei weiterer Annäherung. Wenn wir sie einfingen, schrien sie durchdringend (engl. *bleating*), was meist die Mutter in die Nähe lockte, die uns dann im Abstand von 20 bis 40 m in schnellem Lauf umkreiste. Auch andere Kobs reagierten auf diesen Angstschrei, indem sie ihre Tätigkeit unterbrachen, häufig auch „neugierig“ näherkamen. Solche ältere Kitze weigerten sich vorerst energisch, aus der Flasche zu trinken, erst recht, wenn wir sie dazu zwangen, und waren nur schwer — gelegentlich überhaupt nicht — daran zu gewöhnen. Sie waren offenbar bereits auf das Muttertier und damit auf einige artspezifische Eigenschaften geprägt.

## 2. Wirksame Faktoren

Eine Folge- oder Anschlußtendenz des Jungtieres ist wohl eine der wichtigsten Voraussetzungen für das Zustandekommen einer engen Beziehung zwischen Mutter und Kitz. — Es schienen vorwiegend *optische* Reize von recht unspezifischer Natur zu sein, die die Folgereaktion auslösten, d. h. die ganz jungen Kitze folgten vorerst irgendeiner Person, die aus ihrer unmittelbaren Nähe langsam oder mäßig schnell wegging (siehe auch WALTHER, 1964, über *Sitatunga*, *Tragelaphus spekei*, und 1966, über Blessbock, *Dama discus dorcas*).

Artspezifische *Laute* der Mutter spielen bei der Prägung anfangs offenbar keine unersetzliche Rolle; ihre Bedeutung wird wohl erst im Verlauf der ersten Lebensstage erlernt. Hingegen liegt beim Jungtier eine deutliche Bereitschaft vor, auf Laute schlechthin zu reagieren, denn es gelang, gefangene Kitze innerhalb kurzer Zeit zu einer positiven Reaktion auf artunspezifische Laute (Pfeifen, „Fiepen“ mit den Lippen) zu bringen. Später konnte ich sie mit solchen Lauten aus Entfernungen von 50 bis 75 m heranzulocken, wenn sie tagsüber im hohen Gras in der Nähe unseres Lagers ruhten. Es wäre interessant zu prüfen, was für Qualitäten ein Laut haben muß, um beim Jungtier eine positive Reaktion auszulösen.

Zweifellos spielen *geruchliche* Faktoren eine wesentliche, vielleicht die wichtigste Rolle. Am deutlichsten zeigte sich dies bei der Fütterung: Selbst hungrige Kitze konnten nur mit Mühe oder nur mit verschiedenen „Tricks“ dazu gebracht werden, die Milchflasche von jemand anders anzunehmen, selbst wenn ich unmittelbar daneben stand (siehe WALTHER, 1966, S. 50).

Normalerweise wird das Kitz wohl durch eine Kombination von olfaktorischen, optischen und akustischen Merkmalen während der ersten Zeit des Zusammenseins auf die Mutter geprägt. Optische Merkmale scheinen dabei vor allem für die Nachfolge-Reaktion wichtig zu sein.

## 3. Abliegen und Nachfolgen

Die jungen Uganda-Kobs gehören dem „Abliegetyp“ (WALTHER, 1966, S. 152) unter den Boviden an, d. h., die Kitze liegen einen großen Teil des Tages in einem Versteck, ohne direkten Kontakt mit ihrer Mutter. Unsere Kitze, die sich anfangs frei im Lager

bewegen konnten, ruhten meist irgendwo im hohen Gras; gelegentlich unternahmen sie kleine Exkursionen, vor allem um zu weiden, und legten sich dann anderswo nieder. Zwei der Jungtiere suchten oft von sich aus das von mir bewohnte Zelt auf, auch wenn ich abwesend war. Dies deutet wiederum auf eine betont geruchliche Orientierung hin, war doch das Zelt mit einem Bretterboden versehen und damit eine völlig unbiologische Umgebung.

Vor allem bei etwas älteren Kob-Kitzen ist auch der Nachfolge-Trieb recht stark. Ging ich an ihrem Ruheplatz vorbei, so wurden sie plötzlich hoch und folgten mir. Da ich jedoch tagsüber meist abwesend war, verbrachten sie viele Stunden allein. Morgens, nach der ersten Mahlzeit, suchten sie meist selbständig einen geeigneten Liegeplatz auf, besonders als sie Gras zu fressen begannen (in nennenswerter Menge im Alter von 3 bis 4 Wochen). Abends konnte ich sie mit besonderen Lauten (s. oben) aus Entfernungen von 50 bis 75 m heranlocken. Häufig kamen sie auch von selbst, nachdem wir ins Lager zurückgekehrt waren. Dabei schienen sie mich oft an der Stimme zu erkennen, auch wenn ich lediglich mit andern Menschen sprach und sie noch nicht in der üblichen Weise gerufen hatte.

Als wir die Kitze später auch tagsüber im Gehege hielten, riefen sie oft selbst, wenn ich vorbeiging. Da sie mich vom Gehege aus nicht sehen konnten, erkannten sie mich möglicherweise außer am Geruch auch am Gang. Ihr Ruf war ein leises kurzes „mä“, das man auch in freier Wildbahn von offenbar hungrigen Kitzen hören konnte.

#### 4. Stärke der Prägung bzw. der sozialen Bindung an die „Mutter“

Das älteste Kitz ( $W_1$ ) konnte sich tagsüber in unserem Lager und seiner Umgebung frei bewegen. Über Nacht sperrten wir es zum Schutz vor Raubtieren in ein Gehege. Im Februar 1963 — das Tier war damals 7 Monate alt — meldeten unsere Angestellten eines Abends, daß  $W_1$  sich am Nachmittag einer größeren Herde von Uganda-Kobs angeschlossen habe, die in der Nähe vorbeigezogen war. Nach einer zunächst erfolglosen Suche konnten wir uns am nächsten Tag die Regelmäßigkeit der täglichen Wanderungen von Kob-Herden (LEUTHOLD, 1966a) zunutze machen und fanden  $W_1$ , das ein farbiges Plastic-Halsband trug, in einer großen Herde. Wir näherten uns mit dem Landrover auf etwa 120 m, und ich versuchte,  $W_1$  mit den gewohnten Lauten heranzulocken. Die ganze Herde ergriff aber die Flucht, wobei  $W_1$  sich wie ein normales Herdenmitglied verhielt. Etwas später konnten wir uns der Herde wieder auf etwa 120 m nähern, und ich versuchte dasselbe nochmals. Bald wurde  $W_1$ , das mit den andern Kobs weidete, aufmerksam und schaute in meine Richtung. Ich begann nun, ständig rufend, vom Wagen wegzugehen, anfangs langsam, dann schneller, um womöglich die noch immer vorhandene Nachfolge-Reaktion auszulösen. Dies gelang schließlich auch: Nach kurzer Zeit setzte sich  $W_1$  auf mich zu in Bewegung und war bald an meiner Seite, so daß wir es einfangen und ins Lager zurückbringen konnten.

Dies wiederholte sich in der Folge noch zweimal, bis wir uns entschlossen,  $W_1$  zusammen mit andern Kitzen ständig im Gehege zu behalten. ( $W_1$  befindet sich jetzt mit drei weiteren von uns aufgezogenen Kobs im Zoo von San Diego, Kalifornien, wo die zwei Weibchen bereits je zweimal gesetzt haben.)

Die Prägung und die daraus resultierende Bindung an die richtige oder eine Ersatz-Mutter ist also recht stark und kann über Monate hinaus bestehen. Mit zunehmendem Alter des Jungtieres scheint das „Bedürfnis“ nach Anschluß an einen bestimmten Partner abzunehmen; unter natürlichen Verhältnissen wird dann die einfache Mutter-Kind-Beziehung durch vielfache, aber lockere soziale Beziehungen in der Herde abgelöst.

## 5. Mutter-Kind-Beziehungen im Freiland

Leider konnten wir nie einer Geburt beiwohnen. Auch fehlen Beobachtungen über die frühesten Phasen der Mutter-Kind-Beziehung, da wir alle ganz jungen Kitze entweder zur Aufzucht oder zum Markieren einfingen.

Die Kob-Weibchen setzen ihre Jungen in der Regel in hohem Gras. Damit stellt sich die Frage, ob die Qualität des Geburtsorts die spätere Wahl eines Liegeplatzes direkt beeinflußt oder ob die dafür verantwortlichen Auslöseschemata angeboren sind. Dieses Problem kann wohl nur mit Hilfe geeigneter Experimente gelöst werden.

Ältere Junge schließen sich häufig zu Gruppen zusammen, die den Tag gemeinsam verbringen. Sie liegen meist in der Nähe von Büschen, nicht mehr oft in hohem Gras. Sie scheinen die Büsche vor allem des Schattens wegen aufzusuchen, während adulte Tiere stundenlang in der Sonne liegen können ohne sichtbare Zeichen von Unbehagen, vor allem Böcke auf ihren Territorien. Ob der von WALTHER (1964) erwähnte Signalreiz „etwas Senkrecht“ bei ganz jungen oder älteren Kitzen die Wahl des Liegeplatzes beeinflußt, kann ich nicht entscheiden. (Unsere gefangenen Kitze lagen im Gehege fast stets an der Wand, was eine gewisse Bedeutung des erwähnten Signalreizes nahelegt.) Im übrigen stimmen meine Gelegenheitsbeobachtungen weitgehend mit den Befunden WALTHERS (1965) an Grantgazellen (*Gazella granti*) überein.

Das Säugen ist vorwiegend auf Morgen und Abend konzentriert. Am späten Nachmittag kann man die oben erwähnten Rufe der Kitze recht oft hören. In einigen Fällen konnte ich beobachten, wie ein Weibchen sein Kitz aufsuchte. Es ruft dabei ebenfalls (ob immer?), seine Rufe sind aber so leise, daß sie im Freien nur selten wahrzunehmen sind. Naso-nasale Kontrolle zwischen Weibchen und Jungtieren ist häufig zu sehen und scheint für das gegenseitige Erkennen wesentlich zu sein. Vor, während oder nach dem Säugen beleckt die Mutter das Kitz anal. Dies fördert Harn- und Kotabgabe, die sich an gefangenen Kitzen durch Reiben mit einem feuchten Lappen ebenfalls auslösen ließ. Ich konnte aber nie feststellen, ob die Mutter Harn oder Kot des Kindes frißt, wie das für andere Paarhufer beschrieben wird (z. B. WALTHER, 1964, 1965; KURT, 1967).

Nach 3 bis 4 Monaten schließen sich die Kitze mindestens zeitweise einer gemischten Herde an, wahrscheinlich gemeinsam mit ihrer Mutter. Solche Herden bestehen aus einer wechselnden Anzahl von alten und jungen Weibchen sowie einigen jungen Böcken. Wie lange noch eine enge Beziehung zwischen Mutter und Jungtier besteht, konnte ich nie feststellen. Markierte Jungböcke sah ich vereinzelt schon im Alter von 6 bis 7 Monaten in einer reinen Bockherde. Andererseits sah ich gelegentlich saugende Kitze, deren Alter ich auf mindestens 6 Monate schätzte. Unter günstigen Bedingungen setzen Kob-Weibchen nach etwa 9 Monaten wieder ein Kitz. Damit wird die enge Beziehung zum älteren Jungen wohl in jedem Fall ein Ende nehmen.

### Zusammenfassung

Einige Beobachtungen zur Prägung und Mutter-Kind-Beziehung beim Uganda-Kob (*Adenota kob thomasi*) zeigen, daß Jungtiere während einer wahrscheinlich nur einige Stunden dauernden sensiblen Phase geprägt werden. Olfaktorische und optische Merkmale spielen dabei eine wichtige Rolle, akustische Reize sind wohl erst sekundär von Bedeutung. Die Kob-Kitze gehören zum „Abliedtyp“ und verbringen tagsüber lange Zeit allein an einem Ruheplatz. Die Mutter sucht das Junge zum Säugen auf; beide rufen dabei. Das sichere gegenseitige Erkennen beruht wohl vorwiegend auf geruchlichen Merkmalen. — Ein aus der Gefangenschaft entlaufenes, auf den Verfasser geprägtes Jungtier ließ sich mit den gewohnten artunspezifischen Rufen aus einer Herde wilder Kobs herauslocken und wieder einfangen. Die enge Beziehung zwischen Mutter und Jungem besteht mehrere Monate lang. Vereinzelt Beobachtungen legen nahe, daß sie nach 6 bis 7 Monaten allmählich abgebaut wird.



## Summary

During a field study on behaviour and reproduction of the Uganda kob (*Adenota kob thomasi*) a few fawns were raised in captivity. Some aspects of their behaviour are described in this paper.

The sensitive phase for imprinting appears to be restricted to the first few hours of life. A combination of olfactory and visual signs are most important; specific auditory stimuli are thought to be of secondary importance.

The young kob are of the "lying-down" type, i. e. they spend much of the day resting in tall grass, without direct contact with their mothers. The latter seek them for suckling, mainly in the morning and evening. Mutual contact is established through low calls; individual recognition depends mainly on scents. Older fawns tend to follow their passing mother or keeper. They can distinguish persons by scent and probably also by their voices.

A 7-month-old young which was imprinted on the author ran away one day and joined a herd of wild kob. However, it responded to the usual calls from the author who had approached the herd and came back to him. This illustrates the strength of the social bond between the fawn and its natural or substitute mother. Under natural conditions this bond persists for at least 6—7 months.

## Literatur

- BUECHNER, H. K. (1961): Territorial behavior in Uganda Kob. *Science* **133**, 698—699.  
 — (1963): Territoriality as a behavioral adaptation to environment in Uganda Kob. *Proc. XVI Intern. Congr. Zoology* **3**, 59—63.  
 BUECHNER, H. K., and SCHLOETH, R. (1965): Ceremonial mating behavior in Uganda Kob (*Adenota kob thomasi* Neumann). *Z. Tierpsychol.* **22**, 209—225.  
 BUECHNER, H. K., MORRISON, J. A., and LEUTHOLD, W. (1966): Reproduction in Uganda Kob with special reference to behavior. In: *Comparative Biology of Reproduction in Mammals*, I. W. ROWLANDS ed. *Symp. Zool. Soc. London* **15**, 69—88. (Academic Press).  
 KURT, F. (1967): Zum Sozialverhalten des Rehes (*Capreolus capreolus* L.). *Mammalia depicta*. Paul Parey, Hamburg und Berlin (im Druck).  
 LEUTHOLD, W. (1966): Variations in territorial behavior of Uganda Kob, *Adenota kob thomasi* (Neumann, 1896). *Behaviour* **27**, 214—257.  
 — (1966b): Homing experiments with an African antelope. *Z. Säugetierkunde* **31**, 351—355.  
 LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.* **83**, 137—213, 289—413.  
 WALTHER, F. (1964): Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus* de Blainville, 1816 in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. *Z. Tierpsychol.* **21**, 393—467.  
 — (1965): Verhaltensstudien an der Grantgazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) im Ngorongoro-Krater. *Z. Tierpsychol.* **22**, 167—208.  
 — (1966): Mit Horn und Huf. Paul Parey, Berlin und Hamburg, 171 pp.

Adresse des Verfassers: Dr. WALTER LEUTHOLD, Kinkelstraße 61, 8006 Zürich, Schweiz

## SCHRIFTENSCHAU

TRATZ, E. P.: **Kwai heri — Ostafrikanische Safari**. Praktischer Fotosafari-Ratgeber für Ostafrika als Anhang von GÜNTHER REIBHORN. MM-Verlag, Salzburg 1966. Beobachtungen, Bilddokumente, Ratgeber mit 53 Farb- und 8 Schwarzweiß-Aufnahmen, 23 Zeichn., 2 Karten, 188 S., 13,20 DM.

Ein Buch, welches sich in knapper, sehr flüssig geschriebener Form an breite Kreise, vor allem Afrikareisende, wendet und ihnen nützliche Aufklärung und Beratung gibt. Vom Reiseweg und von Reiseerlebnissen wird einleitend berichtet. Den Hauptteil bilden knappe Biologien der wichtigsten Vertreter afrikanischer Tierwelt, durch ansprechende Zeichnungen und gute Tafeln erläutert. Ein empfehlenswerter Bericht in der Fülle moderner Afrika-Bücher.

W. HERRE, Kiel

GRZIMEK, BERNHARD: **Vierfüßige Australien** — Abenteuer mit Tieren und Menschen des 5. Kontinents. Kindler Verlag, München 1966. 312 S., 107 Zeichn. u. Photos, davon 16 farbig, 24,80 DM.

Es ist beinahe eine Erholung, ein Buch wie das vorliegende zu bekommen, das einmal nicht über die afrikanische Fauna handelt. Der interessierte Laie — und für ihn ist das Buch in erster Linie bestimmt — fand bislang so gut wie gar keine ihm zugängliche Literatur über Australien. Somit kann man ruhig sagen, daß dies Buch einem Bedürfnis entgegen kommt. Es enthält nicht nur Reiseeindrücke, sondern gibt in verschiedenen Abschnitten auch eine Zusammenfassung der Literatur über bekannte einheimische australische Tierarten, wie über die berühmte Kaninchenplage und den Dingo. Daß der Nachdruck stark auf den Naturschutz ausgerichtet ist, braucht man bei diesem Verfasser kaum zu erwähnen. Der Titel des Buches ist etwas irreführend; es gewährt auch der australischen Vogelwelt einen breiten Raum. In dem Abschnitt über den Dingo vermißt man die Untersuchung von MACINTOSH, durch welche die Herkunft dieses bis heute noch einigermaßen rätselhaften Australiers stark aufgeklärt wird. Für Fachzoologen kann das Buch zur Orientierung nützlich sein. Besonders schön ist die Bebilderung.

A. C. V. VAM BEMMEL, Rotterdam

KOLAR, KURT: **Kontinent voll Kuriositäten — Tiere, Menschen und Probleme in Australien**. Wollzeilen Verlag, Wien—München—Basel, 1965. 248 S., davon 24 Bildseiten mit 54 Abb., 1 Karte, 24,80 DM, öS 149,—, sfr. 27,—.

Ein Australien-Buch, von dem jeder Leser profitiert — der Besitzer eines Wellensittichs ebenso wie der Zoologe, der sich mit Wirbeltieren befaßt oder auch der Leser, der sich lediglich gut unterhalten will.

Mehr noch als säugetierkundliches Wissen vermittelt der Verfasser ornithologische Tatsachen, darüber hinaus bringt er aber auch eine Unmenge an anderen interessanten und wissenswerten Dingen zur Sprache. Außer gut zu lesenden Berichten und einer „Geschichte“ der Känguruhs und anderer Beutler — auch solcher ohne Beutel — interessieren besonders die Schilderungen über Koalas und Kloakentiere. Während viele australische Faunenbürger wegen der strengen Ausfuhrbestimmungen in den anderen Erdteilen kaum zu sehen sind, obgleich sie — wie z. B. der Beutelteufel — gar nicht einmal selten zu sein brauchen, ist es indes nicht sicher, ob der tasmanische Beutelwolf noch in seiner Heimat vorkommt. Wohl fanden sich immer wieder Trittsiegel und Kot dieses Tieres, doch mehrere Suchaktionen, wohl zuletzt im Oktober 1963 und im April 1964, brachten nicht den gewünschten Erfolg, einen Beutelwolf vorübergehend zu fangen und zu fotografieren. Glücklicherweise sind Filmaufnahmen vorhanden, die das letzte in Gefangenschaft gehaltene Tier zeigen, das um 1930 im Zoo von Hobart/Tasmanien lebte.

W. KOURIST, Berlin

KNAUR, KÄTE, und RUPERTI, MARGA: **Schöne Hunde**, 2. Auflage. Albert Müller Verlag, Rüslikon-Zürich, Stuttgart, Wien 1966. 24,80 DM. 120 S. und 88 ganzseitige Abb. nach Originalaufnahmen auf Kunstdrucktafeln.

Die Zahl der Hundefreunde ist groß. Immer wieder sucht man nach einem Geschenkbuch. Der vorliegende Band ist gut geeignet. Er enthält prächtige, „ans Herz gehende“ Porträtaufnahmen verschiedener Hunderassen und einen sehr spritzigen Text, der mit Vergnügen zu lesen ist, selbst wenn er wissenschaftlicher Kritik nicht immer standhält. Die Mannigfaltigkeit der Verkleidung des Wolfes im Hund wird höchst anschaulich.

W. HERRE, Kiel

## BEKANNTMACHUNG

Die Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde 1967 findet in der Zeit vom 1. bis 5. Oktober 1967 in Bonn statt.

*Im Herbst 1966 erschienen:*

## **Das Meer - der größte Lebensraum**

*Eine Einführung in die Meereskunde und in die Biologie des Meeres*

Von R. E. COKER

Aus dem Amerikanischen übersetzt und bearbeitet von  
Dr. IRMTRAUT HEMPEL und Dr. GOTTHILF HEMPEL, Hamburg

1966 / 211 Seiten mit 136 Abbild. im Text und auf 16 Tafeln und 3 Tabellen / Leinen 28,— DM

Die Ozeanographie befindet sich überall in der Welt in einem schnellen Prozeß des Fortschritts und der Verwandlung. Ihren Fragen geht COKER in diesem Buch nach. In großer Anschaulichkeit zeigt er, von welchen Kräften das Leben im Meer bestimmt wird, welche tiefgreifenden Unterschiede zu den uns vertrauten Lebensbedingungen auf dem Lande bestehen und welche überwältigende Vielzahl von Organismen die großen Lebensgemeinschaften des Meeres umschließen. — Die deutsche Ausgabe ist durch Berücksichtigung neuer Forschungsergebnisse, durch die Aufnahme zahlreicher weiterer Abbildungen sowie durch die Erweiterung des Literaturverzeichnis bereichert worden.

## **Biologie der Meereshöhlen**

*Topographie, Faunistik und Ökologie eines unterseeischen Lebensraumes*

*Eine Monographie*

Von Prof. Dr. RUPERT RIEDL, Wien

1966 / 636 Seiten mit 350 Abbildungen, davon 22 farbig auf 16 Farbtafeln, und 30 Tabellen  
Leinen 186,— DM

Mit diesem Werk ist eine neue Form der Monographie eines marinen Lebensraumes geschaffen worden, nachdem die wissenschaftliche Taucherei die unmittelbare Anschauung der Erscheinungen des Meeresgrundes, sogar der unterseeischen Höhlengebiete, erlaubt. So konnte in kurzer Zeit aus einem gänzlich unerforschten einer der bestbekanntesten Lebensräume des Mediterran gemacht und zudem eine Brücke zwischen Meereskunde und Höhlenforschung geschlagen werden. Durch die Fülle und Geschlossenheit der mitgeteilten Ergebnisse sowie im Hinblick auf die mehr als 300 Textabbildungen und 16 einzigartigen Farbtafeln ist das Buch von elementarer Bedeutung für die Meeresbiologie.

## **Die Fische**

*Eine Naturgeschichte für Sport- und Berufsfischer,  
Aquarianer, Biologen und Naturfreunde*

Von J. R. NORMAN

In zweiter engl. Ausgabe bearbeitet von P. H. GREENWOOD D. SC., British Museum (Natural History). Deutsche Ausgabe bearbeitet und erweitert von Dr. KARL HEINZ LÜLING, Zoolog. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

1966 / 458 Seiten mit 21 Abbild. auf 10 Tafeln und mit 393 Zeichnungen / Leinen 44,— DM

NORMAN hat die Fische, einschließlich ihrer Anatomie, Physiologie und Biologie, nicht als Museumsstücke geschildert, sondern als lebendige Wesen in ihren Anpassungen und in ihren Umwelten. Er sah sie zudem im Rahmen des Naturganzen und zeigte ihre stammesgeschichtlich bemerkenswerte Stellung am Anfang der Wirbeltierreihe. Auf die von GREENWOOD nach dem Tode NORMANS weitergeführte Fassung gründet sich die vorliegende deutsche Ausgabe. Sie erschließt, von Dr. LÜLING um weitere wichtige Angaben erweitert, NORMANS im englischen Sprachraum weltweit verbreitetes Werk nun auch einem größeren Leserkreis im deutschen Sprachgebiet.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

# MAMMALIA DEPICTA

Eine Schriftenreihe, herausgegeben von Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE, Kiel,  
und Prof. Dr. M. RÖHRS, Hannover

Mammalia Depicta stellt eine Monographien-Serie über Säugetiere dar. Sie soll ermöglichen, das verstreute Linienwissen kritisch zu sichten und in biologischer Schau zusammenfassend darzustellen. Im Geiste moderner Systematik werden ferner Neubearbeitungen über geographische Variabilität und Stammesgeschichte einzelner Säugetierarten oder einander nahe verwandter Formen vorgelegt. Weiterhin wird die Serie Berichte über ökologische Fragen, über das Verhalten und die Soziologie von Säugetieren enthalten, um insbesondere die Erhaltung bedrohter Tierarten und damit auch den Naturschutz zu fördern.

*Als zweites Heft erscheint im März:*

## Der Blaubock

### *Hippotragus leucophaeus* (Pallas, 1766)

*Eine Dokumentation*

Von Dr. ERNA MOHR

1967 / Ca. 96 Seiten mit 53 Abbild. und 5 Tab. / Kunstdruckpapier / Kart. ca. 28,— DM

Mit dieser Veröffentlichung erscheint zum erstenmal eine geschlossene Dokumentation über den Blaubock, die erste von Menschen angelegte Artlandische Großwildart. Diese schöne Antilope wurde von den frühen Kolonisten am Kap als lautiiger Nahrungskonkurrent für ihr Vieh betrachtet und so nachhaltig verfolgt, daß ihre Art bereits um 1800 ausgelöscht war.

Später wurde der Blaubock nach dem Ableben der letzten Augenzeugen aus fehlender eigener Anschauung teils als *Hyndiform*, teils als Unterart der weiter nördlich lebenden Pferde- oder Roan-Antilope erklärt. Schon damals zeigte sich der in der Literatur herrschende Mangel an bildlichen Darstellungen nach lebenden oder frischtoten Blauböcken. Die wenigen in Museen besetzten Blaubock-Reste verminderten sich in der Folge auf vier montierte Stücke, auf ein paar Gehörne und einen Schädel, der erst 1949 wieder bekannt wurde und bisher wissenschaftlich noch nicht bearbeitet worden war.

Diesem unbefriedigenden Zustand zu ändern, ist Aufgabe der vorliegenden Veröffentlichung. Sie zeigt die beiden einzigen Darstellungen, die seinerzeit an Ort und Stelle nach dem Tier angefertigt wurden, und ermöglicht somit ein maßgebliches Urteil über die Form der noch vorhandenen vier aufgestellten Blauböcke. Photos aller bis heute erhaltenen körperlichen Reste ergänzen die alten Darstellungen und beschreibungen und erlauben es, durch Vergleich mit den beiden noch lebenden verwandten Arten — der Pferde- und der Rappan-Antilope — Ähnlichkeiten wie Verschiedenheiten der drei rezenten *Hippotragus*-Arten herauszuarbeiten und die artliche Selbständigkeit des Blaubocks sicherzustellen. Einem Register der bisher veröffentlichten roten und schwarzen Abbildungen des Blaubocks schließt sich ein umfangreiches Literaturverzeichnis an.

*Als erstes Heft liegt bereits vor:*

B. NYVIRALLI: Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich. 1966 / 85 Seiten mit 40 Abbild. und 13 Tab. / Kunstdruckpapier / Kart. 18,— DM

*In Vorbereitung sind unter anderem:*

H. RÖHREN: Die Rinder der Welt, *Bovina* · U. KUNKE: Zur Systematik und Biologie der Cervoiden · K. HEIDEN: Die Ducker, *Cephalophini* · W. HERRE: Phylogenie und Systematik der Tylopoda · F. HEIKINSCHAUS: Hasen und Wildkaninchen, *Leporidae* · W. SPIERTZ: Zur Anatomie und Systematik der Gürteltiere, *Dasypodidae* · E. T. HERNOV: Succession of Rodent Faunas During the Later Quaternary of Israel.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

S-ES-B[erlin]

C 22209 F

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN <sup>MUS. COMP. ZOOL.</sup>GESELLSCHAFT <sup>LIBRARY</sup>  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

MAY 16 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

Herausgegeben von

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — H. DÄHRKE, Berlin —  
W. HERRE, Kiel — K. HERTER, Berlin — J. KÄLIN †, Frei-  
burg/Schweiz — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZÁ, Flo-  
renz — H. NACHTSHEIM, Berlin — T. C. S. MORRISON-  
SCOTT, London — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THE-  
NIUS, Wien — W. VERHEYEN, Antwerpen — K. ZIMMER-  
MANN †, Ellenberg

Schriftleitung

E. MOHR, Hamburg — M. RÖHRS, Hannover

32. BAND · HEFT 2

April 1967



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

## Inhalt

Über den Beluga-Wal <i>Delphinapterus leucas</i> (Pallas, 1776) im Rhein bei Duisburg. Von W. GEWALT .. . . . .	65
White Whales in Netherlands Waters. By E. J. SLIJPER .. . . . .	86
Der Schwertwal — <i>Orcinus orca</i> (Linnaeus, 1758). Von W. SCHULTZ .. . . . .	90
Über das Calvarium eines Entenwals, <i>Hyperoodon ampullatus</i> (Forster, 1770), aus dem Hafen von Amsterdam. Von P. J. H. VAN BREE .. . . . .	103
Pottwale an den deutschen Nordseeküsten. Von E. MOHR .. . . . .	107
Maritime Säugetiere in den Kulturen des Alten Orient. Von B. BRENTJES .. . . . .	114
Schriftenschau .. . . . .	125

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

**Herausgeberschaft und Schriftleitung:** Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

**Manuskripte:** Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

**Sonderdruck:** An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

**Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks und der photomechanischen Wiedergabe, sind vorbehalten.** Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für Photokopiergebühren beim Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V., Frankfurt/Main, Gr. Hirschgraben 17/19, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von 0,30 DM zu verwenden.

**Erscheinungsweise und Bezugspreis:** Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 82,— DM zuzügl. aml. Postgebühr. 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: 17,10 DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.  
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

MAY 16 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

# Über den Beluga-Wal *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776) im Rhein bei Duisburg

Von WOLFGANG GEWALT

Aus dem Tierpark Duisburg

Eingang des Ms. 7. 11. 1966

Nie zuvor dürfte einem Wildsäugetier eine so anhaltende weltweite Publizität zuteil geworden sein wie jenem Weißwal, der erstmals am 18. Mai 1966 im Rhein bei Duisburg entdeckt worden war. „TIMES“, „PRAWDA“, „SPIEGEL“ oder „NEW YORK HERALD TRIBUNE“ berichteten gleichermaßen über die Irrfahrten des Tieres in Europas berühmtem Strom, da das Interesse am Geschick des so weit südwärts verschlagenen Polargeschöpfes keineswegs auf Zoologen beschränkt blieb.

Daß sich um unsere Versuche, die Beluga einzufangen, lebhaft Polemiken entwickelten, konnte dabei nicht ausbleiben; da es für die Bezieher der ZfS aber nicht neu ist, daß sich Wildtiere nur ausnahmsweise freiwillig in Zoogewahrsam begeben, vielmehr fast immer unter Anwendung mehr oder weniger gewaltsam erscheinender Methoden gefangen werden, erübrigt es sich, hierauf einzugehen. Nachdem nach wochenlangem Umherirren des Weißwales sein unversehrtes Zurückgelangen ins Meer recht unwahrscheinlich geworden war, konnte ihm das DELPHINARIUM des Duisburger Tierparks, das sich als geräumig genug für die Unterbringung von 8 *Tursiops truncatus* gleichzeitig erwiesen hat, zweifellos bessere Lebensmöglichkeiten bieten als der verkehrsreiche Rhein, über dessen heutigen Verschmutzungsgrad die untenstehende Tabelle unterrichtet. — Ich beschränke mich im folgenden auf die zoologischen Aspekte des Phänomens „Beluga im Rhein“, das ich vermutlich intensiver und unmittelbarer beobachten konnte als viele andere<sup>1</sup>.

Seit Jahrhunderten sind Beispiele überliefert, wonach nicht nur Robben, sondern gelegentlich auch Wale als „Irrgäste“ weit ins Binnenland verschlagen werden können. Für die Beluga als eine bevorzugt Küstengewässer und Flußmündungen bewohnende Art ist das Aufwärtswandern in Strömen nicht ungewöhnlich, vielmehr gilt dies allein für die Tatsache, daß sich im vorliegenden Fall ein Weißwal so beträchtlich weit von seinem natürlichen Verbreitungsgebiet entfernt hatte. Mit dem fast ausgerotteten Grönlandwal (*Balaena mysticeta* L.) und dem — wie die Beluga zur Familie Monodontinae zählenden — Narwal (*Monodon monoceros* L.) ist *Delphinapterus* die am eindeutigsten auf die Nordmeere beschränkte Cetacee. Sein Areal ist zirkumpolar und umfaßt nach v. d. BRINK (1957), NORMAN/FRASER (1963), WALKER (1964) und an-

<sup>1</sup> Im Zusammenhang mit meinen Bemühungen, die Beluga mit einer „Fangmannschaft“ von Tierpflegern und Handwerkern des Duisburger Tierparks aus dem Rhein zu bergen, bin ich von so überaus vielen Seiten mit Rat und Tat unterstützt worden, daß ich meinen Dank nur zum kleinsten Teil an dieser Stelle abstatten kann. Er gilt besonders dem Aufsichtsrat der Duisburger Tierpark AG für manch wichtige Vermittlung und Beratung, Herrn Branddirektor FROSCHE und dem Direktor der Wasserschutzpolizei des Landes Nordrhein-Westfalen, Herrn Dr. JÜLICHER, für ihr unermüdetes Interesse und die Mitwirkung von Booten und Bootsbesatzungen; desgleichen einer Pioniereinheit der Bundeswehr für ihren ungewöhnlichen Einsatz. Wichtig war daneben die Hilfe zahlreicher Privatpersonen, die mit Fahrzeugen und Gerät aushalfen. Herrn Dr. Ad. KLEINSCHMIDT, Stuttgart, und Herrn Prof. Dr. H. HEDIGER, Zürich, verdanke ich willkommene sachliche Informationen, die kollegiale Haltung der Herren Prof. Dr. H. DATHE, Berlin, Dr. ENCKE, Krefeld, Prof. Dr. Dr. B. GRZIMEK, Frankfurt, und Dir. H. und L. HECK, München, war mir von großem Wert. — Frau Dr. E. MOHR, Hamburg, hat mich bei Abfassung des vorliegenden Berichtes in freundlichster und umfassendster Weise mit Hinweisen und Quellenmaterial versorgt, z. T. in Übersetzungen skandinavischer und niederländischer Texte.

deren Autoren Spitzbergen, Barents-See, Nordkap, Finnmarken mit Varanger-Fjord, Murmansk-Küste, Weißes Meer, Nowaja Semlja, Kara-See und anschließende Küstenregion ostwärts bis Neusibirische Inseln, Golf v. Anadyr, Ochotskisches Meer, Alaska-Küste mit Kodiak-Insel, Hudson-Bay, Baffin-Bay, Davis-Straße, Neufundlandküste mit St.-Lorenz-Golf, Ost-Grönland, Jan Mayen und Island.

Nimmt man Island als Ort des nächstgelegenen Vorkommens an und setzt eine annähernd gerade Reiseroute voraus, so mußte die Duisburger Beluga rund 2000 km lang Südostkurs geschwommen sein, um im Rhein bei Bad Honnef auf etwa  $50^{\circ} 38'$  n. Br. einen der südlichsten Punkte zu erreichen, die jemals im europäischen Raum für das Auftreten von *Delphinapterus leucas* registriert wurden. Die flußaufwärts zurückgelegte Strecke betrug ziemlich genau 400 km.<sup>2</sup>

Selbst in weit nördlicheren Teilen Europas waren Beluga-Wale zuvor nicht eben häufig zu beobachten. Aus Norwegen berichtet WOLLEBACK (1921) von *Delphinapterus* als einem hochnordischen Tier, das sich „... an unseren nördlichsten Küsten zeigt. In einzelnen Jahren kommt es ganz in den Kristiana-Fjord (= Oslo-Fjord. Verf.) hin-



Abb. 1. Das Verbreitungsgebiet von *Delphinapterus leucas* (PALL.) (Zeichnung: Dr. W. GEWALT)

ein.“ Nach FREUND (1932) drangen Belugas vornehmlich in sehr strengen Wintern in den Oslo-Fjord ein, und zwar sollen sie dort 1903 zu Hunderten gefangen worden sein. Für die Britischen Inseln ist das Auftreten von Weißwalen nach NORMAN/FRASER (1963) während der vergangenen 140 Jahre weniger als ein dutzendmal (nach FREUND [1932] neunmal zwischen 1913 und 1926) verbürgt; die letzte von ihnen genannte Beobachtung betrifft ein junges, noch dunkelgrau gefärbtes Männchen von 2,39 m Länge, das 1932 bei Stirling im Firth of Forth gefangen wurde. Der Fangplatz liegt nach FRASER (1964) 25 Meilen binnenwärts der Brücke. Aus der gleichen Bucht bzw. Flußmündung wird von THORBURN (1921) schon für das Jahr 1815 über die dreimonatige Gastrolle einer Beluga berichtet, welche dann im Juni von Fischern getötet wurde. Bei BREHM (1915) heißt es darüber: „So hatte man im Jahre 1815 Gelegenheit, mehrere Monate lang eine ziemlich erwachsene Beluga zu beobachten, die sich ... lustig im Golfe von Edinburg umhertrieb, täglich mit der Flut nach aufwärts zog, mit der Ebbe wieder ins Meer zurückkehrte und sich so vertraut machte, daß die Bewohner

<sup>2</sup> Noch weiter, nämlich bis Worms, soll ein als „Meerungeheuer“ beschriebener Wal unbekannter Spezies im Jahre 1689 gelangt sein. Ein Brautfisch ist 1885 (lt. Deutsche Jagd-Ztg. vom 12. 2. 1920) nur bis Emmerich vorgedrungen.



Edinburgs zum Golfe herauskamen, um sie zu betrachten. Leider wurde dem nordischen Fremdling sein Vertrauen schlecht vergolten: Die Fischer . . . stellten ihm mit allem Eifer nach . . . Dank seiner großen Geschwindigkeit und Geschicklichkeit entging er lange der Verfolgung, endlich machte das tückische Feuergewehr seinem Leben ein Ende.“ An weiteren Funden führt THORBURN auf: 2 nichterwachsene Exemplare sollen 1793 im Pentland Firth westlich Thurso (Nordschottland) gestrandet sein; im Oktober 1845 ein Exemplar bei Aukerry (Orkney-Inseln), im Juni 1878 eines bei Loch Etive (Argyll/Westschottland) festgestellt. Eine weitere Beluga verfang sich 1879 mit der Fluke zwischen den Pfosten eines Stellnetzes „near the little Ferry, Sutherland“. Im August 1880 ein Weißwal im Kyle of Tongue, 1884 einer bei Dunbeath (beide Nordschottland). — Auf englischem Gebiet wurde das Tier noch seltener gefunden: Eines ist im Juni 1903 in der Tyne-Mündung, ein zweites im gleichen Jahr in der Ouse (Yorkshire) bei Moreby erbeutet worden.

HAINARD (1949) teilt mit, daß sich Delphinapterus außer nach Schottland auch ins Kattegatt verirre, und MOHR (1931) erwähnt als dänischen Fund ein 1903 bei Kolding und Helsingör beobachtetes Stück; möglicherweise handelt es sich bei dem 1903 bei Alnor (Flensburger Förde) erbeuteten — juvenilen — Tier, dessen Skelett sich im Altonaer Museum befindet, um das gleiche Exemplar.

In „De fossiele en recente Cetacea van Nederland“ führt VAN DEINSE (1931) den Weißwal nicht auf und läßt ihn auch in einem die Jahre 1939 bis 1946 betreffenden, 20 Walarten behandelnden Formular fehlen (MOHR, 1966 in litt.). FREUND (1932) meldet für Holland ebenfalls Fehlanzeige.

Wie Prof. SLIJPER in der Diskussion meines Referates auf der 40. Hauptversammlung der DGS zu Amsterdam mitteilte, liegt eine zuverlässige Weißwal-Beobachtung aus niederländischen Gewässern für Anfang Juni 1965, eine nicht völlig gesicherte außerdem für die 2. Hälfte des Jahres 1964 vor.

„In deutschen Gewässern ist er bislang nicht beobachtet worden“ heißt es bei SCHÄFF (1911) über den Beluga-Wal, während HECK (1915) ein im Jahre 1908 „nach wochenlanger Verfolgung“ im Memeler Tief erlegtes Exemplar anführt. Gelegentliches Vorkommen in der Ostsee — ohne nähere Fundangaben — wird bei NORMAN/FRASER (1963) und WALKER (1964) erwähnt; v. d. BRINK (1957) nennt „ . . . Ostsee bis Estland und Finnland, . . . einmal Frankreich (Nantes), einmal Elbmündung.“ JAPHA (zit. bei FREUND, 1932) vermerkt 8 Ostseefunde.

Die aus fast allen Irrläufer-Beobachtungen ersichtliche Bevorzugung von Buchten, Fjorden, Flußmündungen u. ä. gilt — wie erwähnt — ebenso für die eigentlichen Wohngewässer des Tieres. Eine Karte VLADYKOV (1946) zeigt z. B., daß sich ein bestimmter, ostkanadischer Weißwalbestand das ganze Jahr hindurch in einem etwa 170 Meilen langen, relativ schmalen Mündungsabschnitt des St.-Lorenz-Stromes konzentriert; während der Sommermonate findet zwar ein teilweises Ausschwärmen in den breiteren St.-Lorenz-Golf hinein statt, doch auch dies nur dicht unter den Ufern bis etwa zur Höhe der Ostspitze von Anticosti-Insel. Das bei NORMAN/FRASER (1963) erwähnte Vordringen der Art bis Quebec ist angesichts dieser Verhältnisse nicht überraschend. — Im Yukon wurde 1863 ein Tier bei Nulato erbeutet, wobei die bei NORMAN/FRASER mit 700 Meilen angegebene Entfernung bis zur Küste allerdings etwas hoch gegriffen scheint. Daneben ist das Einwandern von Belugas in Churchill-River (WALKER, 1964) und Ob bis zur Irtyschmündung (BREHM, 1915) bekannt. Der Weißwalbestand im Bering- und Ochotskischen Meer ist nach ARSENYEW (1939) — zit. bei KRUMBIEGEL (1955) — im Sommer in drei Herden aufgeteilt, die an die Mündung von Amur und Anadyr ziehen; im Herbst wandern die Tiere nach unbekanntem Winterquartieren und kehren im Frühjahr zurück.

Über regelmäßige, herdenweise Wanderungen gerade dieser Walart liegen zahlreiche Angaben vor, wobei die Ursachen der Zugbewegungen verschiedene sein können.

Südwärts gerichtete Reisen längs der norwegischen Küste werden, wie erwähnt, mit strengen Wintern im Zusammenhang gebracht. Auch an der Küste von Süd-Grönland bemerkt man die Beluga nach BREHM (1915) nur in den Wintermonaten; spätestens im Juni verläßt sie die Küste südlich des 72. Grades, um sich in die Baffin-Bay und an die westlichen Küsten der Davis-Straße zu begeben. Im Oktober begegnet man ihr auf der Wanderung nach Westen, und zwar erscheint sie oft in Scharen von mehreren tausend Stück unter dem 69. Grade, Anfang Dezember unter dem 64. Grade und etwas später unter dem 63. Grade. Auf dieser Strecke hält sie sich in allen Buchten Südgrönlands während der ganzen Winterszeit auf, begibt sich aber schon Ende April/Anfang Mai langsam wieder nordwärts.

Die nach FREUND (1932) im nördlichen Atlantik überwinternden Populationen sollen im Frühjahr ostwärts wandern, wobei sich Männchen und Weibchen in gesonderte Schwärme teilen. Im Zusammenhang mit dem Rückgang der Beluga-Bestände bei Spitzbergen bemerkt COLLETT (zit. bei NORMAN/FRASER, 1963), daß die Tiere Jahr für Jahr weiter nach Osten ziehen, um einen ruhigen Platz für die Fortpflanzung zu finden. Wanderbewegungen im Zusammenhang mit der Nahrungssuche werden bei KRUMBIEGEL (1953) erwähnt; danach sollen die Belugas „Tintenfischschwärmen“, „laichenden Fischschwärmen“, im Ochotskischen Meer insbesondere den Lachsherden folgen. OGNEW (1951) schreibt: „Vom Weißwal (*Delphinapterus leucas* Pall.), der die sibirische Küste entlangstreicht, ist es bekannt, daß die Nahrung die Hauptursache seines Wanderns ist. So wird der Julizug des Weißwales nach den Dickson-Inseln durch die reichen Fischvorkommen (*Omul/Coregonus autumnalis*, Meerforelle, *Nelma/Stenodus*) und Lodden bedingt. Der Zug Ende August hängt mit der Unzahl Quallen und Rippenquallen zusammen, die zu dieser Zeit auftreten.“ Dagegen fand VLADYKOV (1946) im St.-Lorenz-Golf keine eindeutigen Zusammenhänge zwischen Fisch- und Belugakonzentrationen.

Welche Umstände den „Duisburger Weißwal“ im Mai/Juni 1966 so weit süd- und rheinaufwärts geführt haben, ist nicht zu entscheiden; fest steht nur, daß weder ein Ausweichen vor besonderer Kälte noch ein besonderes Nahrungsangebot als Ursachen in Betracht kommen. Das Tier verhielt sich schon dadurch ungewöhnlich, daß es *allein* auftrat, obwohl gerade *Delphinapterus* von allen Autoren als eine sehr gesellige Art beschrieben wird, die in Schulen von 5 bis 10, nach BREHM (1915) sogar „in ungeheuren Scharen“ auftritt. Wie schon oben vermerkt und auch von SLIJPER (1962) hervorgehoben wurde, sind die Schulen bei Weißwal häufig nach Geschlechtern getrennt, wie es unter den Cetaceen sonst noch bei *Orca* und möglicherweise bei *Phocoena phocoena* üblich sein soll. — „Versprengte“, weit außerhalb des natürlichen Aufenthaltsgebietes ihrer Art oder Population auftretende Einzeltiere pflegt man als „Irrgäste“ oder „Irrläufer“ zu bezeichnen; vielfach sind sie durch bestimmte Defekte, durch Ausfälle in der Orientierung, durch besondere Luft- oder Wasserströmungen, Naturkatastrophen, durch Ausgestoßenwerden aus dem Herdenverband o. ä. in ihre anormale Situation geraten. Gerade in bezug auf so intelligente Tiere wie Wale und Robben rät E. MOHR (in litt.) mit dem Gebrauch des Begriffes „Irrläufer“ jedoch zur Vorsicht, da hier sehr wohl auch das Vorhandensein einer gewissen „tätigen Entdecker-Neugier“ denkbar sei. Neben dem Gros der „Stubenhocker“ möge es auch bei ihnen „Wandervögel“ geben wie z. B. jene Walrosse, die bis in die Ostsee kämen und in der ganzen Nordsee hin und wieder als „Irrgäste“ auftreten; der einst elbaufwärts bis zur böhmischen Grenze vorgedrungene Seehund habe z. B. bestimmt an der Strömung fühlen können, daß er sich immer weiter von der See entfernte. — Wenigstens das Letztere wird man auch der Beluga im Rhein zubilligen können, zumal sie einer Art angehört, für die das zeitweilige Einwandern in Ströme Lebensgewohnheit ist.

Wie ich von SLIJPER anlässlich der Hauptversammlung der DGS in Amsterdam im Oktober 1966 erfuhr (s. den Aufsatz von SLIJPER auf S. 86 dieses Heftes), sind gerade

in neuester Zeit in vermehrtem Umfang Berichte über Beluga-Beobachtungen in europäischen Küstengewässern eingegangen (vgl. auch den Fund vom Umea S. 84), so daß augenblicklich vielleicht ein etwas allgemeinerer „Trend“ zu Südwärts-Wanderungen bei *Delphinapterus* vorliegt.

Auf eine interessante Möglichkeit der Herkunft des Duisburger Weißwals machte mich schließlich Herr J. TIEBOR/AQUATICS INT. aufmerksam. Nach seinen — auch von anderen Seiten bestätigten — Angaben geriet im Juni 1965 nahe der Britischen Inseln ein von Nordamerika kommendes Schiff in Seenot, das als Decksladung außer einigen Delphinen auch 4 Weißwale, sämtlich für ein englisches Ozeanarium bestimmt, mitführte. In dem schweren Wetter ging die gesamte Ladung über Bord, nur einer der Weißwale wurde mit gebrochener Schwanzwirbelsäule später wieder eingefangen.<sup>3</sup> Es ist durchaus denkbar, daß der Duisburger Wal einer der drei übriggebliebenen „Schiffbrüchigen“ war.<sup>4</sup>

Die erste Meldung über das Auftauchen des Wales erhielt der Duisburger Tierpark am 18. 5. 1966 von der Ruhrorter Zentrale der Wasserschutzpolizei, und zwar mit der Bitte, das im Rheinabschnitt bei Neuenkamp gesichtete Tier in Augenschein zu nehmen und zu identifizieren. Ich erfuhr hiervon erst gegen 9.30 Uhr bei meiner Rückkehr von der Morgenrunde. Trotz der Skepsis, die sich schon nach wenigen Jahren tiergärtnerischer Praxis gegenüber im Zoo eingehenden Sensationsmeldungen über „entsprungene, exotische“ Tiere einzustellen pflegt, klang der Bericht so überzeugend, daß ich — zusammen mit unserem kaufmännischen Direktor O. SPRUNCK — sofort zum sog. Parallelhafen fuhr, wo uns ein Boot der Wasserschutzpolizei erwartete. Dies trug uns nur wenige hundert Meter weit auf die Mitte des Rheines hinaus, bis wir etwa auf



Abb. 2. Der Wal direkt unterhalb der Bordwand unseres Schiffes (Photo: UPI)

<sup>3</sup> Dieses Tier lebte dann trotz seiner schweren Verletzungen noch 4 Monate lang an seinem Bestimmungsort in Gefangenschaft, was für die Lebensfähigkeit der Art spricht.

<sup>4</sup> Nach anderer Darstellung sind 3 Weißwale des Transportes gestorben und ins Meer geworfen worden.

Höhe von Stromkilometer 777<sup>5</sup> den weißen Rücken des Wales vor uns aus dem dunkelbraunen Wasser auftauchen sahen; die Schiffer B. ALBRECHT und W. DEHTELEVS, die den Wal am Morgen des 18. Mai von Bord des Motorschiffs „Medina“ bei Stromkilometer 778,5 erstmals gesichtet hatten, waren in einem anderen Boot als „Führungshalter“ bei dem Tier geblieben, so daß das Auffinden keine Schwierigkeiten machte. Übrigens berichteten sie, der Wal sei schon am 15. Mai einmal von einem holländischen Schiff aus bei Nijmegen gesehen worden, ohne daß diese Beobachtung in der Öffentlichkeit bekannt wurde.

Der Wal ließ uns leicht auf 3 m und weniger herankommen, und es geschah mehrmals, daß das Schiff — in die Abtauchbewegung des Tieres hineinlaufend — dieses am Rücken berührte. Ich nahm daher an, daß der Wal bereits geschwächt bzw. nicht mehr



Abb. 3. Nur ausnahmsweise wird — wie hier — die Fluke sichtbar (Photo: KRÜPFGANZ)

ganz intakt sei, doch handelte es sich anscheinend nur um eine besonders ausgeprägte, anfängliche Vertrautheit; im Laufe der Zeit wurde er wesentlich scheuer und hielt weitaus größere Distanz zu uns.

Der Rücken und ein Teil des Oberkopfes waren das Einzige, was wir jetzt und in den kommenden Wochen jemals von dem Tier außerhalb des Wassers sahen, dazu kam noch zwei- oder dreimal die Fluke bei einem besonders kräftigen Abtauchmanöver. Der Rücken geriet bei den fast spritzerlos rollend-gleitend ausgeführten Atemhol-Bewegungen meist nur 15 bis 20 cm, selten einmal 30 bis 40 cm hoch aus dem Wasser, der Kopf nie so weit, daß Auge oder Maulspalte sichtbar geworden wären.

Trotz der hellen, bald elfenbein-, bald geradezu bläulichweiß erscheinenden Farbe war die Beluga im dunkelbraunen Wasser des Rheines unsichtbar für uns, sobald sie sich tiefer als etwa 60 cm unter der Oberfläche befand; vom Luftschiff aus blieb sie noch unter einer Wasserschicht von schätzungsweise 100 cm erkennbar. Die Gesamtlänge

<sup>5</sup> Die „Stromkilometer“ des Rheins werden vom Meßpunkt 0 bei Konstanz in Richtung Mündung gezählt.

betrug etwa 4,20 m, die Breite der Fluke 80 cm. Nach BREHM (1915) werden erwachsene Weißwale 4 bis 6 m, nach KELLOGG (1940) 12 bis 14 Fuß, nach v. d. BRINK (1957) bis 5,50 m lang. NORMAN/FRASER (1963) geben 3,70 bis 4,30 m als Durchschnittslänge an, und zwar sollen die Weibchen bereits als Zweijährige — nach WALKER (1964) erst im dritten Sommer ihres Lebens mit 2,75 m Länge — geschlechtsreif sein.

Die von VLADYKOV (1944) im St.-Lorenz-Strom untersuchten Stücke waren im Höchstfall nur etwas über 14 Fuß lang, doch sollen dort früher auch solche von 17 bis 19 Fuß gefangen worden sein. Als Rekord gilt ein im Juni 1928 in der Ungava-Bay (Hudson-Straße) erlegtes Exemplar, dessen Länge mit 28 Fuß angegeben wird.

Das Gewicht des Duisburger Wales ist in den zahlreichen Presseberichten meist auf 35 Zentner taxiert worden, was aber zweifellos um das Doppelte zu hoch gegriffen war; für erwachsene Belugas, deren Umfärbung vom grauen (auch schwarzen), später gefleckten oder gelben Jungstadium in das Reinweiß der Adulten erst mit 4 bis 5 Jahren erfolgt, geben WALKER (1964) 225 bis 675 kg, andere Autoren nur bis zu 400 kg an. Die von VLADYKOV (1944) ermittelten Gewichte reichen von 185 bis 2981 Pfund.

Auf der linken Rückenseite des Tieres, kurz vor dem Ansatz des niedrigen „Kammes“, der bei *Delphinapterus* die Rückenfinne vertritt, waren 8 lochförmige Verletzungen mit aufgewulsteten Rändern sichtbar — wahrscheinlich Einschüsse kleinkalibriger Feuerwaffen auf diese einzige „Zielfläche“, die bei der normalen Schwimmweise regelmäßig dargeboten wurde; bei zwei tiefen Schrammen direkt über der Vorderrückenmitte dürfte es sich um Streifschüsse oder Spuren von Schiffskielen, Bootshaken o. ä. gehandelt haben (Abb. 2, 5).

Der aus dem Wasser ragende Teil des Körperprofils war nicht nur durch den ein wenig höckerigen Rückenamm, sondern durch die Gesamtform charakteristisch: Etwa auf der Höhe, in welcher bei Fischen die Seitenlinie zu finden ist, wölbten sich die Flanken mit einem zwar abgerundeten, aber deutlichen „Absatz“ nach außen, ähnlich



Abb. 4. Die Beluga vom Luftschiff aus gesehen (Photo: KUHNIGK)



Abb. 5. Ein niedriger, höckeriger Kamm vertritt bei *Delphinapterus* die Rückenfinne; zu beachten auch die „Seitenwülste“ in der Schulterregion (Photo: WÜBBENHORST)

wie die bei Kriegsschiffen Anfang dieses Jahrhunderts üblichen Torpedoschutzwülste. Der Kopf war durch einen ausgeprägten Halsabschnitt vom Rumpf abgesetzt — eine in dieser Form nur wenigen Cetaceen zukommende Besonderheit,<sup>6</sup> der wohl an erster Stelle zu verdanken war, daß die Beluga auch von dem zahlreichen Laienpublikum kaum einmal irrtümlich als „Fisch“, sondern als Säugetier angesprochen worden ist. Ihre Erscheinung wurde eher als robben- denn als walartig empfunden.

Das Tier umspielte unsere verschiedenen Fahrzeuge zwar nicht nach Delphinweise, wozu ihm trotz seiner großen Biegsamkeit die Beweglichkeit fehlte; es hielt aber oft einen gewissen lockeren, vielleicht neugierbedingten Kontakt zu kleinen, nicht zu geräuschvollen Booten, solange es von diesen nicht direkt bedrängt wurde. Auf den Flußstrecken, auf denen wir mit dem Wal zu tun hatten, beträgt die Breite des Rheins zwischen 400 und 800 m, die Tiefe in Strommitte etwa 8 m; die Strömung versetzt ungefähr 6 bis 8 km pro Stunde. Sich selbst überlassen, bevorzugte es die Beluga, parallel zum Ufer dicht unter Land zu schwimmen, je nach Wassertiefe nicht weiter als 6 bis 10 m von der Böschung entfernt. Die zur Flußmitte vorspringenden, aus Steinen o. ä. errichteten Buhnen — „Kribben“ genannt — wurden in knappem Bogen umrundet. Die Schwimgeschwindigkeit in ruhigen Stromstrecken oder Buchten betrug 4 bis 8 km/h, solange das Tier nicht beunruhigt wurde bzw. kein eigentliches „Ziel“ zu haben schien; die zahlreichen Schaulustigen, die die Rheinufer säumten, konnten dann zu Fuß mit ihm Schritt halten. In wechselnder Folge schaltete die Beluga jedoch auch raschere „Reise“-Strecken mit stundenlang beibehaltenem Kurs ein, wobei ihre Geschwindigkeit — sogar stromauf — zeitweilig 10 bis 15 km/h, stromab über 20 km/h erreicht. KELLOGG (1940) bezeichnet *Delphinapterus* als „a fast swimmer, attaining a speed of at least six miles an hour, and readily outdistances the Narwhale“;

<sup>6</sup> *Inia geoffrensis* vermag ihren Kopf sogar seitlich zu drehen! (s. MOHR, 1964).

VLADYKOV (1944) bemerkt demgegenüber: "le Béluga n'est pas un nageur rapide" und gibt die gewöhnliche Geschwindigkeit mit 6, in Ausnahmefällen allerdings mit 8, 9, 10 und mehr Meilen pro Stunde an; v. d. BRINK (1957) gibt ca. 10 km/h als Höchsttempo an. Die vom Duisburger Exemplar in einem Zuge zurückgelegten Strecken waren nicht unbedeutend: Auf dem Rückweg zum Meer wurde z. B. am 15./16. 6. 1966 innerhalb von 24 Stunden eine Distanz von rd. 200 km — stromabgehend — durchgemessen, wobei mit ziemlicher Sicherheit 9 bis 10 Stunden für die nächtliche Schlafpause abzuziehen sein dürften.

Bei ungestörtem ruhigen Schwimmen tauchte das Tier zum Atemholen zwei bis viermal dicht hintereinander auf und blieb dann zwei bis drei Minuten lang unter Wasser, um nach einer Strecke von etwa 140 bis 200 m aufs Neue an der Oberfläche zu erscheinen. Beim Atemwechsel war ein mäßig lautes Prusten — nicht stärker als das übliche Schnaufen von See-Elefanten oder anderen großen Robben — zu hören. Selten wurde eine Blaswolke, 70 cm hoch in der Form eines schlanken Kegels, sichtbar. Das in der Literatur viel zitierte Atemgeräusch, „das man mit dem schwachen Brüllen eines Ochsen vergleichen kann“, war niemals zu vernehmen; auch GRZIMEK (1966) hat es — wohl bei den New Yorker Belugas — nicht kennengelernt. Unsere Erwartungen hinsichtlich sonstiger Lautäußerungen dieses als stimmfreudigster aller Wale geltenden, von den Seeleuten "sea-canary" genannten Tieres blieben ebenfalls unerfüllt: Das verheißene Zwitschern, Pfeifen und Rufen — SLIJPER (1958) zitiert als russisches Sprichwort „er schreit wie eine Beluga“ — wird von den Tieren vermutlich mehr im Herdenverband gebraucht.

Die oben genannten Tauch- und Atemholffrequenzen änderten sich wesentlich, wenn

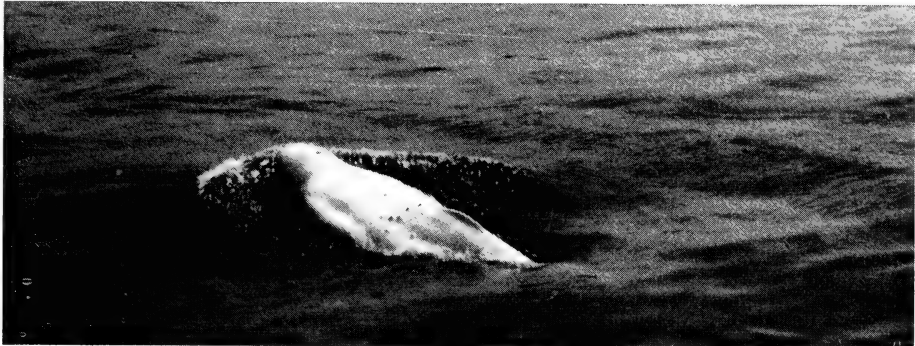


Abb. 6. Verletzungen auf dem Walrücken, vermutlich Ein- und Streifschüsse. — Auf dem Oberkopf ist das geöffnete Atemloch zu erkennen (Photo: PAETZOLD)

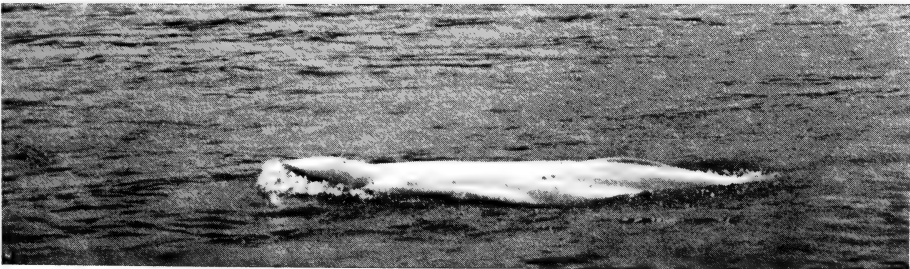


Abb. 7. Wenn der Wal querab vorbeischwimmt, wird der Halseinschnitt besonders augenfällig (Photo: WÜBBENHORST)

der Weißwal beunruhigt bzw. verfolgt wurde. Die Pausen zwischen dem Erscheinen an der Oberfläche dauerten dann 15, 45, ja sogar über 70 Minuten, und die währenddem unter Wasser zurückgelegten Strecken maßen mehrere Kilometer. Das Tier war in diesen Fällen offensichtlich bestrebt, beim Blasen möglichst wenig vom Körper zu zeigen und mit ein- bis zweimaligem Auftauchen pro Atemwechsel auszukommen. Sicherlich haben wir – zumal bei unruhigem Wetter, wenn der Rhein von vielen kleinen Wellen, Windstreifen und Schaumkronen bedeckt war – manche der kaum sekundenlang währenden Auftauchmanöver übersehen; Beobachtungen an bestimmten Buchten oder völlig ruhig liegenden Baggerlöchern, in die sich das Tier gelegentlich zurückzog,

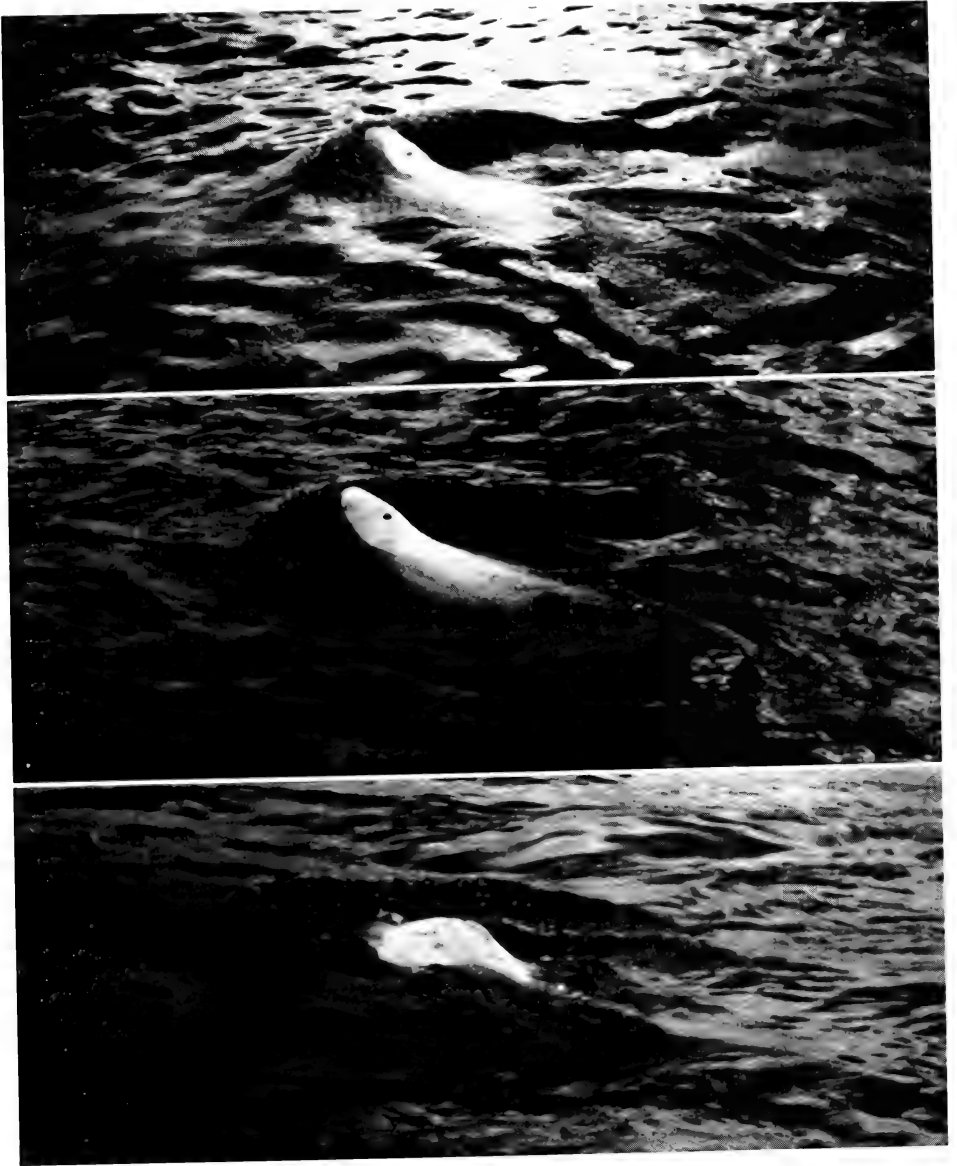


Abb. 8. 3 Phasen der Atemhol-Bewegung (Photo: Dr. W. GEWALT)





Abb. 9. Zahme Weißwale im New Yorker Aquarium (Photo: Prof. Dr. E. Schütz)

zeigten aber, daß dieses tatsächlich länger als eine Stunde getaucht bleiben konnte. Dies ist um so erstaunlicher, als die von VLADYKOV (1944) am reichen Weißwalbestand der St.-Lorenz-Strommündung gesammelten Beobachtungen besagen, daß gejagte Tiere dort nur ausnahmsweise länger als 15 Minuten tauchten. Von einem etwa 10 Meilen schnellen Boot verfolgt, waren Männchen schon nach 10 bis 15 Minuten, Weibchen nach etwa doppelt so langer Zeit ermüdet. Ungestörte Belugas sollen zum Atmen "très souvent" an der Oberfläche erscheinen und nur für jeweils 5 bis 10 sek unter Wasser bleiben.

Mit Einbruch starker Dunkelheit — zwischen 21.00 und 22.00 Uhr — suchte die Beluga einen stillen Uferplatz für die Nachtruhe auf; ob sie sich dazu schon früher angeschiedt hätte, falls sie nicht bis zum Schwinden des Tageslichtes von Booten umkreist worden wäre, weiß ich nicht. Daß sie nachtsüber tatsächlich inaktiv war, jedenfalls nicht wanderte, fanden wir regelmäßig dadurch bestätigt, daß sie am nächsten Morgen meist nur wenige hundert Meter von der Stelle aufzufinden war, wo wir sie am Abend zuvor verlassen hatten; erst gegen 8.00 Uhr zog sie weiter. Bei den verschiedenen als Übernachtungsplatz genannten „Baggerlöchern“ handelt es sich um landeinwärts der Rheinufer ausgehobene, jetzt wassergefüllte Kiesgruben von beträchtlichem, wohl stets mehrere Hundert Meter breitem Durchmesser. Mit dem eigentlichen Strombett stehen sie durch eine oder mehrere „Hafeneinfahrten“ in Verbindung. Die Sohle der Baggerlöcher liegt in den meisten Fällen erheblich tiefer als der Grund des Rheinstromes, und der schlafende Wal, den das Süßwasser schlecht trägt, würde hier ohne Schwimmbewegungen besonders tief absinken und zum Atemschöpfen besonders hoch steigen müssen. Ich nehme daher an, daß er in völliger Dunkelheit günstigere Flachwasserpartien an Sandbänken oder Bühnen der Einfahrten aufsuchte, gerade so wie die *Tursiops* unseres 3,50 m tiefen DELPHINARIUMS nachts mit Vorliebe in der nur 1,20 m Wasserstand aufweisenden „Schleuse“ vor Anker gehen. Hierhin deutet

auch eine Beobachtung vom 2. 6. 1966: Als uns die Armada der mit Presse-, Funk- und Fernsehreportern besetzten, z. T. ziemlich großen und geräuschvollen Schiffe kurz nach 21.00 Uhr verlassen hatte, erhielt ich Gelegenheit, auf ein flaches weißes Sportboot von kaum 4 m Länge umzusteigen. Schon bald hatten wir wieder Kontakt mit dem Wal, der tagsüber recht scheu gewesen war, sich jetzt aber von selbst näherte und uns in einem Abstand von wenigen Metern fortgesetzt umkreiste; wenn wir ihm nachfuhren, wich er aus, hielten wir das Boot mit leisen Paddelschlägen auf der Stelle, suchte er unsere Gesellschaft. Das spielte sich an einer ganz seichten Uferpartie zwischen zwei Bühnen ab, wo wir den schließlich ruhiger werdenden Wal noch nach 22.00 Uhr im Licht eines nahegelegenen großen Industrierwerkes deutlich im Flachwasser sehen konnten. Als unser Boot sich endlich so geräuschlos wie möglich entfernte, folgte uns der Weißwal nicht; er wurde am nächsten Morgen etwa um 7.30 Uhr von einem Polizeifahrzeug fast an gleicher Stelle gemeldet.

Unter den Walen von mehr als Tümmlergröße ist *Delphinapterus* anscheinend die am frühesten für die Gefangenschaftshaltung erprobte Art. Schon 1877 wurde ein Exemplar von Labrador in das Londoner Westminster-Aquarium gebracht, starb dort aber nach 4 Tagen. Der zweite Beluga-Wal wurde 1878 „in einem mit Seetang gefüllten Behälter von Neufundland nach England gesandt. Vom Fangtag bis zu seiner Ankunft in London vergingen 5 Wochen (! Verf.) . . . Er war völlig zahm, schwamm in seinem Becken herum und kam in regelmäßigen Abständen zum Atmen an die Oberfläche. Er wurde mit Schleien und Plötzen (! Verf.) gefüttert . . .“ (NORMAN/FRASER 1963). An seinem Bestimmungsort lebte er ebenfalls nicht lange. — Heute werden Weißwale im New Yorker Aquarium auf Coney Island gezeigt, und sie haben sich hier als durchaus haltbar, wenn auch vielleicht als etwas weniger robust als z. B. *Globicephala* erwiesen.

Der Fang der für das New Yorker Aquarium bestimmten Belugas gelang nach der Schilderung RAYS (1963) verhältnismäßig rasch, nicht zuletzt wohl wegen besonders günstiger örtlicher Verhältnisse: Das Wasser der als Fanggebiet gewählten Kvichakmündung unweit von Nanek (Bristol-Bucht nördlich der Alaska-Halbinsel) ist stellenweise glasklar, bei Ebbe kaum metertief, und *Delphinapterus* tritt hier in nach Hunderten zählenden Schulen auf. Den nach geeigneter Größe ausgesuchten Tieren wurde

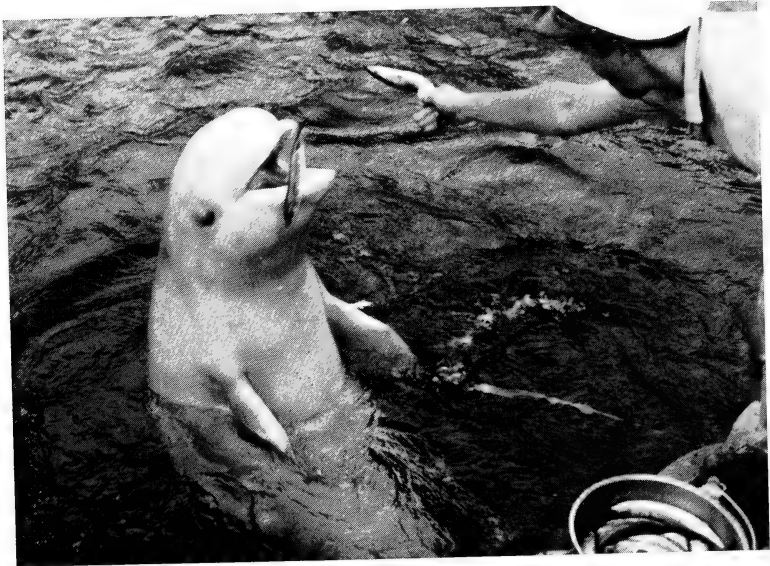


Abb. 10. Zahmer Weißwal im New Yorker Aquarium (Photo: Prof. Dr. E. Schütz)

von einem kleinen Motorboot aus ein Lachsfangnetz übergeworfen und anschließend eine Seilschlinge um den Schwanzstiel gelegt. Die Hauptschwierigkeit der — selbstverständlich kalten und nassen Arbeit, die von den Fangmännern z. T. im Wasser stehend ausgeführt wurde — bestand später im Bewältigen der beträchtlichen Gewichte; die gefangenen Wale mußten ins Boot gehoben oder auf improvisierten Schlitten über längere Schlammstrecken gezogen werden, um schließlich — in feuchte Tücher gehüllt und auf weiche Matratzen gelagert — die Lkw-Fahrt zum Startplatz ihres 24stündigen Fluges anzutreten.

Ältere Berichte, die Fang oder Jagd von Belugas zu gewerblichen Zwecken behandeln, geben den durch vorsichtiges, mißtrauisches Verhalten der Tiere bedingten Schwierigkeiten breiten Raum. KÜKENTHAL teilt z. B. in BREHMS (1915) „Tierleben“ in diesem Zusammenhang mit: „Einige Ruderschläge vermögen sie bereits zu eiliger Flucht zu bewegen . . . die Herde sammelt sich dann schnell zu einer geschlossenen Masse, die schleunigst davonschwimmt und oft lange Zeit . . . von der Oberfläche verschwindet. Sobald der Weißwal indessen bemerkt hat, daß ihm Ruderschläge und Steinwürfe nicht schädlich sind, geht er unter Umständen auch unter den Booten durch trotz allen Lärmens der Fangmannschaft. Eine Weißwalherde, die einmal im Netz gewesen, dann aber zurückgewichen ist, stutzt lange vorher schon, wenn sie bei einem zweiten Versuche, sie zu fangen, das Netz in Sicht hat, kehrt fast immer um und ist für die Fangmannschaft verloren.“ Eines anderen BREHM-Zitates, wonach der 1815 im Firth of Forth beobachtete Beluga-Wal „dank seiner großen Geschwindigkeit und Geschicklichkeit lange der Verfolgung entging“, ist schon gedacht worden. Auch im St.-Lorenz-Strom hat man nach VLADYKOV (1944) die Erfahrung gemacht, daß „diese Tiere intelligent sind und daß verfolgte Individuen von Mal zu Mal mißtrauischer werden.“ Norwegische Walfänger töten nach Möglichkeit stets sämtliche Mitglieder einer eingekreisten Herde, damit keine „Warner“ übrigbleiben. — Bei KELLOGG (1940) heißt es: „The White Whale is usually very shy and sensitive to movements or sounds in or on the water, but is said to disregard those emanating from the land.“ Gesicht, Gehör und Gedächtnis werden bei FREUND (1932) als „sehr gut“, das Tier als „scheu und vorsichtig“ bezeichnet. VLADYKOV (1944) hält Sinne und Instinkte der Beluga für die vollkommensten sämtlicher Cetaceen.

Die anfängliche Vertrautheit und Langsamkeit der Duisburger Beluga machten demgegenüber einen fast krankhaften Eindruck; Scheu und Geschwindigkeit nahmen jedoch rasch und ganz in dem Maße zu, in welchem sich die Methodik unserer — zunächst natürlich sehr improvisatorischen — Fangversuche verbesserte. Am Vormittag des ersten Tages, des 18. 5. 1966, konnten wir sowohl mit dem Polizeiboot als auch mit dem einen starken Schleppdampfer ähnlichen Feuerlöschboot dicht neben dem Tier herfahren und diesem dabei fast „mit der Hand auf den Rücken klopfen“. Die beiden Schiffer, die den Wal entdeckt hatten, Feuerwehrleute, andere Helfer und ich waren abwechselnd bemüht, der Beluga eine an einem Bootsstock befestigte Schlinge überzustreifen; das mißlang zwar wegen der starken Wasserströmung und der für ein Seil wenig „griffigen“ Gestalt des Tieres, mag aber zeigen, in welcher Weise und auf welcher geringe Distanz der Wal mit sich umgehen ließ (Abb. 11). — Als wir die Schlinge von einem winzigen Beiboot aus anbringen wollten, protestierte ein Mitfahrer angesichts der unmittelbar neben der niedrigen Bordwand emportauchenden Beluga mit dem Hinweis, daß uns diese bei geglücktem Lassoakt in die Tiefe ziehen werde.

Die im weiteren Verlauf unternommenen Fangversuche mittels Netzen scheiterten zunächst ebenfalls weniger an der Scheu des Wales als an der Schwierigkeit, wirklich brauchbares Gerät aufzutreiben und dieses unter den außerordentlich ungünstigen Wasserverhältnissen des Niederrheins zweckentsprechend einzusetzen. Maschenwände, die den mehr als halbkilometerbreiten Fluß in seiner vollen Tiefe von 8 m abgesperrt hätten, waren nicht zu beschaffen; zudem wäre ihr Gebrauch in der starken, wirbel-



Abb. 11. Die Beluga schwimmt fast in Armesreichweite neben unserem Boot her  
(Photo: PAETZOLD)

reichen Strömung, dem lebhaften Schiffsverkehr und über dem von Wracks und Kriegsüberbleibseln aller Art übersäten Grund ziemlich problematisch gewesen. Schon mit unseren verhältnismäßig schmalen und leichten Delphinnetzen, rasch aus Tennisnetzen geknüpften Schleppsäcken, Nylon-Rettungsnetzen, Ringnetzen u. a. konnte in dem stürmisch fließenden, fast völlig undurchsichtigen Wasser nicht schnell und exakt genug manövriert werden. Gelang es unter vielen Mühen einmal, die Beluga zwischen zwei Schleppboote zu fassen oder im Freiwasser einen Netzbogen um sie zu ziehen, so tauchte sie unter den Booten oder unter den Leinen hindurch. Besser zu handhaben war ein auf Empfehlung des Delphin-Spezialisten J. TIEBOR rasch hergestellter „Zaun“ aus armstarken, knapp zwei Meter langen Holzpfählen, die im Abstand von jeweils ca. 120 cm an ein Nylonseil geknüpft waren. Über Bord gerollt, richtete sich das ganze dank angebrachter Schwimmer und Gewichte zu einer aufrecht im Wasser stehenden Pallisade von 80 m Länge auf, die zum Abschließen von Hafeneinfahrten, seichten Buchten o. ä. Verwendung finden konnte. Aus Holzpfählen gefertigte Fangzäune sind bei verschiedenen Einwohnern der Nearktis zum Erbeuten von Belugas in Gebrauch, jedoch meist in Form stationärer, reusenartiger Fallen. Bei dem von VLADYKOV (1944) beschriebenen Typ sind die Pfähle des zur Falle führenden Leitzaunes 9 Fuß, die der eigentlichen Fangabteile zwei bis drei Fuß voneinander entfernt, ohne daß die Wale diese beträchtlichen Zwischenräume als Fluchtlücken zu benutzen pflegen. VLADYKOV nimmt an, daß die durch Wind und Strömung hervorgerufene Vibration der Pfähle die Belugas davon abhielte, sich ihnen zu nähern oder gar zwischen ihnen hindurchzuschwimmen; nach anderer Auffassung sollen bestimmte Besonderheiten der nach dem Echolotprinzip arbeitenden Ultraschallpeilung, die das Tier zu seiner Orientierung benutzt, selbst ein sehr weitlumiges Gatter als kompakte Wand erscheinen lassen. Zu einer erwähnenswerten Erprobung dieser Verhältnisse hatten wir keine Gelegenheit, da sich die Beluga bei Fertigstellung des Zaunes am 21. 5. bereits so scheu zeigte, daß eine systematische Verfolgung kaum noch möglich war. — In der Gezeitenzone der St.-Lorenz-Strommündung etablierte Pfahlreusen erbrachten als Rekordfang 87 Belugas gleichzeitig; einzelne Netzfänge lieferten bis zu 250 Tiere.

Die Undurchsichtigkeit des Wassers, der starke Schiffsverkehr und das von starkem Mißtrauen geprägte Verhalten des Duisburger Weißwales schlossen weitgehend aus, das Tier in eine bestimmte Richtung treiben oder gar „hetzen“ zu wollen; konnten Ort und Zeitpunkt des nächsten Auftauchens doch schon bald nurmehr „intuitiv“ und damit

entsprechend ungenau vorausbestimmt werden. Ein einziges Mal ließ sich die Beluga einige 100 Meter weit in einen schmalen Seitenarm des Rheins hineinmanövrieren, ging dann aber mühelos unter unserem Boot tauchend auf Gegenkurs, als sie sich bedrängt fühlen mochte. Überließen wir das Tier sich selbst, wanderte es fast immer gleichmäßig stromauf; bei Störungen floh es rheinabwärts, und zwar vielfach im Zickzackkurs von Ufer zu Ufer, die Bahn der zahlreichen Schleppzüge unbeeindruckt kreuzend. Der Versuch, durch den konzentrischen, geräuschvollen Anlauf einer Gruppe von Schnell- und Landungsbooten eine Panik zu erzeugen und den Wal nach der Methode nordatlantischer Grindwal-Jäger zum Stranden zu veranlassen, blieb wirkungslos.

Die Bedenken, die dem Einsatz von Narkotika bei Cetaceen mit ihrem besonderen, nicht reflektorisch gesteuerten Atemmechanismus entgegenstehen, waren gerade im Duisburger Tierpark — dem einzigen Zoologischen Garten Deutschlands, in welchem man sich bislang mit der Praxis der Walhaltung befaßt hat — wohlbekannt; dazu gehörte auch die Kenntnis der Mißerfolge und Verluste, die sich bei der „Narkosejagd“ auf Delphine und bei Gebrauch bestimmter Pharmaka ergeben haben. Die stufenweise Verabfolgung kleiner Dosen eines Tranquillizers wie des COMBELENs (N-(3'-Dimethylamino-propyl)-3-propionyl-phenothiazin von BAYER), das wir in seiner gut überschaubaren, mit leichter allgemeiner Dämpfung beginnenden Wirkung sozusagen täglich an den verschiedensten Arten „normaler“ Zoosäuger erproben, ließ die Gefahr einer Schädigung oder gar die des Ertrückungstodes durch Blockierung des Atemapparates jedoch als gering erscheinen; — eine Ansicht, die durch die Tatsachen bestätigt worden ist. Für den Versuch, die Fluchtreaktionen der Beluga abzuschwächen, injizierte ich mit der CAP-CHUR-Pistole aus etwa 5 m Entfernung dreimal je 7 ccm COMBELEN in die Rückenpartie; erstmals am 18. 5. abends, sodann am Mittag und Nachmittag des folgenden Tages. Zwei „Schüsse“ trafen unmittelbar unter der Wasserlinie, hatten das Medikament aber sicherlich in normaler Weise in den Tierkörper abgegeben, da die entleerten Leichtmetallhülsen anschließend auf der Oberfläche trieben; die Hülse des dritten Projektils saß fest auf dem Walrücken und blieb dort über 14 Tage lang sichtbar. Um „zu Schuß“ bzw. in die größtmögliche Nähe des Tieres zu kommen, mußte im Prinzip stets in gleicher Weise verfahren werden: Der Wal wurde so lange beobachtet, bis sich eine gewisse Periodizität der Atemholmanöver und eine gewisse Stetigkeit der Schwimmrichtung abzeichnete, — beides Eigenheiten, die freilich immer seltener und undeutlicher wurden. Unser Boot „schlich“ dann entweder, geschätztes Tempo und ge-

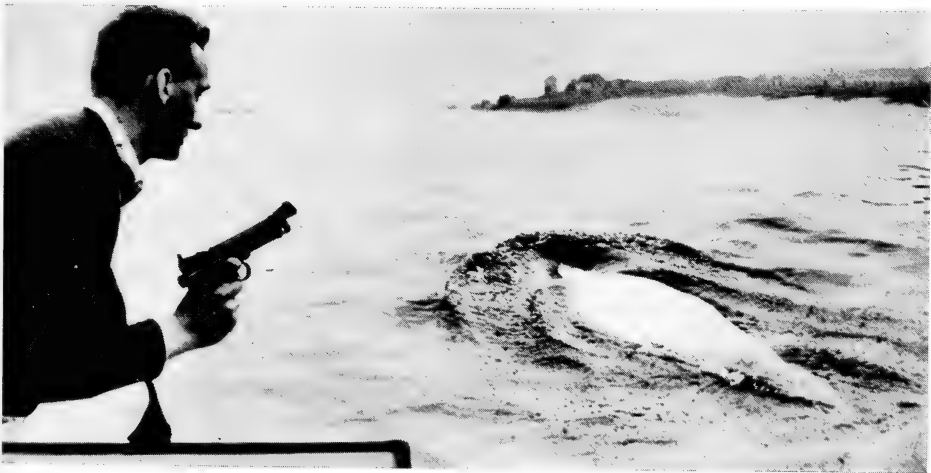


Abb. 12. Bei Versuchen mit der CAP-CHUR-Narkose-Pistole (Photo: BORCHERT)

schätzten Kurs des unsichtbaren Weißwales so genau wie möglich einhaltend, hinter oder neben seiner Fluke dahin, bis er an der Oberfläche erschien. Oder das Boot hielt sich abseits in Wartestellung, um mit Höchstfahrt auf das auftauchende Tier zuzulauen; befand sich dieses nicht weiter als etwa 100 m, so kam man für gewöhnlich gerade zum zweit- oder drittmaligen Atemholen der begonnenen „Serie“ zurecht. Nach den mit kräftigem Abtauchen quittierten „Schüssen“ hielt sich der Weißwal stets weitaus länger verborgen als gewöhnlich, am 19. 5. 1966 z. B. erstmals über die Distanz von 70 Minuten; es erscheint aber fraglich, ob dem eine pharmakologische Wirkung zugrunde lag. Obwohl auch die Speckschicht der Wale von Gefäßen versorgt wird, ist sicher nicht ohne Belang, ob die verwendeten 8 bis 10 cm langen Spezialkanülen bis zur

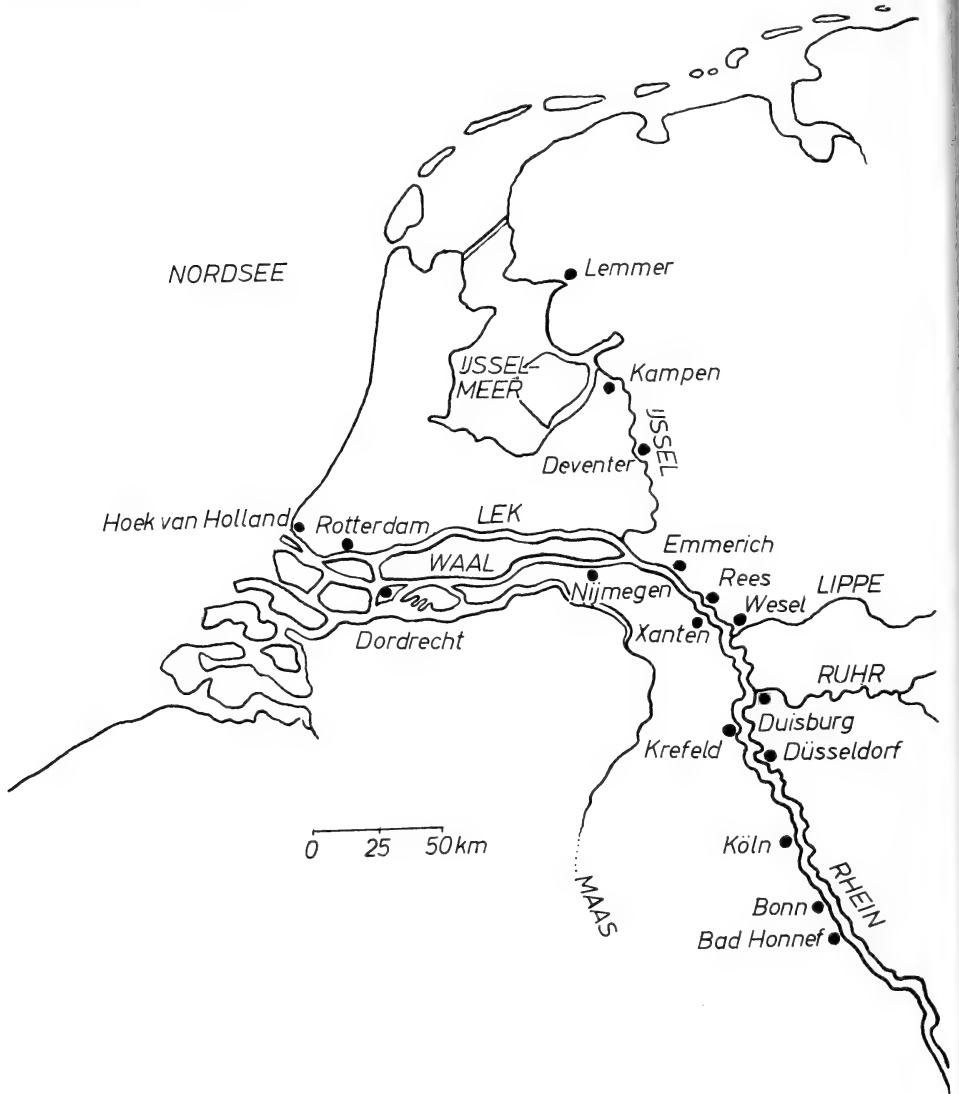


Abb. 13. Das Niederrheingebiet mit den von der Beluga durchschwommenen Gewässerabschnitten. (Ob bzw. wie weit der Wal in das System IJsselmeer/IJssel eingedrungen ist, scheint nicht sicher verbürgt!) (Zeichnung: Dr. W. GEWALT)

Muskulatur oder nur in periphere Lagen vordrangen. Nach VLADYKOV (1944) schwankt die Stärke der Speckschicht bei *Delphinapterus* zwischen 4,0 und 27 (!) cm und beträgt durchschnittlich 3 bis 4 % der Gesamtkörperlänge des betr. Tieres. Für ein 4 m langes Tier würde sich danach eine Speckstärke von etwa 12 bis 16 cm ergeben, doch sind diese Maße an den einzelnen Körperpartien verschieden. Als sicher kann gelten, daß die Duisburger Beluga nach ihrer langen, anstrengenden Südwanderung, auf der zumindest während der letzten 4 Wochen ein geeignetes Nahrungsangebot fehlte, nicht mehr besonders fett war.

Die Art der Körperhülle von *Delphinapterus* spielte für uns auch noch in weiterer Hinsicht eine Rolle: Um dem immer ausdauernder tauchenden Tier trotz der Undurchsichtigkeit des Rheinwassers auf der Spur bleiben zu können, sollte ihm eine Markierungsboje — ein an langer Nylonschnur befestigter, apfelgroßer Plastikball — mittels einer kurzen Pfeilspitze angeheftet werden. Als Handharpune geworfen oder mittels eines Sportbogens verschossen, prallte diese jedoch immer wieder „wie von einem Gummipuffer“ am Walrücken ab. Die Beluga ist die einzige Walart, deren Haut in größerem Umfange als Leder verwendet wird, und zwar als solches von hoher Festigkeit und Qualität. Während Schuhriemen aus bestem Rindleder nach VLADYKOV/BONIN (1940) bei einem Zug von höchstens 45 Pfund reißen, widerstehen Beluga-Schnürsenkel Gewichten bis zu 64 Pfund. Bereits von DE CHARLEVOIX (1744) wird hervorgehoben, daß selbst aus dem dünnsten, maroquinartigen Beluga-Leder gefertigte Kleidungsstücke „très fort“ seien und als kugelsichere Westen (!Verf.) dienen könnten, und auch PENNANT (1784) nennt die Weißwal-Haut „... strong enough to resist a musquet-ball“ (zit. b. VLADYKOV 1944). — Tatsächlich gelang das Anbringen der Pfeilspitze erst dank der Hilfe eines geübten Sportbogenschützen mittels eines starken Spezial-Turnierbogens, übrigens fast des gleichen Modells, wie es bei dem in Seattle in Gefangenschaft gehaltenen *Orcinus orca* zum Einschießen von Vitamin-Präparaten benutzt wird (s. d. Bericht von GRIFFIN in 3/1966 NAT. GEORG. MAG.) Mit der gelungenen Befestigung der Markierung, die zwar nach einigen Tagen abgestreift wurde, aber leicht zu erneuern war, hatten sich die Voraussetzungen für eine gerichtete Verfolgung des Wales bedeutend verbessert. Die immer weitere Entfernung der Beluga von unserem Standort und verschiedene andere Umstände führten jedoch dazu, daß diese Möglichkeiten schließlich ungenutzt blieben.

Insgesamt hat sich der Weißwal länger als 4 Wochen im Flußsystem des Rheins aufgehalten und dabei über 1000 km im Süßwasser schwimmend zurückgelegt. Nachdem er erstmals am 18. 5. 1966 morgens bei Duisburg festgestellt wurde, schon am 15. 5. aber bei Nijmegen gesichtet worden sein soll, dürfte er spätestens um den 10./12. 5. in das Mündungsgebiet eingedrungen sein. Er verließ es wieder am 18. 6. 1966 abends, indem er — den Waal Richtung Dordrecht abwärtsschwimmend — um 18.45 Uhr bei Hoek van Holland die freie See erreichte.

Dazwischen lagen folgende Stationen:

- 15. 5. 1966 Nijmegen (?)
- 18. 5. 1966 Duisburg
- 19. 5. 1966 Wesel / Emmerich
- 20. 5. 1966 Wesel / Rheinberg
- 21. 5. 1966 Rees
- 22. 5. 1966 Arnheim / Pannerden-Kanal / Ijssel (?)
- 23. — 29. 5. Deventer / Kampen / Lemmer / Ijsselmeer, Ijssel (?)
- 30. 5. 1966 Emmerich / Rees
- 1. 6. 1966 Duisburg
- 2. 6. 1966 Duisburg
- 3. 6. 1966 Duisburg / Uerdingen (Krefeld)

4. — 7. 6. 1966 Düsseldorf
8. 6. 1966 Neuß
9. 6. 1966 Benrath
10. 6. 1966 Leverkusen / Köln
11. 6. 1966 Köln
12. — 13. 6. 1966 Bonn
14. 6. 1966 Rolandseck / Bad Honnef (ca. 400 km vom Meer entfernt!)
15. 6. 1966 Rees (9.00 Uhr) / Emmerich (15.00 Uhr)
16. 6. 1966 Hoek van Holland (18.45 Uhr)

Wie ein Vergleich der Daten mit der Karte zeigt, wechselten zügig geschwommene „Reisestrecken“ mit z. T. mehrtägigen Pausen „unschlüssigen“ Herumbummeln ab. Von kurzfristigen Richtungsänderungen abgesehen, wanderte das Tier bis zum 18. 5. stromauf, dann bis etwa zum 27./28. 5. stromabwärts und vom 29. 5. ab abermals stromauf. Nachdem Duisburg am 1. 6. zum zweitenmal passiert wurde, stieg der Wal weiter bis Bad Honnef, das er am 14. 6. als südlichsten Punkt seiner Rheinreise erreichte. Am Nachmittag desselben Tages ging er plötzlich endgültig auf Gegenkurs und schwamm innerhalb von zweimal 24 Stunden die gesamte, rd. 400 km lange Strecke bis zum Meer zurück.

Entgegen allen Befürchtungen zeigte die Beluga bis zum Schluß ihrer zweifellos anstrengenden Exkursion, trotz der früher erlittenen Verletzungen, der häufigen Beunruhigungen, der starken Verschmutzung des Wassers und trotz des Fehlens des gewohnten Nahrungsangebotes kein merkbares Nachlassen der Kondition. Es wurde zwar angegeben, daß das Tier auf dem Rückmarsch am 15. 6. 1966 bei Emmerich „ganz gegen seine bisherige Gewohnheit ständig an der Wasseroberfläche“ geblieben und „erheblich abgemagert“ sei; das schnelle Tempo, das der Wal gerade auf der letzten Wegstrecke einschlug, macht das Vorliegen einer nachhaltigeren Erschöpfung jedoch unwahrscheinlich. Bei den als „Sonnenbrand“ gedeuteten dunklen Flecken, die der Weißwal während der ersten Junihälfte zeitweilig auf dem Rücken zeigte, handelte es sich lediglich um eine Verschmutzung durch Ölreste u. a., wie sich durch Beobachtung aus nächster Nähe zweifelsfrei feststellen ließ. Die Flecken wurden bald wieder abgespült. Die schon eingangs erwähnten Schußverletzungen schienen die Munterkeit des Tieres — jedenfalls vorläufig — nicht zu beeinträchtigen; VLADYKOV (1944) hebt hervor, daß die durch Gewehrschüsse verletzte Überwasserpartie nur sehr klein sei und daß es für eine Beluga „n'est pas très dangereux . . . d'être blessé au dos.“

Als natürliche Nahrung von *Delphinapterus* werden Krebse, Kopffüßler und Fische genannt, vor allem Platt- und Bodenfische, die das Tier gemäß seiner Einstufung als „Gründelwal“ aus „großer Tiefe, oft mittels viertelstündigen Tauchens“ (HECK 1915) heraufholt. Die erbeuteten Fische, u. a. Flunder und Heilbutt (Pleuronectidae), sollen nach NORMAN/FRASER (1963) vielfach von beträchtlicher Größe sein. Als schwerste Einzelbeute einer Beluga ist von VLADYKOV (1946) ein ca. 12 Pfund wiegender *Gadus* registriert worden. Daß die Weißwale laichenden Lachs- und anderen Fischschwärmen folgen sollen, wurde schon erwähnt. Junge Belugas sollen sich nach ARSENYEV (zit. b. KRUMBIEGEL 1953) zunächst von Großplankton, dann von Kleinfischen und erst in erwachsenem Zustand von Lachsen ernähren. KELLOGG (1940) bemerkt: „White Whales consume large quantities of fish, squids, and prawns“, WALKER (1964): „The White Whales is a largely bottom feeder . . . the diet consists of fish, such as capelin, flounder, halibut, Arctic char, squids, and crustaceans.“ Auf den nicht unerheblichen Anteil von Cephalopoden in der Nahrung deutet der Hinweis KRUMBIEGELS (1953), daß das Gebiß von *Delphinapterus* in deutlicher Rückbildung begriffen, wenn auch nicht so weit reduziert wie das des mehr oder weniger ausschließlich tintenfischfressenden *Grampus griseus* sei. Die wohl gründlichste Studie über die Ernährung des Weißwales hat VLADYKOV



(1946) vorgelegt; danach sind *Mallotus villosus*, *Ammodytes americanus*, *Gadus callarias*, *G. ogac* und *Myoxocephalus groenlandicus* die wichtigsten Futterfische der St.-Lorenz-Strom-Population. Der — teilweise mit Massen des parasitischen Nematoden *Anisakis simplex* durchsetzte — Mageninhalt bestand daneben aus Überresten von Polychaeten (*Nereis virens*), Crustaceen (*Argis*, *Crangon*, *Pandalus*) und Cephalopoden (*Bathypolypus obesus*, *Illex illecebrosus*). Je nach Standort und Alter der Belugas sowie nach der herrschenden Jahreszeit zeigt sich eine große Variabilität in der Nahrungsauswahl: Während einige Autoren den Weißwal als tieftauchenden „Gründler“ beschreiben, schildert HEPTNER (1930) das Erbeuten von Medusen und Ctenophoren nahe der Wasseroberfläche. Lachse spielen für die Belugas des St.-Lorenz-Golfes kaum eine Rolle, während die als *Delphinapterus dorofeevi*(?) bezeichneten Weißwale des Ochotskischen Meeres nach russischer Angabe hauptsächlich von *Oncorhynchus* leben usf. — Fest steht, daß der im Rhein verirrt Beluga praktisch keine der aus der Literatur bekannten Arten von Nahrungstieren zur Verfügung stand. Obwohl aber zweifellos z. B. ein Erbeuten von — freilich mehr oder weniger stark nach Phenol schmeckenden — Weißfischen möglich gewesen wäre, ist wahrscheinlicher, daß der Wal während seines Aufenthaltes im Binnengewässer kein Futter aufnahm. Verringerte, unregelmäßige oder völlig reduzierte Nahrungsaufnahme ist für verschiedene Formen von „Tierwanderungen“ charakteristisch, und unabhängig hiervon sind gerade für *Delphinapterus* bestimmte saisongebundene Fastenperioden bekannt: „Die Tatsache, daß die Weißwale häufig nichts in ihrem Magen haben“ erklärt KÜENTHAL in BREHMS TIERLEBEN (1915) damit, „daß sie zur Sommerszeit ein geringes Bedürfnis zur Nahrungsaufnahme, ein desto größeres zu Liebesspielen haben. Sie magern infolgedessen im Sommer stark ab.“ Bei KRUMBIEGEL (1953) wird das periodische Fehlen von Tintenfischen als die Ursache sommerlicher Fastenzeiten des Weißwales vermutet. Auch die Tabellen VLADYKOV'S (1946) weisen zahlreiche Funde nach, in denen Belugamägen völlig leer waren oder nur Sand enthielten<sup>7</sup>. — Zahnwale mit gutem Speckpolster können sicher auf beträchtliche Dauer ohne Fütterung auskommen; ein durch eine Harpune verletztes Männchen von *Orcinus orca*, das am 16. 7. 1964 bei Vancouver erbeutet und in einem besonderen Hafenbecken untergebracht wurde, fraß z. B. erst am 9. 9. 1964 erstmals von den ihm gereichten Fischen (NEWMAN, 1966). Der Hungerstreik der Belugas im New Yorker Aquarium dauerte 8 Tage.

Überraschender als die Fähigkeit des Fastenkönnens war für mich, daß der lange Aufenthalt in — noch dazu stark verschmutztem — Süßwasser der Duisburger Beluga offenbar nur wenig zusetzte. Wenn die organischen und anorganischen Verunreinigungen des Rheins einen Luftatmer auch nicht unmittelbar zu schädigen vermochten, blieb doch erstaunlich genug, daß der Wechsel zwischen Salz- und Süßwasser kaum sichtbare Auswirkungen auf das Befinden des Tieres zu haben schien. Im Hinblick auf Beobachtungen an den *Tursiops* unseres Delphinariums, die schon auf sehr geringe negative Veränderungen von Salzgehalt und Dichte des Beckenwassers mit Mattigkeit und schwindendem Sprungvermögen reagieren (Süßwasser, das weniger trägt und stützt als Salzwasser, erfordert vermehrte Muskelarbeit, um zum Atmen bzw. Schlafen an der Oberfläche zu bleiben), stellt sich die Frage nach „Konstruktion“ und Balancemodus einer Walart, die schon in ihrem natürlichen Lebensraum mehr oder weniger regelmäßig zwischen Flüssen, Flußmündungen und dem Meer hin- und herpendelt. Diese Frage bleibt selbst dann berechtigt, wenn man das Schlafen „aufgestützt im Flachwasser“ (s. S. 75) als üblich ansehen will<sup>8</sup>.

<sup>7</sup> Dabei muß berücksichtigt werden, daß verfolgte Belugas die aufgenommene Nahrung in der Bedrängnis mitunter ausspeien.

<sup>8</sup> Auch bei den in Vancouver gehaltenen *Orcinus orca* galt Erschöpfung des Tieres durch zu geringen Salzgehalt bzw. zu geringe Tragkraft des (Hafen-)Wassers als Haupt-Todesursache. (Außer NEWMAN [1966] siehe MACDONALD, D. [1965]: Die Geschichte von MOBY DOLL. Readers Digest, 6.).

Bald nach der gelungenen Rückwanderung ins Meer meldeten Tageszeitungen — am 28. 6. 1966 — die Strandung eines Weißwales an der schwedischen Ostküste südlich von Umea. Eine Identifizierung an Hand der mir freundlicherweise zugeschickten Fotos war leider nicht möglich, doch ist wenig wahrscheinlich, daß es sich bei der nahe Umea angespülten Beluga um das Duisburger Exemplar handelte: Die kürzeste Schwimmstrecke



Abb. 14. Der Ende Juni 1966 an der schwedischen Ostküste bei Umea angetriebene Weißwal (Pressephoto)

von der Rheinmündung bis zum Fundort beträgt wenigstens 2000 km, während andererseits schon etwa ein Jahr lang immer wieder ein einzelner Weißwal im Bottnischen Meerbusen gesichtet worden sein soll.

Rückschauend bleibt zu sagen, daß kaum ein anderes Tier „deplacierter“ wirken konnte als die hochnordische, schneeweiße Beluga vor der rauch- und feuerspeienden Industriekulisse des Duisburger Hafens; trotzdem bot ihre Rheinreise ein faszinierendes Schauspiel. — Mein Freund Fritz KRAMPE (†), der die Art während einer Reise um Sibiriens Polarküste ausgiebig beobachtete, hat ihren Anblick mit Recht unvergeßlich genannt.

**Im Rheinabschnitt Emmerich—Bonn von 1959 bis 1962 gemessene Höchstwerte  
verschiedener Verunreinigungen**

Absetzbare Stoffe nach 2 Stunden Absetzzeit (ml/l) . . . . .	0,95
Phenole (mg/l) . . . . .	0,6
Eisen (mg/l) . . . . .	9,5
Chlorid-Ionen (mg/l) . . . . .	380,0
Nitrat-Ionen (mg/l) . . . . .	9,5
Nitrit-Ionen (mg/l) . . . . .	0,4
Ammoniak (mg/l) . . . . .	11,25
Phosphat-Ionen (mg/l) . . . . .	1,08
Detergentien (mg/l) . . . . .	0,93
Kaliumpermanganatverbrauch (mg/l) . . . . .	95,0
Gesamthärte (DH) . . . . .	19
Sichttiefe in cm (Tiefstwert) . . . . .	15

Die Zahl der auf dem Rhein mit eigener Triebkraft verkehrenden Schiffe der Rheinanliegerstaaten stieg von

(1957)	6 400 Stück
	auf
(1962)	8 700 Stück

(Aus: „Die Verunreinigung des Rheins im Lande Nordrhein-Westfalen“, 2. Denkschrift, Stand: Ende 1962. — Der Minister f. Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Nordrhein-Westfalen als oberste Wasserbehörde. Düsseldorf 1964.)

Für die Überlassung der Photos für die Abbildungen 9 u. 10 danke ich Herrn Prof. Dr. SCHÜZ.

**Literatur**

- BREHM, A. (1915): Tierleben, 4. Aufl. Leipzig, Bd. 12.  
 BRINK, F. H. v. d. (1957): Die Säugetiere Europas. Paul Parey, Hamburg und Berlin.  
 DEINSE, A. B. v. (1931): De fossiele en recente Cetacea van Nederland. Amsterdam.  
 FRASER, F. C. (1964): Order Cetacea, in: H. N. SOUTHERN: The Handbook of British Mammals. Oxford.  
 FREUND, H. (1932): Cetacea-Pinnipedia. In: GRIMPE & WAGLER, Tierwelt der Nord- u. Ostsee, XII. Leipzig.  
 GRIFFIN, E. I. (1966): Making friends with a Killer Whale. Nat. Geogr. Mag. Vol. 129, 3.  
 GRZIMEK, B. (1966): Um diesen einen Beluga sorgen sich Hunderttausende. Spiegel, 20. Jhg., Nr. 23.  
 HAINARD, R. (1949): Les Mammifères sauvages d'Europe. Neuchatel/Paris.  
 HECK, L. (1915): Walartige, in: BREHM'S Tierleben, s. o.  
 HEPTNER, W. G. (1930): Material zur Kenntnis der geogr. Verbreitung und Biologie des Weißwales (Delphinapterus). Arbeiten d. Zool. Forsch.-Inst. Vol. 4, Teil II. Moskau (russisch).  
 KELLOGG, R. (1940): Whales, Giants of the Sea. Nat. Geogr. Mag. Voll. LXXVII, Nr. 1.  
 KRUMBIEGEL, I. (1953): Biologie der Säugetiere, Bd. 1 u. 2, Krefeld.  
 MOHR, E. (1931): Die Säugetiere Schleswig-Holsteins, Altona.  
 — (1964): Notizen über den Flußdelphin *Inia geoffrensis* de BLAINVILLE, 1817. D. Zool. Garten NF, 29.  
 NORMAN, J. R., und FRASER F. C. (1963): Riesenfische, Wale und Delphine, Paul Parey, Hamburg und Berlin.  
 NEWMAN, M. A. (1966): A Killer Whale (*Orcinus orca*) at Vancouver Aquarium. Int. Zoo Yearbook, Vol. 6, London.

RAY, C. (1963): Weiße Wale aus Alaska. Das Tier, 3. Jhg., Nr. 6.

SLIJPER, E. J. (1958): Walvissen. Amsterdam.

— (1962): Riesen des Meeres, Berlin/Göttingen/Heidelberg.

SCHÖFF, E. (1911): Die wildlebenden Säugetiere Deutschlands. Neudamm.

OGNEW, S. I. (1959): Säugetiere und ihre Welt, Berlin.

THORBURN, A. (1921): British Mammals, Vol. 2 London.

VLADYKOV, V. D. (1944): Chasse, biologie et valeur économique du Marsouin Blanc ou Béluga (*Delphinapterus leucas*) du fleuve et du golfe Saint-Laurent; Études sur les mammifères aquatiques III. Quebec.

— (1946): Nourriture du Marsouin Blanc ou Béluga (*Delphinapterus leucas*) du fleuve Saint-Laurent, Études sur les mammifères aquatiques IV. Quebec.

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

WOLLEBACK, A. (1921): Norges Pattedyr. Kristiania.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. WOLFGANG GEWALT, Duisburger Tierpark, 41 Duisburg, Mühlheimer Straße 273

## White Whales in Netherlands Waters

By E. J. SLIJPER

*Zoological Laboratory, University of Amsterdam*

*Eingang des Ms. 9. 11. 1966*

On 18-5-1966 a White Whale (*Delphinapterus leucas* [Pallas]) was first sighted in the river Waal near Nijmegen, swimming upstream to the Rhine. According to the newspapers and to ALTENA (1966) it reached Duisburg on 19-5-1966. Here the river police, the firebrigade and a number of military men tried to capture it by means of nets, ropes and darts. Dr. W. GEWALT, director of the Duisburg Zoo tried to take it with the aid of an injection gun but it only got a grazing shot in its back. The animal turned and again passed the Dutch border on 20-5-1966. On the 22nd it was observed in the IJssel at Lathum, Rheden and Deventer and on the 24th at Kampen. Some people maintained that they had also seen it in the IJsselmeer. On 29-5-1966 however, it was back at Lathum and on 31-5-1966 at Duisburg. On 3rd, 4th and 13th June it passed Krefeld, Düsseldorf and Bonn successively, swimming upstream, covering a distance of about 18 km/day. On 13-6-1966 it was at Bad Honnef, 15 km upstream from Bonn in about lat. 50° 40' N. and about 400 km from the sea. There were no observations further upstream and on 15-6-1966 it was back at Köln and Lobith (on the Dutch frontier). On the 16th of June it passed Sliedrecht (about 150 km West of Lobith) at 8.00 a. m., Dordrecht at 10.00 a. m., and at 18.00 p. m. it was observed in the Westgeul between the Oude Maas and the Nieuwe Waterweg. From Dordrecht it was accompanied by boats of the river police and the Ministry of Public Works. At 18.40 p. m. it passed the peers of Hoek van Holland and swam into the North Sea. When it was swimming in the Waal and the Oude Maas it had a speed of about 6 km/ph downstream. It made regular dives of 2-3 minutes, followed by several in- and exhalations. Judging from the numerous photographs and descriptions there is no doubt about the identity of the animal. Its length was estimated at 5-6 m. This may be a little bit exaggerated because 5.5 m is the maximum length of the White Whale, generally full grown animals varying from 3.7 to 4.3 m (NORMAN and FRASER, 1948). Some people worried about the fact that the animal lived for about one month in fresh water. GRAY (1963) pointed out that, generally, dolphins have to swim very

quickly in fresh water to keep near the surface. This is said to exhaust them very much. The specific weight of the White Whale is apparently adapted to these circumstances, because in its normal environment it also swims up rivers for a considerable distance. VAN BENEDEN (1889) points to observations in the Amur far from the open sea, and NORMAN and FRASER (1948) say that it swam up the Yukon for about 700 miles. The spectacular case described above was, however, not the first White Whale observed in Dutch waters. The very first reliable observation was made by Mr. R. VAN LIER and his companions, who sailed with a yacht in „de Boontjes“, the water between Harlingen and Kornwerderzand, outside the dike that closes the former Zuiderzee at the Frisian coast. On 7–6–1965, at about 14.00 p. m. (position about 53°, 07' N., 5°, 20' E.) they observed a dolphin of a creamy white colour, with a rounded head on which the blowhole was visible. Its length was estimated at 3–3.5 m. They made a colour-slide of it and the three men who saw the animal, unanimously stated that it had no fin on its back. The conclusion may be drawn that this animal was a White Whale. HARMER (1927) suggests that a young Narwhal may be mistaken by a young White Whale, but in this case such a mistake is out of the question, because of the length and the colour of the animal, both pointing to an age of 3–4 years („blanchon“; VLADYKOV, 1944).

The possibility of such a confusion was considered because a young Narwhal stranded in the former Zuiderzee on 11–3–1912 (VAN DEINSE, 1931), and another stranding was reported from the Elbe in February 1736 (MOHR, 1962).

There is an earlier sighting of a White Whale in Netherlands waters, but this case is rather doubtful. In May 1964 several newspapers reported that on 16–5–1964 in the Keeten, off Ouwkerk (Schouwen; province Zeeland; position about 51°, 40' N., 4°, 0' E.), a large „fish“ was seen, which showed the characteristic turning motions known from whales and dolphins, when they come up to breathe. From 17th to 21th May 1964 it was frequently observed by a great number of people from the peer of Stavenisse (Tholen), as well as in the Oosterschelde. The newspapers reported only that the animal had a white back. The length was estimated at 5–8 m, but this may be exaggerated. The information is, however, too scanty to record this case as a reliable observation of a White Whale.

The White Whale was already considered to belong to the fauna of the Netherlands (IJSELING and SCHEYGROND, 1950) because of the fact that about 1919 an epistropheus, a 1st thoracic and a 2nd lumbar vertebra had been found on the beach between Zandvoort and Ijmuiden (VAN DEINSE and JUNGE, 1945). It is, however, fully unknown whether these bones belonged to an animal stranded on the Dutch coast.

During the last three years (1964–1966) an unusual large number of White Whales appear to have come down to fairly low latitudes on the European West coast. According to ANONYMUS (1964) during the summer of 1964 newspapers reported sightings of a White Whale at various points on the North coast of Scotland. It was observed from the last week of June until the 10th of August. In the same summer (1964) at least three, but probably more animals were observed on the Swedish West coast between May and September. LEPIKSAAR (1966) mentions strandings and sightings along the Swedish coast of the Skagerrak and the Kattegat, and 3 animals were seen in the beginning of September near Åland in the Baltic. Dr. F. C. FRASER (London) kindly informed me (1–7–1966) that a White Whale was seen in Loch Long at Arrochar, Dumbartonshire, Scotland, on November 15th, 1965. On 27–6–1966 Dutch newspapers published a report from Stockholm, describing the stranding of a White Whale 4,50 m long, on the Swedish East coast, 40 km south of the port of Umea. According to the same report a German cargo-boat reported a sighting of this species on or about 20–6–1966 in the northern part of the Baltic. A White Whale is also said to have been seen in these waters during the summer of 1965.

So it appears that in 1964–1966 probably about 11 White Whales came down from the Arctic to temperate European waters. According to HARMER (1927) such an invasion also took place during the winter of 1902/1903 and in April 1903 when a number of animals were observed along the Norwegian West coast and even in Oslo-fjord.

Usually strandings and sightings south of lat.  $60^{\circ}$  N. are very uncommon in European waters. HARMER (1927), quoting MILLAIS (1906) mentions cases reported from Scottish localities between 1793 and 1884, and another Scottish stranding is described by FRASER (1934; 13–10–1932; Stirling, in about lat.  $56^{\circ}$  N.). Somewhat more to the south were strandings on the Tyne (1903) and the Yorkshire coast (1905) and a sighting off Scarborough in lat.  $54^{\circ}, 20'$  N. (HARMER, 1927).

POHLE (1941) reports about a stranding in 1736 in the mouth of the Elbe, MØHL (1961) mentions 5 stranded animals reported from the Danish coast e. g.: 1947, Mejlgaard (Jutland); Sept. 1947, Fjellerup (Djursland, Jutland); May 1903, Helsingør and Kolding Fjord; June–July 1869 3 animals, Botniske Bugt. He also describes the remains of the White Whale dating from the time between 1240 and 1340 A. D. at Naesholm (northern part of Seeland). ØSTERLUND (1908) describes a stranding on 28–9–1907 at Tvärminne (Finland) and JAPHA (1909) mentions 8 strandings in the Baltic. Among them there is a stranding at Flensburger Förde, which may be the case mentioned by FREUND (1923) as „Schleswig-Holstein“. According to VAN DEINSE and JUNGE (1945) the majority of the animals that went to the south stranded or were observed during the summer. In any case there is hardly any report from December to March.

MØHL (1961) mentions several remains of the White Whale dating from late glacial times in the northern part of Jutland and of the subboreal (Køkkenmødding) at Mejlgaard (Jutland, Danmark). LEPIKSAAR (1966) describes 20 findings of remains of this species dating from late glacial and early postglacial times on the Swedish West coast. The occurrence of White Whales in these surroundings in those times was apparently favoured by a more southern border of the arctic ice.

All the above mentioned European sightings and strandings of the White Whale are reported from localities in higher latitudes than the Netherlands. Only two cases were reported from lower latitudes e. g.: a sighting off the Devonshire coast (about lat.  $50^{\circ}, 30'$  N.; HARMER, 1927) and the capture of an adult female (328 cm, 377 kg) in a salmon-net in the Loire near l'Île de Bois, 18 km west of Nantes, on December 13th 1948 ( $47^{\circ}, 13'$  N.; NIORT, 1949). This place is even farther south than Bad Honnef.

According to TRUE (1889) as well as HALL and KELSON (1959) the most southerly point reached by the White Whale on the North American East coast is Cape Cod (Mass.; lat.  $42^{\circ}$  N.). The species is not reported by CALDWELL and GOLLEY (1965) from Georgia-Cape Hatteras ( $31^{\circ}$  N. –  $35^{\circ}$  N.), nor by ULMER (1961) from the New Jersey coast (about  $40^{\circ}$  N.).

HALL and KELSON (1959) say that on the North American West coast it has not been seen farther to the south than Cook Inlet, Alaska ( $60^{\circ}$  N.). SCHEFFER (1948), however, describes a sighting at Tacoma (Washington;  $47^{\circ}$  N.) on 13–5–1940. He also says that about 1939 the species is said to have been observed several times off Sheilacoom.

On the east coast of the Pacific Ocean the most southern sighting is from South Szachalin ( $46^{\circ}$  N.; OGAWA, 1938, quoting TAKASHIMA, 1933; see also NISHIWAKI, 1957). VAN BENEDEN (1889) reports the species from the Ochotsk sea and the Amur river ( $51^{\circ}$  N.). KLUMOV (1959) reports it from the Kuriles ( $50$ – $44^{\circ}$  N.). From the above mentioned facts the conclusion may be drawn that the observations of the White Whale in the Netherlands in 1965 and 1966 may be called very remarkable

events, because they belong to the most southern sightings of this animal and because they belong to a series of sightings at comparatively low latitudes in 1964–1966, suggesting that in these years there was something like a small scale invasion of White Whales into European temperate waters.

For providing information about observations of the White Whale grateful acknowledgement is made to Dr. F. C. FRASER (London), Dr. W. H. DUDOK VAN HEEL (Harderwijk), P. J. VAN DER FEEN (Domburg), R. VAN LIER (Castricum), TH. MOL (Arnhem) and J. VIERGEVER (Serooskerke).

### Literature

- ALTENA, W. P. (1966): Witte Walvis in de Rijn. 't V. O. — *Jaarnaal* 20, p. 208.
- ANONYMUS (1964): White Whale or Beluga. *Scottish Fisheries Bulletin* nr. 22, dec., p. 20.
- BENEDEN, P. J. van (1889): Histoire naturelle des Cétacés des mers d'Europe (*Mém. cour. et autres mém. Ac. royale sci. Belgique* 38, 40, 41, 43). Bruxelles.
- CALDWELL, D. K., and GOLLEY, F. B. (1965): Marine Mammals from the Coast of Georgia to Cape Hatteras. *Journ. Elisha Mitchell Scient. Soc.* 81, p. 24.
- DEINSE, A. B. van (1931): De fossiele en recente Cetacea van Nederland. *Diss. Utrecht*.
- DEINSE, A. B. van, en JUNGE, G. C. A. (1945): Een vondst van den witten dolfijn *Delphinapterus leucas* (Pall.) in Nederland. *Zool. Meded. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden* 25, p. 1.
- FRASER, F. C. (1934): Report on Cetacea stranded on the British coasts from 1927 to 1932. London, British Museum.
- FREUND, L. (1932): Cetacea. In: GRIMPE und WAGLER. *Tierwelt der Nord- und Ostsee*, XII H 1.
- GRAY, W. B. (1963): Miami Seaquarium and its Exhibits. *Int. Zoo Yearbook* 4, p. 5.
- HALL, E. R., and KELSON, K. R. (1959): *The Mammals of North America*. Ronald Press, New York.
- HARMER, S. F. (1927): Report on Cetacea stranded on the British coasts from 1913 to 1926. British Museum, London.
- JAPHA, A. (1909): Zusammenstellung der in der Ostsee bisher beobachteten Wale. *Schriften Physik-Ökon. Ges. Königsberg* 49, p. 119.
- KLUMOV, S. K. (1959): Economically important dolphins of the far east. *Trans. Inst. Fisheries Research Pacific Ocean* 47, p. 154.
- LEPIKSAAR, J. (1966): Zahnwalfunde in Schweden. *Bijdragen tot de Dierkunde (Amsterdam)* 36, p. 3.
- MØHL, U. (1961): Oversigt over dyreknogler fra Naesholm. In V. La Cour, *Naesholm Nationalmuseumet*, København. p. 364.
- MOHR, E. (1962): Ein Narwal in der Elbe und bei Hamburg. *Natur und Museum* 92, p. 231.
- NIORT, P. L. (1949): Capture de *Delphinapterus leucas* Pallas dans la Loire inférieure. *Bull. Soc. Zool. France* 74, p. 244.
- NISHIWAKI, M. (1957): A list of Marine Mammals found in the Seas adjacent to Japan.
- NORMAN, J. R., and FRASER, F. C. (1948): *Giant Fishes, Whales and Dolphins*. Putnam, London. *Riesenfische, Wale und Delphine*. Paul Parey, Hamburg, 1963.
- OGAWA, T. (1938): Studien über die Zahnwale in Japan. *Arbeiten Anat. Inst. Kaiserl. Japan. Univers. Sendai* 21, p. 173.
- ÖSTERLUND, A. (1908): Meddelande om en hvitfisk. *Meddel. ad Soc. pro Fauna et Flora Fennica* 34, p. 49.
- POHLE, H. (1941): Wieviel Säugetierarten leben in Deutschland? *Zool. Anz.* 133, p. 81.
- SCHEFFER, V. B. (1948): *The Whales and Dolphins of Washington State*. *American Midland Naturalist* 39, p. 257.
- TRUE, F. W. (1889): Contributions to the natural history of the Cetaceans, A review of the family Delphinidae. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 36.
- ULMER Jr., F. A. (1961): *New Jersey's Whales and Dolphins*. *New Jersey Nature News*. New Jersey Audubon Society 16, p. 80.
- VLADYKOV, V. D. (1944): Études sur les mammifères aquatiques. III Chasse, biologie et valeur économique du Marsouin Blanc ou Béluga. Québec.
- IJSSELING, M. A., en SCHIJGROND, A. (1950): *De Zoogdieren van Nederland*. Zutphen, Thieme & Co.

*Authors's address:* Prof. Dr. E. J. SLIJPER, Zoological Laboratory, Plantage Doklaan 44, Amsterdam — C, the Netherlands

## Der Schwertwal – *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758)

Einige Bemerkungen zum Fund des gestrandeten Schwertwales  
bei Rantum/Sylt (am 17. 9. 1965)

Von WOLFHART SCHULTZ

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel  
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre

Eingang des Ms. 19. 8. 1966

Es ist erst kurze Zeit vergangen, seit ein Wal durch sein Auftreten in mitteleuropäischen Binnengewässern Anlaß zu heftigen Diskussionen gab. Das weite Echo, daß diese Irrfahrt eines Beluga-Wales im Rhein auslöste, war durch die Seltenheit einer solchen Beobachtung bedingt.

Nicht ganz so selten, aber immerhin auch nicht gerade häufig, werden lebende oder gestrandete Wale an unseren Küsten gesichtet, wenn wir einmal von dem kleinen Braun- oder Schweinsfisch (*Phocoena phocoena* L.) absehen wollen. So wurde z. B. vor über 100 Jahren die Bevölkerung von List auf Sylt durch das Auftauchen eines Wales in ähnliche Aufregung versetzt wie in diesen Tagen die Anlieger vom Rhein. Nach einem Bericht im Kieler Correspondenz-Blatt vom 2. 12. 1843 kreuzte dieser „Wallfisch“ über 5 Wochen im Lister Tief. Auch damals versuchte man des Tieres habhaft zu werden, aber „leider fehlt es hier an Harpunierern, die diesen Kreuzzügen des Fremdlings ein Ziel setzen und uns auf einige Jahre mit Thran versorgen könnten. Einige Male

ist man dem Tiere so nahe gewesen, daß es gelungen ist, durch eine abgeschossene Kugel es zu verwunden, was jedoch weiter nichts zur Folge hatte, als daß es auf einige Minuten untertauchte und darauf mit gleicher Rüstigkeit und Schnelle dem einmal angenommenen Wege folgte . . .“

Auch einigen Grönlandfahrern von Römö gelang es nicht, sich des Tieres zu bemächtigen, so daß letzten Endes alle Bemühungen damals wie heute erfolglos blieben. Leider ist auch nicht überliefert, um welche Walart es sich damals gehandelt hat.



Abb. 1. Schwertwale im Kampf gegen einen Grönlandwal (nach einer Zeichnung von J. G. MILLAIS, aus J. G. MILLAIS: The Mammals of Great Britain und Ireland, 1906)

### Der Schwertwal von Rantum/Sylt

Im vergangenen Herbst wurde uns die Nachricht übermittelt, daß in der Nähe von Rantum/Sylt ein Wal angetrieben sei. Aus den sich widersprechenden



Angaben über Größe und Gestalt war nicht zu entnehmen, um welche Art es sich handeln könnte. Deshalb machten wir uns auf den Weg, um das Tier zu untersuchen, je nach Erhaltungszustand Teile zu konservieren oder doch wenigstens das Skelett zu bergen. Als wir auf Sylt ankamen, fanden wir den Wal bereits am Wasenplatz auf einem völlig überlasteten Anhänger, auf den das Tier mit Hilfe von drei Traktoren hinaufgezogen worden war (Abb. 2 u. 3). Der Wal war offensichtlich schon längere Zeit tot und in erheblichem Maß in Verwesung übergegangen. Äußere Farbmerkmale waren nicht mehr zu erkennen, doch ließen Größe und Form der Brustflossen (Abb. 2) und die ungewöhnlich hohe und steile Rückenflosse (Abb. 3) keinen Zweifel daran, daß es sich um einen Schwert- oder Mörderwal, *Orcinus orca* (L.), handelte.

Das Tier hatte eine Gesamtlänge von der Schnauzenspitze bis zur Mitte der Schwanzflosse von 6,50 m, Entfernung Schnauzenspitze bis zum Ansatz der Rückenflosse betrug 2,30 m. Die Rückenflosse war 1,25 m hoch und an der Basis 0,80 m lang. Die mächtigen Brustflossen waren von ovaler, kompakter Form und maßen  $1,35 \times 0,90$  m. Die Spitzen der Schwanzflosse hatten eine Auslage von 2,15 m, die Breite betrug in der Mitte 0,65 m. Der Umfang erreichte an der dicksten Stelle des Tieres fast 4 m, das Gewicht wurde auf 3 bis 4 t geschätzt.

Während die äußere Muskelschicht noch einigermaßen fest und kompakt war, hatten sich die Eingeweide bereits in eine unbeschreiblich stinkende Masse aufgelöst.<sup>1</sup> Lediglich das Skelett konnten wir bergen, dieses aber vollständig, einschließlich der beiden Beckenknochen. Nur die Zähne waren zum größten Teil bereits aus den Kiefern herausgeschlagen.

<sup>1</sup> Keiner von uns beweifelt die Ehrlichkeit von HESSELIUS' Worten über einen gestrandeten Wal: „Man könnte aber für großen Stanck nicht lange dabei dauren / dannhero ihn viel geheiß den Stinck Fisch.“ (P. HESSELIUS: Hertzfließende Betrachtungen von dem Elbestrom, Altona 1675, zit. n. E. MOHR, 1931).



Abb. 2. Der Schwertwal von Rantum/Sylt, 22. Sept. 1965. Ventralansicht mit den beiden großen Brustflossen, die in dieser Form und Größe nur beim Schwertwal vorkommen

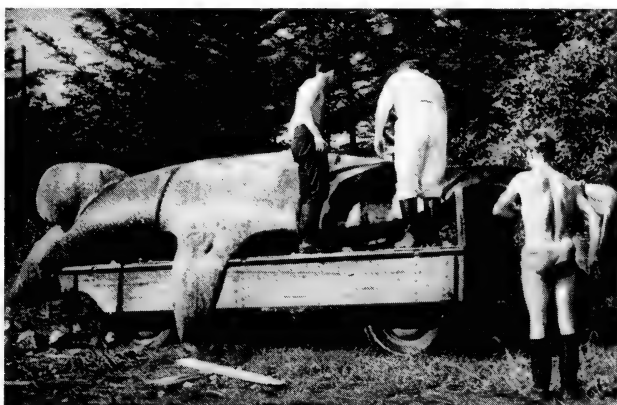


Abb. 3. Der Schwertwal von Rantum/Sylt. Dorsalansicht mit der hohen, spitzen Rückenflosse, wie sie für alte männliche Tiere charakteristisch ist

Das Skelett wurde im Institut für Haustierkunde präpariert, in dessen Sammlung es jetzt aufbewahrt wird. Von den Schädelmaßen seien folgende mitgeteilt (vgl. Abb. 4):

Größte Schädellänge:	97,0 cm
größte Schädelbreite:	63,5 cm
Unterkieferlänge rechts:	80,0 cm
Unterkieferlänge links:	80,5 cm
Zahnreihenlängen Oberkiefer:	38,0 cm
hinterer Zahnabstand (innen):	22,5 cm
Zahnreihenlängen Unterkiefer rechts:	35,5 cm
Zahnreihenlängen Unterkiefer links:	36,0 cm
Zahl der Zähne im OK: jederseits	13
Zahl der Zähne im UK: rechts	12, links 13

Die Wirbelsäule des Sylter Schwertwales besteht aus insgesamt 52 Wirbeln, was der Normalzahl entspricht (die Variationsbreite liegt bei 51 bis 54 Wirbeln). Davon entfallen auf die Halswirbel 7 und auf die Brustwirbel 10, während in der Literatur für letztere stets 11 angegeben wird. Von den Halswirbeln sind der 2. bis 7. fest miteinander verwachsen und mehr oder weniger degeneriert. Sie bilden zusammen nur einen gemeinsamen Proc. spinosus (s. Abb. 5).

Die Beckenknochen erreichten mit ca. 30 cm eine Länge, die beim Schwertwal nur von männlichen Tieren erreicht wird. VAN DEINSE (1962) weist auf Grund eines Vergleiches zwischen den Beckenknochen zweier in Holland gestrandeter Schwertwale auf diesen Geschlechtsdimorphismus hin. Im Vergleich mit dem Sylter Wal ergibt sich folgendes Bild:

	♀ Schwertwal von Goedereede 1961	♂ Schwertwal von Wieringen 1921	♂ Schwertwal von Sylt 1965 (Abb. 6)
Gesamtlänge des Tieres	5,5 m	6,00 m	6,5 m
erhalten	beide Beckenknochen	rechter Beckenknochen	beide Beckenknochen
Form	wenig gebogen	gebogen	gebogen
Größe	dünn und schwach entwickelt 20,6 und 18,8 cm	stärker ausgebildet 24,3 cm	29,4 und 30 cm (über d. Außenbogen gemessen 35 und 36,5 cm)
Gewicht	17,2 und 17,5 g	110 g	170 und 175 g (mazeriert trocken)

Der auffällige Gewichtsunterschied ist weniger durch die verschiedene relative Länge als durch den äußeren und inneren Bau der Knochen bedingt. So ist vor allem die ovale Hälfte im ♀ Geschlecht schlank und dünn, im ♂ aber gleichmäßig stark ausgebildet. Die kaudale Hälfte zeigt beim ♂ Tier eine knotige Verdickung, die beim ♀ Tier wegfällt. Am wesentlichsten für den Gewichtsunterschied ist jedoch die Tatsache, daß der weibliche Beckenknochen nur aus Spongiosa besteht, während sie im ♂ Geschlecht von einer unterschiedlich starken Kompakta umgeben wird. (Vgl. den median aufgeschnittenen Beckenknochen des Sylter Wales auf Abb. 6b+c).

Der Vergleich der Beckenknochen so unterschiedlich großer Tiere dürfte in diesem Fall insofern gerechtfertigt sein, als das ♀ Tier durchaus an der oberen Größengrenze steht, während die beiden anderen Tiere nur die mittleren Maße männlicher Schwertwale erreichen.

## Zur Verbreitung des Schwertwales

Gemeinhin findet man unter dem Stichwort Verbreitung die Bezeichnung „Kosmopolit“ für den Schwertwal angegeben. Trotzdem kommt er in den Weltmeeren nicht überall gleichmäßig häufig vor.

Während von der Südhalbkugel nur gelegentliche Beobachtungen vorliegen (Südsee, Tasmanien, S.Am.) wird er im Nordatlantik und Nordpazifik relativ häufig gefangen und beobachtet, wenngleich er wirtschaftlich in der Gesamtstatistik des Walfanges keine Rolle spielt (weniger als 1% des Klein-Walfanges). Wegen seiner auffälligen Körperzeichnung und seiner besonderen Lebensweise (vgl. weiter unten) ist er jedoch leicht erkennbar. Der schwarze Rücken ist scharf gegen die weiße Bauchseite abgegrenzt. An beiden Schwanzseiten befinden sich große, längliche, weiße Buchten im schwarzen Feld, und hinter den Augen heben sich ebenfalls 2 weiße Flecken deutlich ab (Abb. 1). Am auffälligsten ist jedoch die hohe steile Rückenflosse der männlichen Tiere, die oft weit aus dem Wasser ragt, wenn die Tiere mit großer Geschwindigkeit, die über 20 kn (Knoten) betragen kann, durchs Wasser jagen.

Schon seit früher Zeit sind sie den Seefahrern aus dem Nordatlantik bekannt. So können wir in dem berühmten alt-norwegischen Königsspiel aus dem 13. Jahrhundert (in dem bereits über 1 Dutzend Walarten unterschieden werden!) folgendes lesen: „Es gibt eine Walart, die man vognhvalr nennt. Sie werden nicht länger als 12 Ellen und haben Zähne nach

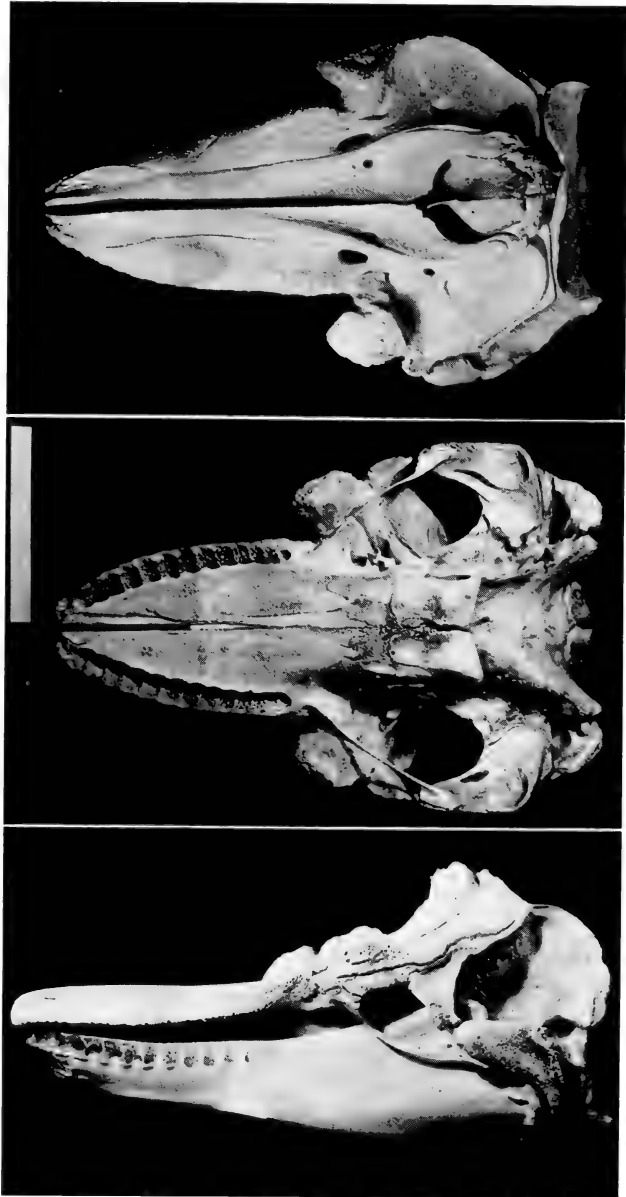


Abb. 4. Der Schädel des Schwertwales von Sylt in Dorsal-, Ventral- (ohne Unterkiefer) und Lateralansicht

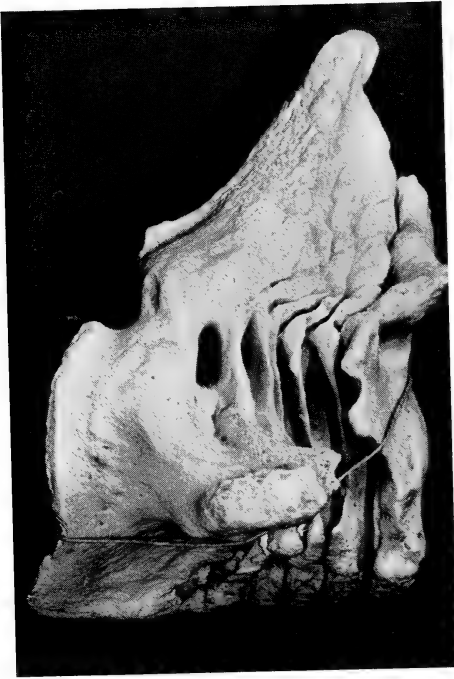


Abb. 5. Die Halswirbel des Schwertwales von Rantum; I frei, II bis VII miteinander verwachsen

Seehunde, Delphine, Braunfische aber auch Junge der Großwale zu seiner gewöhnlichen Beute.<sup>2</sup> Oft genug mußten Walfänger beobachten, wie ganze Schulen von Schwertwalen sich über die an die Fahne gelegten oder ins Schlepp genommenen Großwale hermachten. Lebende Großwale sollen sie in der Weise angreifen, daß sie diesen mehr oder weniger wehrlosen Tieren Stücke aus Lippen und Zunge herausreißen, bis sie erlahmen und verbluten. Die Seeleute gaben den Schwertwalen den Beinamen „wolf of the sea“ oder den ehrenvollen Namen „bulldogg of the ocean and friend of the whaler“, der besagen soll, daß sie es andererseits auch verstanden, den Walen ihre Beute abzunehmen. Es gibt angeblich nur ein Tier, das die Schwertwale nicht angreifen: das erwachsene männliche Walroß.

Das auffällige Verhalten und die leichte Bestimmbarkeit des Schwertwales führte dazu, daß er bei den an Nordatlantik und Nordpazifik sesshaften Völkerstämmen schon bald mit den unterschiedlichsten Vulgärnamen<sup>3</sup> benannt wurde, andererseits nahmen die Wissenschaftler jede beobachtete Abweichung in den Körpermerkmalen (besonders der Färbung) als Grundlage zu neuer Art- oder Unterartenbenennung. Im Laufe

<sup>2</sup> Der Schwertwal von Ronneby (s. u.) hatte 3 Exemplare von *Halichoerus gryphus* und 1 Exemplar von *Phoca vitulina* neben einer Menge Lachse im Magen, der Wal von Goedereede zahlreiche Vogelfedern. ESCHRICHT gibt an, daß der Wal von Grenaa Reste von 13 Tümmlern und 14 Seehunden in dem 21 Fuß langen Magen hatte.

<sup>3</sup> Z. B.: norweg.: Spaekhugger, Hvalhund, Vagnhund, Staurhynning; schwed.: Opara, Tumlik, Svärdfisk; isl.: Hahyrna, Sverdfiskur, Huyding, Haa-hirningur; dän.: Ornswin, Svaerdhval; deutsch.: Schwert- oder Mörderwal, Butzkopf; holl.: Zwaard(wal)vis, Orca; engl.: Killer, Thra-scher, Grampus (am.); Wales: Morfochyn; schott.: Picwale; sjetl.: Luspter, Fleckit-Whale; franz.: Epaulard, L'Orque; russ.: Kossatka; korean.: Innuatu; jap.: Sadschi, Sakamata; Aleuten: Dukulad; Eskimo: Ardlursak (♂), Ardlyk (♀), Musonkjyssiak; lappl.: Akan, Fakan.

ihrer Größe etwa so wie die Hunde und zeigen die gleiche Schärfe gegen andere Wale wie Hunde gegen (andere) Tiere. Denn sie sammeln sich in Scharen und greifen große Wale an, und wo ein großer Wal für sich allein ist, da beißen sie ihn und ermüden ihn so lange, bis er den Tod davon hat. Es kann auch sein, daß er öfters eine größere Anzahl von ihnen mit starken Schlägen in seiner Abwehr tötet, bevor er stirbt“. (Konungsskuggsja, übers. v. R. MEISSNER, Halle 1944).

Diese Beschreibung schildert bereits vor 700 Jahren, was später der englische Zoologe und Tiermaler J. G. MILLAIS auf einer Tafel seines berühmten Werkes „The Mammals of Great Britain and Ireland“ dargestellt hat (s. Abb. 1), und wofür er viele „glaubwürdige Zeugen“ anführt.

Tatsache ist jedenfalls, daß der Schwertwal nicht nur der größte, sondern auch einer der angriffslustigsten Räuber auf der Erde ist. Er ist der einzige Wal, der gewöhnlich andere warmblütige Tiere frißt. Neben Fischen (Heringe, Lachse u. a.) und Seevögeln bis zu Königspinguinen gehören vor allem Robben,

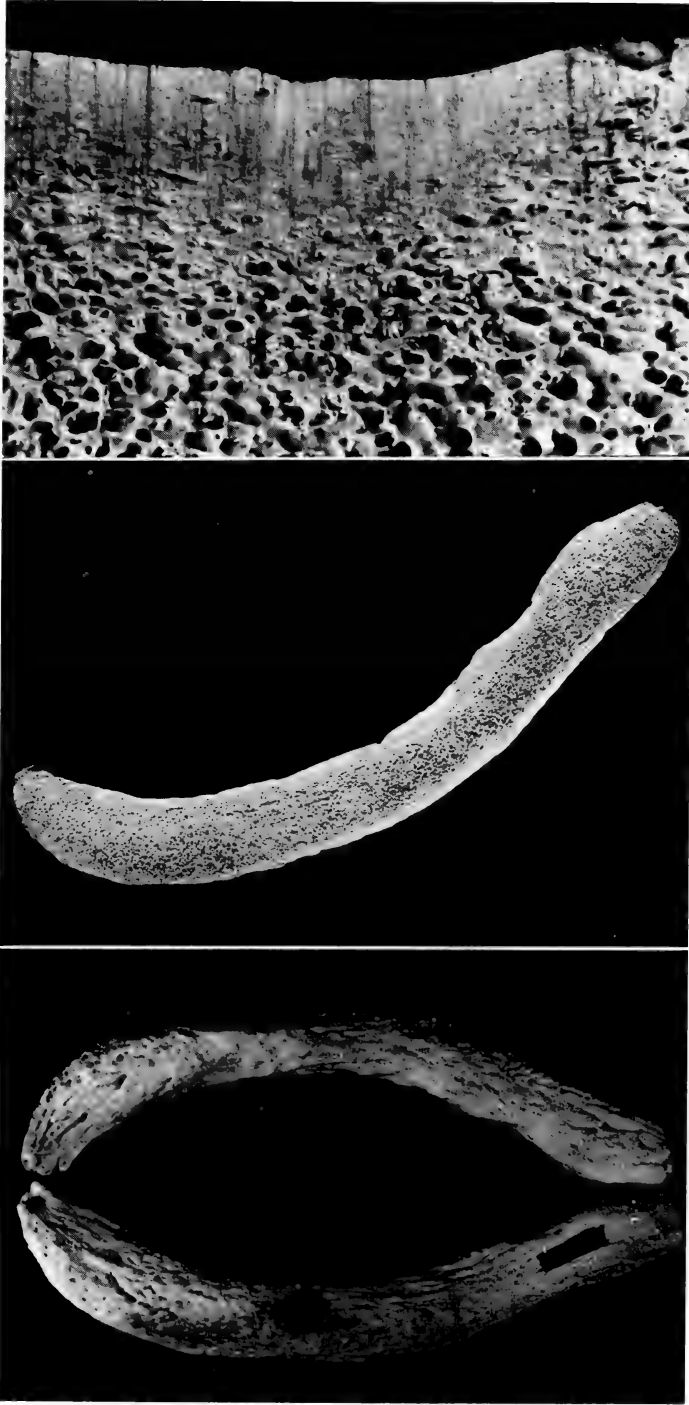


Abb. 6a (links). Die beiden Beckenknochen des Schwertwales von Rantum/Sylt. (Der aufgelegte Maßstab mißt 1 cm) — Abb. 6b (Mitte). Beckenknochen, median aufgesägt, die Verteilung von Kompakta und Spongiosa zeigend — Abb. 6c (rechts). Vergrößerte Aufsicht auf den median aufgesägten Beckenknochen mit Spongiosa und Kompakta (letztere soll bei weibl. Tieren fehlen)

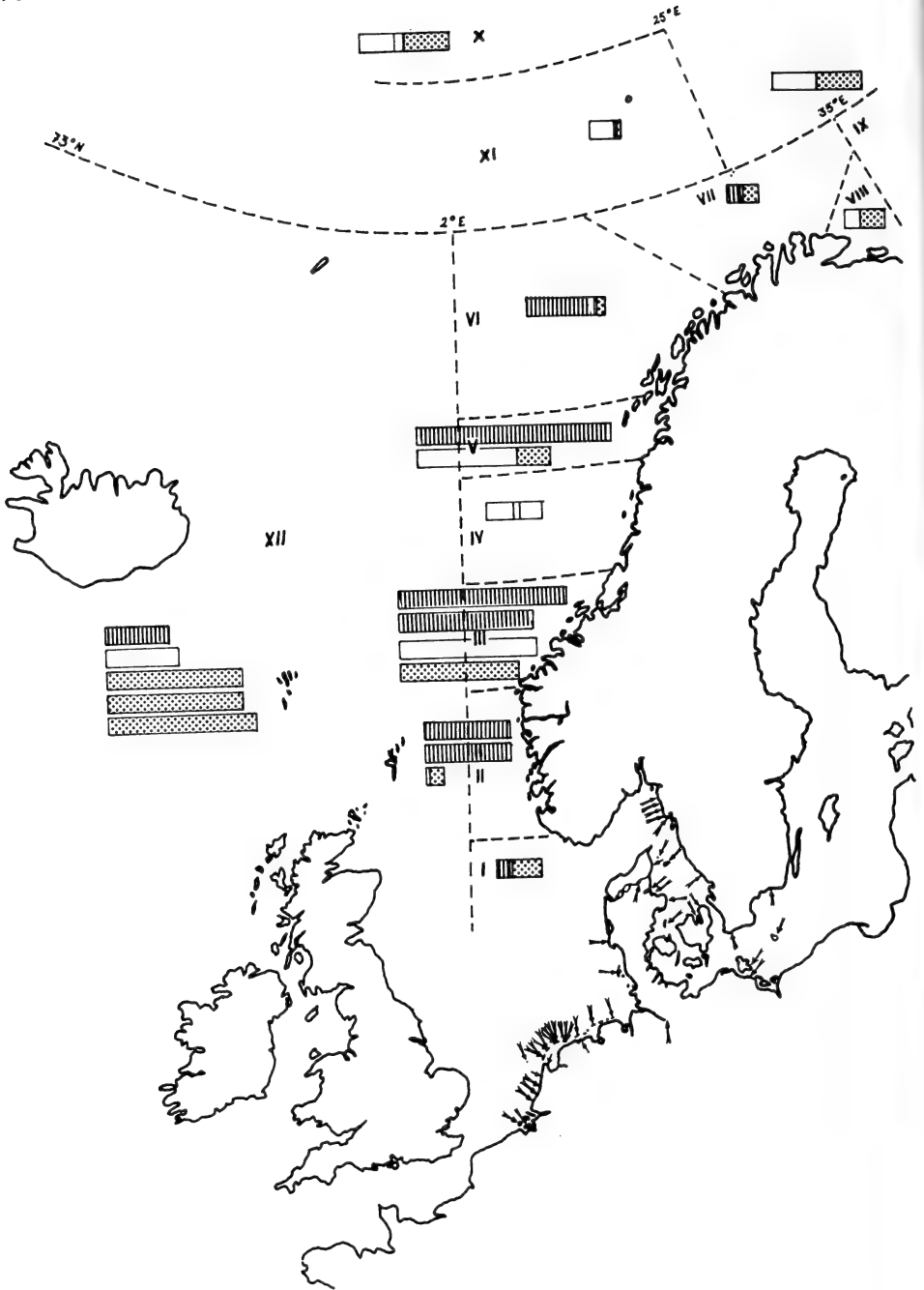





Abb. 7. Karte der Fang- und Strandungsplätze des Schwertwales

	Fang von Schwertwalen	1938—1950
		1953—1958
		1961—1964

I—XII: Die einzelnen Walfangdistrikte (s. Tabelle 2)

↓ Strandung von Schwertwalen seit 1545 bis in die Gegenwart an den Küsten der Niederlande, Deutschlands, Dänemarks und Schwedens

Verteilung der Schwertwalfänge auf die einzelnen Walfangdistrikte<sup>1</sup>

Bezirk	1938—1950	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959—1962	1961	1962	1963	1964	1953—1958 1961—1964
I Skagerrak	6				1				9	1	1	2	14
II Vestlandet	76					2				3		3	8
III Møre og Trøndelag	74	2	6	14	9	17	11		44	32	25	11	171
IV Helgoland	12	1					2			3	6		12
V Vestfjorden	86	5	4	3	8	15	9		3	3		7	57
VI Vesterkralen og Troms	30						1			3		1	5
VII Vest-Finnmark	6						1		1	3			8
VIII Øst-Finnmark			3				4			1	9	1	18
IX Barentshavet-Østfeltet	16	1		1	7	2	10		9	3	3	5	40
X Barentshavet-NØ-feltet <sup>2</sup>	11			1	2		1		2	6	12		24
XI Bjørnøye										2			3
XII Shetland, Island, Jan Mayen	28			7	13	12			43	67	28	47	217
Zusammen		9	13	26	40	48	39		111	124	90	77	

<sup>1</sup> Nach Norsk Hvalfangst Tidende. — <sup>2</sup> Nicht vorliegend. — <sup>3</sup> einschl. Spitzbergen.

der Zeit wurden über 40 Art- oder Unterartnamen geprägt (s. bei HERSHKOVITZ). Aber schon MILLAIS erwähnt, daß sich die meisten dieser Namen als Synonyma erweisen werden; heute wird lediglich noch eine atlantische und pazifische Form unterschieden. Unsere Form kommt im ganzen nordatlantischen Bereich bis ins Eismeer vor. Verfolgt man die Walfanglisten, so bemerkt man ein starkes Ansteigen der Fangzahlen in küstennahen Bereichen, und hier besonders dort, wo zahlreiche Fjorde ins Land einschneiden. Im Norden wurden einzelne Schwertwale in der Höhe von Spitzbergen und vor Nowaja Semlja gefangen. Auffallend ist das starke Ansteigen der Fänge in den letzten Jahren vor der isländischen Küste, wie überhaupt die Fangergebnisse in jüngster Vergangenheit sich positiv entwickelt haben. Daß sie trotzdem nicht etwa von größerer wirtschaftlicher Bedeutung geworden sind, sei an der Tatsache erläutert, daß z. B. in den Jahren 1945 bis 1952 zwischen 1778 und 3520 Zwergwale (*Balaenoptera acutorostrata*) aber nur 12–34 Schwertwale gefangen wurden; doch stellt man ihm energisch nach, weil er nicht unerheblich unter den Fischeschwärmen aufräumt. In den Sommermonaten wird er auch häufiger vor den Nordküsten Großbritanniens gesehen, im Süden ist er selten, einmal wurden welche in der Themse bei Chelsea beobachtet (1890). Einzelne Meldungen liegen auch aus dem westlichen Mittelmeer vor. An den Küsten des mitteleuropäischen Festlandes und in der Ostsee war er bisher ebenfalls nur selten zu sehen. Auf die bekanntgewordenen Fälle sei abschließend kurz eingegangen.

Schwertwalfänge in nordeuropäischen Gewässern 1938—1964<sup>1</sup>

Jahr	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944	1945	1946	1947
Anzahl	46	23	7	14	57	12	29	12	31	29
Jahr	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957
Anzahl	27	34	12	24	13	9	13	26	40	48
Jahr	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964			
Anzahl	39	69	82	111	124	90	77			

<sup>1</sup> Nach Norsk Hvalfangst Tidende.

## Strandung von Schwertwalen in der Nord- und Ostsee

Von allen Walen kommt in der Nord- und Ostsee nur eine Art regelmäßig vor: Der Braun- oder Schweinsfisch (*Phocoena phocoena* L.), der in früherer Zeit sogar sehr intensiv bejagt wurde. Noch bis ins 20. Jahrhundert wurden in Dänemark jährlich weit über 1000 Tiere gefangen.

Alle übrigen Wale sind bei uns recht selten, sie wurden nur vereinzelt oder in einzelnen „Schulen“ beobachtet, wenn es sich um geselliger lebende Arten handelt. Ihre eigentlichen Verbreitungsgebiete liegen außerhalb unserer Küstenbereiche. Wir müssen sie deshalb als Irrgäste in unserer heimischen Fauna bezeichnen. Trotzdem wurde eine nicht geringe Zahl von Arten an der Nord- und Ostsee beobachtet, wie aus der beigefügten Tabelle zu ersehen ist. (Holländische Nordseeküste 20 Arten, Ostsee nach Japha 18 Arten, Schl.-Holst. bisher 16 Arten mit Sicherheit).

Ganz besonders intensiv wurden in den Niederlanden die fossilen und rezenten Walfunde bearbeitet (vgl. v. DEINSE 1930 bis 1964). A. B. VAN DEINSE konnte bis 1964 über 568 rezente Walfunde ermitteln, wovon sich über die Hälfte allerdings auf den Braunfisch beziehen. Vom Schwertwal sind ihm in der Zeit von 1783 bis 1963 insgesamt 26 Strandungen bekannt geworden; in den meisten Fällen lassen sich zu den Funden keine genaueren Angaben mehr machen:

	Datum	Fundort	Bemerkungen
1.	4. 12. 1783	bei Domburg a. Walcheren	♀, mit 140 cm lg. Foetus
2.	1811	Angelschmannsplat b. Ameland	♂
3.	15. 4. 1832	südl. Hollum auf Ameland	
4.	1841	Wijk-aan-Zee	♀, 16' (5 m)
5.	7. 9. 1909	Noordwijk aan Zee	♂, 4,5 m
6.	1918	Egmond aan Zee	
7.	11. 1918	Zandvoort	
8.	8. 1921	Vlieland (vorher an mehreren Stellen gesichtet)	6 m
9.	12. 1921	bei Wieringen	♂, 6 m
10.	E. 4. 1926	bei Haaks Feuerschiff	♂, ca. 6 m, R. finne 1,60×0,95
11.	1926	?	
12.	20. 7. 1931	Terschelling (Nordstrand)	♂, 5,75 m, 8000 kg
13.	11. 3. 1934	?	
14.	5. 1. 1935	Jacobspolder b. Wissekerke Nord-Beveland	♂, iuv. 3,90 m
15.	1936	?	
16.	10. 7. 1937	Texel	♀, 5 m (4×12 Zähne)
17.	22. 9. 1937	bei West-Terschelling	fast 7 m
18.	14. 10. 1937	Nordküste von Ameland	♂, 6,5 m (4×10 Zähne)
19.	8. 7. 1943	Terschelling	♀, 5,35 m, Embr. (1,25)



Datum	Fundort	Bemerkungen
20. 20. 7. 1943	Terschelling	
21. 25. 7. 1953	Texel (De Koog)	ca. 5 m
22. 10. 7. 1954	(?) Zoutkamp aan de Lauwerszee	5 bis 6 m
23. 8. 1959	Schiermonnikoog	6 m, 42 Zähne
24. 20. 7. 1961	Goedereede a. Goeree-Overflakkee	♀, 5,5 m
25. 10. 10. 1963	Texel	♂, 5,5 m, 5 t
26. 10. 1963	Noordwijk aan Zee	♀, 5,0 m

## Strandung von Walen in der Nord- und Ostsee

	nach v. DEINSE bis 1963 f. d. Niederlande (20 Arten)	nach JAPHA für die Ostsee bis 1908 (12 Arten)	nach MOHR u. a. für die schlesw.- holst. Küste bis Gegenwart (19 Arten)
<b>Zahnwale – Odontoceti</b>			
Fam. Pottwale – Physeteridae			
Pottwal – <i>Physeter macrocephalus</i>	47	3	2 (5?)
Zwergpottwal – <i>Kogia breviceps</i>	2	—	—
Fam. Spitzschnauzendelphine – Ziphiidae			
Döbling – <i>Hyperoodon ampullatus</i>	17	9	3 (6?)
Spitzschnauzendelphine – <i>Mesoplodon bidens</i>	11	4	—
<i>M. gragi</i>	1	—	—
Cuviers Wal – <i>Ziphius cavirostris</i>	—	2	—
Fam. Flußdelphine – Platanistidae nicht in Europa vorkommend			
Fam. Weißwale – Delphinapteridae			
Weißwal (Beluga) – <i>Delphinapterus leucas</i>	1	8	2
Narwal – <i>Monodon monoceros</i>	1	—	3
Fam. Braunfische – Phocaenidae regelm. vorkommend			
Braunfisch – <i>Phocoena phocoena</i>			
Fam. Delphine – Delphinidae			
Schwertwal – <i>Orcinus orca</i>	29	22	4
Kleiner Mörderwal – <i>Pseudorca crassidens</i>	2	9	1
Grindwal – <i>Globicephala melaena</i>	9	4	—
Gramper – <i>Grampus griseus</i>	2	—	—
Tümmler – <i>Tursiops truncatus</i>	300	16	18
Delphin – <i>Delphinus delphis</i>	67	6	—
Weißschnauzendelphin – <i>Lagenorhynchus albirostris</i>	2	3	—
Langenorhynchus acutus	13	1	3
Schnabeldelphin – <i>Steno rostratus</i>	1	—	—
<b>Bartenwale – Mysticeti</b>			
Fam. Glattwale – Balaenidae			
Nordkaper – <i>Eubalaena glacialis</i>	—	2	—
Grönlandwal – <i>Balaena mysticetus</i>	—	—	—
Fam. Grauwal – Eschrichtidae			
Grauwal – <i>Eschrichtius gibbosus</i>	3	—	—
Fam. Furchenwale – Balaenopteridae			
Blauwal – <i>Balaenoptera musculus</i>	—	3	1
Finnwal – <i>B. physalus</i>	45	10	8
Zwergfinnwal – <i>B. acutorostrata</i>	20	8	2
Segwal – <i>B. borealis</i>	2	2	1
Buckelwal – <i>Megaptera novaeangliae</i>	—	6	2

Neben diesen 26 Strandungen an der niederländischen Küste aus historischer Zeit ist von dort eine Reihe fossiler Funde bekannt geworden.

Von der deutschen Nordseeküste liegen bisher wesentlich weniger Beobachtungen von Schwertwalen vor. Neben einem Fund von Sylt aus dem Jahre 1841 (der Schädel wird im Kieler Zool. Museum aufbewahrt) sind in jüngster Zeit folgende Strandungen bekannt geworden:

<i>Datum</i>	<i>Fundort</i>	<i>Bemerkungen</i>
11. 11. 1921	Elbe bei Fliegenberg, südöstlich Hamburg	♀, 5,50 m, 3000 kg <sup>1</sup>
Mitte 8. 1943	Juist	
21. 11. 1956	Wangerooge	♀ (erschossen)
17. 9. 1963	Rantum/Sylt	

Aus Dänemark wurden folgende Funde von Schwertwalen bekannt:

<i>Datum</i>	<i>Fundort</i>	<i>Bemerkungen</i>
27. 12. 1679	östlich von Randers Fjord	
1844	Frederikshavn	
M. 2. 1855	Ostküste Jütlands	
24. 7. 1861	Kattegat bei Grenaa	♂, 6,5 m
1862	Kattegat bei Samsö	
27. 9. 1872	Limfjord bei Nibe	
4. 1875	Hirtsholm (Kattegat)	
1887	Nordküste Seelands	♀, ♀ iuv. ♂
1891	Skagerrak	♂, 6 m, R.flosse 1,35 × 0,85
16. 3. 1893	Mündung des Mariager Fjords	2 Tiere
4. 3. 1897	Ostseite von Laesö (Kattegat)	
6. 1904	Gamle Nymindegab	
31. 3. 1908	Hundested a. Isefjord	♂
10. 1. 1919	Gamborg Fjord	♂

Neben den gesamten dänischen Funden liegen aus dem Bereich der übrigen Ostsee folgende Meldungen vor:

<i>Datum</i>	<i>Fundort</i>	<i>Bemerkungen</i>
30. 3. 1545	Greifswalder Bodden	
um 1820	Trelleborg	
1848	Lysekil (Bohuslän)	
E. 3. 1851	bei Ronneby in Blekinge	♂
Frühj. 1851	bei Neu Mukran/Rügen	
8. 1865	Bornholm	♀
18. 12. 1867	Lysekil (Bohuslän)	
12. 1871	Küste von Bohuslän	♀, 3,5 m
1. 1878	Küste von Bohuslän	♀
12. 1878	Küste von Bohuslän	
13. 5. 1880	Balgö (Bohuslän)	♀
Wi. 1888	Warburg (Bohuslän)	

<sup>1</sup> Dieses Tier war nicht gestrandet, sondern nach mehrwöchiger Beobachtung und längerer Jagd erlegt worden.

Verteilung der Schwertwalfänge auf die einzelnen Fangmonate<sup>1</sup>

Monat	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1950—1964
Februar						7			26	3	10		46
März			3			11			1	23	7	10	55
April	3	5	5		14	16			14	9	29	23	118
Mai	3	8	8		11	4			14	16	20	3	87
Juni	2				10				11	11	4	5	43
Juli			10						11	15	18	20	74
August	1				12	1			29	38	2	16	99
September					1		nicht vorliegend		5	9			15
Zusammen	9	13	26		48	39			111	124	90	72	

<sup>1</sup> Nach Norsk Hvalfangst Tidende.

Es sei noch erwähnt, daß in den Jahren 1913 bis 1953 25 Strandungen von Schwertwalen an den britischen Küsten registriert wurden.

Von den niederländischen Strandungsfeststellungen sind meist die genauen Daten bekannt, sie fehlen lediglich in 5 Fällen. Betrachtet man nun die jahreszeitliche Verteilung der Funde (s. Abb. 8), so fällt auf, daß der überwiegende Teil der Strandungen in der zweiten Jahreshälfte erfolgte, während aus der ersten lediglich 3 Fälle bekannt sind. Ein deutlicher Höhepunkt zeichnet sich im Monat Juli ab. VAN DEINSE versucht dies aus der Biologie des Schwertwales zu erklären. Man hat beobachtet, daß die Schwertwale während des Sommers sich hauptsächlich im Nordatlantik und Nördlichen Eismeer aufhalten (Grönland, Island, Jan Mayen, Faröer, Shetland, Norwegen, Spitzbergen, Nowaja Semlja), im Winter dagegen mehr in südlichen Gegenden zu finden sind. Auf dem Zuge zwischen Sommer- und Winterquartier folgen sie einerseits der Küste Irlands, andererseits durchqueren sie die Nordsee. In dieser Zeit häufen sich dann auch die Strandungen an den Nordseeküsten, während im September im nördlichen Bereich kaum mehr Schwertwale gefangen werden (s. Tabellen u. Abb. 8).

Da es sich bei den Strandungen nicht etwa nur um Anspülung toter Tiere, sondern oft um eine tatsächliche Strandung lebender Wale handelt, erhebt sich die Frage, wie es dazu kommen kann.

Von anderen Walen weiß man, daß sie in panischer Flucht vor Schwertwalen ins flache Wasser gerieten und nicht wieder freikamen. Für die Schwertwale erklärt man sich umgekehrt die Strandung dadurch, daß sie in ihrer gierigen Verfolgungsjagd ihrer Beute ins zu flache Wasser folgen, bis sie selbst nicht mehr weiterkommen.<sup>4</sup> Eine nicht unwesentliche Rolle dürfte noch dabei an unseren Wattenküsten die einsetzende Ebbe spielen.

Es hat sich auffallenderweise gezeigt,

<sup>4</sup> So wird z. B. für den bei Ronneby gestrandeten Schwertwal (s. o.) angegeben, daß er bei der Verfolgung eines Lachsschwarmes ins seichte Wasser geriet.

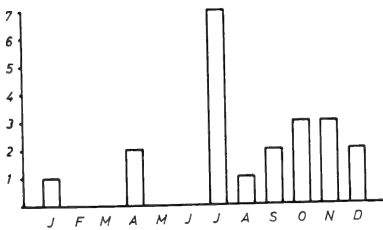
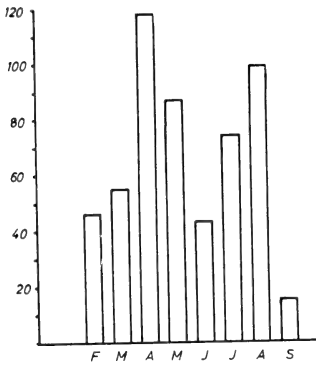


Abb. 8a (oben). Jahreszeitliche Verteilung der Schwertwalfänge in nord-europäischen Gewässern — Abb. 8b (unten). Jahreszeitliche Verteilung der Schwertwalstrandungen an der niederländischen Küste

daß oft mehrere Schwertwale in kurzen Zeitabständen voneinander stranden. Das dürfte mit der Tatsache im Zusammenhang stehen, daß sie meist in kleineren oder größeren Schulen (20 bis 30, in seltenen Fällen bis zu 100 Stück) auftreten.

### Zusammenfassung

Es wird über den Fund eines Schwertwales (*Orcinus orca* L.) berichtet und auf einige anatomische Besonderheiten hingewiesen. Das Tier wurde am 17. 9. 1965 bei Rantum (Sylt) tot angespült. Das Skelett wird im Institut für Haustierkunde in Kiel aufbewahrt. Auf die Verbreitung des Schwertwales wird auf Grund von Fangergebnissen aus den letzten 30 Jahren und von Berichten über Strandungen seit dem 16. Jahrhundert in der Nord- und Ostsee eingegangen.

### Summary

A few anatomical particularities of a stranded Killer whale (*Orcinus orca* L.) are reported. The dead animal was washed ashore at Rantum (Sylt), the 17th of Sept. 1965. The skeleton is preserved in the Institut für Haustierkunde, University of Kiel. The distribution of the Killer whale is discussed by catching results extending over the last 30 years and by checking the reports of stranded whales since the 16th century both from the Baltic and the North-Sea.

### Literatur

- BIRULA, M. (1934): Über die Seesäugetiere des Weißen Meeres. Zool. Anz. 107, 10—22.
- BÖKER, H. (1937): Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, 2. Bd.: Biologische Anatomie der Ernährung, Jena.
- COLLET, R. (1911—1912): Cetacea, in: Norges Pattedyr. Kristiania.
- DEGERBØL, M. (1935): Hvaler (Cetacea). In: Danmarks Pattedr. Kopenhagen.
- (1940): Zoology of the Faroes. Copenhagen.
- DEINSE, A. B. VAN (1931): De walvisachtige dieren van Nederland. Fossiele zowel als recente. Diss. Amsterdam 1931.
- (1946): De recente Cetacea van Nederland van 1931 tot en met 1944. Zoölog. medd. 26.
- (1945—1952): in: Het Zeepaard 6, 18—20, 8, 6—9, 23—24, 9, 32—35, 11, 23—30, 64—73, 12, 19—29.
- (1953—1958): in: Med. Ver. Zoogdierk. 3, 11—22, 6, 48—50, 10, 103—105, 12, 127—131, 15, 153—158, 18, 183—190, 20, 205—208.
- (1959—1963): in: Lutra 2, 42—47, 3, 19—23, 4, 33—40, 5, 31—35, 6, 61—66.
- ESCHRICHT, D. F. (1862): Om Speekhuggeren (*Delphinus Orca* L.). Kopenhagen.
- FRASER, F. C. (1934): Report on Cetacea stranded on the British Coasts from 1927 to 1932. London.
- FRASER, F. C., and PARKER, H. W. (1953): Guide for the identification and reporting to stranded Whales, Dolphins, Porpoises and Turtles on the British Coasts. London.
- FREUND, L. (1932): Cetacea in: GRIMPE-WAGLER, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil 12, Leipzig.
- HARMER, S. F. (1914—1927): Report on Cetacea stranded on the British Coasts, London.
- HENTSCHEL, E. (1937): Naturgeschichte der nordatlantischen Wale und Robben. In: Handbuch d. Seefischerei Nordeuropas, Bd. 3, Stuttgart.
- HERSCHKOVITZ, Ph. (1966): Catalog of Living Whales. Bull. U.S. Mus. 241, I—VIII, 1—259. Washington.

- JAPHA, A. (1909): Zusammenstellung der in der Ostsee bisher beobachteten Wale. Schrift. Phys. Ökon. Ges. Königsberg 49.
- JONSGARD, A., og ØYNES, P. (1952): Om bottlenosen (*Hyperoodon rostratus*) og spekkhoggeren (*Orcinus orca*). Fauna 1, Oslo.
- KRUMBIEGEL, I. (1955): Biologie der Säugetiere 2, Krefeld.
- (1958): Ein Schwertwal (*Orcinus orca*) als Irrgast bei Wangerooge. Säugetierkd. Mitt. 6, 174—175.
- LAAR, V. VAN (1963): Een walvis op het Waddenstrand. Amsterdam.
- MILLAIS, J. G. (1906): The Mammals of Great Britain and Ireland. London.
- MOHR, E. (1931): Die Säugetiere Schleswig-Holsteins. Altona.
- NORMAN, J. R., and FRASER, F. C. (1963): Riesenfische, Wale und Delphine. Hamburg, Berlin.
- Norsk Hvalfangst Tidende 1953, S. 698—706, 1955, S. 135—138, 1956, S. 241—249, 1957, S. 300—308, 1958, S. 377—385, 1959, S. 521—531, 1962, S. 60—61, 1963, S. 57—70, 1964, S. 245—258, 1965, S. 61—71.
- PAULSEN, H. B., und RISTING, S. (1938): Der norwegische Walfang. In: Handbuch d. Seefischerei 8, Stuttgart.
- SLIJPER, E. J. (1936): Die Cetaceen vergleichend-anatomisch und systematisch. Capita Zool. 7.
- (1958a): Walvissen. Amsterdam.
- (1958b): Das Verhalten der Wale (Cetacea). Handb. d. Zoologie 8, (Lief. 15) 10 (14): 1—32.
- SCHUBERT, K. (1955): Der Walfang der Gegenwart. In: Handbuch der Seefischerei Nord-europas 11, Stuttgart.
- WINGE, H. (1908): Pattedyr, Danmarks Fauna, Kopenhagen.

Anschrift des Verfassers: Dr. WOLFHART SCHULTZ, Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität, 2300 Kiel, Olshausenstraße 40—60

## Über das Calvarium eines Entenwals, *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770), aus dem Hafen von Amsterdam

Von P. J. H. VAN BREE

Eingang des Ms. 12. 1. 1967

Gelegentlich des regelmäßigen Ausbaggerns des Amsterdamer Hafens wurde im Juni 1965 ein merkwürdiger großer Klumpen ausgebaggert. Durch die Freundlichkeit von Ing. G. H. FOKKEMA von der Dienststelle „Haven- en Waterwerken“ der Stadt bekam das Zoologische Museum der Universität Amsterdam dieses Objekt. Der Bestimmung nach ist es ein stark beschädigtes Calvarium<sup>1</sup> von *Hyperoodon ampullatus*, dem Dögling oder Entenwal.

An sich wäre dieser Fund keine besondere Veröffentlichung wert gewesen, wäre es nicht das Calvarium eines vermutlich sehr großen Tieres gewesen. Obschon der vordere Teil des Rostrums abgebrochen ist, beträgt die Totallänge des Stückes noch 160 cm (Abb. 1a und 2a). Das vollständige Calvarium eines jungen männlichen 650 cm langen Exemplars von *Hyperoodon ampullatus*, gestrandet bei Hollum (Ameland) am 26. August 1956 (Abb. 1b und 2b), hat nur eine Totallänge von 137,5 cm.

Außer durch das Liegen im Hafen entstandene Beschädigungen sind auch deutliche Spuren menschlicher Bearbeitung zu sehen. Neben Einkerbungen für um den Schädel zu legende Strophen, womit der Schädel vom Rumpf gelöst werden konnte (eine Methode, die auch heutzutage noch angewandt wird), sind auch die enorm entwickelten

<sup>1</sup> Calvarium im Sinne von DUERST (1926, S. 231): Schädel ohne Unterkiefer.

Kämme der Maxillaren gekappt und dadurch niedriger gemacht. Auch die supra-orbitalen Processi sind verschwunden, wodurch das Calvarium einen (zu) schlanken Eindruck macht (Abb. 2). Weiter sind Pterygoidea und ein Teil der Palatina abgebrochen oder weggeschlagen.

Es ist höchst unwahrscheinlich, daß dieser Entenwal an Ort und Stelle gestorben ist. Wenn auch früher der Hafen von Amsterdam, das IJ, in Verbindung stand mit der vormaligen Zuiderzee und diese mit der Nordsee, scheint es beinahe unmöglich, daß das große Tier die Untiefe direkt vor dem Hafen von Amsterdam (= Pampus) passiert haben sollte. Wenn schon *Hyperoodon ampullatus* ziemlich allgemein in der Nordsee ist, scheinen nur junge männliche und weibliche Tiere hier zu stranden. Alte, ausgewachsene männliche Tiere scheinen weit von der Küste zu bleiben. FRASER (1948) schreibt hierüber: „Old male animals rarely strand on British coasts.“ Auch unter den 17 von Niederland bekannten Strandungen ist kein einziges altes männliches Tier.

Daß das hier besprochene Calvarium von einem alten ♂ gewesen sein muß, zeigt sich deutlich durch die ungewöhnlich starke Entwicklung der Kämme auf den Maxillaren. Die größte Breite eines dieser Kämme beträgt 23,5 cm (= 9 $\frac{1}{4}$  Zoll). Dieses Maß liegt in der gleichen Größenordnung wie es von TURNER (1888–89) für ein



Abb. 1. A. laterale Ansicht des beschädigten Calvariums (Totallänge 160 cm) von *Hyperoodon ampullatus* aus dem Amsterdamer Hafen — B: dasselbe von einem jungen ♂ *Hyperoodon ampullatus* (Gesamtlänge dieses Calvariums 137,5 cm)



Abb. 2. A: Dorsalansicht des aus dem Amsterdamer Hafen gebaggerten Calvariums von *Hyperoodon ampullatus* — B: zum Vergleich der entsprechende Teil eines jungen Tieres der gleichen Art

altes ♂ genannt wird, das im März 1883 bei Ure, Shetlands, strandete. TURNER gibt bei seinem Tier  $8\frac{1}{4}$  Zoll an für die größte Breite eines Kammes und  $49\frac{1}{4}$  Zoll (= 135 cm) für die Totallänge des unvollständigen Schädels. Nach diesem Autor ist in der Sammlung des British Museum (Natural History) in London der Schädel eines Entenwals von vergleichbarer Länge (Totallänge unvollständig 157,5 cm, Orkneys, Datum der Strandung unbekannt; siehe auch GRAY, 1846, S. 27 und Bild 4; 1866, S. 339<sup>2</sup>).

Die Entwicklung der genannten Kämme ist von dem Alter der Tiere abhängig, und diese Entwicklung geht bei den ♂ viel weiter als bei den ♀ Exemplaren (sekundäres Geschlechtsmerkmal). Durch das Wachstum der Auswüchse auf den Maxillaren verändert sich auch das Kopfprofil beim Alterwerden (Abb. 3); daneben werden die Tiere heller von Farbe (siehe auch hierfür BOSCHMA, 1951).

Höchstwahrscheinlich ist der Schädel dieses über 10 m lang gewesenen Entenwals durch holländische Walfänger im 17. oder 18. Jahrhundert als Trophäe aus nördlichen Gewässern mitgebracht worden. Nach dem Vorzeigen muß der Schädel dann in den Hafen geworfen worden sein. Daß das Calvarium geraume Zeit dort gelegen haben muß, erweist der Bewuchs durch Seepocken (cf *Balanus improvisus*) und Bryozoen (*Conopeum reticulum*) (det. Dr. J. H. STOCK); das sind Arten, die im Amsterdamer Hafen vorkamen, als dieser noch über die Zuiderzee mit der Nordsee

<sup>2</sup> Dr. F. C. FRASER hatte die Freundlichkeit mitzuteilen, dieser Schädel sei noch immer in der Londoner Sammlung unter der Nummer 1845.7.4.1.(21A); die größte Breite der Kämme auf den Maxillaren beträgt 22,5 cm ( $8\frac{7}{8}$  Zoll) bei diesem Exemplar.

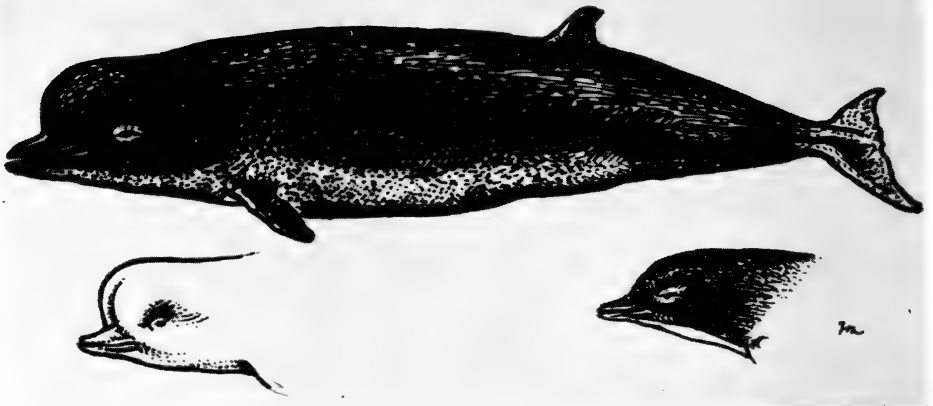


Abb. 3. Veränderung des Kopfprofils bei größer und älter werdenden Exemplaren von *Hyperoodon ampullatus* (nach Remington KELLOGG, 1940 und BOSCHMA, 1951)

in Verbindung stand. Die Walfänger der früheren Jahrhunderte nahmen regelmäßig Knochen von großen Cetaceen mit, besonders die hinteren Teile der Mandibeln, die Humeri und die Wirbelkörper. In diese Knochen wurden Löcher gebohrt und die Knochen so postiert, daß aus den Löchern eine ölige Substanz tropfte, das sogenannte Knochen- oder Kieferöl, das unter anderem als Schmiermittel für Uhren benutzt wurde. Daneben wurden Kiefer, Rippen, Wirbel und Schulterblätter mitgenommen, um als Ehrenpfosten, Heckpfähle, Grabstelen, Schemel und dergleichen benutzt zu werden. Die Tatsache, daß in dem Calvarium aus dem Amsterdamer Hafen keine eingebohrten Löcher sind, läßt vermuten, daß es nur als Trophäe (von einem besonders großen Tier) mitgenommen sein dürfte.

### Summary

In the Amsterdam harbour, in June 1965, the very damaged skull of a *Hyperoodon ampullatus* was dredged up. In view of the length of the piece (160 cm) and the very developed maxillary crests, it must have been of an old male specimen (probably longer than 10 meters). A plausible explanation of the find of this calvarium in the Amsterdam harbour would be, it was brought in as a trophy from Northern waters by Dutch whalers during the 17th or 18th century.

### Literatur

- BOSCHMA, H. (1951): Some smaller whales. *Endeavour* 10 (nr 39), 131—135.  
 DUERST, J. U. (1926): Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern (Abt. VII, Teil 1 in: *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden* — Edit. E. ABDERHALDEN) 125—530.  
 FRASER, F. C. (1948) in: J. R. NORMAN & F. C. FRASER — *Giant Fishes, Whales and Dolphins*. 2nd ed. Putnam — London, I—XXII, 1—360.  
 GRAY, J. E. (1846): On the Cetaceous animals. In: J. RICHARDSON & J. E. GRAY eds, *The Zoology of the voyage of H. M. S. Erebus and Terror... 1839 to 1843*, 1, 13—53, 30 pls.  
 GRAY, J. E. (1866): *Catalogue of Seals and Whales in the British Museum*. 2nd ed. British Museum — London, I—VII, 1—402.  
 KELLOGG, REMINGTON (1940): Whales, giants of the sea. *Nat. Geographic Mag.* 77:1, 35—90.  
 TURNER, WN. (1888—89): Notes on the Skull of an aged male *Hyperoodon rostratus* from Shetland. *Proc. Royal Phys. Soc. Edinburgh* 10, 19—23.

*Anschrift des Verfassers:* DRs. P. J. H. VAN BREE, Zoologisch Museum, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam-C., Niederlande



# Pottwale an den deutschen Nordseeküsten

Von ERNA MOHR

Eingang des Ms. 20. 12. 1966

Die meisten Wale sind Kosmopoliten, alle aber rasche Schwimmer und Wanderer. Nur eine einzige der vielen bekannten Walarten kann man als bei uns wirklich heimisch ansehen, den Braun- oder Schweinsfisch, *Phocoena phocoena* L. Alle andern sind bei uns nur Irrgäste, selbst der verhältnismäßig häufige Tümmeler, *Tursiops truncatus* Montagu. Im ganzen konnten an unseren deutschen Nordseeküsten bisher 18 Wal-Arten beobachtet werden, 6 Barten- und 12 Zahnwal-Arten.

Zahnwale treten nicht selten in größeren Verbänden auf, mehr und häufiger als die Bartenwale, von denen wir fast nur Einzelstrandungen bei uns kennen.

Auch der größte Zahnwal, der Pottwal, *Physeter macrocephalus* L. kommt gelegentlich in größeren Herden in Küstennähe und kann dabei stranden. Eines der ältesten Beispiele dafür ist eine am 22. bis 23. November 1577 bei Ter Heide an der niederländischen Küste gestrandete Herde von 13 Tieren, von denen JOHAN WIERICS eine interessante Zeichnung lieferte, die im Prenten-Kabinett in Brüssel aufbewahrt wird. Drei männliche Tiere von 48, 49 und 55 Fuß Länge liegen bereits auf dem Sand; zehn weitere schwimmen noch. An diesen Walen ist die Richtung des Spauts nach vorn richtig gezeichnet; falsch dagegen sind die zwei Spautlöcher, denn beim Pottwal haben beide Nasenöffnungen ein gemeinsames Spautloch.

Der älteste von der deutschen Nordseeküste bekannte Pottwal strandete 1575 bei Tondern, das früher direkten Zugang zur Nordsee hatte. Erst als in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts die Ruttebüller Schleuse erbaut war, wurde Tondern Landstadt. Der Schädel dieses Tieres kam in das Dresdener Museum für Tierkunde und trug den Vermerk: „Geschenk des Herzogs Johann des Älteren von Schleswig an die Kurfürstin Anna von Sachsen!“

Bei HEIMREICH, Erneuerte Nordfriesische Chronik, 1668, steht auf Seite 317: „In welchem 1604ten Jahre 2. große Wallfische zu Pilworm sein angekommen / so I. F. Gn. den armen haben verehret.“ HEIMREICH hat seine Notiz über die Walfische von 1604 aus einer Quelle, die O. HARTZ im Jahrbuch des Nordfriesischen Vereins 1934, S. 109 ff., behandelte, die vielleicht dem Vater HEIMREICHS zuzuschreiben ist. Etwas ausführlicher steht dort S. 143: „Auch ist hier nicht vorbey zu gehen welcher gestalt ao. 1604 durch einen großen sturm 2 ungewöhnliche fische oder grose walfische für Pilworm sein angetrieben, daselbst bey verfliesung des wassers besitzen geplieben, und von I. F. G. den armen verehret worden.“ JOHANNES HEIMREICH, der Vater, war seit 1611 Pastor auf Trindermarsch, 1639 auf Pellworm; die Angaben über die Walfische werden also auf mündlicher Überlieferung beruhen.

Durch einen Lesefehler, nämlich 1694 statt 1604, sind diese beiden Pellwormer Pottfische mehrfach in der Literatur falsch eingeordnet worden, hauptsächlich wohl auf Grund der Angaben in dem von NICOLAUS BAER verfaßten und 1702 in Bremen erschienenen „Wallfisch- und Crocodil-Gedicht aus Heiliger Schrift und Weltgeschichte“. Darin liest man über die beiden Wale, sie seien bei Nordstrand gestrandet, was ja praktisch mit Pellworm gleichzusetzen ist, da sie auf dem Watt festgekommen waren:

Bekant ist / was geschehen vor ohngefehr acht Jahren /  
Da an dem / Norderstrand man Wunder hat erfahren /  
    Daß zweene große Fisch die Niemand hat gekannt /  
    Die hohe Meeresflut geworffen auff den Sand /

Die an der Größe noch / das man nicht sollte hoffen /  
 Das allergrößte Thier / den Wallfisch übertroffen /  
     Sobald der Strand-Vogt diß der Herrschaft machte kund /  
     Kam manig tausend Mensch gelauffen zu der Stund /  
 Zu sehn dies Wunder / Thier von ungeheuren Größe /  
 Dergleichen nie gesehen am Strand in ihrer Blöße /  
     Das wehrte Cimber-Volk / das Hamburg kam hieher /  
     Das Lübeck kam zu sehn die Wunder-Fisch am Meer.  
 Kein Grönlands-Fahrer da / kein Fischer ward gefunden /  
 Der hier ein Kenner war / man kont sich nicht erkunden /  
     Man fragte / die durchs Meer zum Ganges liefen ein /  
     Kennt ihr dergleichen Fisch? sie sagten alle / Nein.  
 Sie waren dick bespeckt / Cardelen viele hundert  
 Nach Hamburg giengen hin / ein Jeder sich verwundert  
     Der vielen dicken Zähn / die gleich dem Helffenbein /  
     An Form dem Hühner-Ey auch schienen gleich zu seyn.  
 Ihr Schmaltz war sonderbar / der Kopff gab viele Tonnen  
 An edlem Fett / von Glantz / wie Silber an der Sonnen /  
     Das theur gekauffet ward zum Brauch der Medizin /  
     Nach Hamburg / Flenseburg / in deren Offizin.  
 Des größern Fisches Leib / von ungemeynen Beinen  
 Hatt Ketten eingeschluckt / das man nicht solte meinen /  
     Samt Angeln / die zerstückt / und man gantz blank befandt /  
     Als wären sie geschleiff durch meisterliche Hand.  
 Es hatten diese Fisch kein Fischbein oder Baren /  
 Gleichwie der Wallfisch hat / verbreemt mit schwartzen Haren /  
     Ein Knoche war so schwer / daß auch vier Männer kaum /  
     Denselben huben auff / als er da lag im Raum.  
 Erschrecklich zeigte sich der Backen Kinn Gepränge /  
 Sehr breit / sehr dick und hart / von dreyer Faden Länge /  
     Der Rippen Ungeheur zu Pilworm an dem Strand  
     Die Wahrheit macht annoch dem Augenschein bekannt.  
 Verborgn sind im Meer die meisten Wunder-Gaben  
 Von mehrer Wichtigkeit / als wir auff Erden haben /  
     Was ist der Ocean? Ein großer Fische-Deich /  
     Der unerschöpflich ist / an Fisch- und Thieren reich.“

Die „mannig tausend Mensch, gelauffen zu der Stund“ darf man wohl kaum buchstäblich nehmen. Vor dreieinhalb Jahrhunderten reiste es sich nicht so leicht wie heute, und selbst wenn aus Hamburg, Lübeck und Flensburg Neugierige und Interessenten sich auf den Weg gemacht haben sollten, war es sicher nur ein mäßiges Vergnügen, Ende November stundenlang durch das Watt zu steigen und untätig an der Flutkante herum zu stehen.

Der nächste Pottwal in deutschen Gewässern strandete am Neujahrstage 1721 in der Elbe bei Wischhafen gegenüber von Glückstadt. Darüber berichtet die im Hamburgischen Staatsarchiv verwahrte Tratzinger Chronik. Darin heißt es: „1721. — Am Neuen Jahrs-Tage, sobald auf die gestrige hohe Flut oder mit derselben kam ein großer ungeheurer Fisch auf die Elbe zu Wischhafen angetrieben, welcher fast eine Gestalt hatte wie ein Walfisch, hatte aber schöne Elffenbeinerne Zähne, war in der Länge 60 à 70 Fuß, in der Dicke etliche 20 Fuß, und der Schwantz 15 Fuß breit, und gab eine unzählige Menge Speck, worüber noch vier Menschen aus Blanckeneser ertrunken, welche dahin waren, umb den Speck von dem Fisch zu kauffen, da die aber in der Nacht zwischen dem 12. und 13. Januar wieder wolten zu Hause fahren, kam ein heftiger Wind auf Sie und schlug den Ewer um, also daß ihrer 4 umkamen, der 5te aber mit dem umgeschlagenen Ewer zu Lande kam. Von denen 4 aus Blanckeneser war einer der Becker daselbst, Johan Hinrich Leideman.“

Einige andere Handschriften jener Zeit in der gleichen Chronik nennen den dabei ertrunkenen Blankeneser Bäcker Johann Hinrich Lundemann. Die Stelzner-Chronik berichtet 1739 auf S. 583 von diesem Wischhafener Pottwal.

Ähnlich wie 1577 an der niederländischen Küste geschah am 3. XII. 1723 in der

Elbmündung bei Neuwerk eine Massenstrandung von Pottwalen, über die ich in „Nordelbingen“ Bd. 11 bereits 1935 berichtete. Die Archivalien darüber liegen teils in Hamburg, teils in Bremen. Einen der interessantesten Berichte kannte ich damals noch nicht. Er stammt von dem Leipziger Apotheker JOHANN HEINRICH LINCK dem Älteren: „Special-Nachricht von denen Mense Decemb. 1723 im Bremischen gefangenen Wall-Fischen; zugleich von der wahren Praeparation des Spermatis Ceti; in: 27. Versuch (1724), S. 77–88, 1 Abb., 1725.“ Anscheinend hat das Spermaceti als Apothekerware ihn gereizt, der Naturgeschichte der Wale weiter nachzugehen. Da LINCKS Darstellung von Strandung und Verwertung des Fanges selbständig gestaltet ist, auch die Abbildung zwar unrichtig, aber offensichtlich unbeeinflusst von vorhandenen Vorlagen, so sei beides hier wiedergegeben. LINCK hat das berichtet, was er „durch accurate Relation eines guten Freundes von Bremen von dieser Begebenheit in Erfahrung bringen können“. Mit dem „neuen Wercke“ ist natürlich die Insel Neuwerk gemeint; die Wester-Till ist ein Priel, heute mit gleichnamiger Tonne zwischen Neuwerk und der Wesermündung.

„Es kamen nemlich Anno 1723. am 3. December. Abends bey hohem Wasser bey dem neuen Wercke in der Wester-Till an der Elbe 21. Stück Fische an, welche also gestaltet, wie gegenwärtiger Abriß, welcher von einem dabey gewesenem Schiffer entworfen, und hernach besser ausgeführt worden, anzeigt. Diese Fische schwammen so groß und hoch auf dem Wasser, daß man etliche davon für Schiffe oder Mastbäume ansah; nachdem sie aber nach und nach, bey ohne dem ablaufenden Wasser, auf dem Grund fest zu sitzen kommen, machten sie ein schrecklich Lermen mit Schlagung ihrer Schwänzte, auch sonsten ein greulich Gethön und Geheule, welches alle daherum liegende Schiffer in solche Furcht und Schrecken setzte, daß einige von ihnen, die daselbst zu Anker liegen wollten, oder schon lagen, wieder zurückkehrten, in der Einbildung, der Teufel wolle daselbst sein Fest halten, oder mach wenigstens die Praeparatoria dazu. Des Morgens aber wurde dieses Lermens Ursach entdeckt, sobald man diese ungeheuren und ungewöhnlichen Fische erblickte. Drey derselben brachten es durch heftige Bewegung dahin, daß sie wieder flot wurden, die übrigen 18 aber, welche sich meistens zu Tode gearbeitet, lagen auf dem daselbst befindlichen vielen Sand zu Osten und Westen an dem neuen Wercke. Weil aber die Bauren und Schipper nicht Rath zu schaffen wußten, wie sie sich der Fische versichern und sie fest machen sollten, so geschahe, daß durch diese schlechte Anstalt den virten Tag hernach noch 4. von denen todtten Fischen mit dem hohen Wasser loss wurden, und von dar hinweg an die Dänische Seite trieben. Die übrigen wurden theils von den Bauren schlecht zerschnitten und zerhauen, so daß mehr verloren ging, als man zu Nutzen brachte, biß endlich die Kaufleute sowohl von Bremen als Hamburg davon Nachricht bekamen, sich darum bekümmerten, und als sie ihren Vortheil dabey sahen, alles zusammen von den Bauren kauften, und das noch übrige ordentlich colligirten, und Nutzen damit zu schaffen suchten.

Deren Fische waren etliche 70. bis 80. Fuß lang: Die Höhe bey etlichen 12. à 14. Fuß. Das Fell war schwarz, nach dem Bauch zu aber weißlicher und krauß; nach dem Schwantz zu, über den Rücken hin, und unter dem Bauch nach dem männlichen Gliede zu, ragten starcke, dicke Schuppen hervor, die in der Figur Lit. F. andeutet. Der Kopff war überaus groß und ungestalt, so daß er fast den halben Fisch allein ausmachte (nach Hrn. HASAEO soll er einem Musqueten-Kolben oder dem Vordertheil eines Schuster-Leistens an Gestalt nicht ungleich seyn), da hingegen der Kopff eines Walfisches weit kleiner (und kaum der dritte Theil des Fisches) ist. Die beiden fleischernen Zapfen, welche mein Referent vorn am Kopff sub. Lit. A. vormahlet, und meldet, daß durch dieselben der Fisch das Wasser mit einem großen Geräusch auswerffe, kommen mir etwas verdächtig vor, weil nicht allein ZORGDRAGER, noch Hr. HASAEO oder sonst jemand, der diesen Fisch beschrieben, derer im geringsten gedenken, noch sie also gestaltet, wie meines Referentes Zeichnung ist, im Abriß vorstellen, sondern auch Herr HASAEO ausdrücklich meldet, daß der Cachelot einen einigen Canal oder Blas-Loch habe, dessen Röhre vier Schuhe lang sey, vorn auff dem Kopffe stehe, und die Stelle der Nasen-Löcher vertreten könne, ihn auch deswegen von dem Balaena unterscheidet, der das Wasser durch zwey, viel weiter zurück und über den Augen stehende, Löcher von sich bläset. Und dieser wegen zweifle auch gar sehr, ob die in meiner Zeichnung mit Lit. B. angemerckte Nasen-Löcher ihre Richtigkeit haben. Die Augen C. stehen am Hinterteil des Kopffes, und sind nach Proportion des Fisches eben so groß nicht, indem sie nicht viel größer als ein Ochsen-Auge, und mit Augbrauen versehen, gelblich und feurig von Farbe, wie man solche auch bey Walfischen wahrnimmt. D. sind Floß-Federn zu beyden Seiten, iede ungefähr anderthalb Schuh lang. Lit. E. deutet in der Zeichnung eine Floßfeder auf dem Rücken an, welche mir gleicher Gestalt etwas zweifelhaft scheinet, weil sie sonst bey niemand beschrieben wird, und auch offtblober Hr.

HASAEUS, dessen Acuratesse allerdings am glaubwürdigsten, um diese Gegend des Rückens zwar eines Hockers, aber keiner Floß-Feder gedenket, und vielmehr von einem Tubere oder Eminenz, ohnweit des Schwanzes saget, daß er einiger Maßen an Statt einer Floß-Feder seyn könne. Das Männliche Glied G. war 8 Fuß lang; die Zunge H. dünne und spitzig, nicht so groß als etwa die Proportion des Leibes und Kopffes erfordert hätte, und an Farbe gelb, röthlich. Das Maul ist eben so weit nicht, und hat nicht so dicke Leffzen als das Wallfisch-Maul, am weitesten aber ist der Schlund. Der Unterkinnbacken gehet spitzig zu, und ist klein gegen das Ober-Maul, welches im Zuthun des Mauls den Unter-Kinnbacken so genau um-

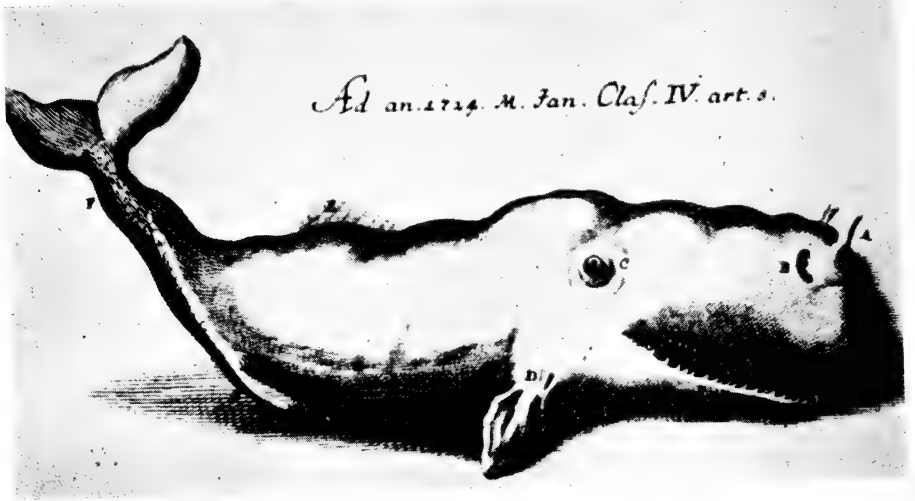


Abb. 1. Ein Pottwal vom Neuerker Watt, 3. XII. 1723 (Aus LINCK, 1724, ersch. 1725)

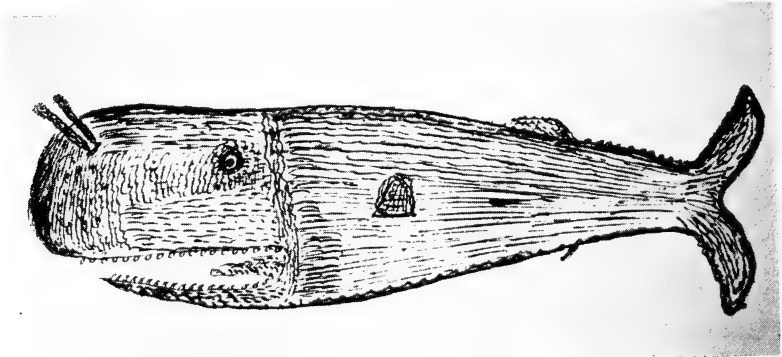


Abb. 2. Ein Pottwal vom Neuerker Watt, 3. XII. 1723. (Aus der Handschrift 338 im Staatsarchiv Hamburg)

schließet, daß man kaum sehen kann, daß der Fisch ein Maul habe. Dem inwendigen Maule fehlten zwar die dem Walfisch gewöhnlichen Baarden oder Fischbein, aber dafür war er mit großen Zähnen besetzt, (Lit. J.) welche im oberen Kinnbacken rund, im unteren aber spitzig waren, deren oben auf jeder Seite 18. gezählet wurden, die bei Zuschließung der Kinnbacken sehr wohl in einander paßten. Weil Hr. HASAEUS in dem unteren Kiefer eines Anno 1721. gefangenen Fisches von dieser Art derselben allein 52. gezählet, so läßt sich daher muthmaßen, daß die Zahl der Zähne bey diesen Fischen nicht beständig sey, sondern nach dem Alter oder anderen Umständen variire. Herr HASAEUS lässet auch unausgemacht, ob der Fisch am Ober-Kiefer Zähne habe, weil er an demselben nur so vieler runder Löcher gedenket, als in dem untersten Kinnbacken Zähne sind, in welche diese unteren Zähne genau paßten, und also das Maul fest zusammen schlossen“.

LINCK gibt an, seine Pottwal-Zeichnung sei „von einem dabey gewesenen Schiffer entworfen, und hernach besser ausgeführt worden“. Sie ist falsch, aber doch interessant. Über diese Strandung 1723 gibt es eine ganze Anzahl Nachrichten in Bremer und Hamburger Archiven.

Es erben sich nicht nur Gesetz und Rechte wie eine ewge Krankheit fort, sondern auch zoologische Abbildungen. Wer oft mit Tierbildern zu tun hat, dem begegnen meistens in jedem neu herausgebrachten Tierbuch viele alte Bekannte, teils mit richtiger Angabe von Gegenstand, Aufnahmeort und -zeit und Photograph. Oft genug stimmt aber bei einer Neuerscheinung eines oder das andere, nicht selten aber auch alles nicht mit den Angaben bei der Erstveröffentlichung überein. In früheren Jahrhunderten wurde nicht photographiert, sondern gezeichnet bzw. in Kupfer und Stahl gestochen oder in Holz geschnitten. Und viele Bilder dienten zahlreichen andern als Vorlage, während der Text auf den besonderen Fall zugeschnitten wurde. Ein treffliches Beispiel für letztere Arbeitsweise ist unsere Abb. 4, die einen der 1723 gestrandeten Pottwale darstellen soll, wie aus dem Inhalt des Medaillons hervorgeht. Aber es ist eine vereinfachte, in Einzelheiten sklavisch genau copierte Zeichnung eines 1598 an der niederländischen Küste bei Katwijk gestrandeten Tieres (veröffentlicht u. a. in AAGE KRARUP NIELSEN: *En Hvalfangerfaerd*, Kopenhagen 1935). Dies Blatt dürfte von PIETER DE MOLIJN sein, der von 1595—1661 lebte. Eine frühe Kopie seines Bildes lieferte BUITENWEG in einem Stich, der ein 1617 nahe Scheveningen gestrandetes Tier darstellen soll. Und unser Landsmann FRIEDR. SCHÖNEMANN fälschte das gleiche Bild um auf Vorgänge in der Elbmündung.

Bei dem Neuwerker Ereignis von 1723 scheinen aber auch mehrere zwar untereinander unabhängige, jedoch von älteren Vorlagen unbeeinflusste Darstellungen entstanden zu sein. Zum Vergleich mit LINCKS Zeichnung sei hier diejenige aus der Handschrift 338 im Hamburger Staatsarchiv gegeben. Es ist noch ein weiteres, koloriertes Bild eines der Neuwerker Pottwale mit gleichen Fehlern vorhanden. Welcher Art diese Fehler sind, erkennt man leicht an der Besprechung, die LINCK seinem Bilde zuteil werden läßt; er hat mit seinen Anständen Recht, abgesehen davon, daß der Pottwal nicht eine „4 Schuhe lange“ Röhre auf dem Spatloch hat. Die „Floßfeder auf dem Rücken“ ist auf allen selbständigen, bzw. neu geschaffenen Bildern aus 1723 angegeben, gehört aber — wie auch LINCK mit Recht anzweifelt — nicht dahin; auch die Schuppen am Schwanz sind fälschlich angebracht. Ein weiterer, allen nicht kopierten 1723er Pottwalbildern gemeinsamer Fehler ist das Vorhandensein von Oberkieferzähnen. LINCK hält das Vorkommen für richtig und führt aus eigenem aus, Ober- und Unterkieferzähne stünden auf Lücke. Die Hamburger Handschrift 338 gibt im Text zwar richtig an, daß nur der Unterkiefer Zähne trägt, das Bild zeigt aber auch oben solche.

Wahrscheinlich haben mehrere Zeugen von Strandung und Bergung dieses unerwarteten „Segens des Meeres“ versucht, zu Hause eine Zeichnung zu Papier zu bringen und haben sich gegenseitig beeinflußt. Wären die Bilder draußen auf dem Watt entstanden, so wären einige der auffälligen Fehler unterblieben. So wenig wahrscheinlich es heute ist, daß sich ein Schiffer oder Bauer im Dezember nach stundenlangem Anmarsch durch das Watt am Priel aufstellt und mit steifen Fingern eine Bleistiftzeichnung zu Papier brächte, so wenig wird man 1723 die innere und äußere Bereitschaft dafür voraussetzen dürfen. Ohnehin wäre heute vorher wohl ein Pressephotograph lange zur Stelle.

Die am 7. XII. 1723 bei Hochwasser von Neuwerk losgekommenen 4 toten Pottwale trieben „von dar hinweg an die Dänische Seite“, also nach Holstein, kamen aber offenbar dort nicht an. Erst 15 Jahre später gab es dort eine Strandung.

1738 erschien ein einzelner Pottwal an unserer Küste und strandete unweit St. Peter. Darüber berichtet JOHANN ANDERSON „Nachrichten von Island, Grönland und der Straße Davis“, Hamburg 1746, S. 224: „Glücklicherweise fügte es sich im Jahre 1738, daß ohnweit St. Peter im Eiderständischen eine Cachelotte zu stranden kam, welche im



Abb. 3. Alter Stich eines 1598 bei Katwijk an der niederländischen Küste gestrandeten Pottwals von PIETER DE MOLIJN. (Hier aus NIELSEN 1935)

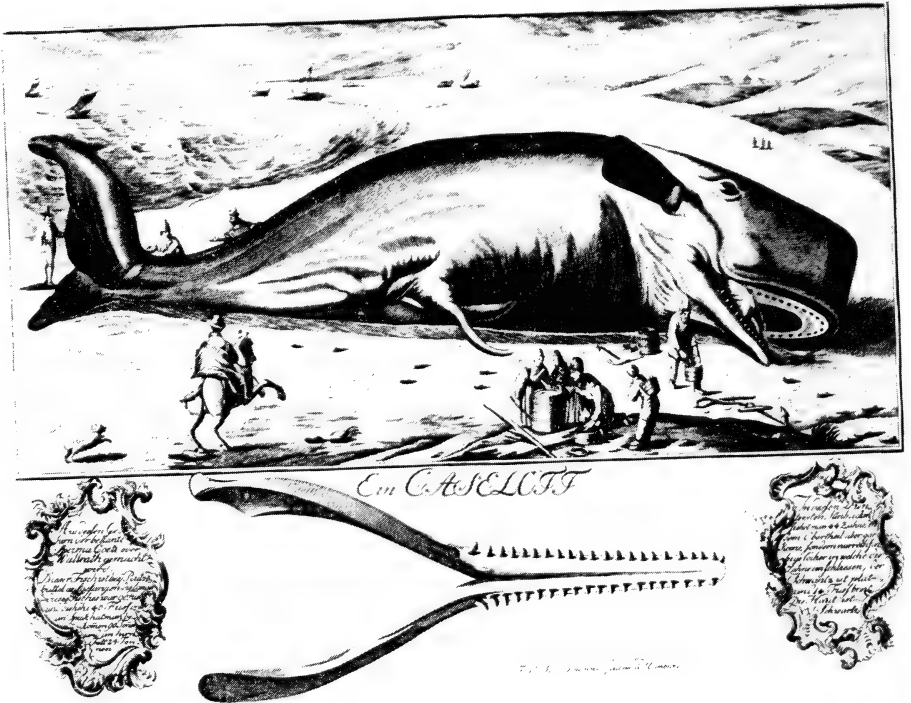


Abb. 4. FRIEDRICH SCHÖNEMANN'S „Caselott“ von „Rützebüttel“ im Staatsarchiv Hamburg ist eine vereinfachte Kopie von Abb. 3

Unterkiefer vorn auf der Schnauze einen und auf jeder Seite 25, also in allem 51 sichelförmige Zähne hatte. Sie ist 48 Fuß lang, 12 Fuß hoch und ihre dickste Rundung 36 Fuß gewesen. Auf dem Rücken hinterwärts gegen den Schwanz hat sie einen Knobel, lang 4, und hoch anderthalb Fuß gehabt. Die Finne ist gewesen 4 Fuß lang und anderthalb breit, das Luftloch aber  $1\frac{1}{2}$  Fuß lang, das Membrum virile hat am Leibe in die Runde  $1\frac{1}{2}$

Fuß gehalten. Ich habe einen Abriss davon bekommen, welchen ich so gut, als ich ihn erhalten, hiebey mittheile.“

Aus Protokollen im Hamburger Staatsarchiv geht hervor, daß Ende Januar oder Anfang Februar 1762 abermals in der Elbmündung Pottwale strandeten, diesmal heißt es bei Scharhörn. Am 5. Februar 1762 und nochmals später im gleichen Jahre wurde der Strandvogt vom Amtmann in Ritzebüttel vernommen wegen wenigstens zweier Pottfische, die bei Neuwerk festgekommen waren. Der Strandvogt bekam eine Verwarnung; zwei der an der Bergung und Verwertung der Tiere beteiligten aus „der Duhner Gefolgschaft“ aber wurden in Strafe genommen. Wahrscheinlich hatte sich inzwischen angesichts des guten, aus gestrandeten Walen erzielbaren Gewinns auch an der Elbe der andernorts ebenfalls geübte Brauch eingebürgert, strandende Wale und große Fische als Eigentum der Regierung anzusehen.

Der wenig kritische Vielschreiber OKEN gibt für 1838 einen bei Wischhafen gestrandeten Pottwal an. Aber keine der damaligen Hamburger Zeitungen und Zeitschriften bringt auch nur eine Zeile über ein solches Ereignis, so daß man wohl mit einem Zahlenirrtum rechnen muß. Jedenfalls sind mir aus dem 19. und dem 20. Jahrhundert keine Pottwalstrandungen an der deutschen Nordseeküste bekannt geworden.

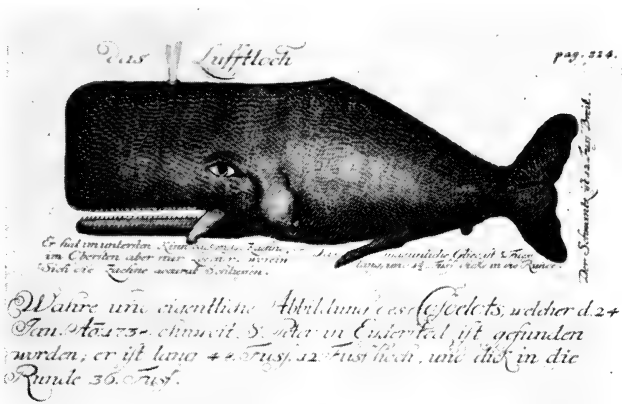


Abb. 5. Der 1738 bei St. Peter gestrandete Pottwal (Aus ANDERSON 1746)

### Literatur

- ANDERSON, JOHANN (1746): Nachrichten von Island, Grönland und der Straße Davis. Hamburg.
- LINCK, JOHANN HEINRICH DER ÄLTERE (1725): Special-Nachricht von denen Mense Decemb. 1723 im Bremischen gefangenen Wall-Fischen; zugleich von der wahren Praeparation des Spermatis Ceti. In Samml. v. Natur- und Medizin- wie auch hierzu gehörigen Kunst- und Literatur/Geschichten. Breslau, 27. Versuch (1724), 1 Abb.
- MOHR, ERNA (1935): Historisch-zoologische Walfisch-Studien. Nordelbingen 11, 335—393, 22 Abb. Flensburg.
- (1939): Das „Walfisch- und Crocodilgedicht“ von 1702. Nordelbingen 15, 457—472, 4 Abb. Flensburg.
- (1941): Die Säugetiere im Fürstlich Schönburgischen Naturalienkabinet und LINCK'S Beziehungen zur Säugetierkunde. Mitt. Fürstl. Schönburg-Waldenburg. Familienverein Schloß Waldenburg, Heft 9, 45 S., 12 Taf. Waldenburg i. Sa.
- NIELSEN, AAGE (1935): En Hvalfangerfaerd. Kopenhagen.

Anschrift der Verfasserin: Dr. ERNA MOHR, Hamburg 62, Kraemerstieg 8

# Maritime Säugetiere in den Kulturen des Alten Orient

Von B. BRENTJES

Eingang des Ms. 16. 7. 1966

## I. Robben

Von den verschiedenen Robbenformen ist im Altertum fast nur der Seehund dargestellt worden. Schon Ritzzeichnungen der Eiszeit stellen Seehunde dar, so eine Magdaleniens-Zeichnung aus Sordes (OBERMAIER, 1926, F 11, 1) (Abb. 1).



Abb. 1. Seehund, Magdalenienszeitliche Zeichnung aus Sordes, um 15 000 v. u. Z. Nach H. OBERMAIER, 1925, Fig. 11,1

Auch arktische Felsbilder zeigen dieses Tier (GJESSING, 1936, pl. VII) (Abb. 2). Die Jagd auf Seehunde bereits in mesolithischer Zeit belegen gelegentliche Funde harpunierter und dann verlorengegangener Seehunde in den Küstenzonen der Ostsee, so bei Oulu und Närpes (SAURAMO, 1938, S. 26—28). An der Südküste des Kaspischen Meeres lebten um 7000 ganze Gruppen von der Jagd auf die Kaspi-See-Robbe. Trotzdem sind Darstellungen von Robben in den altvorderasiatischen Kulturen äußerst

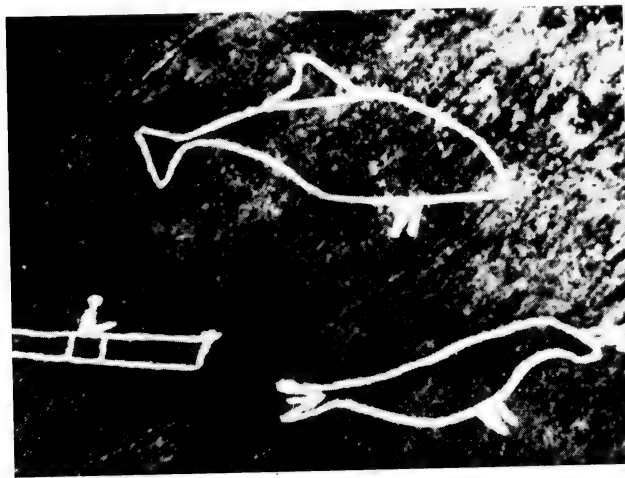


Abb. 2. Seehundjagd auf einer arktischen Felszeichnung. Nach G. GJESSING, 1936, pl. VII



Abb. 3. Muschelfigur eines „Seehundes“. Nach E. D. VAN BUREN, 1939, Fig. 86

selten. Aus dem frühen 3. Jahrtausend v. u. Z. stammt eine von BUREN als Seehund angesehene Muschelfigur in der Louvre-Sammlung (BUREN, 1937, Fig. 86). Sie dürfte aus Südmesopotamien gekommen sein (Abb. 3). Umstritten ist auch die Deutung einer kleinen Statuette aus Assur (NASSOUHI, 1927, S. 5). Sie trägt die Inschrift des Assurbelkala (1087—1070 v. u. Z.). Die Figur ist stark bestoßen und nur 5,5 cm lang (Abb. 4). KOSSWIG (GADD, 1948, 24—25) hat die Figur als Muräne bestimmt.

Häufiger sind Hundsrobbenbilder aus der graeco-römischen Kunst des 1. Jahrtausends v. u. Z. Sie beginnen in der geometrischen Zeit (VERDELIS, 1961, S. 14). Phoca, der „Seehund“, wurde



zum Symboltier für Phocäa und erscheint auf den Münzen der Stadt (Abb. 5). Allerdings dürfte es sich um die Mönchsrobbe handeln. Eine wirtschaftliche Nutzung läßt sich nicht nachweisen.

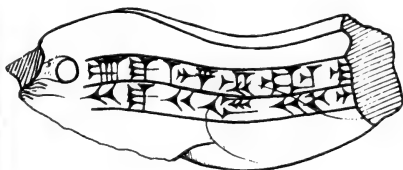


Abb. 4. „Seehund“ des Aššur-belkala, 11. Jahrhundert v. u. Z.  
Nach NASSOUHI, 1927, S. 5—6

## II. Seekühe (Sirenia)

Vor über 2000 Jahren schrieb im Irak ein babylonischer Priester die Geschichte seines Landes für die griechischen Eroberer nieder. Diese Geschichte des Berossos ist uns leider nur in Auszügen bei EUSEBIUS (Chron. I, 13) und anderen erhalten. Kulturbringer ist in dieser Schilderung ein amphibisches Wesen — Oannes (GRESSMANN, 1926, S. 146, 147):

„In Babylon sei eine große Menge stammesverschiedener Menschen gewesen, die Chaldaea besiedelt hätten. Diese hätten ohne Ordnung, wie die Tiere gelebt. Da sei im ersten Jahre aus dem erythräischen Meere, dort wo es an Babylon grenzt, ein vernunftbegabtes Wesen mit Namen Oannes erschienen . . . Dieses Wesen . . . , verkehrte am Tage mit den Menschen, ohne Nahrung zu sich zu nehmen, übermittelte den Menschen die Kenntnis der Schriftzeichen, Wissenschaften und Künste aller Art . . .“

Welches Wesen des „erythräischen Meeres, dort, wo es an Babylon grenzt“, also des Persischen Golfes, könnte das Vorbild für dieses allwissende Oannes gewesen sein? Religionshistorisch gesehen, ist es eine Remineszenz an den sumerischen Gott der Weisheit Ea, dessen Tempel in der Hafenstadt Eridu am Persischen Golf stand. Ihm war in altbabylonischer Zeit ein ‚Ziegenfisch‘ heilig, ein Mischwesen mit dem Vorderleib einer Ziege und einem „Fisch“-Hinterkörper (Abb. 6). Aber beide dürften formal nicht das Vorbild des Oannes gewesen sein, von dem sogar behauptet wird, er habe „über Entwicklung und Staatenbildung geschrieben“. Er muß mit menschlichen Gliedmaßen, vielleicht auch Oberkörper gedacht worden sein. Ein Wesen dieser Art kehrt auf babylonischen Reliefs, Siegeln und anderen Kunstwerken von der kassitischen bis zur neubabylonischen Zeit immer wieder (Abb. 7). Handelte es sich hierbei um eine freie Erfindung oder hatten die Alten ein Tier im Auge, dem die Sage und die Religion übermenschliches Wesen zuschrieb?



Abb. 5. Phocäa-Münze. Nach R. BILLARD, 1928, Abb. 68



Abb. 6. Ziegenfisch des Ea, nach einem babylonischen Siegel (Ausschnitt). Nach LLOYD, 1961, Abb. 104

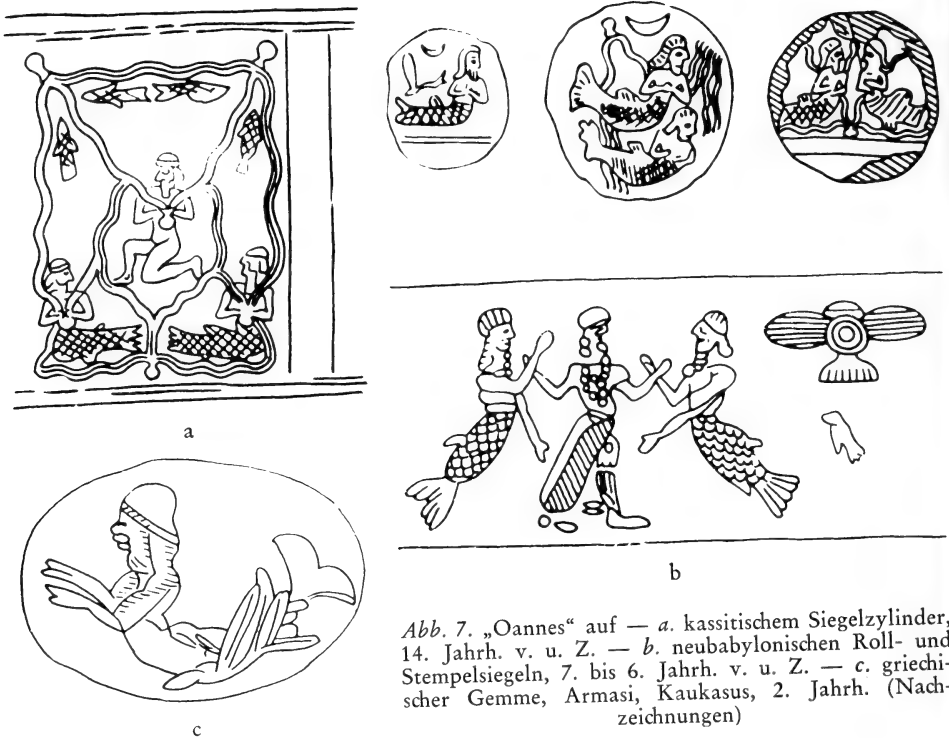


Abb. 7. „Oannes“ auf — a. kassitischem Siegelzylinder, 14. Jahrh. v. u. Z. — b. neubabylonischen Roll- und Stempelsiegeln, 7. bis 6. Jahrh. v. u. Z. — c. griechischer Gemme, Armasi, Kaukasus, 2. Jahrh. (Nachzeichnungen)

Bilder, die jenen kassitischen und neubabylonischen „Fischmenschen“ sehr ähneln, sind am Senegal nachgewiesen worden (HOLAS, 1949, 1–3). An einen reichgeschmückten Frauenoberkörper ist der Leib eines Wassertieres angefügt, offensichtlich eines Lamantins.

In Vorderasien tritt an die Stelle der Lamantine der Dugong; bereits ein Schriftzeichen der Uruk IV-Zeit (um 3000 v. u. Z.) wird von LANDSBERGER und anderen als Dugongbild angesehen (LANDSBERGER, 1934, 71).

Dugongs, heute noch vom Roten Meer bis Australien verbreitet, werden auch in der Neuzeit gelegentlich für Menschen gehalten. So berichtet E. MOHR (MOHR, 1957, 35.36): „Im Juli 1905 kam ein Frachtdampfer bei Haramil Island im Roten Meer vorbei. Dort glaubte zunächst der Kapitän drei Menschen bis zur Brust im Wasser stehen zu sehen und hielt sie für Schiffbrüchige, signalisierte sie an und hielt auf sie zu. Es war aber eine Dugong-Familie, die sich für etwaige Hilfeleistung bedankte und wegtauchte.“

Diesen Irrtum versteht man, wenn



Abb. 8. „Meer-Mann“ von einer korinthischen Vase (vergl. Abb. 9). Nach FRANKFORT, 1939, Fig. 110

man einige Aufnahmen (Abb. 9) betrachtet. Verstärkt werden die menschenähnlichen Züge durch die Milchdrüsen der Weibchen, die wie ein menschlicher Busen die Brust zieren.

Natürlich besteht wenig Ähnlichkeit zwischen dem allwissenden Oannes und dem schwerfälligen, harmlosen Dugong-Mann. Ist aber nicht der Unterschied zwischen dem Dugong und der griechischen Sirenenvorstellung HOMERS (Odyssee, 12. Gesang) noch größer, obwohl auch dieser Sagengestalt der Dugong zugrunde liegt? Nicht anders

verhält es sich mit den Mischwesen Triton und Halios Geron (Abb. 8 u. 10), bei denen ein Männerkörper einem „Fischleib“ mit horizontal gestellter Flosse entsteht. Aber nicht nur der Alte Orient oder die Antike sahen im Dugong ein menschenähnliches Wesen. 1559 „sah“ der russische Reisende POZNIAKOV im Roten Meer die „ertrunkenen Soldaten Pharaos“ (GADD, 1948, 19–25), gewiß eine Interpretation der Sinai-Mönche für die Dugongs. In der Übertragung LOORITS (LOORITS, 1935, S. 162) lautet der Bericht des russischen Reisenden: „Die Leute Pharaos verwandelten sich in Fische; jene Fische aber haben Menschenköpfe, einen Körper aber haben sie nicht, sondern nur den Kopf: die Zähne aber und die Nase sind menschenähnlich; wo aber die Ohren sind, da ist Gefieder; wo aber der Nacken ist, da ist der Schwanz; es ißt ihn aber niemand.“ Diese Beschreibung paßt mit dem Fehlen der Ohren und der „menschlichen“ Nase (MOHR, 1957, Abb. 46) nicht übel auf den Dugong.

Noch deutlicher ist das der Fall bei dem Bericht des französischen Reisenden THEVENOT (GADD, 1948, S. 21), dem Sinaibewohner an der Küste des Roten Meeres einen „homme marin“ zeigten. Er erhielt eine von „deux mains qui sont effectivement



Abb. 9. Dugongfamilie aus dem Roten Meer. Nach E. MOHR, 1957, Abb. 46

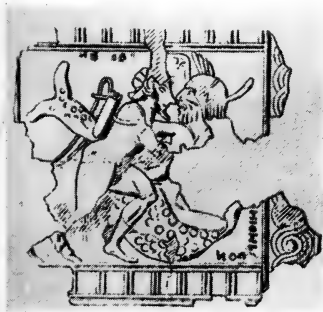


Abb. 10. Herakles im Kampf mit Halios Geron, griechische Relieffarbeite, 6. bis 5. Jahrh. v. u. Z. Nach HOWE, 1955. Pl. 82, 6, 7



Abb. 11. Dugong (?), Basalt, 80 cm hoch, NASSOUHI, 1927, S. 6

comme celles d'un homme“, nur seien sie mit Schwimmhäuten versehen (s. MOHR, 1957, Abb. 8).

In diesem Zusammenhang ist der auf dem „zerbrochenen Obelisken“ auftretende Terminus „amel nâri“ gleich „Mensch des Flusses“ zu erörtern. Dieser Obelisk dürfte aus der Zeit Tiglatpileasar I. stammen. Er berichtet von einer Tiersendung aus Ägypten an den assyrischen König. Hierzu gehörten neben einem Krokodil Affen und jener „amel nâri“ (LANDSBERGER, 1934, S.

142). GADD hält ihn für eine Robbe, vielleicht den „Seehund“, erörtert aber auch die Möglichkeit einer Bestimmung als Dugong.

Da die Sendung aus Ägypten sowohl Seehunde des Mittelmeeres als auch Dugongs des Roten Meeres enthalten haben kann, wird sich diese Frage kaum entscheiden lassen. Zudem läßt der Terminus „Fluß-Mensch“ daran zweifeln, daß ein Meerestier gemeint ist. Vielleicht hat LANDSBERGER recht mit der Vermutung, daß es sich um ein Flußpferd handelte. Es muß sich nicht unbedingt um lebende Tiere gehandelt haben. Schon im 15. und 14. Jahrhundert sandten die Ägypter auch „Dermoplastiken“ afrikanischer Tiere nach Babylonien, „Tiere, als ob sie lebten“. Der Landtransport lebender Robben, Flußpferde oder auch Dugongs dürfte kaum möglich gewesen sein.

Eine syrische Steinplastik des frühen 1. Jahrtausends v. u. Z., zumeist als Seehund gedeutet, dürfte einen Dugong darstellen. Das flache, breite Gesicht ähnelt in keiner Weise einer spitzen Seehundsschnauze. Allerdings ist auch die Ähnlichkeit mit einem Dugong gering (NASSOUHI, 1927, 6).

Heute jagt man den Dugong wegen des Fettes, Fleisches und der Haut des Tieres. Schon RÜPPELL vermutete, daß in altorientalischer Zeit die Dugonghaut zur Lederherstellung verwendet wurde (MOHR, 1957, 37–38). In den Wirtschaftstexten des frühen 3. Jahrtausends aus Lagasch (LANDSBERGER, 1934) wird unter den Erzeugnissen, die die Hochseefischer den Tempeln zu liefern hatten, neben Fischen und Schildpatt (?) auch die Haut des kušu genannt, eines Seetieres, das nicht eindeutig bestimmt werden kann. Vielleicht ist kušu eine Sammelbezeichnung für Großtiere der Hochsee. LANDSBERGER nimmt an, daß der Hai der Lederlieferant war. Vielleicht ist es aber – oder auch (?) – der Dugong gewesen. Andere Texte lassen auch an Wale denken, da das Ideogramm „spucken“ mit kušu gebildet wurde, was eventuell auf das „Blasen“ der Wale hindeutet.

### III. Wältiere (Cetacea)

Die in den vorderorientalischen Meeren nicht allzu häufigen Wale spielen in der altorientalischen Kunst und in den alten Texten kaum eine Rolle. Anders ist das naturgemäß in den Eskimokulturen der zirkumpolaren Küsten, in denen einige Stämme sich auf die Waljagd spezialisiert hatten. Bekannt geworden ist die Siedlung Ipiutak

der Westeskimos (LARSEN/RAINEY, 1948) mit über 600 Häusern. Es ist nur zu verständlich, daß auch in der Religion und der Kunst dieser Menschen der Wal eine große Rolle spielt. Der „Herr der Wale“ tritt in altorientalischer Motivprägung selbst in Alaska auf (Abb. 12). Ein Mann steht auf einem großen Wal und hält zwei kleine Wale (SÄLZLE, 1965, S. 172). Wie das Motiv des Tierbezwingers nach Alaska wanderte, ist nicht feststellbar.

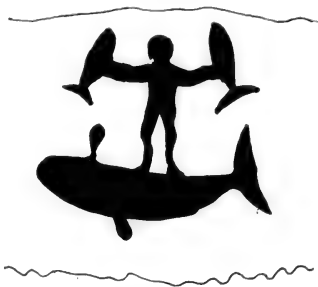


Abb. 12. „Herr der Wale“, Anhänger der Alaska-Eskimos. Nach SÄLZLE, 1965, S. 172

### a. Pottwale oder Flußpferde?

Vorderasien und Ägypten waren fast stets Inlandsmächte. Ihre Kunst und ihre Texte geben nur selten Aufschluß über Küsten oder gar die hohe See. In Ägypten bilden die Berichte über Punt eine Ausnahme — aber auf den diesbezüglichen Reliefs fehlen Seesäugetiere. Aus Vorderasien gibt es nur wenige Textstellen, die auf Waljagden an der Ostmittelmeerküste schließen lassen.

In den Annalen Tiglatpilesar I. (1115—1093) v. u. Z.) finden sich folgende Berichte: „Mit Schiffen der Stadt Arwad durchfuhr ich eine Strecke von drei Doppelstunden von der Stadt Arwad am Ufer des Meeres bis zur Stadt Zamuri im Lande Amurru. Einen nahiru, welchen man ‚Seepferd‘ nennt, in der Mitte des Meeres tötete ich“ (GRESSMANN, 1926, S. 339).

Die Seereise fand im Bereich der südsyrischen-nordlibanesischen Küste statt. Ein zweiter Text (WEIDNER, 1957, 352) Tiglatpilesars berichtet:

„Ein nahiru, den man ‚Pferd des Meeres‘ nennt, den ich mit einer selbstgefertigten Harpune . . . auf dem Meere (des Landes) Amurru erlegt hatte . . .“ Er bezieht sich auf die gleiche Jagd, die großen Eindruck auf den als Jäger berühmten König gemacht haben muß. Das erlegte Tier ist also sicher keine Robbe oder ein Delphin gewesen. Adadnirari II. ließ nach seinen Annalen die Steinbilder zweier solcher Wesen vor den Toren seines Palastes zu Assur aufstellen (LUCKENBILL, 1926, S. 123). Diese Bildwerke könnten berufen sein, das nahiru-Problem zu lösen. Bei den deutschen Ausgrabungen wurden auch Bruchstücke von Basaltstatuen aus der Zeit Adadnirari II. freigelegt (ANDRAE, 1905, S. 53) — aber zur Enttäuschung der Ausgräber scheint es sich um Bruchstücke geflügelter Stiere zu handeln. Sie erklären uns wahrscheinlich auch, weshalb auf einem Relief aus Ninive mit der Darstellung des Mittelmeeres zwischen den Schiffen geflügelte Stiermischwesen schwimmen. Ihnen sind als Meerestiere Landschildkröten, Eidechsen und Schlangen der nordmesopotamischen Fauna (Abb. 13) zugesellt. Offenbar hatte der Bildhauer den Auftrag erhalten, die See zu illustrieren, in der neben Schildkröten, Schlangen etc. auch Nahirus schwimmen sollten. Er kopierte dazu die Adadnirari-II.-Standbilder. Ob nun Adadnirari II. wie jener Bildhauer nie einen Nahiru gesehen hatte, wissen wir nicht. Sicher ist, daß der ‚Nahiru‘ nichts mit jenen Figuren zu tun hatte (HARDEN, 1962, Abb. 48). Das erlegte Tier ist Gegenstand vieler Erwägungen gewesen. Gegen die Deutung als Robbe spricht nicht nur, daß es auf hoher See erlegt wurde, sondern vor allem die philologische Erklärung des Namens. Nahiru ist auf das aramäische und kanaanäische nhr zurückgeführt und als „Nasenbläser“ (LANDSBERGER, 1934, S. 142) (8) oder „Nasenlochbläser“ (9) (EBELING, MEISSNER, WEIDNER, 83, Anm. 4) übersetzt worden. Mit einem „Nasenbläser“ der See kann ein Wal gemeint sein. Nun berühren verschiedene kleinere, seltener große Wale gelegentlich das ostmediterrane Küstengebiet. Auch die berühmte Errettung des Propheten Jona durch einen „Fisch“ (Jona, 2), dürfte auf eine Beobachtung mit Walen zurückgehen, da auch Grau- und Buckelwale unter den Seesäufern genannt werden,

die gelegentlich instinktiv Menschen aus Seenot gerettet haben (SLIJPER, 1962, S. 56/7).

Gelegentliche Erwähnungen, daß Nahiru-Zähne als Elfenbein verarbeitet wurden (EBELING, MEISSNER, WEIDNER, 1926, S. 83), — so erhielt Assurnasirpal II. aus Phönizien Zähne des ‚nahiru‘ als Tribut, — bezeugen, daß Tiglatpilesar an einer, wenn auch vielleicht nicht häufigen, aber doch den seegewohnten Phöniziern vertrauten Waljagd teilgenommen hatte.

Aus der Erwähnung der Zähne hat man gefolgert, der Assyrerkönig habe einen Pottwal erlegt (HAUPT, 1907, S. 262 und LANDSBERGER, 1934, S. 142). HAUPT verwies zur Bekräftigung seiner These auf die Nachricht des Plinius (hist. nat. 9,5), aus dem palästinensischen Jaffa sei ein Seeungeheuer von vierzig Fuß Länge nach Rom gebracht und dort zur Schau gestellt worden. Zweifellos handelte es sich um die Reste eines gestrandeten Wals — aber nicht unbedingt eines Pottwals, der ja bis zu zwanzig Meter lang wird. Aber selbst die Strandung eines Pottwals bei Jaffa bezeugt nicht, daß der nahiru ein solcher Seesäuger war. WEIDNER (WEIDNER, 1957, S. 356) macht auf die Seltenheit des Pottwals im östlichen Mittelmeer aufmerksam. Er bezweifelt auch, daß die Assyrer einen ausgewachsenen Wal angegriffen hätten und weist nach einer Empfehlung REISINGERS auf den Schwertwal hin, der mit seinen fünf bis sechs Metern Länge noch immer ein respektablem Gegner gewesen sein dürfte. WEIDNER bezieht allerdings die oben erwähnten Bruchstücke einer Stierfigur auf das in jenen Texten mit genannte burhis-Rind. Jedoch verweist er auf Bruchstücke im Istanbuler Museum, die zu einer Walfigur gehört haben könnten.

Für den Assyrerkönig war diese Hochseejagd sicher ein besonderes Erlebnis. Für die syrischen Küstenbewohner, deren Hochseeschiffe bis in das westliche Mittelmeer zogen, dürften Wale kaum etwas Außergewöhnliches gewesen sein. Hierfür spricht

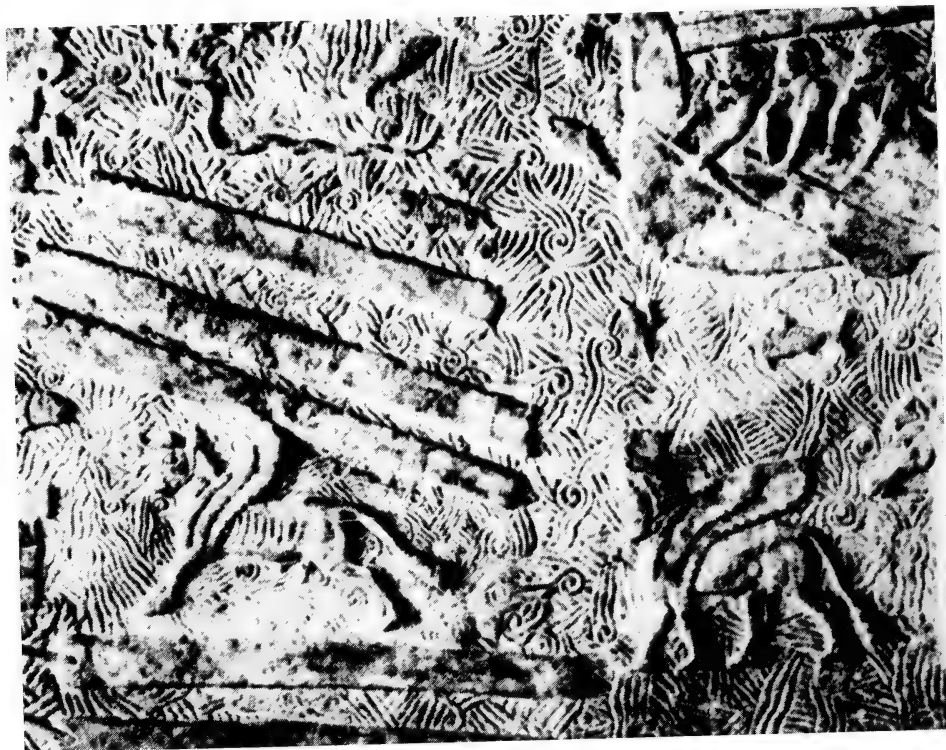


Abb. 13. „Nahirus“ (?) im Mittelmeer, assyrisches Relief aus Chorsabad, HARDEN, 1962, Abb. 48

unter anderem die Verwertung der Zähne als „Elfenbein“.

Auf späteren Münzen phönizischer Städte (2.—1. Jahrhundert v. u. Z.), vor allem Byblos (Abb. 14) DUNAND, Pl. XCII) erscheinen „Seepferde“ als Symbolzeichen. Es ist ungewiß, ob sie mythologisch umgestaltete Nahirus sein sollen, da sie geflügelt und mit Pferdeprotomen dargestellt werden. Die Bezeichnung „Seepferd“ bei Tiglatpileсар könnte allerdings die Grundlage einer solchen Mischwesen-Konstruktion sein.

Der Schwanz scheint in der Tat dem Wal entlehnt zu sein. In diesem Zusammenhang erscheint mir auch ein Siegelabdruck aus Knossos (15. Jahrhundert v. u. Z.) der Erörterung wert (Abb. 15). Ein im Boot stehender Mann wird auf See von einem Seesäuger angegriffen, den EVANS als „Dog-headed Monster“ bezeichnet (EVANS, 1921, Abb. 520). Der mächtige Kopf ähnelt wirklich einem Hundekopf, aber er müßte in Relation zu seinem Gegner ungefähr 1 bis 1,2 m lang gewesen sein. EVANS vermutet daher, es handele sich um ein mißverständenes Flußpferd.

Wie wäre es aber, wenn wir einen nur leicht verzeichneten Walkopf vor uns hätten? Harpunierte Wale haben nicht selten Boote angegriffen, und der Mann in jenem kretischen Boot hält Geräte oder Waffen in der Hand. Vielleicht ist er Walfänger und in einem kritischen Augenblick gezeigt.

Jedoch könnte die EVANSsche Deutung des Siegelbildes auf ein Flußpferd möglicherweise dem ‚Nahiru‘-Problem eine ganz andere Lösung geben. Flußpferde sind in der Tat auf Kreta dargestellt worden (EVANS, 1935, IV, 2, S. 433). Vorbilder waren offenbar die ägyptischen Kulturvorstellungen um das Nilpferd, die in der Darstellung der Göttin der Schwangerschaft Ta-urt gipfelten. Daneben stand ein Vorstellungskomplex der Horuslegende. So berichtet der Papyrus Beatty — aus dem 12. Jahrhundert v. u. Z. (ROEDER, 1960), Horus und Setech hätten in Nilpferdgestalt miteinander gekämpft. Darstellungen aus dem ptolemäischen Edfu und spätägyptische Statuetten zeigen die Schlachtung oder Harpunierung des Setech-Nilpferdes durch Horus (Abb. 18). Schon Könige der Frühzeit (frühes 3. Jahrtausend) KEES, 1941, S. 5), wie Usaphais erscheinen in den Texten als „Bezwinger des Nilpferdes“.

Die Könige jener Epoche wurden mitunter als Ringer mit dem Flußpferd abgebildet (PETRIE, 1901, II, T. 7, 5—6). Neben den kultischen Darstel-

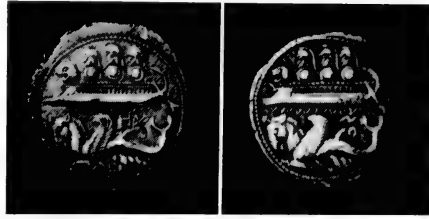


Abb. 14. „Seepferd“ auf einer Byblos-Münze, 2. Jahrh. v. u. Z. Nach M. DUNAND, I, 1937, Pl. XCII

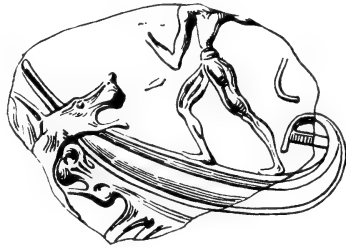


Abb. 15. Walfang (?) der alten Kreter. Siegelabdruck des 15. Jahrh. v. u. Z. aus Knossos. A. EVANS, IV, 2, 1935, Fig. 921



Abb. 16. „Schule“ von Delphinen. Rollsiegel aus Zypern (?)

lungen stehen Bilder aus dem wirklichen Leben, Felsbilder des 4. und Grabreliefs des 3. Jahrhunderts v. u. Z., so im Grab des Ti, des Anch-ma-Hor, des Ka-gemni und einigen anderen (WRESZINSKI, 1936, III, 104, 108, 97, 92). Sie zeigen Jagden, Kämpfe zwischen Krokodilen und Flußpferden, schwimmende oder werfende Nilpferde und anderes mehr.

Neben dem schmackhaften Fleisch benutzte man die Knochen (ZIPPERT, 1932–33, S. 158/9), die Zähne als Elfenbein und selbst den Kot als Heilmittel gegen Fieber (MATIEGKOVA, 1959, S. 529). Aber ägyptische Flußpferde dürften für das Jagdgebiet Tiglatpilesars vor der syrischen Küste ausscheiden. Sie sind vielleicht im Seebereich vor dem Nildelta anzutreffen gewesen, so wie vor der ostafrikanischen Küste bis Sansibar Flußpferde in Küstengewässern des Indischen Ozeans bis 40 Kilometer vor der Küste gesehen worden sind. Aber im mediterranen Bereich waren Flußpferde nicht nur im Niltal zu finden.



Abb. 17. Delphine, kretisches Siegel, 15. bis 14. Jahrh. v. u. Z. A. EVANS, Fig. 441

Abgesehen davon, daß Flußpferde bis in das 4. Jahrtausend in Nordwestafrika vorkamen, gab es Flußpferde neben Krokodilen bis nach Nordpalästina. Ein versprengtes Tier dieser Gruppe könnte auch bis Arwad an der syrischen Küste gekommen sein, zumal ein Großteil der Knochenfunde aus den palästinensischen Küstenregionen stammt. Die Verbreitung der Flußpferde in der palästinensischen Küstenregion und ihr Auftreten seit dem Mousterien legt die An-

nahme nahe, daß die Flußpferde in der letzten Zwischeneiszeit vom Niltal nordwärts die Mittelmeerküste entlangziehend, Palästina erreichten.

Das Palästinaflußpferd ist erst im 1. Jahrtausend v. u. Z. ausgerottet worden (HAAS, 1953). Berühmt ist seine Beschreibung im Buch Hiob, 40, 15 f:

„Siehe, da den Behemoth, den ich neben dir gemacht habe, er frißt Gras wie ein Ochse. Siehe, seine Kraft ist in seinen Lenden und sein Vermögen in den Sehnen seines Bauches. Sein Schwanz streckt sich wie eine Zeder, die Sehnen seiner Schenkel sind wie eiserne Stäbe . . . Die Berge tragen ihm Kräuter, und alle wilden Tiere spielen daselbst.

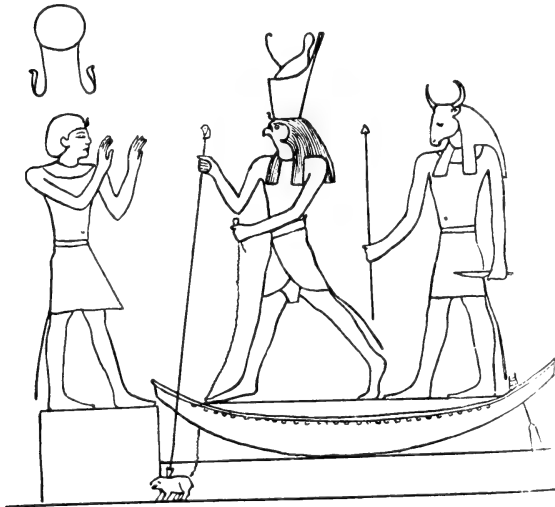


Abb. 18. Horus harpuniert das Setech-Nilpferd, spät-ägyptisches Relief. Nach ROEDER, 1960, Abb. 24

Er liegt gern im Schatten, im Rohr und Schlamm verborgen. Das Gebüsch bedeckt ihn mit seinem Schatten, und die Bachweisen umgeben ihn. Siehe, er schluckt in sich den Strom und achtet's nicht groß; läßt sich dünken, er wolle den Jordan mit seinem Munde ausschöpfen. Fängt man ihn wohl vor seinen Augen und durchbohrt ihm mit Stricken seine Nase?“

Das Palästinaflußpferd ist schon im 5. und 4. Jahrtausend v. u. Z. gejagt worden. Seine Zähne bildeten unter anderem den Rohstoff für Elfenbeinarbeiten des 4. Jahrtausends, die in der Beersheba-Region gefunden wurden (PERROT, 1959). Flußpferdzähne barg man auch



in Ugarit, einer syrischen Handelsstadt des 15.–14. Jahrhunderts v. u. Z. Sie liegt nicht allzuweit von Arwad entfernt. Nur für den ‚nahiru‘ Tiglatpilesars steht fest, daß er im Meer erlegt wurde. Die nahiru-Zähne, von den Phönizern als Tribut nach Assyrien geliefert, können durchaus von Palästina-Flußpferden stammen, die am Huleh-See, dem Jordan oder einem anderen Gewässer des Landes erlegt wurden.

Flußpferdzähne dürften sich auch leichter als Pottwalzähne bearbeiten lassen. Das Prusten eines auftauchenden Flußpferdes könnte ebenfalls zu der Bezeichnung ‚Nasenbläser‘ geführt haben. Das einzige Bild, das möglicherweise das durch Knochenfunde etc. gut belegte Palästinaflußpferd zeigt, stammt aus Marisa, einem südpalästinensischen Grabe des 3.–2. Jahrhunderts v. u. Z. (Abb. 19).

Die Entscheidung, ob Tiglatpilesar I. nun einen Wal oder ein Flußpferd erlegte, ist bisher nicht zu fällen.

### b. Delphine

Die Delphine sind vor allem auf Kreta und in Griechenland dargestellt worden. Siegel mit Delphin-„Schulen“ könnten aus Zypern stammen (Abb. 16). Sie sind in das 15. bis 14. Jahrhundert v. u. Z. zu datieren. Aus Mesopotamien werden nur zwei Denkmäler als Delphindarstellungen genannt (BUREN, 1939, S. 82), die aber beide Zweifel erregen. Es handelt sich um ein beschädigtes Relief aus einem babylonischen Kudurru (KING, 1912, XV, 85, pl. 16) und um einen Anhänger aus Tepe Gawra (SPEISER, 1935, Pl. LXXXIV, 18). BUREN hält ihn zu Recht für ein Fischbild, und das Relief läßt in der publizierten Nachzeichnung kaum etwas Verwendbares erkennen.

Gleichalt sind zahlreiche Delphinbilder der kreto-mykenischen Kunst. Die eleganten Gestalten dieser Tiere finden sich in der Kunst dieser seebeherrschenden Kultur immer wieder auf Siegeln, Wandmalereien und ähnlichen Schmuckträgern (EVANS, 1935, Fig. 441) (Abb. 17).

Eine kultische Bedeutung ist nicht festzustellen. Vor allem fehlt auch noch die im 1. Jahrtausend die antike Kunst beherrschende Arion-Szene, der „Reiter auf dem Delphin“. Sie taucht nicht vor dem 6. Jahrhundert v. u. Z. auf und könnte nach mehrfachen Beobachtungen der neueren Zeit durchaus einen wahren Kern enthalten. Die Sage erzählt, Arion sei von räuberischen Schiffen ins Meer gestürzt, aber von einem Delphin an Land getragen worden. Die Hilfeleistung von Delphinen untereinander, sowohl bei Jungtieren, Kranken oder Verletzten ist seit Aristoteles mit Sicherheit festgestellt. Es fehlt auch nicht an Nachrichten über Hilfsaktionen für Menschen, so erst Anfang Juni (1966) im Roten Meer, und GRZIMEK kommt zu dem Urteil (GRZIMEK, 1957, S. 160–162): „Nach Kenntnis dieser Vorgänge gewinnen die Erzählungen der Alten neue Bedeutung, daß Ertrinkende von Delphinen unterstützt und gerettet worden seien.“ Dieser „Reiter auf dem Delphin“ gehört zu den häufigeren Tiermotiven graeco-römischer Kunst. Er ist sogar von den nordwärts sitzenden Barbarenvölkern aufgenommen worden und findet sich beispielsweise auf dem berühmten Kessel von Gundestrup (RHYD, 1926, S. 76.77). Dieser Silberkessel mag im späten zweiten Jahrhundert v. u. Z. an der unteren Donau entstanden sein. Sicher verdankt er keltischen Schmieden seine Entstehung. Seine Motive sind vorwiegend orientalischer Herkunft – aber der ‚Arion‘ zeugt von antiker Einflußnahme.

Der Delphin wurde aber nicht nur im Zusammenhang mit Arion dargestellt. Er galt als Tier des Dionysos und sein Begleiter auf Seereisen. Sein Kopf schmückte Armreifen (ZAHN, 1929, T. 54) und seine Gestalt Möbelteile, so einen Tisch aus Pergamon



Abb. 19. Palästina(?) - Flußpferd, hellenistische Wandmalerei, Südpalästina. Nach PETERS-THIERSCH, 1905, T. XIII

und einen Thron aus Adalia (DEONNA, 1938, S. 13). Die Verbindung des Delphins mit Meeresgöttern und seine Verwendung bei der Gestaltung von Meeresbildern ist allgemein antik. Haltung oder Abrichtung ist nicht belegt.

### Literatur

- ANDRAE, W. (1905): Aus den Berichten W. ANDRAES aus Assur, S. 53. In: Mitteilungen der Deutschen Orient-Gesellschaft 26.
- BUREN, E. DOUGLAS VAN (1939): The Fauna of Ancient Mesopotamia as represented in Art. In: *Analecta Orientalia* XVIII, Rom.
- DEONNA, W. (1938): Le mobilier délien. In: *Delos*, Fasc. XVIII, École Française d'Athènes, Paris, S. 13.
- DUNAND, M. (1937): *Fouilles de Byblos*, Paris.
- EBELING, E., MEISSNER, B., und WEIDNER, E. F. (1926): *Die Inschriften der altassyrischen Könige*. Leipzig.
- EVANS, A. (1935): *The Palace of Minos*. Vol. I, London 1921, Vol. IV, 2.
- FRANKFORT, H. (1939): *Cylinder Seals*. London.
- GADD, C. J. (1948): Two Assyrian Observations. In: *Iraq* X, London, S. 19—25.
- GJESSING, G. (1936): *Nordenfjelske Ristningir o Malinger*. Oslo.
- GRESSMANN, H. (1926): *Altorientalische Texte zum Alten Testament*, Berlin—Leipzig.
- GRZIMEK, B. (1957): Delphine helfen kranken Artgenossen. In: *Säugetierkundliche Mitteilungen*, Bd. V, Stuttgart, S. 160—162.
- HARDEN, D. (1962): *The Phoenicians*. London.
- HAAAS, G. (1953): On the Occurrence of Hippopotamus in the Iron Age of the Coastal Area of Israel (Tell Qasileh). In: *Basor*, 132, Dez. 1953, Chicago, S. 30—35.
- HAUPT, P. (1957): Der assyrische Name des Pottwals. In: *The American Journal of Semitic Languages and Literatures*, Vol. XXIII, Chicago—New York, S. 253—263.
- HOLAS, B. (1949): Les Monstres du Cavalry. In: *Notes Africaines*, No. 41, Dakar, S. 1—3.
- HOWE, T. P. (1955): Zeus Herkeios. In: *AJA*, Bd. 59, New York, S. 287—301.
- KEES, H. (1941): Der Götterglaube im alten Ägypten. In: *Mitteilungen der Vorderasiatischen Gesellschaft*, Bd. 45, Leipzig.
- KING, L. W. (1912): *Babylonian Stones and Memorial-Tablets in the British Museum*. London.
- LANDSBERGER, B. (1934): *Die Fauna des Alten Mesopotamien nach der 14. Tafel der Serie HAR-RA = Hubullu*. Leipzig.
- LARSEN, H., and RAINEY, F. (1948): Ipiutak and the Arctic Whale Hunting Culture. In: *Anthropological Papers of Natural History*, Vol. 42, New York.
- LLOYD, S. (1961): *Die Kunst des Alten Orients*. München.
- LOORITS, O. (1935): *Pharaos Heer in der Volksüberlieferung*. Tartu.
- LUCKENBILL, D. D. (1926): *Ancient Records of Assyria and Babylonia*, Vol. II. In: *Historical Record of Assyria*, Chicago.
- MATIEGKOVA, L. (1959): Produkte tierischer Exkretion und Sekretion in den altägyptischen Heilmitteln. *Archiv Orientalni*, 27, Prag, S. 529—537.
- MEISSNER, B. (1915): Grundzüge der babylonisch-assyrischen Plastik. In: *DAO* 15, Leipzig.
- MOHR, E. (1957): *Sirenen oder Seekühe*. Wittenberg.
- NASSOUHI, E. (1827): *Textes divers relatifs à l'histoire de l'Assyrie*. In: *Mitteilungen der altorientalischen Gesellschaft* III, 1—2 Leipzig.
- OBERMAIER, H. (1925): *Fossil Man in Spain*. London.
- PERROT, J. (1959): Statuettes en Ivoire et autres Objets en ivoire et en Os provenant des Gisements préhistorique de la Région de Beersheba. In: *Syria*, XXXVI, Paris, S. 8—15.
- PETERS, J. P., and THIERSCH, H. (1905): *Painted Tombs in the Necropolis of Marissa (Maréshah)*. London.
- PETRIE, W. M. FLINDERS (1900/1901): *The Royal Tombs of the first Dynastie*. Pt. I 1900, pt. II 1901, London.
- ROEDER, G. (1960): *Mythen und Legenden um ägyptische Gottheiten und Pharaonen*. Zürich—Stuttgart.
- RYDH, H. (1926): *Gundestrup*. In: *RLV* IV, 2, Berlin, S. 576—577.
- SÄLZLE, K. (1965): *Tier und Mensch, Gottheit und Dämon*. München—Basel—Wien.
- SAURAMO, M. (1938): Ein harpunierter Seehund aus den Litorinatoren Nordfinnlands. In: *Quartär* I, Berlin, S. 26—30.
- SLIJPER, E. J. (1962): *Riesen des Meeres*. Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- SPEISER, A. (1935): *Excavations at Tepe Gawra 1*. Philadelphia.
- VERDELIS, N. M. (1961): A Private House discovered at Mycenae. In: *Archaeology*, Vol. XIV, New York, S. 14.

- WEIDNER, E. (1957): Die Feldzüge und Bauten Tiglatpilesers I. In: AfO XVIII, Graz, S. 342 bis 356.
- WRZESINSKI, W. (1936): Atlas zur altägyptischen Kulturgeschichte I—III. Leipzig.
- ZAHN, R. (1929): Sammlung Baurat Schiller. Berlin.
- ZIPPERT, E. (1932—1933): Merimde-Benisalama. In: AfO, Bd. VIII, Berlin, S. 158/159.

Anschrift des Verfassers: Dr. BURCHARD BRENTJES, Berlin-Lichtenberg, Eberhardstraße 3.

## SCHRIFTENSCHAU

HERSHKOVITZ, PHILIP: (1966) **Catalog of living Whales**. Bull. U.S. Nat. Mus. Nr. 246, I—VIII, 1—259, 1966. For sale by the Superintendent of Documents, U.S. Government Printing Office, Washington D.C. 20402, \$ 1 (Paper Cover).

Es ist außerordentlich mühsam, wenn nicht gar unmöglich, über diese Veröffentlichung ein kurzes, bündiges Urteil abzugeben. Beim Referenten haben das Lesen und das Studium dieses Werkes sehr gemischte Gefühle hervorgerufen — in allererster Linie Gefühle aufrichtiger Bewunderung. Der Autor hat es fertiggebracht, durch seine äußerst gründliche und bewunderungswürdige bibliographische Kenntnis beinahe alle taxonomische und die meiste nicht-taxonomische Literatur über Cetacea zu verarbeiten und in einen taxonomischen Katalog, eine Checklist, einzuordnen. Durch seine Kenntnis alter Publikationen und seine juristische Einsicht gelang es dem Autor, viele nomenklatorische Probleme zu lösen (doch braucht man keineswegs immer mit seinen Auslegungen einverstanden zu sein, wie z. B. in der Frage von *Physeter catodon* versus *Physeter macrocephalus*). Die von ihm zusammengestellten Synonymen-Listen sind äußerst wertvoll und *müssen* in den kommenden Jahrzehnten bei taxonomischer Arbeit über Cetacea stets zu Rate gezogen werden.

Aber neben Gefühlen der Bewunderung hat die Publikation beim Referenten auch einige Irritierung ausgelöst. HERSHKOVITZ ist genau, fast fanatisch genau. Jedes Verschreiben, jeder Druckfehler (so deutlich als solcher auch erkennbar) in den technischen Namen eines Wals, das er in einer von ihm benutzten und zitierten Arbeit gefunden hat, wird auf schulmeisterliche Weise mit einem „(sic)“ gerügt. Daß der Autor dadurch Kritik an entsprechenden Fehlern in seinem eigenen Katalog heraufbeschwört, ist klar. Nach der Einleitung, dem taxonomischen Teil, einer begrenzten Literaturliste und einem Index gibt Verf. ein „glossary of cetacean vernacular names“. Allein schon beim Durchlesen der niederländischen Walnamen dieser Liste hätte Ref. die Möglichkeit, mindestens 15mal „(sic)“ bei wunderlichen Fehlern zu setzen. Daß der berühmte belgische Cetologe P. J. VAN BENEDEN heißt und nicht P. J. VAN BÉNÉDEN, ist HERSHKOVITZ ständig entgangen.

Der hier besprochene Katalog ist nicht nur eine Liste von Namen, sondern auch eine Liste systematischer Einheiten. Und da es eine Liste ist, wird nicht angegeben, welche Argumente den Autor veranlaßten, zu dem publizierten Resultat zu gelangen. Das liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit, doch wirkt es nichtsdestoweniger oft irritierend. Es ist zu hoffen, daß HERSHKOVITZ diese Argumente baldigst ausführlich veröffentlicht.

Nun kamen beim Durchblättern der Checklist dem Ref. allerlei Fragen, auf die er gern Antwort hätte. Weshalb z. B. sieht H. *Phocoenoides truei* nur als jüngeres Synonym an von *Phocoenoides dalli* und nicht mehr? Weshalb rechnet er zum Genus *Globicephala* nur eine einzige Art, nämlich *G. melaena*? Hat H. Bastarde zwischen den Formen *melaena* und *sieboldi* gefunden? Und was sind seine Gründe, *macrorhyncha* verfallen zu lassen? Weshalb anerkennt er *Phocoena sinus* als besondere Art, ohne daß er die wichtige Arbeit von FRASER (1958, Bull. IFAN [A] 20, 276—285) nennt? Die Tatsache, daß der Autor die *Species electra* zum Genus *Lagenorhynchus* rechnet, ist für Ref. ein Beweis dafür, daß H. selbst niemals Material dieser Art in Händen gehabt hat. Die Art gehört zu den Orcinae und nicht zu den Delphininae wie das Genus *Lagenorhynchus*. Übrigens werden Unterfamilien in der Arbeit überhaupt nicht genannt. Ist H. völlig sicher, daß alle Arten, die er zum Genus *Sotalia* rechnet, wirklich dazu gehören? Ohne Neubeschreibungen und Maße scheint die ganze Liste der Arten (Artnamen) des äußerst schwierigen Genus *Stenella* nur indikativen Wert zu haben. Weshalb ist *Tursiops gilli* eine gute Art und *aduncus* nur eine Unterart von *Tursiops truncatus*?

Trotz obiger Bemerkungen möchte Ref. doch nicht den Eindruck erwecken, daß er den Katalog als nicht wichtig ansieht. Das ist er ganz sicher, und das Werk gehört in die Bibliothek eines jeden, der sich auf die eine oder andere Weise mit Cetaceen beschäftigt, wenn auch kritischer Gebrauch zu empfehlen ist. — Zum Schluß noch eine Anmerkung: In der heutigen Zeit, in der es einem jungen Zoologen fast unmöglich ist, sich privatim wichtige Werke anzuschaffen, muß mit Nachdruck und als rühmliche Ausnahme der niedrige Preis des hier besprochenen Katalogs erwähnt werden.

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

UTRECHT, W. L. VAN: **On the growth of the baleen plate of the fin whale and the blue whale.** *Bijdragen tot de Dierkunde* 35, 3–38, 29 Abb., 1965.

In der vorliegenden Arbeit werden neue Erkenntnisse über das Wachstum der Barten von Finn- und Blauwal veröffentlicht. Die Befunddarstellung wird durch eine Beschreibung der makroskopischen Anatomie der Barten, insbesondere des proximalen, im Gaumen befindlichen Abschnittes, eingeleitet. Am freien Teil der Barte kann eine cortikale Schicht von einer medullären, die aus mit einem Lumen versehenen, hornigen Röhren besteht, unterschieden werden. Im Gaumen setzt sich die Markschicht der Barte in ein Blatt des Coriums fort.

Im weiteren erfahren die histologischen und cytologischen Befunde der epidermalen Strukturen, die für die Bildung der Barte, besonders ihres Cortex, verantwortlich sind, eine eingehende und klare Erörterung. Eine Anzahl guter Abbildungen erleichtert das Verständnis der Deskription. Aus der Fülle der Befunde sei hervorgehoben: Der größte Anteil des Bartencortex wird von der Epidermis gebildet, die dem Coriumblatt, das die Fortsetzung der Markschicht im Gaumen darstellt, anliegt. Diese besitzt ebenso wie die zwischen den Barten liegende Epidermis ein Stratum basale und ein Stratum spinosum. Der Bartencortex ist dem Stratum corneum vergleichbar. Durch Messungen der Zelldurchmesser konnte ermittelt werden, daß die Wachstumsrichtung der Epidermis mit der der Barte übereinstimmt. Gleichzeitig wurde festgestellt, daß der Übergang der Zellen des Stratum spinosum in den Cortex gleichmäßig an der gesamten Oberfläche dieser Epidermis erfolgt. Älteren Untersuchungen zufolge sollte die Bildung der Barte ausschließlich auf diese Weise, gleichsam von innen her, geschehen. Der Autor konnte nachweisen, daß die Epidermis, die zwischen zwei benachbarten Barten liegt, ebenfalls am Wachstum der Barte beteiligt ist. Von ihr stammt eine äußere, dünne Hornlage auf der Barte, die, der Lage des Epithels zu den Barten entsprechend, nicht an der gesamten Oberfläche der Epidermis, sondern seitlich am Übergang zwischen Stratum spinosum und Cortex in einem eng begrenzten Bezirk gebildet wird. Auch hier stimmt die Wachstumsrichtung der dem Cortex benachbarten Epidermis mit der der Barte überein. Die äußere Schicht der Barte ist unregelmäßig stark und zeigt eine Oberflächenstrukturierung in Form leistenartiger Erhebungen und Vertiefungen; ersteren entsprechen schmale Bänder stark abgeflachter Zellen im Stratum spinosum. Die Zellabflachung erfolgt offensichtlich durch den Druck, den sich teilende, basal liegende Zellen auf weiter distal gelegene ausüben.

Nachdem VAN UTRECHT-COCK (1965) nachweisen konnte, daß sich das System von Erhebungen und Vertiefungen auf den Barten männlicher Wale von demjenigen bei weiblichen Walen unterscheidet, muß gefolgert werden, daß neben anderen Faktoren (Wanderung, Nahrung) Sexualhormone auf die Bildung dieser Strukturen Einfluß besitzen. Der Autor nimmt an, daß Hormonausschüttungen (z. B. bei Ovulationen) oder andere Änderungen des physiologischen Milieus die Mitoserate der Zellen des Gaumenepithels erhöhen bzw. herabsetzen und so in der Epidermis zwischen zwei Barten die erwähnten Bänder unterschiedlich abgeflachter Zellen erzeugen, die ihrerseits nach beiden Seiten hin in entsprechend unterschiedlichem Maße Cortexmaterial bilden.

Da die auf diese Weise gebildeten Oberflächenstrukturen offenbar innerhalb einer kurzen Zeit entstehen, eignen sie sich, wie betont wird, als Hilfsmittel zur Altersbestimmung. Das gilt insbesondere, wenn die Beobachtungen am Bartencortex bei weiblichen Tieren zu der Anzahl in den Ovarien auffindbaren Corpora lutea und albicantia in Beziehung gesetzt werden.

H. SCHLIEMANN, Hamburg

UTRECHT-COCK, C. N. VAN: **Age determination and reproduction of female fin whales, *Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758) with special regard to baleen plates and ovaries.** *Bijdragen tot de Dierkunde* 35, 39–100, 45 Abb., 1965.

Im ersten Teil dieser Arbeit werden Ergebnisse, Möglichkeiten und Grenzen der Altersbestimmung von weiblichen Finnwalen mit Hilfe von Aufzeichnungen der feinen Oberflächen-

strukturen der Barten (s. vorhergehendes Referat) unter Berücksichtigung von Befunden an Ovarien mitgeteilt und erörtert. Erstmals werden in eine solche Betrachtung die im Gaumen befindlichen Teile der Barte mit einbezogen. Die Autorin entwickelte eine eigene Methode zur Registrierung der Strukturen der Oberfläche dieses Bartenteils. Für diesen wie für den zweiten Abschnitt der Arbeit, der Studien an den Ovarien zum Gegenstand hat, seien einige wenige Ergebnisse dieser an einem umfangreichen Material sehr sorgfältig ausgeführten Untersuchung wiedergegeben:

Die Aufzeichnungen des Oberflächenreliefs der Barte zeigen eine periodische Wiederholung von charakteristischen Erhebungen und Vertiefungen, deren Regelmäßigkeit sich statistisch sichern ließ. Ein solcher Abschnitt mit seinen charakteristischen Erhebungen und Vertiefungen wird als eine „Wachstumsperiode“ bezeichnet. Es ist anzunehmen, daß diese ein Jahr dauert. In dem Material der Autorin war durch Zählen der Perioden das Alter aller Tiere, die nicht älter als vier Jahre waren, zu bestimmen. Sie besaßen sämtlich die typischen Markierungen des ersten Lebensjahres auf den Barten. Bei älteren Tieren war dieser zuerst gebildete Abschnitt der Barte sehr häufig durch Abnutzung verlorengegangen. Da unbekannt war, wie viele Perioden außerdem noch verloren gegangen waren, ließ sich durch Zählen nur ein Mindestalter festlegen. Eine indirekte Alters-„Bestimmung“ ist dennoch möglich, wenn nämlich der Zeitpunkt der sexuellen Reife, die durchschnittliche Zahl der Ovulationen in der Zeiteinheit und die Anzahl der Corpora lutea und albicantia bekannt sind. Für eine Reihe von Tieren, bei denen die Bartenabnutzung relativ langsam erfolgt war, ließ sich feststellen, daß die erste Ovulation im Alter von 6 bis 8 Jahren erfolgt war. Da die Autorin zusätzlich den im Gaumen steckenden Teil der Barte zum Zählen verwendete, erreicht der Finnwal nach ihren Angaben die Geschlechtsreife später als nach der Meinung anderer Autoren. Dank der Tatsache, daß sich einzelne regelmäßig wiederkehrende Erhebungen auf der Barte als durch eine Ovulation hervorgerufen identifizieren ließen, konnte auch die Durchschnittszahl der Ovulationen ermittelt werden.

Es sind 2,5 Ovulationen in zwei Jahren. Eine zweite Ovulation kann einer ersten nach etwa sechs Monaten folgen, oder nach etwa 12 Monaten in der Laktationsperiode bzw. nach etwa 18 Monaten nach beendeter Laktation. Wenn nach der Laktationsperiode eine sechsmonatige Ruhepause eingelegt wird, erfolgt die nächste Ovulation nach 24 Monaten. Voraussetzung für eine Alters-„Bestimmung“ nach dieser Methode ist das Persistieren der Corpora albicantia. Das konnte im zweiten Teil der Arbeit für das Untersuchungsmaterial gesichert werden. Für die Gewichte der Ovarien fand die Autorin, daß sie bei unreifen und bei geschlechtsreifen Tieren zunächst ansteigen, um bei älteren Tieren wieder abzunehmen. Diese Gewichtsabnahme geht nicht mit einer Abnahme sexueller Aktivität einher, da die durchschnittliche Zahl der Ovulationen auch bei älteren Tieren unverändert bleibt. Sie rührt daher, daß zu Beginn der Geschlechtsreife Ovulationen bevorzugt im vorderen Teil des Ovars stattfinden, jedoch das gesamte Ovar an Gewicht zunimmt. Später finden Ovulationen vorwiegend in einem zweiten Teil des Ovars statt, der weiter an Gewicht zunimmt, während der vordere Teil Gewicht verliert. Der Zuwachs im zweiten Teil kann die Abnahme im ersten Teil jedoch nicht ausgleichen, so daß insgesamt eine Gewichtsverminderung entsteht. H. SCHLIEMANN, Hamburg

HEPTNER, V. G., und NAUMOV, N. P.: **Die Säugetiere der Sowjetunion**. Bd. I: Paarhufer und Unpaarhufer von V. G. HEPTNER, A. A. NASIMOVIC und A. G. BANNIKOV. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1966. 939 S., 268 Abb. im Text, 6 Farbtafeln. Geb. 163,20 DM.

In den letzten Jahren und Jahrzehnten erschien eine Fülle von Einzelarbeiten und Büchern über einzelne Arten, ganze Gruppen bis zu Ordnungen der Säugetiere in der UdSSR, die im Westen sehr schwer oder gar nicht zu bekommen und vollends kaum zu benutzen war, da die Kenntnis der Russischen und der Cyrillischen Lettern in Mittel- und Westeuropa sowie in den andern Erdteilen bedauerlich gering ist. So ist es zu begrüßen, daß eines der sowjetischen Standardwerke jetzt in einer Kongreßsprache, auf deutsch, erscheint: Die Säugetiere der Sowjetunion, herausgegeben von V. G. HEPTNER und N. P. NAUMOV, von dem jetzt Bd. I: Paarhufer und Unpaarhufer von V. G. HEPTNER, A. A. NASIMOVIC und A. G. BANNIKOV vorliegt. Über die Beteiligung eines jeden der Autoren bei der Abfassung der einzelnen Abschnitte führt HEPTNER aus: V. G. HEPTNER schrieb den einführenden Teil, alle Kennzeichnungen der Gruppen einschließlich der Gattungen, die Bestimmungsschlüssel und vollständig die Kapitel, die dem Auerochsen, dem Jak und dem Wildpferd gewidmet sind; ebenso die Abschnitte „Diagnose“, „Beschreibung“, „Geographische Verbreitung“ und „Geographische Variabilität“ für alle Arten, mit Ausnahme der Kropfgazelle, Kropfantilope und der Saiga. Er bearbeitete auch die Syno-

nymik aller Gattungen und Arten. A. A. NASIMOVICH schrieb die Abschnitte „Biologie“ und „Praktische Bedeutung“ für alle Arten Paarhufer, ausgenommen das Wildschwein, den Auerochsen, den Jak, die Kropfgazelle, die Kropfantilope und die Saiga. A. G. BANNIKOV verfaßte die Beschreibung mit Ausnahme der Synonymik und der geographischen Variabilität der Saiga, der Kropfgazelle und der Kropfantilope, sowie die Abschnitte „Biologie“ und „Praktische Bedeutung“ des Wildschweins und des Kulans. Das übernommene System, der Umfang der Arten und Unterarten u. ä. liegt in der Verantwortung von V. G. HEPTNER.

Für die Besprechung jeder Art wird nach dem gleichen Schema verfahren. Man hat von jeder einzelnen Tierart eine kleine Monographie vor sich, die alles Bekannte in klarer Form bringt, aber ehrlich auf etwaige Kenntnislücken hinweist. Da eine ganze Anzahl von Arten — wenn auch z. T. in anderen Unterarten — auch weiter westlich vorkommt, sind die darauf bezüglichen Abschnitte gleich als eine sehr willkommene Naturgeschichte unserer eigenen Säugetierfauna anzusehen. Besprochen werden: Wildschwein-*Sus scrofa*, Wildkamel-*Camelus ferus*, Moschustier-*Moschus moschiferus*, Sika-*Cervus nippon*, Rothirsch-*Cervus elaphus*, Damhirsch-*Cervus dama*, Reh-*Capreolus capreolus*, Elch-*Alces alces*, Ren-Rangifer *tarandus*, Auerochse-*Bos primigenius*, Jak-*Bos mutus*, Wisent-*Bison bonasus*, Kropfgazelle-*Gazella subgutturosa*, Bezoarziege-*Capra aegagrus*, Sibirischer Steinbock-*Capra sibirica*, Kuban-Tur-*Capra caucasica*, Ostkaukasischer Tur-*Capra cylindricornis*, Schraubenziege-*Capra falconeri*, Wildschaf-*Ovis ammon*, Schneeschaf-*Ovis canadensis*, Kulan-*Equus hemionus*, Wildpferd-*Equus przewalskii*.

Zu dem an sich sympathischen Kapitel über den Wisent möchte Ref. bemerken, daß man keineswegs außerhalb der USSR „jetzt gewöhnlich die bastardierten Tiere mit einer Reinblütigkeit nach der Seite des Wisents von mindestens 15/16“ zu den reinblütigen Tieren zählt. Das internationale Zuchtbuch führt seit Jahrzehnten nur völlig reinblütige Tiere. Die Bastardzucht wurde längst aufgegeben, weil es ohnehin in 4 bis 5 Jahren mehr Wisente geben wird, als man unterbringen kann. Auch ist keineswegs während des 1. Weltkrieges „eine kleine, im Belowescher Urwald verbliebene Gruppe nach Deutschland ausgeführt worden“. Es bestand zwar der Wunsch, die Tiere aus dem Kampfgebiet zu retten, doch wurde der Abtransport durch Kabinetts-Befehl verhindert. Erst während des 2. Weltkrieges fand ein gewisser Austausch statt.

Eine härtere Nuß ist für uns die sowjetische Auffassung über die wilden Einhufer, bei der hüben und drüben auch in den Volksnamen verwirrende Unterschiede bestehen. Bei den Halbeseln ist man im Westen geneigt, den tibetanischen Kiang als selbständige Art mit mehreren Unterarten aufzufassen, den mongolischen Halbesel als Kulan oder Dschigetai und die westlicheren Formen als Onager zu bezeichnen. So hat es sich jedenfalls im Westen eingebürgert, wobei Kulan (*E. h. hemionus*) und Onager (*E. h. onager*) als Subspecies der gleichen Art aufgefaßt werden. BANNIKOV rechnet auch den Kiang als Unterart von *hemionus* und nennt auch den Onager Kulan.

HEPTNER bezeichnet *E. przewalskii* als Tarpan und gibt dazu die Fußnote: „Diese Bezeichnung wird gewöhnlich den Wildpferden unserer europäischen Steppen beigelegt, d. h. dem eigentlichen Tarpan (Form *gmelini*), doch besteht aller Grund sie auf die Art im Ganzen anzuwenden“. Zur näheren Begründung wird auf HEPTNER 1955 verwiesen. Man nehme und übersehe! Inzwischen wurde durch GORGAS festgestellt, daß die Gehirngröße dieses südrussischen Tarpan dem eines Hauspferdes entspricht und durchaus abweicht von der größeren des Przewalski-Pferdes. Die letzte Entscheidung steht wohl noch aus. Wenn man dann noch liest, wie oft und vielseitig Hauspferde und Przewalski-Pferde sich in Freiheit hin und her, kreuz und quer verbastardieren, kann ich darin nur wieder eine Bestätigung meiner bisherigen Behauptung sehen, daß man auch bei einem in der Wildnis gefangenen Przewalski-Pferd nicht die geringste Garantie dafür hat, daß nicht ein geringerer oder größerer, jedenfalls unkontrollierbarer Blutanteil vom Hauspferd darin enthalten ist.

Das ganze Buch ist erfreulich reichlich mit Kartenskizzen ausgestattet. Zwar ist ein 44 Seiten starkes Literaturverzeichnis beigegeben, doch sind alle Titel sowjetischer Autoren übersetzt, auf deutsch gegeben; so kann man nicht erkennen, was davon tatsächlich deutsch ist und was übersetzt. Dasselbe gilt für die Bezeichnung der Zeitschriften. Das erschwert die Benutzung eigentlich noch zusätzlich.

Die Übersetzung ist im ganzen gut und angenehm zu lesen. Statt „Hornstange“ sollte es aber lieber „Hornzapfen“ heißen. Leider wird mehrfach gesprochen von „Tieren beiderlei Geschlechts“ (das sind Zwitter), wenn „Tiere beider Geschlechter“ gemeint ist.

Hoffen wir, daß bald weitere Bände erscheinen können und der Preis etwas weniger grausam gestaltet werden kann.

ERNA MOHR, Hamburg

FRITZ SCHWERDTFEGER

## Ökologie der Tiere

Ein Lehr- und Handbuch in drei Teilen. Band 1: Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. 1963 / 461 Seiten mit 271 Abbildungen und 50 Übersichten / Ln. 68,— DM

„Auf Grund seiner dreißigjährigen Tätigkeit in Forschung und Lehre versteht er der Autor, mit Konzentration auf sein Arbeitsgebiet, die Fülle des Tatsachenmaterials, das in einer nahezu unübersehbaren Spezialliteratur niedergelegt ist, übersichtlich zu ordnen und auf relativ knappem Raum zur Darstellung zu bringen. Von der großen Zahl der Publikationen, die in diesem Buche verarbeitet sind, legen die umfangreichen Literaturverzeichnisse, die jedem Kapitel angeschlossen sind, Zeugnis ab.“

*Verhandlungen der Zoologischen Gesellschaft, Wien*

GÜNTHER NIETHAMMER

## Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa

Ergebnisse und Aussichten. Unter Mitarbeit von J. NIETHAMMER und Dr. J. SZIJJ. 1963 319 Seiten mit 54 Abbildungen, 26 Verbreitungskarten und 5 Tabellen / Leinen 54,— DM

„Dieses Buch gibt zum ersten Male eine erschöpfende und zuverlässige Darstellung aller bekannt gewordenen Einbürgerungen von Säugetieren und Vögeln in Europa. Dem Verfasser gebührt Dank und Anerkennung für die außerordentlich gewissenhafte, sich auf eine große Zahl von Publikationen und anderweitigen Informationen stützende Arbeit. Im allgemeinen Teil werden zunächst Begriffsbestimmungen gegeben. Dann folgen ein Verzeichnis der Arten, mit denen Einbürgerungsversuche gemacht wurden, sowie Angaben über ihre Herkunft, über die Gründe, die Bedingungen und Aussichten der Einbürgerung. Der spezielle Teil bringt alle genannten Arten in systematischer Reihenfolge.“

*Zeitschrift für Versuchstierkunde*

LORUS J. MILNE / MARGERY MILNE

## Das Gleichgewicht in der Natur

Aus dem Amerikanischen übersetzt von Dr. K. MEUNIER. 1965 / 288 Seiten / Leinen 24,— DM

„Die hochgradig verzahnten und äußerst verwickelten natürlichen Lebensgemeinschaften von Pflanzen und Tieren können durch menschlichen Eingriff in ihrem natürlichen Gleichgewicht gestört werden. In zwanzig Kapiteln greifen die Verfasser dieses Buches zahlreiche Fälle von durch Menschen gestörten Lebensgemeinschaften heraus, wobei Säugetiere nicht wenige Beispiele abgeben. — Ein Werk, dem man weiteste Verbreitung wünscht, weil es auch dem Fachmann wertvolle Diskussionsunterlagen in die Hand gibt.“

*Säugetierkundliche Mitteilungen*

LORUS J. MILNE / MARGERY MILNE

## Die Sinneswelt der Tiere und Menschen

Fragen, Ergebnisse und Ausblicke der vergleichenden Sinnesphysiologie. Für Wissenschaftler und Naturfreunde. Aus dem Amerikan. übersetzt von I. SCHWARTZKOPFF. 1963 / 315 S. / Ln. 22,— DM

„Im Hintergrund dieser Wanderung durch die Sinneswelt der Tiere und Menschen stehen eigene Erfahrungen und Erlebnisse der beiden Forscher, die diese während ihrer Reisen durch fast alle Kontinente mit und in dieser Reaktionswelt der Lebewesen gehabt haben. So ist gleichsam die Natur selbst größtenteils das Lehrbuch, aus dem sie das Material für ihre vergleichenden Betrachtungen gewonnen haben.“

*Anthropologischer Anzeiger*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

## Inhalt

Die Zusammensetzung der Gruppen beim Alpensteinbock. Von B. NIEVERGELT .. ..	129
On the Gazelles of the genus <i>Procapra</i> Hodgson, 1846. By C. P. GROVES .. ..	144
Beitrag zur Kenntnis der innerartlichen Ausformung und zwischenartlicher Unterschiede von Gebiß und Zähnen einiger Arten der Gattung <i>Canis</i> . Von G. FLEISCHER .. ..	150
Morphologie und Altersstruktur von zwei schweizerischen Röteldmauspopulationen, <i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber, 1780). Von C. CLAUDE .. ..	159
Evolutionary adaptations of temperature regulation in mammals. By L. JANSKY .. ..	167
Die Wurfzeit des Waldlemmings, <i>Myopus schisticolor</i> (Lilljeborg, 1844). Von F. FRANK ..	172
The Etruscan Shrew, <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822), found on Samos, Greece. By V. VAN LAAR and S. DAAN .. ..	174
Ist die Brandmaus, <i>Apodemus agrarius</i> (Pallas, 1771), ein stenökes Säugetier? Von W. BÖHME und H. REICHSTEIN .. ..	176
Beobachtungen über Hämoglobine und Blutkaliumwerte bei Mähnschafen ( <i>Ammotragus lervia</i> ) und Tahren ( <i>Hemitragus jemlabicus</i> ). Von H. MEYER .. ..	178
Nachweis der Kleinäugigen Wühlmaus, <i>Pitymys subterraneus</i> (de Selys-Longchamps, 1836), auf Rügen. Von R. MÄRZ .. ..	181
Fund eines Stangenfragmentes von <i>Cervus (Eucladoceros) ctenoides</i> Nesti, 1841 bei Bergheim/Erft. Von E. VON LEHMANN .. ..	182
Zur Variabilität der Kehlzeichnung beim Steinmarder, <i>Martes foina</i> (Erxleben, 1777). Von G. und J. NIETHAMMER .. ..	185
Eine einfache Methode zur Ermittlung des Scheiden-pH von Kleinsäugetieren. Von F. FRANK .. ..	187
Ein weiterer Fund des Steppeniltisses <i>Putorius eversmanni</i> Lesson, 1827, aus Böhmen. Von D. VON KNORRE .. ..	189
Schriftenschau .. ..	191

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

**Herausgeberschaft und Schriftleitung:** Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchröde, Bunteweg 17.

**Manuskripte:** Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beilage umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

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

**Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks und der photomechanischen Wiedergabe, sind vorbehalten.** Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für Photokopiergebühren beim Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V., Frankfurt/Main, Gr. Hirschgraben 17/19, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von 0,30 DM zu verwenden.

**Erscheinungsweise und Bezugspreis:** Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementpreis beträgt je Band 82,— DM zuzügl. aml. Postgebühr. 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: 17,10 DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

© 1967 Paul Parey, Hamburg und Berlin. — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen.

Z. Säugetierkunde, 32 (1967), H. 3, S. 129—192



JUN 27 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

# Die Zusammensetzung der Gruppen beim Alpensteinbock

VON BERNHARD NIEVERGELT

*Eingang des Ms. 26. 10. 1966*

## Einleitung

Beim Alpensteinbock bilden vom Frühling bis im Herbst einerseits Böcke, andererseits Geißen, Kitze und ältere Jungtiere gesonderte Verbände. Während der Brunft, im Dezember und Januar, finden wir die Böcke mit den Geißgruppen vergesellschaftet. Nachdem die Brunft abgeflaut ist, schließen sich die Böcke wieder mehr und mehr mit ihresgleichen zusammen. Die Übergangsphase kann bis in den April andauern. Dieses Grundmuster in der Vergesellschaftung der männlichen und weiblichen Tiere ist allgemein bekannt (RAUCH 1937, BAUMANN 1949, HEDIGER 1951, BURCKHARDT 1961, HAINARD 1962, COUTURIER 1962, VIDESOTT 1963). In der vorliegenden Arbeit geht es darum, innerhalb der Verbände zu differenzieren. Dabei wurde außer dem Geschlecht das Alter der Böcke berücksichtigt. Die zugrunde liegenden Feldbeobachtungen führte ich in den Jahren 1961 bis 1964 in folgenden schweizerischen Steinbock-Kolonien aus: Nationalpark, Piz Albris, Safiental, Augstmatthorn, Wetterhorn, Schwarz Mönch, Justistal. Diese Kolonien waren in einer früheren Arbeit nach ökologischen Gesichtspunkten verglichen worden (NIEVERGELT 1966a). Es erwies sich als aufschlußreich, Unterschiede im sozialen Verhalten mit den Eigenheiten der verschiedenen Kolonien in Beziehung zu setzen.

Die Arbeit entstand am Zoologischen Museum der Universität Zürich. Ich wurde finanziell unterstützt durch die Schweizerische Stiftung für Alpine Forschungen. Ihrem Präsidenten, Herrn K. WEBER, ferner Herrn E. FEUZ, spreche ich dafür meinen Dank aus. Für Anregungen während der Arbeit danke ich den Herren Prof. Dr. H. BURLA (Zürich), Dr. F. H. SCHWARZENBACH (Clavadel), Dr. D. BURCKHARDT (Basel) und Dr. H. KUMMER (Langnau).

## Auswahl der Beobachtungen und Methoden

Größtenteils stütze ich mich auf Beobachtungen, die in der oben zitierten Arbeit bereits verwendet worden waren, jedoch nur in bezug auf den Standort der Tiere.

Ich beobachtete die Steinböcke direkt mittels Fernrohr Kern Alpitrix. Eine protokollierte Beobachtung wurde ausgewertet, sofern: a. jeder in der Gruppe sich befindende Steinbock erfaßt war, b. sich das Geschlecht der Tiere eindeutig erkennen ließ, außer bei Kitzen und zum Teil bei Jahrtieren und c. bei den Böcken das Alter zuverlässig angesprochen werden konnte. Brauchbare Daten ergaben sich somit nur, wenn die Beobachtungsdistanz nahe und die Sicht gut war. Um zu vermeiden, daß einzelne, häufiger und länger beobachtete Tiergruppen bei der statistischen Auswertung zu stark ins Gewicht fielen, achtete ich ferner darauf, daß ein Individuum höchstens einmal pro Stunde und dreimal pro Tag vertreten sein konnte.

Dank dem extremen Geschlechtsdimorphismus vor allem im Gehörn ist es bei adulten Steinböcken leicht, männliche und weibliche Tiere anzusprechen (vgl. BAUMANN 1949, HEDIGER 1951, HAINARD 1962, COUTURIER 1962). Bei den Geißen, mit kurzen Hörnern, an denen sich die Jahresringe bei der Beobachtung auf Distanz nur undeutlich abzeichnen, ist es schwierig, das Alter zuverlässig zu bestimmen. Ich vernachlässige in dieser Arbeit das Alter der weiblichen Tiere.

Die männlichen Tiere verschiedenen Alters unterscheiden sich in auffälliger Weise. Zunächst gilt dies in bezug auf die Farbe des Haarkleides: Die etwa 7- bis 12jährigen Böcke werden im Spätsommer dunkel kastanienbraun mit heller Halskrause. Die noch älteren Tiere sind weniger regelmäßig ausgefärbt, graue Flecken finden sich an verschiedenen Körperstellen. Die jüngsten Böcke bleiben ockerfarbig wie die Geißen, die mittleren haben, mit steigendem Alter dunkler werdend, eine ockerbraune Mischfarbe. Im Laufe des Winters bleichen die Haare aus. Nach dem Haarwechsel im Frühling sind die Böcke zunächst ähnlich wie die Geißen ocker bis grau gefärbt. COUTURIER (1962) hat die Behaarung ausführlich beschrieben. Die Farbe des Haarkleides erlaubt, das Alter der Böcke auch bei großer Beobachtungsdistanz grob zu schätzen. Dieses Merkmal kennzeichnet Angehörige verschiedener Altersstufen augenfällig, wenn auch für diese Arbeit zu wenig differenziert und genau. Das maßgebende Altersmerkmal war für mich in jedem Fall die Anzahl der am Gehörn der Tiere festgestellten Zwachsringe (vgl. SCHUMACHER VON MARIENFRID 1939, BAUMANN 1949, COUTURIER 1961, NIEVERGELT 1967). Mit steigendem Alter wird das alljährlich zuwachsende Gehörn länger und imponierender. Tabelle 1 zeigt für jedes Alter die relative Längenzunahme der Gehörne. Der relative Zuwachs nimmt deshalb extrem rasch ab, weil mit zunehmendem Alter das Wachstum auch absolut langsamer wird. Bedenkt man, daß auch der Körper der Böcke zunächst rasch schwerer und stärker wird, diese Zunahme sich später aber verlangsamt (sehr alte Böcke sind anscheinend sogar wieder leichter), spiegelt die Hornlänge den allmählichen Kräfteausgleich bei den älteren Böcken. Aus diesem Grunde wurden die Alter 9 und 10, 11 und 12 sowie über 12 Jahre zu je einer Altersklasse zusammengefaßt, zum Teil sogar die obersten beiden Klassen nochmals zusammengezogen. Das ist auch deshalb zweckmäßig, weil die Altersbestimmung im Feld bei älteren Böcken schwieriger, die Fehlerwahrscheinlichkeit größer wird. Es ergaben sich die in der untersten Zeile der Tabelle 1 angegebenen Altersklassen, welche im folgenden für statistische Zwecke als je um ein Jahr verschieden alt betrachtet wurden.

Um zu prüfen, ob sich die verschiedenen Altersklassen angehörenden Böcke einer Kolonie zufallsmäßig miteinander vergesellschaften, wurden die beobachteten Gruppen rechnerisch als Stichproben betrachtet. Bei der Auswahl der Stichproben galten im besonderen noch folgende Regeln: a. Tiere mit

Tabelle 1  
Relativer Gehörnzuwachs je Alter der Steinböcke  
(Mittelwert nach Bockgehörnen aus verschiedenen schweizerischen Kolonien)

Alter der ♂	Kitz	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Relative Längenzunahme der Gehörne	1,25	0,46	0,31	0,22	0,18	0,14	0,11	0,08	0,06	0,05	0,04	0,03	0,03	0,03	0,02
Altersklassen	Kitz	1	2	3	4	5	6	7	8	9/10	11/12	>12			
In dieser Zeile stehen die für die Arbeit gültigen Altersklassen															

mehr als zehn Metern Abstand vom nächsten Tier des Verbandes wurden als nicht mehr zugehörig betrachtet; b. bei den großen Kolonien im Nationalpark und am Piz Albris wurden Rudel mit mehr als 20 Böcken weggelassen. Bei jeder Stichprobe wurde nun festgestellt, welche Alterskombinationen bei paarweisem Vergleich vertreten sind. Die Statistik dieser Paarkombinationen wurde in einem Kombinationsquadrat aufgebaut, wobei auf der Abszisse das Alter von Partner A, auf der Ordinate jenes von Partner B aufgetragen wurde und umgekehrt. Bei dieser Methode wurden sämtliche Paarassoziationen doppelt eingetragen, da sie auf jeden Partner bezogen notiert wurden. Daraus ergab sich für das Kombinationsquadrat ein über die Diagonale symmetrisches Muster. Diese Doppelspurigkeit wurde in Kauf genommen, da dank ihr in Zeilen und Spalten für jede Altersklasse eine durchgehende Häufigkeitsverteilung der beobachteten Partner resultierte. Alle Werte je Spalte (oder Zeile) addiert, ergeben für jede Altersklasse die Summe der beobachteten Paarassoziationen. Jede dieser Summen wird als Maß für die Anzahl im betreffenden Alter stehenden Böcke betrachtet. Die Summen in ihrer Gesamtheit stellen die relative Erwartungsverteilung bei zufällmässiger Vergesellschaftung dar, die für jede Spalte (bzw. Altersklasse), auf die entsprechende Summenzahl bezogen, gültig ist. Für jedes Feld wurde nun der Erwartungswert bei zufällmässiger Gruppierung vom gefundenen Wert subtrahiert. In der Darstellung wurde indessen nur das Vorzeichen der Differenz eingetragen (vgl. Abbildung 2). Die erwähnte Doppelspurigkeit, die auch in der Abbildung zum Ausdruck kommt, wurde bei der rechnerischen Auswertung des Verteilungsmusters selbstverständlich beachtet. Im Abbildungstext ist die Summe der Paarkombinationen pro Quadrat angegeben.

### Stabilität der Verbände

Einige Zufallsbeobachtungen geben hierüber Hinweise: Im Sommer 1962 wurde ein bei Pontresina



Abb. 1. Kastenfalle in der Augstmatthorn-Kolonie. Eine junge Geiß ist gefangen, der 3jährige Bock, auf dem Dach der Falle stehend, verläßt den Platz erst nach langem Zögern.

eingefangener weiblicher Steinbock der bestehenden Kolonie im Wildpark Langenberg zugesellt. Die Geiß wurde, nachdem sie sich zwei Tage lang an einen geschützten Platz der Felsattrappe zurückgezogen hatte, von einer „ansässigen“ Geiß erstochen aufgefunden (mündl. Mitteilung von Wildwärter O. KÜNZLER). Am 26. Mai 1961 wurde in einer Kastenfalle am Augstmatthorn eine ca. 2jährige Geiß eingefangen. Als man das Jungtier in einem Korb wegtrug, standen ein 3jähriger Bock sowie eine junge Geiß in der Nähe der Falle. Am folgenden Tag war eine weitere Junggeiß gefangen, und auf dem Dach der Falle stand ein 3jähriger Bock, der nach langem Zögern erst flüchtete, als ich etwa 5 m vor der Falle stand (Abbildung 1). Es ist wahrscheinlich, daß diese beiden Tiere mit den schon am Vortag beobachteten identisch sind. Die Beharrlichkeit, mit der die nicht gefangenen Tiere jeweils in der Nähe der Falle blieben, als Menschen herantraten, war — gemessen am Verhalten der übrigen Tiere der Kolonie — außergewöhnlich. Ganz allgemein konnte ich in allen Kolonien an sich folgenden Tagen gelegentlich Gruppen mit gleicher Stückzahl und gleicher Alterszusammensetzung an denselben Plätzen betrachten. Auch aus der Literatur ergeben sich Fingerzeige. BÄCHLER (1935) beschreibt, daß im Jahre 1920, als die Nationalpark-Kolonie gegründet wurde, die aus St. Gallen und Interlaken stammenden Tiere sich stets in getrennten Gruppen aufhielten und sich sogar mieden. All diese, wie auch die Beobachtungen von RAUCH (1937) weisen auf wenigstens zeitweise Konstanz in der Gruppierung und zeigen, daß sich die Tiere offenbar gegenseitig kennen, daß Bande zwischen ihnen bestehen können. Dagegen besagen zahlreiche Beobachtungsbeispiele, daß sich die Zusammensetzung der Gruppen andauernd ändern kann, daß ein Steinbockverband sicher keine starre Einheit ist. Wenn hier ausschließlich Beispiele stehen, die für Stabilität sprechen, sollte damit in erster Linie gezeigt werden, daß sich Steinböcke (sofern ungestört) offenbar nicht einfach zu anonymen Herden vergesellschaften.

### Geißverbände

Die Frage: Vergesellschaften sich Geißen, Kitze und ältere Jungtiere in zufälliger Weise miteinander, prüfte ich an Geißverbänden, die ich von Mitte Juni bis Ende September beobachtete und die wenigstens 6 Tiere umfaßten. Die drei unterschiedenen Rudeltypen — reine in den ersten beiden Zeilen, gemischte in der dritten Zeile — fand ich in folgenden Häufigkeiten:

Geißen und Kitze	20 Rudel
Geißen und ältere Jungtiere	26 Rudel
Geißen, Kitze und ältere Jungtiere	48 Rudel

Wären die Verbände rein zufallsmäßig zusammengesetzt, müßten Mischrudel nicht nur — wie beobachtet wurde — etwa gleich oft wie die reinen Rudel zusammen, sondern weit häufiger auftreten. Somit besteht die Tendenz, reine Rudeltypen zu bilden. Die 48 beobachteten Mischrudel zeigen indessen, daß zwischen den beiden reinen Rudeltypen keineswegs eine scharfe Trennung besteht. Trotzdem fiel mir während meiner Feldarbeit auf, daß die Geißen, die sich zum Setzen der Kitze zunächst abgesondert haben (vgl. NIEVERGELT 1966a, Abb. 38), sich bevorzugt mit anderen führenden Geißen zusammenschließen, und daß ältere Jungtiere meist mit ihresgleichen und fast regelmäßig auch mit adulten, nicht-führenden Geißen vergesellschaftet sind. Beispiel: Eine alte, nur noch einhornige und deshalb individuell erkennbare Geiß in der Safiental-Kolonie, die im Jahre 1956 zum letzten Mal gesetzt hatte, wurde von Wildhüter P. GARTMANN in den drei nachfolgenden Jahren stets mit Jungtieren zusammen beobachtet. Auf Grund seiner Beobachtungen im Nationalpark hat Dr. D. BURCKHARDT (unveröffentlicht) die Geißverbände sogar ausschließlich klassiert in Weibchen mit

Tabelle 2

## Übergangsalter der Böcke

Für verschiedene Kolonien ist angegeben, wie viele Böcke jeden Alters in Geißverbänden (♀♀) und wie viele in Bockverbänden (♂♂) beobachtet wurden

Kolonie	Alter der Böcke											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9/10	11/12	>12	
Safiental	Anzahl	32	13	4	4	2	—	1	—	—	—	—
	Böcke in:	♂♂	35	37	84	56	52	18	18	15	28	86
Justital	Anzahl	7	5	5	5	1	—	—	—	—	—	—
	Böcke in:	♂♂	2	22	22	25	43	37	21	31	12	15
Nationalpark	Anzahl	16	12	13	5	1	—	—	—	2	1	—
	Böcke in:	♂♂	5	39	54	74	94	67	62	102	41	29
Augstmatthorn	Anzahl	32	24	15	3	2	—	—	—	—	—	—
	Böcke in:	♂♂	3	14	42	30	32	25	18	26	9	4
Wetterhorn	Anzahl	12	10	4	4	2	2	—	—	—	—	—
	Böcke in:	♂♂	—	—	1	18	28	9	15	15	2	—
Schwarz Mönch	Anzahl	2	5	2	5	1	—	—	—	—	—	—
	Böcke in:	♂♂	1	1	11	—	—	2	6	8	18	13
Piz Albris	Anzahl	54	20	9	10	12	6	1	2	—	—	—
	Böcke in:	♂♂	1	—	—	13	47	56	37	15	6	—

diesjährigen Jungtieren (Kitze) einerseits und ältere Jungtiere mit einzelnen Weibchen ohne Kitz andererseits.

## Übergangsalter der Böcke

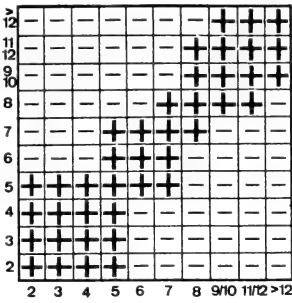
Indem sich die Jungtiere beider Geschlechter den Geißen anschließen, galt es abzuklären, in welchem Alter sich die jungen Böcke von den Geißgemeinschaften lösen und mit den älteren Böcken ziehen. Tabelle 2 zeigt für sieben Kolonien getrennt, wieviel Böcke jeder Altersklasse in der Zeitspanne Mai bis Oktober bei Geiß- oder bei Bockverbänden beobachtet wurden. Bei der Interpretation der Tabelle ist folgendes zu berücksichtigen: In der Nationalpark-Kolonie sind die Zahlen der Zeile „Geißverbände“ zu klein ausgefallen, da dort Geiß- und Bockareal weit getrennt voneinander liegen (vgl. NIEVERGELT 1966a, Abb. 4) und ich im Bockareal mehr Beobachtungen ausführte. In den übrigen Gebieten ist dieser Auslesefehler geringer. Aus der Tabelle geht hervor, daß die zweijährigen Böcke in der Regel noch bei den Geißen, die vierjährigen aber mehrheitlich bei den Böcken zu finden sind. Im Durchschnitt liegt das Übergangsalter bei drei Jahren. Allerdings fallen

Unterschiede zwischen den Kolonien auf. Unter andern sind in der Safiental-Kolonie schon die zwei- und dreijährigen Böcke weitgehend in die Bockverbände aufgenommen, was in der Augstmatthorn-Kolonie erst für die vierjährigen Böcke zutrifft. In der Tabelle stehen oben die Kolonien mit frühem, unten die Kolonien mit spätem Übergangsalter. Wie sind diese Kolonieunterschiede zu deuten? Betrachtet man die Gründungsjahre der aufgeführten Kolonien (Safiental 1954, Justistal 1949, Nationalpark 1920, Augstmatthorn 1921, Wetterhorn 1929, Schwarz Mönch 1924, Piz Albris 1921), so stellt man fest, daß die beiden jüngsten Kolonien zuoberst stehen. Allgemein scheint in Kolonien, in denen das Wachstum nicht gebremst und die Nachwuchsrate hoch ist, das Übergangsalter niedriger zu sein. Dagegen ist in den beiden Kolonien, die in der Tabelle zuunterst stehen, die Nachwuchsrate heute offenbar gering (vgl. dazu NIEVERGELT 1966a). Nimmt man an, daß bei den rasch sich entwickelnden Kolonien auch das Wachstum der Individuen beschleunigt ist, was ich auf Grund früherer Befunde vermute (NIEVERGELT 1966a und b), ergibt sich die gut verständliche, mutmaßliche Beziehung: Je rascher die Jungböcke heranwachsen, um so früher das Übergangsalter. Es ist im weiteren denkbar, daß die Struktur einerseits im Bockrudel und andererseits im Geißverband den Übergang beeinflusst. So kommt dieses Alter auch darin zum Ausdruck, daß ab und zu ein- bis dreijährige Böcke mit Geißen kämpfen. Nach meinen Beobachtungen sind in der Regel die jüngeren Böcke noch schwächer, die älteren stärker als die Geißen. Im Wildpark Langenberg sah ich einem längeren Kampf zu, bei dem eine 9jährige Geiß einen 2jährigen Bock immer wieder herausforderte, obschon dieser ohne großen Körpereinsatz stets Sieger blieb. Böcke von mehr als drei Jahren konnte ich nie mit Geißen kämpfen sehen; ihnen scheinen die schwächeren Geißen ohne Kampf auszuweichen. Herr O. KÜNZLER, Wildwärter im Tierpark Langenberg, erzählte mir, daß die großen Böcke nach der Futtereingabe am Morgen zunächst fast alles Kraftfutter allein fressen und erst hernach die Geißen an die Krippen herantreten lassen. Die Unterlegenheit der Geißen bezeugt auch die Erfahrung von A. RAUCH aus Pontresina, der beobachtete, daß Geißen durch gleichzeitig anwesende Böcke nicht zu den in den Fallen angebrachten Salzlecken zugelassen werden. Im Gegensatz dazu beobachtete HEDIGER (1951), daß beim Steinbock Geißen über Böcke dominieren. Es fällt während der Brunftzeit allerdings auf, daß die Geißen die geduldig werdenden Böcke oft energisch zurückweisen. Das ist jedoch die einzige Situation, in der ich Geißen älteren Böcken gegenüber eine aggressive Haltung einnehmen sah. Meiner Ansicht nach kann dies nicht als Auseinandersetzung im Sinne eines Konkurrenzkampfes gewertet werden, sondern eher als ein Verhalten, das dazu dient, Begattungen zur Unzeit zu vermeiden.

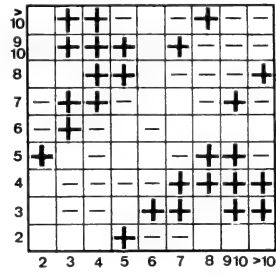
### Vergesellschaftung der Böcke im reinen und gemischten Verband

Für die Steinbock-Kolonien im Nationalpark, am Piz Albris, im Safiental und am Wetterhorn wurde nach der auf S. 130 beschriebenen Methode untersucht, mit welchen Partnern Böcke verschiedenen Alters vergesellschaftet sind. Die Prüfung auf zufällige Gruppierung der Böcke wurde für die Zeitspannen Mai bis Oktober und Dezember bis Januar separat durchgeführt. Im Sommer, außerhalb der Brunftzeit, handelt es sich um reine Bockgemeinschaften, während der Brunftzeit um gemischte Verbände, wobei aber in diesem Zusammenhang nicht auf die Geißen geachtet wurde. Abb. 2 zeigt die Kombinationsquadrate für die vier Kolonien. Das Muster ist augenfällig. Die Quadrate der Sommermonate zeigen in der Diagonale von links unten nach rechts oben, d. h. in den Feldern für gleich oder ähnlich alte Partner, vorwiegend + Zeichen. — Zeichen stehen in den Feldern für ungleich alte Partner. Die Quadrate der Brunftzeit weisen eine gegensätzliche Verteilung auf. Die — Zeichen finden sich hier in den Feldern für

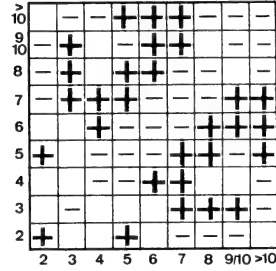
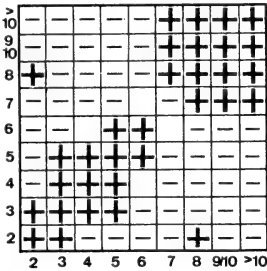
Mai - Oktober



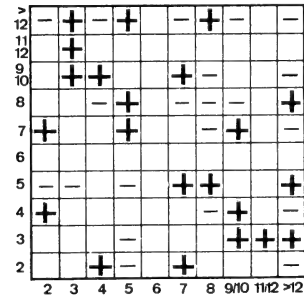
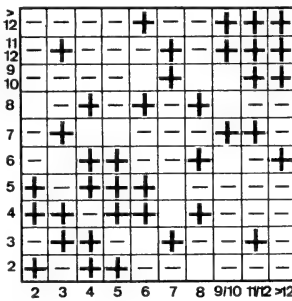
Dezember / Januar



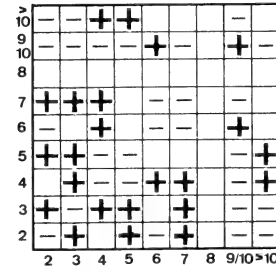
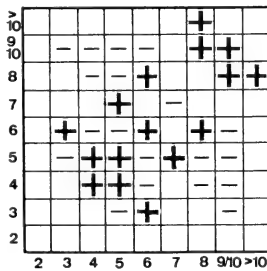
Nationalpark



Piz Albris



Safiental



Wetterhorn

Abb. 2. Vergesellschaftungsmuster der Böcke während des Sommers und in der Brunftzeit. In den Kombinationsquadraten bedeutet ein +: die betreffende Paarassoziation wurde häufiger beobachtet, als bei zufälliger Verteilung zu erwarten wäre, ein -: sie wurde seltener festgestellt. Ein leeres Feld besagt: Die Kombination wurde entweder nicht festgestellt oder die erwartete Zahl stimmt mit der gefundenen überein. Die Summe der zugrunde liegenden Paar-kombinationen beträgt für die verschiedenen Kolonien (Sommer/Winter): Nationalpark 2556 / 348, Piz Albris 1164 / 326, Safiental 3248 / 58, Wetterhorn 136 / 102

gleich alte Partner, recht viele + Zeichen dagegen bei den ungleich alten. Nach der Nullhypothese, d. h. nach der Annahme, die Steinböcke gruppieren sich zufallsmäßig, müßten die + und — in allen Quadraten zufällig verteilt sein. Die Frage, ob die Nullhypothese verworfen werden kann, wurde auf die folgende Weise geprüft: Für jede Altersdifferenz der Partner wurde in allen Kombinationsquadraten die Zahl der + und — Felder festgestellt. In der Tabelle 3 finden sich die erhaltenen Zahlen ge-

Tabelle 3

### Signifikanz des Verteilungsmusters in den Kombinationsquadraten der Abbildung 2

Je Altersdifferenz der Partner wird geprüft, ob das Verhältnis: Anzahl + Abweichungen zu Anzahl — Abweichungen gesichert von einem 1:1-Verhältnis abweicht

Altersdifferenz der Partner	Mai — Oktober			Dezember — Januar		
	Anzahl + Abw.	Anzahl — Abw.	Signifikanz P <	Anzahl + Abw.	Anzahl — Abw.	Signifikanz P <
0	28	5	0,01	2	23	0,01
1	23	4	0,01	2	15	0,01
2	16	10		11	6	
3	5	15	0,05	14	2	0,01
4	2	17	0,01	6	6	
>4	3	38	0,01	16	14	

trennt für Nicht-Brunft und Brunft nebeneinander, pro Altersdifferenz untereinander. Die entsprechenden Zahlenpaare der verschiedenen Kolonien wurden zusammengefaßt, da sich — wenn auch ungleich deutlich — für alle Gebiete das gleiche Bild bot. Würde die Nullhypothese nun zutreffen, müßte jedes Zahlenpaar ein Verhältnis aufzeigen, das nur im Rahmen des Zufalls von 1:1 abweicht. In etlichen Fällen ist das Verhältnis jedoch offensichtlich von 1:1 verschieden. Die erreichten Signifikanzstufen wurden in einer separaten Spalte angegeben. Aus der Tabelle geht hervor: Gleich alte sowie um ein Jahr verschiedene alte Böcke halten sich von Mai bis Oktober bevorzugt in gleichen, im Dezember und Januar jedoch vorwiegend in verschiedenen Verbänden auf. Für Böcke, die zwei Altersjahre auseinander liegen, läßt sich kein derartiges Verhalten nachweisen. Obwohl mehr + als — Felder gezählt wurden, weicht das Verhältnis nicht wesentlich von 1:1 ab. Böcke, die sich im Alter um drei Jahre unterscheiden, wurden während der Nicht-Brunftzeit bevorzugt in verschiedenen, während der Brunftzeit aber gehäuft in derselben Gruppe gefunden; verglichen mit gleich alten Partnern verhalten sie sich demnach spiegelbildlich. Ist der Altersunterschied vier oder mehr Jahre, halten sie sich im Sommer wiederum signifikant seltener, im Winter aber etwa mit jener Häufigkeit in den gleichen Verbänden auf, wie es bei zufälliger Vergesellschaftung zu erwarten wäre. Das hier geschilderte Muster würde im Sommer noch extremer ausfallen, wenn die gruppeninterne Struktur mitberücksichtigt würde. Falls in einer Gruppe verschiedene Altersklassen vertreten sind, läßt sich nämlich meistens beobachten, daß die gleichaltrigen Tiere enger zusammenhalten.

Bei der Abb. 2 fällt im übrigen auf, daß das beschriebene Verteilungsmuster in den kleinen Kolonien im Safiental und am Wetterhorn viel weniger deutlich ausfiel. Einerseits ist das sicher durch die kleinere Zahl der Beobachtungen bedingt, andererseits dürfte auch mitwirken, daß bei diesen Kolonien die Zahl gleichaltriger Böcke klein ist, wodurch schon in einer mittelgroßen Gruppe Böcke verschiedenen Alters vorhanden sein müssen.

Der Befund, daß sich gleich alte Böcke im Sommer anzuziehen, während der Brunft aber abzustoßen scheinen, läßt sich in folgender Weise interpretieren: Die Beziehung



zwischen den Individuen wird wesentlich durch die beiden polaren Kräfte Affinität und Konkurrenz bestimmt. LORENZ (1963) braucht die Ausdrücke Scharzusammenhalt und intraspezifische Aggression. Beide Kräfte sind um so wirksamer, je geringer der Altersunterschied ist; sie ändern ihre Stärke aber auch im Jahreszyklus. Außerhalb der Brunftzeit überwiegt die Affinität. In kleineren Reibereien und in Kämpfen wird zeitweilig jedoch sichtbar, daß die Konkurrenz bestehen bleibt. Während der Brunftzeit erweist sich die Konkurrenz indessen als die ungleich stärkere Kraft, welche nun die Affinität zu überlagern vermag. Gleich oder ähnlich starke Böcke werden zu Rivalen und dulden sich nicht mehr in der gleichen Gruppe. Das Phänomen, daß der Scharzusammenhalt und die intraspezifische Aggression im Jahreszyklus wechselweise wirken, ist bei andern Tierarten gut bekannt. LORENZ (1963) S. 210 schreibt: „... bei vielen Fischen, die während der Fortpflanzungszeit territorial und höchst aggressiv sind, verschwindet alles aggressive Verhalten sowie sich die Tiere zur Nichtbrutzeit in Schwärme vereinigen, wie viele Buntbarsche, Stichlinge und manche andere es tun.“

Im Verhalten der Steinböcke ist bemerkenswert, daß sich während der Brunft ungleich alte Böcke offenbar ertragen, und nicht einfach jeder geschlechtsreife Bock jeden andern als Konkurrenten meiden oder vertreiben muß. Wahrscheinlich sind die um zwei oder drei Jahre jüngeren Tiere so eindeutig schwächer, daß sie, sich widerstandslos unterordnend, vom älteren Bock geduldet werden. Für die subadulten Böcke besteht aber damit zweifellos die Möglichkeit, Weibchen zu begatten. In den Mischgruppen freilebender Paviane wurde dies von KUMMER und KURT (1963) tatsächlich festgestellt.

### Die kämpferische Auseinandersetzung

Im Sommer kämpfen die Böcke verhältnismäßig oft. Diese Kommentkämpfe, die am häufigsten morgens und abends stattfinden, haben meist spielerischen Charakter. SCHLOETH (1962) hat für sie den Begriff Kampfspiel verwendet. Über die oft spektakuläre Art der Steinböcke zu kämpfen liegt in der Literatur eine Reihe von Beschreibungen und Abbildungen vor: HEDIGER (1951 und 1961), BURCKHARDT (1961), VIDESOTT (1961), WALTHER (1962 und 1966), HAINARD (1962), COUTURIER (1962), SCHLOETH (1962).

Hier geht es darum, die Häufigkeit des Kämpfens in Abhängigkeit des Altersunterschiedes der Böcke zu prüfen. In der Tabelle 4 wurde die Zahl der beobachteten Zweikämpfe je Altersdifferenz der Partner eingetragen (Altersklassen vgl. Tabelle 1, S. 130).

Tabelle 4

Anzahl beobachteter Kämpfe, klassiert nach der Altersdifferenz der Partner

Altersdifferenz der Partner	0	1	2	3	4	5	6
Anzahl Kämpfe	53	37	7	5	2	—	—

Eindeutig geht hervor, daß fast ausschließlich Böcke ähnlichen Alters miteinander kämpfen. Dieser Befund deckt sich mit den Beobachtungen von BURCKHARDT (1961) und legt folgende Interpretation nahe: Die Stärkeunterschiede zwischen Böcken verschiedener Altersklassen bewirken zwischen ihnen eine klare soziale Rangordnung. Schon bei einem Altersunterschied von wenigen Jahren ist der Jüngere offensichtlich schwächer, und er weicht dem Älteren kampfflos aus. Gelegentlich ist eine Drohbewegung des Überlegenen zu beobachten. Gleichen sich die Partner im Alter, ist das Kräfte-



Abb. 3. Kampf zweier 7jähriger Böcke am 15. Dezember 1961 auf der Alp Languard, vgl. Text.  
*Oben:* Nach einer ersten „Putscherei“ wird der unterlegene 7jährige durch seinen Rivalen von der Mischgruppe weggetrieben. Der älteste Bock der Gruppe folgt zunächst in einiger Entfernung nach. *Mitte:* Immer wieder stellt sich der Schwächere zum auffallend hart geführten Kampf. *Unten:* Schließlich wird der besiegte Bock verjagt.

verhältnis nicht mehr offensichtlich und muß durch den direkten Zweikampf aufgedeckt werden. Zwischen ähnlich starken Tieren ist außerdem die Spannung besonders groß, weshalb auch Rivalen, die sich kennen, immer wieder miteinander kämpfen (vgl. dazu SCHLOETH 1961 und LORENZ 1963). Auch bei andern Tierarten wurde festgestellt, daß es vorwiegend zwischen rangnahen Individuen zu Auseinandersetzungen kommt: Bei Dohlen (LORENZ 1949 und 1963), bei jungen Mantelpavianen (KUMMER 1957), beim Camargue-Rind (SCHLOETH 1961). HEDIGER (1961) beschreibt, daß in der Regel nur Hirsche mit annähernd gleich starkem Geweih miteinander kämpfen.

Aus dem Befund, daß gleich alte Böcke oft, um zwei oder mehr Jahre verschieden alte aber nur selten miteinander kämpfen, und aus dem Umstand, daß sich zur Brunftzeit in der Regel gleichaltrige Böcke nicht in derselben Gruppe aufhalten, wird verständlich, daß ich — entgegen meiner Erwartung — während der eigentlichen Brunftzeit praktisch keine Kommentkämpfe bzw. Kampfspiele sah. Hingegen beobachtete ich während dieser Zeit drei Kämpfe, denen, wie mir schien, offensichtlich der spielerische Charakter fehlte. Zwei dieser Kämpfe, die alle in der Piz-Albris-Kolonie stattfanden, hinterließen den Eindruck von Prügeleien: Bei leichtem Schneefall verfolgte ich am 14. Dezember 1961 um 16.30 Uhr einen weithin hörbaren, langen Kampf eines 7- bis 8jährigen mit einem 8- bis 10jährigen Bock, wobei sich der jüngere deutlich aggressiver verhielt. Am 15. Dezember 1961 um 10.45 Uhr bekämpften sich — innerhalb einer aus 1 ♂<sub>12</sub>, 2 ♂<sub>7</sub>, 3 ♀, 1 ♀<sub>1</sub> und 2 Kitzen bestehenden Gruppe — die beiden 7jährigen während etwa 20 Minuten. Der Kampf endete damit, daß der eine, nachdem er kämpfend mehr und mehr von der Gruppe weggedrängt worden war, schließlich verjagt und über eine Strecke von etwa 200 m von seinem Rivalen verfolgt wurde (Abb. 3). Nach fünf Minuten kehrte der Überlegene allein zur Gruppe zurück. Der dritte in dieser Jahreszeit beobachtete Kampf war weniger spektakulär, dennoch eindrucklich: Oberhalb der Alp Languard stießen am 9. Januar 1963 um 12.45 Uhr zwei äsende Rudel, von verschiedenen Seiten kommend, auf einer schneearmen Kuppe aufeinander. Die beiden dominierenden Böcke schienen sich augenblicklich als Rivalen erkannt zu haben. Bis um 15.45 Uhr beschränkte sich indessen jeder darauf, die Tätigkeit des anderen zu kontrollieren. Die kritische und labile Situation war offensichtlich, obwohl die zwei Böcke stets eine Distanz von etwa 50 m zueinander einhielten. Die übrigen Tiere der Rudel vermischten sich ohne weiteres. Als sich die beiden stärksten Böcke endlich kreuzten, schlug jeder sein Gehörn in die Flanke des andern. Dieser Vorgang wiederholte sich einige Male; schon nach wenigen Begegnungen war jedoch klar, daß der eine überlegen war. Um 16.30 Uhr, als das vereinigte Rudel auf die gleiche Seite wegzuwandern begann, schloß sich der Unterlegene sofort an. Er wurde vom Stärkeren jedoch durch bloße Drohhaltung gestoppt und zurückgehalten. Ob er schließlich doch noch zugelassen wurde, weiß ich nicht, denn die Dunkelheit brach herein, bevor die Rückwanderung des Rudels abgeschlossen war. BURCKHARDT (unveröffentlicht und 1961) beschreibt einen am 12. Dezember 1955 im Nationalpark beobachteten Kampf zweier Böcke, die während 25 Minuten 178mal aufeinander losschlugen. Auch HAINARD (1962) schreibt von einem Kampf, der zu Beginn der Brunft stattgefunden hat und offenbar äußerst hartnäckig geführt worden ist.

Schwere Kämpfe sind nach meinen Beobachtungen jedoch selten. Die Kampfsituation während der Brunftzeit dürfte normalerweise dadurch vermieden werden, daß sich an den gleichen Plätzen keine ähnlich starken, dominierenden Böcke aufhalten. Hierin erweist sich nun die altersmäßige Zusammensetzung in den gemischten Brunftverbänden als zweckmäßig. Indem die störenden Kämpfe wegfallen, ist die Begattung der weiblichen Tiere eher gewährleistet. Es ist vielleicht nicht nur Zufall, daß die drei oben geschilderten, von mir beobachteten Kämpfe in der Piz-Albris-Kolonie stattfanden. Es ist zu bedenken, daß die große Dichte in dieser berühmten Steinbock-Kolonie Begegnungen von Böcken, die sich meiden, begünstigt.

## Der Schwanz als Ausdrucksorgan

Ein Indiz, daß während der Brunftzeit der älteste Bock eines Verbandes von den jüngeren als dominierend anerkannt wird, liefert der Schwanz, dessen Bedeutung als Ausdrucksorgan bei verschiedenen Tieren bekannt ist (SCHENKEL 1947, HEDIGER 1961). Er erweist sich auch beim Steinbock als ein Anzeiger der Stimmung, was jeder Beobachter demonstriert erhält, wenn er sich nahe und dabei zu rasch an die Tiere herangeschlichen hat: Spontan richtet sich der Schwanz auf, wodurch unmißverständlich die Erregung ausgedrückt wird. Das von CH. VAUCHER aufgenommene Umschlagbild des Heftes „Schweizer Naturschutz“ (Januar 1961) hält dieses Verhalten bei einer Gruppe von



Abb. 4. Ein durch Touristen aufgeschreckter Steinbock flüchtet mit steil aufgerichtetem Schwanz

Steinböcken fest. Abb. 4 zeigt es bei einem vor Touristen flüchtenden Steinbock. Der nach oben umgeklappte Schwanz ist nun ein deutliches Anzeichen der Brunft (HEDIGER 1951, MEYER-HOLZAPFEL 1958a, BURCKHARDT 1961, WALTHER 1962 und 1966, HAINARD 1962, COUTURIER 1962. Während dem intensivsten Brunftbetrieb im Dezember konnte ich nur selten Böcke beobachten, die den Schwanz nicht aufgeklappt hatten; im Januar dagegen, wenn die Brunft allmählich abflaut, wiederum häufig. Böcke mit ge-

senktem und aufgeklapptem Schwanz waren auch nebeneinander in der gleichen Gruppe anzutreffen. Während einer Reihe von Beobachtungstagen im Dezember und Januar achtete ich besonders auf die Schwanzstellung der beiden gruppenältesten Böcke. Ohne Rücksicht auf das absolute Alter der Tiere ergaben sich folgende Zahlen:

Aufschlußreich sind vor allem die beiden mittleren Zeilen für ungleiche Schwanzstellung. Den Befund, daß bei ungleicher Haltung praktisch stets der ältere den Schwanz aufgeklappt, der jüngere den Schwanz gesenkt hat, glaube ich deuten zu können als Ausdruck der dominierenden Rolle des ältesten Bockes.

Schwanzstellung des		Zahl der Verbände
älteren Bockes	jüngeren Bockes	
aufgeklappt	aufgeklappt	30
aufgeklappt	gesenkt	21
gesenkt	aufgeklappt	1
gesenkt	gesenkt	8

### Die Vorbrunft

Da sich im Sommer ähnlich alte Böcke in gleichen, während der Brunft jedoch in verschiedenen Verbänden aufhalten, stellt sich die Frage, wann und wie sich diese Umkehr im sozialen Verhalten abspielt. Ich erhielt den Eindruck, daß während der Zeit unmittelbar vor der Brunft zwischen den Böcken häufiger und zudem länger dauernde und zäher geführte Auseinandersetzungen als im Sommer zu beobachten waren. In diesen Kämpfen wurde neben dem Gehörn vermehrt auch die Körpermasse eingesetzt. Ich konnte verschiedentlich Gruppen sehen, in denen die Böcke, Körper an Körper beieinander stehend, sich immer wieder stießen. Zum Beispiel: Nationalpark, 2. 12. 1962, 11.15 Uhr. Vier Böcke im Alter von 5, 7, 9, 9 Jahren stehen in dieser Reihenfolge dicht hintereinander, wobei während längerer Zeit je der hintere, stärkere den vorderen, nächst schwächeren vor sich her zu stoßen scheint. Um 13.05 Uhr liegen am gleichen Platz vier Böcke — es handelt sich vermutlich um dieselben Tiere — in entsprechender Reihenfolge schräg hintereinander und dabei so nahe aufgeschlossen, daß je der hintere seinen Kopf auf dem nächst vorderen abstützen könnte. Nationalpark, 30. 11. 1962, 14.15 Uhr. In der Nähe eines locker verstreuten, 49 Tiere umfassenden Rudels von Geißen und Jungtieren stehen sechs Böcke — 6, 5, 5, 4, 4, 3 Jahre alt — so eng beieinander, daß die Gruppe im Fernrohr wie ein einziger, lebender Klumpen aussieht. Augstmatthorn, 3. 11. 1961, 06.30 Uhr. Unmittelbar unter dem Gipfel des Augstmatthornes stehen nacheinander drei über 12jährige Böcke auf und beginnen sofort, sich gegenseitig mit dem Körper und dem Gehörn wegzudrücken. Am selben Ort erscheinen 09.50 Uhr zwei sehr alte Böcke, die, eng nebeneinander stehend, sich andauernd stoßen und mit den Hörnern seitwärts verhaken. Jagdaufseher G. ALLEMAN, Splügen, beobachtete in der Safiental-Kolonie (im Stutztal) am 2. 12. 1962 zwei alte Böcke, die, Flanke an Flanke gehend als wären sie zusammengespannt, stereotyp die gleiche, etwa 20 m lange Strecke hin und her abschritten. Der Jagdaufseher beobachtete die beiden während einer vollen Stunde. Stets wendeten sie an denselben Stellen; nie sah er, daß sie zwischenhinein geputscht oder sich weggestoßen hätten, obwohl sie sich anscheinend, mindestens zeitweilig, aneinander gelehnt hatten. Eine ähnliche Beobachtung machte Dr. D. BURCKHARDT (unveröffentlicht) am 12. 12. 1955 im Nationalpark unmittelbar vor und nach dem schon früher erwähnten Kampf zweier Böcke. Er schreibt: „. . . Die beiden Tiere laufen merkwürdig parallel zueinander und bleiben dann stehen . . .“ und „. . . beide Tiere verlassen den Platz. Sie gehen etwa einen Meter voneinander entfernt schön parallel den Hang entlang . . .“ WALTHER (1962) berichtet aus dem G.-v.-OPEL-Freigehege: „Tagelang bilden zwei rivalisierende Steinböcke ein Kampfgespann und laufen Schulter an Schulter nebeneinander her, wie HEDIGER von

Hauschafen beschrieb. Ist einer schließlich unterlegen, so laufen sie nicht mehr nebeneinander, sondern der Unterlegene vornweg.“ Es überrascht nicht, wenn die Auseinandersetzungen in Gehegen extremere Formen annehmen. Die Tiere leben auf engem Raum zusammengedrängt und haben nicht die Möglichkeit, sich wirklich zu meiden (vgl. MEYER-HOLZAPFEL 1958b).

### Hege

Das Alter der Böcke spielt bei der Bildung der Gruppen eine maßgebende Rolle. Es darf wohl gefolgert werden: Umfang, Anzahl und Verteilung der Verbände werden nicht nur durch die Gesamtzahl der Tiere einer Population, sondern auch durch deren Altersverteilung beeinflusst. Geht man davon aus, daß sich dominierende, gleich alte Böcke während der Brunft abstoßen, so ist zu erwarten, daß sich bei einem geringen Anteil solcher Tiere in dieser Zeit nur verhältnismäßig wenige, aber große Rudel bilden. Wenn nun in einzelnen Wintereinständen viele Tiere zusammengedrängt leben, andere Gebiete dagegen ungenutzt bleiben, hat das im weiteren zur Folge, daß die Äsungsflächen des Gesamtareals ungleichmäßig beweidet werden. Es ist möglich, daß dadurch das Futter in den bevorzugten Gebieten knapp wird. Ist die Zahl starker Böcke jedoch groß, werden — nach dieser Interpretation — die Verbände im Winter gesprengt. Es liegt nahe anzunehmen, daß dabei viel eher neue, auch weniger günstige Gebiete durch die Tiere erschlossen werden. Diese Folgerungen werden gestützt durch das Beispiel der Safiental-Kolonie. Die noch kleine Population, obwohl bereits stabil und arealtreu, zersplitterte sich im Winter jeweils und die Tiere suchten zum Teil beträchtlich weit auseinanderliegende Einstände auf. Mehr oder weniger regelmäßig wurden im Winter Steinböcke in der Südwestflanke des Schwarzhorns und Gelbhorns im Safiental, auf der linken Seite des Stutztales, am Schollengrat ob Nufenen und in der Wandfluh ob Hinterrhein beobachtet (vgl. NIEVERGELT 1966a). Diese Erscheinung läßt sich nun ohne Schwierigkeiten deuten, wenn man bedenkt, daß bei der Koloniegründung in den Jahren 1954 und 55 von insgesamt 16 ausgesetzten Böcken 12 bereits 7-jährig oder älter waren. Dieser Umstand bedingte für die nachfolgenden Jahre einen unnatürlich hohen Anteil alter, ähnlich starker Böcke. Es ist allerdings denkbar, daß die beschriebene Aufgliederung im Winter auch dadurch begünstigt wurde, daß Steinböcke auf der Rheinwald- und Safientalseite ausgesetzt worden waren.

Es drängt sich nun auf, hegerische Eingriffe auch unter dem Gesichtspunkt der Gruppenbildung zu beurteilen. Es muß damit gerechnet werden, daß eine künstliche Veränderung der Altersverteilung sich auswirkt auf das Verhalten der Tiere. So ist zu erwarten, daß der gezielte Abschluß alter Tiere bewirken kann, daß sich die Steinböcke im Winter in einzelnen Gebieten stark konzentrieren. Richtig wäre — auf Grund dieser Erkenntnisse — eine Verminderung der Individuenzahl in allen Altersklassen, vor allem auch bei den Jungtieren.

### Zusammenfassung

In verschiedenen schweizerischen Steinbock-Kolonien wird untersucht, wie die Verbände zusammengesetzt sind. Dabei wird das Geschlecht und bei den Böcken das Alter der Tiere beachtet. In den Geißverbänden, die auch Kitzen und ältere Jungtiere einschließen, sind Muttertiere bevorzugt mit Kitzen, nicht-führende Geißen aber oft mit älteren Jungtieren vergesellschaftet. Die Jungböcke wechseln mit durchschnittlich drei Jahren in die Bockgruppen hinüber. In Kolonien mit hoher Nachwuchsrate scheint das Übergangsalter niedriger zu sein und umgekehrt.

Die Böcke verschiedenen Alters vergesellschaften sich nicht zufallsmäßig. Gleich- oder ähnlich alte Tiere sind im Sommer bevorzugt beisammen, während der Brunft, im Dezember dagegen in verschiedenen Gruppen. Im Laufe des Sommers finden oft Kommentkämpfe statt, jedoch fast ausschließlich zwischen ähnlich starken Tieren. Es ist somit verständlich, daß in der

Brunftzeit fast keine Kämpfe zu sehen sind. Offenbar ist während der Brunft die Rivalität zwischen dominierenden, ähnlich alten Böcken so groß, daß sie einander nicht dulden. Kommt es trotzdem zu einer Begegnung, kann ein erbitterter Kampf entstehen. Während der Vorbrunft, der Zeit der Umgruppierung, beobachtet man zäh geführte Kämpfe, bei denen die Partner ihre Körpermasse voll einsetzen.

Die Befunde zeigen, daß die Altersverteilung einer Population die Gruppenbildung beeinflusst. Der Abschluß alter Böcke ist ein hegerischer Eingriff, der die Altersverteilung künstlich verändert und sich ungünstig auswirkt. Hegeabschüsse sollen deshalb Tiere aller Altersklassen erfassen.

### Summary

In various Swiss ibex colonies the group composition has been investigated. I differentiated females and males, and among males eleven age classes. In the female groups, which include females, kids, and immatures of both sexes, it was found that mothers are preferably together with kids, but that single females are often associated with immatures. Young males change over to the male groups at an average age of three years. In the colonies with high breeding rate the age of transition seems to be lower, and vice versa.

Regarding age, male groups are not composed randomly. Males of identical or similar age are associated mainly during the summer, but being mostly found in separate groups during the rutting season in December. From spring to autumn ibexes of similar age indulge in frequent fighting or rather play-fighting. The behaviour described might explain that during the rut hardly any fights were observed. Evidently during the rut the relations between dominant males of similar age are very much strained, rivals are not tolerated. In case such males meet, a bitter fight may result. During the pre-rutting season (2nd half of Nov.) when social behaviour is transformed, tenacious fights are observed in which the males use the full weight of their body.

The results show that the age composition of a population has an influence upon group formation. Shooting of old males is a management practice which alters the natural age structure in an undesired way. From this point of view it is concluded that shooting to obtain a reduction of animal numbers should comprise animals of all age classes.

### Literatur

- BÄCHLER, E. (1935): Der Stand der Steinwildkolonien in den Schweizeralpen. Fehr'sche Buchhandlung St. Gallen.
- BAUMANN, F. (1949): Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. H. Huber, Bern.
- BURCKHARDT, D. (1961): Aus dem Leben des Steinbockes. Schweiz. Naturschutz, Bd. XXVII, 1. Basel.
- COUTURIER, M. A. J. (1961): Détermination de l'âge du bouquetin des alpes à l'aide des dents et des cornes. Mammalia, 25, 453—461.
- (1962): Le Bouquetin des Alpes. Edit. par l'auteur, Grenoble.
- HAINARD, R. (1962): Mammifères sauvages d'Europe, II. (2<sup>e</sup> édit.). Delachaux et Niestlé, Neuchâtel. (Coll. de poche: Les Beautés de la Nature).
- HEDIGER, H. (1951): Jagdzoologie — auch für Nichtjäger. F. Reinhardt, Basel.
- (1961): Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. F. Reinhardt, Basel.
- KUMMER, H. (1957): Soziales Verhalten einer Mantelpavian-Gruppe. Beiheft z. Schw. Ztschr. für Psychologie. H. Huber, Bern.
- KUMMER, H., and KURT, F. (1963): Social units of a free-living population of hamadryas baboons. Folia primat. 1, 4—19.
- LORENZ, K. (1949): Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen. G. Borotha-Schoeler, Wien.
- (1963): Das sogenannte Böse. G. Borotha-Schoeler, Wien.
- MEYER-HOLZAPFEL, M. (1958a): Bouquetins en captivité. Mammalia, 22, Paris.
- (1958b): Gruppenbildung bei Wirbeltieren, aus: Gestaltungen sozialen Lebens bei Tier und Mensch, Francke, Bern.
- NIEVERGELT, B. (1966a): Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich. Mammalia depicta, Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- (1966b): Unterschiede in der Setzzeit beim Alpensteinbock (*Capra ibex* L.). Revue Suisse de Zoologie, 73, 26.
- RAUCH, A. (1937): Der Steinbock wieder in den Alpen. Orell Füssli, Zürich.
- SCHENKEL, R. (1947): Ausdrucksstudien an Wölfen. Behaviour, 1, 81—129.
- SCHLOETH, R. (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes. Z. Tierpsych. 18, H. 5.
- (1962): Steinböcke lieben Geselligkeit. Das Tier, Nr. 9.

- SCHUMACHER VON MARIENFRID, S. (1939): *Jagd und Biologie*. Verst. Wissensch. 44, Springer, Berlin.
- VIDESOTT, R. (1961): Nuovi concetti sulla fauna del Parco Nazionale Gran Paradiso. Estratto dal Volume „Valle d'Aosta“. Ed. Soc. Tipografica Piemontese.
- (1963): Lo stambecco ed il suo „paradiso“. A cura dell'Ente Parco Nazionale Gran Paradiso. Impronta, Torino.
- WALTHER, F. (1962): Monatsbericht des GEORG-VON-OPPEL-Freizeuges für Tierforschung, Mai.
- (1966): Mit Horn und Huf. Paul Parey, Hamburg.
- Anschrift des Verfassers:* Dr. BERNHARD NIEVERGELT, Zürich 7/53, Burenweg 52, Schweiz

## On the Gazelles of the genus *Procapra* Hodgson, 1846

By COLIN P. GROVES

*Eingang des Ms. 29. 10. 1966*

Although the classification of the species of gazelles is by no means agreed upon, modern authors are unanimous in the opinion that the animals usually combined under the popular term "gazelles" represent two very distinct types. By some (SOKOLOV, 1959) these are retained, together with the Springbok of South Africa, in a single genus; by others (ALLEN, 1939; ELLERMAN & MORRISON-SCOTT, 1951) they are placed in two separate genera, the typical gazelles remaining under the designation *Gazella* Blainville, 1816, and the atypical Asiatic forms taking the generic name *Procapra* Hodgson, 1846.

The differences between the two are, in the opinion of the present author, sufficiently great to warrant the recognition of two full genera. In the genus *Procapra* no female specimen bearing horns has been recorded; in *Gazella*, on the other hand, the females commonly have horns, and even the supposedly entirely hornless-female species, *Gazella subgutturosa*, not infrequently displays horns in the female up to or exceeding 50 mm. in length.

The skulls of the two genera can at once be distinguished. In *Procapra* the skull has no preorbital depressions, as there are no face-glands; the nasals are long and pointed at their ends. In *Gazella* the face-glands are rather large, so that there are deep depressions for their reception; while the nasal bones are short and broad, and end bluntly, each of the two bones displaying a medial and a lateral point, which are short and, moreover, do not greatly project beyond the end of their suture with the bones of the upper jaw (maxilla or premaxilla, in different forms).

Externally there are also differences, mainly connected with absence or near-absence of glandular areas in *Procapra*. Thus in the latter genus the face-glands are rudimentary or absent, the carpal glands generally absent, the interdigital fossae for the reception of foot-glands are small; and the rhinarium is scarcely indicated, carrying to an extreme the tendency shown by all Antilopini to reduce the naked area on the muzzle. The typical facial markings of *Gazella* are hardly at all developed in *Procapra*, while the tail is much shorter.

Within the genus *Procapra* one species stands out in several respects and is sometimes treated as a separate genus showing intermediacy between *Procapra* and *Gazella*. This is the large species *Procapra gutturosa* (Pallas, 1777); the data of POCCOCK (1918) show that this species has small preorbital glands and carpal tufts, which may contain glands; the inguinal glands are large, whereas the other species have no trace. There



is also a preputial glandular sac in *P. gutturosa*, which is absent in the other species. According to the data of KLEINSCHMIDT (1961), *P. gutturosa* possesses many specialisations connected with the respiratory tract, notably a Bursa faucium (recalling the camel) and an enormously enlarged larynx, the so-called "goitre" of popular writings.

These features certainly merit taxonomic recognition. POÇOCK (1918) erected a new genus, *Prodorcas*, for the reception of this aberrant species; it is felt, however, by most authors that the nearness of *P. gutturosa* to the other species of *Procapra* when compared to the genus *Gazella*, demands recognition by keeping *Prodorcas* as no more than a subgenus within *Procapra*.

The other species of *Procapra* were combined by both ALLEN (1939) and ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) into a single species, *P. picticaudata* Hodgson, 1846. However a little-known paper by STROGANOV (1949) shows that the two supposed subspecies of this species overlap in their distribution and therefore merit separate specific status; moreover one of the two is itself polytypic: *P. p. przewalskii* (Büchner, 1891).

The purpose of the present paper is to place on record some data on population variation within the genus *Procapra*, and incidentally to make known STROGANOV's important paper to English-speaking specialists in this field. The present author, in turn, cannot speak Russian, but is very greatly indebted to Dr. VRATISLAV MAZÁK, of Prague, for translating and discussing STROGANOV's paper with him. Equally, Dr. MAZÁK deserves sincere gratitude for taking the time to measure skulls of gazelles on his visits to the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, and the Zoological Institute, Leningrad.

STROGANOV (p. 18) lists the main points of distinction between the two species, *Procapra picticaudata* and *P. przewalskii*, as follows:

1. *picticaudata* is smaller, and shows proportional differences:

The facial part of the skull is longer, the zygomata relatively broader, the braincase rather shortened: the dorsal outline of the braincase is steeper than in *przewalskii*. The nasal bones are narrower.

2. in *picticaudata* the crowns of the cheekteeth are narrower and longer; the length of the toothrow is more than 30% of the condylobasal length, being less in *przewalskii*. (This proportional difference does not appear to be valid). The crown of the first upper molar is square in *przewalskii*, rectangular in *picticaudata*.

3. the horns of *picticaudata* are much longer and more slender, and curved in only one sagittal plane.

4. in *picticaudata* the rump-patch is surrounded by a bright yellowish-red area, and is not divided by a line of darker colour as in *przewalskii*.

The distribution of the two species, according to STROGANOV, is incorrectly given by ALLEN. *Procapra picticaudata* is in fact found, rarely, in the Nan Shan, but is absent east of Kukunor. *P. przewalskii* is said by ALLEN to be found in Ordos and Alashan, south to about 38° N. In fact, south of this latitude, the species is found in the region of Kukunor, and in the valley of the Bukhain Gol. In these areas, *P. przewalskii* was observed by PRZEWAŁSKI, ROBOROWSKI, KOZLOV, and other Russian explorers. It is not present at all in Alashan; according to PRZEWAŁSKI, this area is too desert for such an animal.

In the regions of the Nan Shan and Kukunor, there is an overlap between *P. picticaudata* and *P. przewalskii*. Half of the range of the latter is in territory occupied by the former. (It may be remarked that much of the other half lies in territory occupied by *P. gutturosa*.)

In addition to this, STROGANOV describes a new subspecies of *przewalskii* which he calls *Gazella* (sic) *przewalskii diversicornis*. This is a form found along the upper course of the Huang Ho in the western regions of the southern part of Kansu, and in Ordos in Suiyan province. The original material consisted of eight adult males, one

Table 1  
Means and Standard deviations for local populations of *Procapra*

## Male skulls

	Horn length	Tip-to-tip	Greatest width across horns	Median length of nasals	Greatest skull length	Greatest breadth	Braincase length
1. <i>Procapra (Procapra) picticaudata</i>							
Ladakh	271.4 ± 18.8 (9)	119.6 ± 44.6 (9)	133.5 ± 34.2 (9)	63.4 ± 3.0 (7)	187.3 ± 4.1 (7)	94.7 ± 2.5 (9)	101.0 ± 3.6 (8)
Southern Tibet	264.1 ± 14.6 (6)	136.6 ± 43.5 (6)	152.4 ± 30.6 (6)	62.8 ± 4.5 (3)	182.0 (1)	91.5 ± 2.3 (5)	102.0 ± 1.0 (2)
Szechuan	261.2 ± 19.4 (19)	96.5 ± 35.5 (19)	129.4 ± 18.8 (19)	61.7 ± 4.5 (19)	180.6 ± 4.5 (13)	92.0 ± 1.7 (19)	99.2 ± 2.0 (13)
Nan Shan	276.0 ± 26.7 (8)	110.1 ± 25.6 (8)	122.5 ± 23.3 (8)	59.2 ± 3.3 (7)	183.6 ± 5.2 (8)	91.0 ± 2.0 (8)	101.6 ± 4.1 (8)
2. <i>Procapra (Procapra) przewalskii</i>							
Kukunor	193.0 ± 17.0 (7)	78.0 ± 28.8 (7)	153.4 ± 17.1 (7)	58.1 ± 1.7 (6)	202.1 ± 4.5 (7)	95.5 ± 2.8 (7)	121.3 ± 3.7 (7)
Kansu	233.1 ± 14.2 (4)	134.8 ± 32.2 (4)	184.1 ± 23.1 (4)	64.2 ± 1.3 (3)	220.3 ± 4.7 (3)	100.7 ± 2.5 (4)	122.8 ± 2.8 (4)
3. <i>Procapra (Prodorcas) gutturosa</i>							
Altai	235.2 ± 15.1 (8)	155.0 ± 33.8 (8)	169.8 ± 31.1 (8)	90.7 ± 4.2 (7)	261.1 ± 3.6 (7)	108.3 ± 3.1 (8)	134.6 ± 3.0 (8)
Gobi	225.4 ± 15.8 (11)	128.0 ± 34.5 (11)	159.5 ± 31.5 (11)	79.8 ± 4.7 (9)	252.6 ± 4.6 (12)	103.9 ± 2.7 (12)	134.5 ± 2.7 (12)
Undur Han	205.5 ± 16.8 (5)	88.4 ± 33.0 (4)	120.4 ± 35.5 (4)	76.9 ± 4.2 (4)	257.4 ± 7.1 (5)	101.6 ± 2.7 (5)	141.5 ± 4.8 (5)
Pekin	220.0 ± 27.1 (10)	122.4 ± 31.2 (10)	145.2 ± 25.3 (10)	84.8 ± 5.6 (8)	262.3 ± 5.5 (8)	105.4 ± 4.0 (10)	143.5 ± 4.6 (9)
Gr. Khingan Mts.	230.0 (1)	176.0 (1)	194.5 (1)	99.0 (1)	—	110.0 (1)	—

juvenile male. The differences consisted in the greater skull size, different (more divergent) form of horns, and darker colour, at least in winter. The horns are less massive, the tips being only a little incurved, and not at all curved up. Condylbasal length is given as 221–226 mm., Orbital breadth as 59.0–64.5 mm., Nasal length as 64.5–67.0 mm., Horn length (straight) as 227–240 mm. It is evident from these figures and a comparison with Table 1 of the present paper that either STROGANOV had larger specimens than were available to the present author or to Dr. MAZÁK, or else the standard of measurement was a little different.

The typical race was said to inhabit the regions of Chagrin steppe, Kukunor plateau, the valley of the Bukhain Gol and its tributaries, and the surroundings of Bain Nor. The paradigm consisted of eleven adult males, seven adult females, one subadult female, five juvenile males and two juvenile females. Condylbasal length was given as 187–197 mm., Orbital breadth as 53.2–61.4 mm., Nasal length as 43.2–60.7 mm., and Horn length as 175–200 mm.

Unfortunately Dr. MAZÁK could only trace eleven specimens of this species in the collections studied by STROGANOV; two more were measured by the present author in the British Museum (Natural History). The Russian collections are not alone in their depletion however; of fourteen exactly localised skulls of *picticaudata* mentioned by LYDEKKER & BLAINE (1914) as being in the British Museum, the present author could find only nine.

From the data in Table 1, it will be seen that *P. p. diversicornis* ("Kansu") is a very distinct race indeed, differing by the larger size, more spreading horns with less incurved tips, and the comparatively abbreviated braincase length, a feature not men-

Table 2  
Means and Standard deviations for local populations of *Procapra*  
Female skulls

	Median length of nasals	Greatest skull length	Greatest breadth	Braincase length
1. <i>Procapra (Procapra) picticaudata</i>				
Ladakh	61.0 (1)	185.0 (1)	88.0 (1)	98.0 (1)
Southern Tibet	55.0 (1)	—	84.0 (1)	96.0 (1)
Szechuan	61.9 ± 3.8 (15)	179.3 ± 4.3 (12)	86.7 ± 1.7 (15)	95.4 ± 3.1 (12)
Nan Shan	60.8 ± 3.5 (3)	177.0 ± 1.0 (3)	88.0 ± 2.0 (3)	94.2 ± 3.1 (3)
2. <i>Procapra (Procapra) przewalskii</i>				
Kukunor	55.0 (1)	194.5 (1)	93.5 (1)	114.0 (1)
Kansu	60.0 (1)	192.5 (1)	90.4 (1)	108.0 (1)
3. <i>Procapra (Prodocras) gutturosa</i>				
Altai	—	—	—	—
Gobi	75.5 ± 0.7 (2)	232.0 ± 2.8 (2)	95.5 ± 2.1 (2)	123.5 ± 4.9 (2)
Undur Han	71.2 ± 1.0 (4)	234.1 ± 5.1 (4)	96.7 ± 1.2 (4)	123.3 ± 5.1 (4)
Pekin	77.7 ± 5.3 (7)	240.7 ± 6.5 (6)	97.5 ± 2.4 (6)	131.8 ± 5.7 (7)

tioned by STROGANOV. In table 2, the very scant material shows that the female of *diversicornis* is as small as the female of the nominate race. i. e. there is much more sexual dimorphism. The comparative shortness of the braincase in *diversicornis* is now seen very clearly: for two skulls of approximately the same length, the braincase in *przewalskii* is considerably longer.

Turning to *P. picticaudata*, it will be seen that local populations from different

parts of the plateau of Tibet do show minor differences, but nothing to be recognised taxonomically. In Southern Tibet (mostly the area north of Sikkim) the horns on average spread more widely, while in the Szechuan deme the tips are more inturned. The largest-sized animals come from Ladakh, the smallest from Szechuan. This comparative uniformity is in contradistinction to some other Tibetan species, notably *Equus kiang* (GROVES & MAZÁK, in preparation); according to ENGELMANN (1939) *Procapra picticaudata* occupies a variety of altitudes, from the rolling grasslands of the "Gazellensteppe" right up to the barren "Wildyaksteppe", i. e. its distribution will be continuous over the whole of Tibet, whereas that of other species, such as the Kiang and the Wild Yak, will be fragmented. The existence of two strikingly distinct subspecies within *P. przewalskii* would seem to indicate the opposite case, namely the influence of ecological factors: *diversicornis* being a lowland form, and the typical race living on the edge of the Tibetan plateau in areas occupied also by *picticaudata*, a typically montane species.

The question of the taxonomic status of *P. (Prodocarcas) gutturosa* populations is a little more difficult. The material falls quite naturally into four geographical demes, with just one specimen, from the Great Khingan range, which does not quite fit into any of them. The most spreading horns are found in the Altai deme, with the least spreading in those from Undur Han. Differences in nasal length are very striking: the nasal bones are very long in the Altai deme, less so in Pekin, still less so in the Gobi group and shortest in the Undur Han population. Of absolute skull size, Altai and Pekin are equally large, then Undur Han, with Gobi the smallest. Skull breadth follows the same pattern as nasal length. Quite by contrast, Pekin and Undur Han are almost equally long in the postorbital (braincase) part of the skull, and Altai and Gobi almost equally short. The single skull from Gt. Khingan seems, as far as can be told from the extensive damage it has suffered, to be even larger than the Altai population, while being geographically nearer to Pekin and Undur Han.

The question of the exact systematic allotment of these populations is difficult and can only be decided by a rule-of-thumb method such as that proposed by MAYR et al. (1953), who state that if the coefficient of difference (= difference between the means divided by the sum of the standard deviations) is greater than 1.28, a subspecies distinction may conveniently be made, as this level is the conventional 75% level (or 90% joint non-overlap). In the present case the following differences were at more than 1.00:

Altai: Pekin — Braincase length difference = 1.18.

Altai: Gobi — Nasal length diff. = 1.23; Skull length diff. = 1.04.

Altai: Undur Han — Nasal length diff. = 1.64; skull breadth diff. = 1.15.

Pekin: Gobi — Braincase length difference = 1.23.

Pekin: Undur Han — None.

Gobi: Undur Han — None.

Only one difference is therefore above the suggested limit (Altai: Undur Han nasal length), but several others are very near it, above the 85% joint non-overlap mark (1.04). The best course seems to be to separate the Altai form taxonomically, as it shows the greatest amount of difference from any other population. Thus HOLLISTER's race *P. g. altaica* would stand for a rather poorly-defined western race, while the eastern race, *P. g. gutturosa*, has at least three fairly wellmarked demes.

The following taxonomy of the genus *Procapra* is therefore proposed:

1. *Procapra (Procapra) picticaudata* (Hodgson, 1846).

Monotypic. Type locality said to be Hundes, but more likely the district north of Sikkim, where most of HODGSON's specimens were obtained after 1844.

*Ladakh deme*: Kaloch, Kulu Tunga, Rupshu, Changchenmo, Horpa Dzo (N. W. Tibet, 34° 50' N., 81° E.).

*Southern Tibet deme*: "North of Sikkim", Gyamtse, Kamba Dzong, Dhama valley.

*Szechuan deme*: Litang, Ra-ma-la, Zanzskar, Sunguan.

*Nan Shan deme*: Gorban-an-Gir-Gol, Khyn-Kho, Bach river, Sunan mts., Barkhan Buddha Shan.

2. *Procapra (Procapra) przewalskii* (Büchner, 1891).

*P. p. przewalskii* (Büchner, 1891). Type locality Chagrin steppe. Localities: Kukuror, Bukhain Gol, Nan Shan, Chagrin steppe, Bain Nor.

*P. p. diversicornis* (Stroganov, 1949), p. 25. Type locality, oasis of Sin-Zhin-Pu, Kansu. Localities: Southern Ordos, Sin-Zhin-Pu, Chinchiangmial (S. W. Gobi).

3. *Procapra (Prodorcas) gutturosa* (Pallas, 1777).

*P. g. gutturosa* (Pallas, 1777). Type locality upper river Onon, Transbaikalia.

*Pekin deme*: Pekin, Kalgan plateau, Tabool (N. of Kalgan), Heilunkiang, Shara Murun (Inner Mongolia), Chita (north of Abargaitui).

*Undur Han deme*: Undur Han (47° 20' N., 110° 35' E.), "Southeast of Ulan Bator".

*Gobi deme*: Loh, Tsagan Nor, Ubur-Khara-Gol, Kilga Samon (South of Ulan Bator).

*P. g. altaica* (Hollister, 1913). Type locality, Suok Plains, near southern end of Bain Chagan Pass, Little Altai. Localities: Suok Plain, Harum Tu, Tsagan Agzyr, Tesin Gol, Han-Höhe, Kholt.

*P. gutturosa incertae sedis*: Gt. Khingan range.

#### Acknowledgements

The writer would like to express his gratitude to all those who have assisted him in the Institutions containing specimens of this genus, as follows: in the British Museum (Natural History), Dr. G. B. CORBET, Mr. R. W. HAYMAN and Mr. J. E. HILL; in the Powell-Cotton Museum, Birchington, Kent, England, Mr. L. R. BARTON; in the Natural History Museum, Brussels, Dr. S. FRECHOP; in the U. S. National Museum, Washington, D. C., Dr. CHARLES O. HANDLEY and Dr. D. H. JOHNSON; in the American Museum of Natural History, Dr. R. VAN GELDER and Mr. J. AUGUSTIN; in the Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Dr. R. O. GRANT; in the Museum of Comparative Zoology, Harvard, Dr. CHARLES W. MACK; in the Carnegie Museum, Pittsburgh, Dr. J. K. DOUTT; and in the Natural History Museum, Chicago, Dr. P. HERSHKOVITZ. First and foremost, however, the writer wishes to express his cordial thanks to his friend Dr. VRATISLAV MAZÁK, for not only assisting with the translation of STROGANOV's paper but even measuring specimens in the Russian Institutions.

#### Literature

- ALLEN, G. M. (1939): Mammals of China and Mongolia. New York.
- ELLERMAN, J. R., and MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. London.
- ENGELMANN, C.-H. (1938): Über die Großsäuger Szetschwans, Sikongs und Osttibets. Z. Säugetierkunde 13, 1—76, 36 pl.
- KLEINSCHMIDT, A. (1961): Über die große mongolische Kropfgazelle (*Procapra gutturosa* Pallas 1777). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde 79, 1—24.
- LYDEKKER, R., and BLAINE, G. (1914): Catalogue of Ungulate Mammals in the British Museum, 3.
- MAYR, E., LINSLEY, GORTON, E., and USINGER, ROBERT L. (1953): Methods and Principles of Systematic Zoology. New York.
- POCOCK, R. I. (1918): On some external characters of ruminant Artiodactyla. Part II. Ann. Mag. N. H. 2, 125—140.
- SOKOLOV, I. I. (1959): Fauna SSSR. Mammals, I, 3, Ungulates (Orders Perissodactyla & Artiodactyla). Acad. Sci. USSR, Moscow—Leningrad.
- STROGANOV, S. U. (1949): K sistematike i geograficheskomu rasprostraneniu nekotorykh antilop Central'noy Azii. (Systematics and distribution of some antelopes of Central Asia). Bull. Mosk. Obshchestva ispyt. prirody (Bull. Moscow N. H. Soc.), 54, 4: 15—26.

*Author's address*: COLIN P. GROVES, University of California, Department of Anthropology, Berkeley, California

# Beitrag zur Kenntnis der innerartlichen Ausformung und zwischenartlicher Unterschiede von Gebiß und Zähnen einiger Arten der Gattung *Canis*

VON GERALD FLEISCHER<sup>1</sup>

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel  
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre*

*Eingang des Ms. 10. 6. 1966*

Da Zähne allgemein als wichtiges taxonomisches Merkmal gelten und besonders auf paläontologischer Seite zur Kennzeichnung von Arten, Gattungen und ganzen Familien herangezogen werden, ist es wichtig festzustellen, inwieweit sich die Zähne von Individuen rezenter, sicherer Arten gleichen, oder, falls sie sich als variabel erweisen (vergl. HERRE, 1961, HEYDEN, 1963), festzustellen, innerhalb welcher Grenzen die Form der Zähne, sowie deren Zahl im Gebiß, variiert. Am Beispiel von *C. aureus* sei das im Folgenden gezeigt. Danach soll auf die zwischenartlichen Unterschiede in der Gestaltung von Gebiß und Zähnen eingegangen und gezeigt werden, inwieweit die Größe der Tiere dabei eine Rolle spielt. Auf die Befunde von STOCKHAUS (1964) sei hingewiesen.

Im Rahmen allometrischer Untersuchungen an Wildcaniden wurden Schädel von Schakalen und Kojoten vermessen. Aus diesem Material lagen der Untersuchung zugrunde: 298 Schädel von Schakalen (*C. aureus*, *C. mesomelas*, *C. adustus*) und 50 Schädel von Kojoten (*C. latrans*) aus dem Zoologischen Museum der Humboldt-Universität Berlin, der Zoologischen Staatssammlung München und der Sammlung des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel. Aus der Sammlung von letzterem lagen noch vor: 20 Schädel einer weitgehend homogenen Population in Gefangenschaft gehaltener Wölfe (*C. lupus lupus*), jeweils eine Anzahl Schädel der bekanntesten Hunderassen sowie 19 Schädel von Bastarden zwischen *C. aureus* und *C. latrans* (vergl. dazu HERRE 1964). Bei den Schakalen und Kojoten handelt es sich um adulte, wildlebende Tiere aus dem ganzen Verbreitungsgebiet. Die geographische Verteilung war jedoch nicht ideal, sondern wies Gebiete auf, deren Tiere gehäuft vertreten waren, während dazwischen oft nur spärliche Einzelfunde lagen. Die größten Populationen stammten aus dem ehemaligen Deutsch-Südwestafrika, aus dem Gebiet des ehemaligen Tanganjika, aus Abessinien, aus dem Atlas-Gebirge und aus dem Gebiet am Toten Meer. Bei Wölfen, Hunden und den Schakal-Bastarden wurden ebenfalls nur adulte Tiere (voll ausgebildete 2. Dentition und verknöcherte *Sutura sphenooipitalis*) untersucht.

Bedingt durch ihren verhältnismäßig einfachen Bau zeigen die *Incisivi* nur Unterschiede im nicht sehr stark ausgebildeten Oberflächenrelief der lateralen und medialen Seite. Die bekannten „Lilien“ sind bei I<sup>1</sup> und I<sup>2</sup> vorhanden, aber unter den beiden seitlich abgesetzten Schneidekanten kann sowohl der mediale wie der laterale Höcker höher oder beide können auch gleich hoch sein. Der caninusartige I<sup>3</sup> variiert vor allem in der Größe. Er kann so kurz sein wie der I<sup>2</sup>, oder aber diesen bis zu einem Drittel überragen. Bei den unteren Incisiven haben normalerweise der I<sub>2</sub> und I<sub>3</sub> eine laterale, in Richtung

<sup>1</sup> An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. WOLF HERRE, der mir die Untersuchung ermöglichte und mich mit vielen wertvollen Hinweisen unterstützte, meinen besonderen Dank aussprechen.

zur Zahnwurzel zurückversetzte, schmale Schneidekante, während der  $I_1$  meißelförmig gestaltet ist. Die Veränderung kann hier so weit führen, daß auch die Kronen der  $I_2$  und  $I_3$  „lilienartig“ dreigeteilt sind und zwar mit einer medial etwas höher und lateral etwas tiefer angesetzten Kante. Sogar der  $I_1$  kann eine schwache, lateral abgesetzte Stufe zeigen. Diese Ausbildung der unteren Incisiven kann man nur an relativ jungen Tieren feststellen, da diese Zähne als erste abgekaut werden. Die Tatsache, daß die Incisiven an der Wurzel etwas auseinander stehen und sich zunächst nur an den Kronen berühren, läßt vermuten, daß eine relative Breite oder Schmalheit der Kronen einen Einfluß auf die Bißform hat. Eine breitere Ausbildung der unteren Incisiven zum Beispiel führt zu einer Vergrößerung des Incisivenbogens, was zu einem Zangen- oder gar Vorbiß führen kann. Aus zeitlichen Gründen konnten hier zunächst, wie bei einigen anderen Fragestellungen, keine quantitativen Feststellungen getroffen werden. Auch der Einfluß der Abkautung auf die Form des Zahnbogens blieb zunächst unberücksichtigt.

Die *Canini* sind sich in ihrer Gestalt und Größe ähnlich, soweit man das mit bloßem Auge feststellen kann. Metrische oder phototechnische Mittel zur Feststellung der Variabilität wurden nicht verwendet.

An den *Praemolaren* fällt auf, daß sie teilweise einen akzessorischen Hinterhöcker (Bezeichnung nach THENIUS; WEBER nennt das Gebilde, OSBORN folgend, einen *Metaconus* bzw. *Hypoconid*, je nach Lage im Ober- oder Unterkiefer) besitzen. Er kann an allen zweiwurzeligen *Praemolaren* ausgebildet sein, also in zwei Zähnen jeder Seite im Oberkiefer ( $P^2$ ,  $P^3$ ) und an drei Zähnen jeder Unterkieferseite ( $P_2$ ,  $P_3$ ,  $P_4$ ). Da nach den Abbildungen bei ROMER (Fig. 282) die fossilen Caniden den Hinterhöcker gut ausgebildet zeigen, z. B. beim miozänen *Cynodesmus*, ist anzunehmen, daß dies ein ursprünglicher Zustand, das Fehlen des Hinterhöckers demnach ein abgeleiteter ist. Die Reduktion des Hinterhöckers am rezenten Schädelmaterial tritt dabei nicht wahllos, sondern regelmäßig von vorn nach hinten auf, und zwar im Oberkiefer wie im Unterkiefer. In keinem einzigen Fall wurde eine Unregelmäßigkeit in der Reihenfolge der von rostral nach occipital fortschreitenden Reduktion beobachtet. Das Fehlen dieses Hinterhöckers ist oben und unten verschieden weit fortgeschritten, wobei das Verhältnis der Reduktion von Ober- und Unterkiefer zwischenartige Unterschiede aufweist. Bei *C. aureus* eilt die Rückbildung im Oberkiefer um einen Zahn voraus, das heißt, daß zuerst der  $P^2$  ohne Hinterhöcker vorgefunden wird, danach folgen  $P_2$  und  $P^3$ . Beim  $P_4$  bleibt der Hinterhöcker immer erhalten. Nach Abb. 1 findet man demnach die Kombination von Ober- und Unterkiefer: a + d, b + d, b + e, c + e, c + f. Die Rückbildung dieses Merkmals erfolgt nicht schlagartig, sondern zwischen der vollständigen Ausbildung und dem Fehlen des Hinterhöckers sind alle Übergänge vorhanden.

Interessanterweise zeigen sich sehr starke geographische Unterschiede innerhalb der Art in der Ausbildung dieses Merkmals. Am besten ausgebildet fand ich den Hinterhöcker bei einer Population von Goldschakalen aus dem Atlas-Gebirge (*C. aureus anthus* Cuvier). Sehr viele Individuen hatten an allen zweiwurzeligen *Praemolaren* den Hinterhöcker, mindestens aber noch an  $P^3$  und  $P_3$ ,  $P_4$ . (Nach Abb. 1: a + d, b + d, b + e.) Bei der gut belegten Population am Toten Meer (*C. aureus syriacus* Hemprich et Ehrenberg) war der Hinterhöcker am oberen  $P^2$  nicht zu

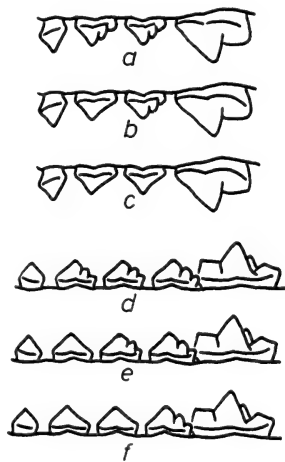


Abb. 1. Die Möglichkeiten der Ausbildung eines akzessorischen Hinterhöckers bei der Gattung *Canis*: a bis c im Oberkiefer, d bis f im Unterkiefer

finden; bei einigen Tieren war er am  $P^3$  und  $P_3$  nur noch sehr schwach ausgebildet. (Nach Abb. 1:  $b + d$ ,  $b + e$ .) Die Rückbildung war bei dieser Population also schon weiter fortgeschritten. Bei einer persischen Population fehlte der Hinterhöcker bei fast allen Praemolaren schon ganz, bis auf den  $P_4$ , an dem er, wie erwähnt, immer ausgebildet ist. (Nach Abb. 1:  $b + e$ ,  $c + e$ ,  $c + f$ .) Wie nach Osten nimmt die Reduktion des Merkmals auch nach Norden zum Balkan, dem Schwarzen Meer (*C. a. aureus* L.) und Südrußland hin ab, wenn der Hinterhöcker an den Praemolaren dort auch nicht vollständig verschwindet. Nachdem dieses Merkmal vom Atlas bis Persien kontinuierlich reduziert erscheint, tritt es bei Schakalen aus Indien und Hinterindien (*C. a. indicus* Hodgson) in z. T. größtmöglicher Ausbildung wieder auf. Die Ausbildung des Merkmals folgt nach Osten hin etwa der Größenverteilung der Art. Die größeren Tiere kommen (nach dem untersuchten Material) im Atlas vor. Die Größe nimmt von da nach Osten und Norden hin ab, wobei die Tiere aus Indien und Hinterindien größer waren als die aus Persien. Unter den Schädeln fanden sich 5 von Zwergschakalen (*C. aureus* ssp?) aus Abessinien (Blauer Nil), die alle die Hinterhöcker voll ausgebildet hatten. Obwohl die Tiere ausgewachsen waren, zeigte das Gebiß im Bereich der Praemolaren eine starke Kulissenstellung, was darauf hindeutet, daß es sich um kümmerformen größerer Tiere handelt. Neben normalgroßen Goldschakalen mit kräftiger Ausbildung des Hinterhöckers, fand sich auch ein mit *C. lupaster* (*C. aureus* ssp?) bezeichneter Schädel aus demselben Gebiet. Er zeigte dieselben vollausgebildeten Hinterhöcker wie die Zwergschakale. Die oben beschriebene Übereinstimmung zwischen der Größe der Tiere und der Ausbildung des Hinterhöckers scheint also zumindest noch von anderen Faktoren abhängig zu sein. 9 Schädel aus dem Ngorongoro-Krater zeigten überall die voll ausgebildeten Hinterhöcker. Goldschakale machen in den umliegenden Gebieten Tanganjikas jedoch nur etwa ein Zehntel der Wildcaniden aus. Erst im nördlichen Kenia und südlichen Abessinien treten sie häufig auf. 3 Schakale des Materials waren aus Ceylon. Abweichend von der Norm zeigten alle an beiden oberen  $P^3$  einen lingualen Höcker mit einer eigenen, nach lingual abgesetzten Wurzel. Die Untersuchung einer größeren Anzahl von Tieren dieser Insel könnte klären, ob es sich dabei um ein Unterartmerkmal handelt. Auf die von HEYDEN 1963 beschriebene extreme Ausgestaltung der Praemolaren bei einer Zwergantilope sei hingewiesen.

Sehr auffällige Formunterschiede zeigen die oberen Reißzähne ( $P^4$ ). Abb. 2 zeigt die Variabilität innerhalb einer Population. Es handelt sich um Tiere, die zur selben Zeit

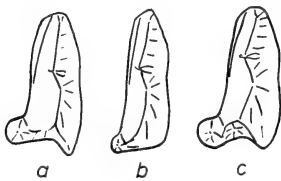


Abb. 2. Variabilität des oberen Reißzahnes von *C. aureus* innerhalb einer Population aus dem Atlasgebirge bei Constantine. Die Zähne wurden auf gleiche Größe gebracht. *c*. besitzt neben dem sehr starken Protoconus ein Höckerchen am Vorderrand, das dem normalen Zahn fehlt. Die Schädel sind aus dem Zoologischen Museum der Humboldt-Universität, Berlin: *a*. Nr. A 187.13 — Basallänge 149 mm, *b*. Nr. A 1.14 — Basallänge 135 mm, *c*. Nr. A 90.13,1 — Basallänge 144 mm

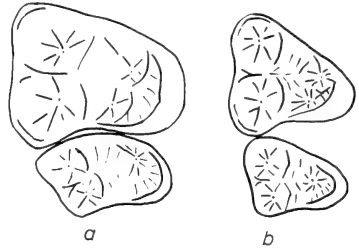
bei Constantine (Algerien) gelebt haben. Bei dem rechts abgebildeten Zahn (*c*) beachte man besonders die Größe des abgesetzten Protoconus und die Ausbildung eines sonst nicht vorhandenen kleinen Höckerchens am rostralen Rand. Die Variabilität des  $P^4$  innerhalb der Art mag noch größer sein, aber in Anbetracht der Tatsache, daß die Tiere auf engem Raum und zeitlich miteinander gelebt haben, sind die Unterschiede doch beeindruckend. Es ist schwierig, die Formunterschiede exakt zu erfassen. Die Zahnbreite zum Beispiel wird gemessen zwischen den am weitesten labial und lingual gelegenen Stellen am Cingulum. Eine Verbindungsgerade zwischen diesen ist jedoch weder rechtwinklig zur Längsachse des Zahns, noch liegt sie in derselben Ebene. Das besagt, daß



man beim Messen nur die Projektion dieser räumlichen Strecke auf eine Ebene quer zur Längsachse der Wurzeln und in dieser Ebene rechtwinklig zur Längsachse des Zahnes erhält. Die Form dieses Zahnes ist damit metrisch nur ungenau erfaßt. Aus diesen Gründen ist es kaum möglich, die maximalen Formunterschiede metrisch genau festzulegen und auszusuchen. Das gilt hier natürlich nur für die Variabilität des oberen Reißzahnes.

Die unteren Reißzähne ( $M_1$ ) erweisen sich trotz ihres komplizierten Baues als am wenigsten variabel. Auf ihre Struktur werde ich im Vergleich zu der von *C. lupus* noch eingehen. Die Form- und Größenunterschiede der oberen Molaren innerhalb einer Population zeigt Abb. 3. Die größeren Zähne gehörten dabei dem kleineren Tier. Die bei-

Abb. 3. Form-, Größen- und Stellungsunterschiede der rechten oberen Molaren (links labiale, rechts mediale Seite) innerhalb einer Population von *C. aureus*. Die kleineren Zähne gehören dem größeren Tier. Die Zähne wurden im gleichen Verhältnis vergrößert. Beide Schädel sind aus dem Zoologischen Museum der Humboldt-Universität, Berlin: a. Nr. A 116,13 — Basallänge 130 mm, b. Nr. A 321,13 — Basallänge 138 mm



den letzten unteren Molaren ( $M_2$ ,  $M_3$ ) variieren bei *C. aureus* vor allem in der Größe, was beim  $M_3$  so weit führen kann, daß er nur noch als Stiftchen ausgebildet ist, das nicht einmal die Höhe des  $M_2$  erreicht und damit wohl funktionslos wird.

Bei den untersuchten Schädeln zeigten sich auch Abweichungen von der normalen Zahnzahl der Gattung *Canis* (im Oberkiefer 3, 1, 4, 2 und im Unterkiefer 3, 1, 4, 3). Die Angaben beziehen sich auf die Gesamtzahl von 298 Schakalschädeln. Insgesamt wurden 19 Abweichungen gefunden, was etwa 6,4% entspricht. 17 davon traten im Unterkiefer auf. Alle 19 Anomalien betrafen entweder die ersten Praemolaren (10 Fälle, darunter alle 4 Schädel mit Zahnverdoppelungen) oder die letzten Molaren (8 Fälle). Die Einzelergebnisse zeigt die Tabelle.

Bei der einen Verdoppelung des rechten unteren  $P_1$  war das Foramen mentale mit verdoppelt. — Neben dem völligen Fehlen der Zähne in der 2. Dentition findet man in etwa einem Fünftel der Fälle (geschätzt), daß einer oder beide unteren  $P_1$ , bzw. einer oder beide unteren  $M_3$  bei sonst völlig gesundem Gebiß ausgefallen sind. Die Alveolen der  $P_1$  zeigen in diesem Fall durch ihre Größe und Form, daß keine Milchmolaren, sondern Praemolaren der 2. Dentition darin steckten. Da die  $M_3$  keine Vorgänger in der 1. Dentition haben, zeigen Alveolen an ihrer Stelle immer den Ausfall des schon gebildeten Zahnes an. Man findet dabei weder Bißverletzungen noch irgendwelche Anzeichen einer Zahn- oder Kieferkrankheit, die dafür verantwortlich sein könnte. Es sei hier an die erwähnten stiftchenförmigen unteren  $M_3$  erinnert, die wohl den Übergang zur vollständigen Reduktion darstellen. Daß diese Verände-

Tabelle zu den Abweichungen von der normalen Zahnzahl

	Oberkiefer			
	verdoppelt		ausgefallen	
	P1	M2	P1	M2
rechts	—	—	—	—
links	—	1	—	—
beidseitig	—	—	1	—
	Unterkiefer			
	P1	M3	P1	M3
rechts	2	—	—	3
links	—	—	2	2
beidseitig	2	—	3	3

rungen vorwiegend im Unterkiefer stattfinden, wird verständlich, wenn man sich daran erinnert, daß der Unterkiefer noch die Zahnzahl des ursprünglichen Säugergebisses besitzt, während im Oberkiefer der dritte Molar bereits fehlt. Der Umstand, daß die untere Zahnreihe konsequent vorn und hinten verändert wird und an den Zähnen dazwischen keinerlei Anomalien beobachtet wurden, läßt die Vermutung aufkommen, daß es sich dabei, wie bei der Reduktion der Hinterhöcker, um einen gerichteten Vorgang und nicht um einen zufälligen handelt.

Will man die Unterschiede einzelner Zähne bei den verschiedenen Arten vergleichen, so braucht man dazu solche, die sich bei möglichst komplizierter Form innerhalb der Art als am wenigsten veränderlich zeigen. Nach dem Dargelegten eignet sich dazu am besten der untere Reißzahn, der sich auch bei den Kojoten und Wölfen als wenig veränderlich zeigte. Photographiert man die Zähne vom Schakal (*C. aureus*) und Wolf und projiziert sie aufeinander, so stellt man folgendes fest: Die schneidenden Teile des Wolfszahnes sind gegenüber denen des Goldschakals nach hinten verschoben. Der Vorderrand des Wolfszahnes ist nach hinten geneigt. Der hintere Quetschteil ist im Verhältnis zur Zahnlänge verringert. Im Gegensatz zum Quetschteil des Schakalzahnes ist der des Wolfes noch relativ niedriger. Der mediale Metaconid ist beim Schakal relativ höher als beim Wolf. Abb. 4a zeigt den Vergleich der Zähne in Lateralansicht. Vergleicht man die Dorsalansicht dieser Zähne (Abb. 4b), so sieht man, daß der Reißzahn des Wolfes vorn, also

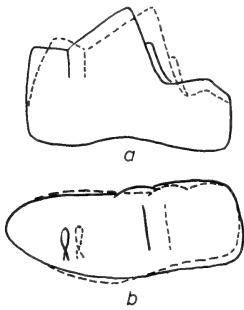


Abb. 4. Vergleich des linken unteren Reißzahnes von *C. lupus* (gestrichelte Linie) mit dem von *C. aureus* (durchgezogene Linie), — a. von der labialen Seite — b. von dorsal. Schematisch

im Bereich der schneidenden Kronteile, am breitesten und damit am kräftigsten entwickelt ist, während er im Bereich des Quetschteiles schmaler und schwächer wird. Der Zahn des Schakals ist hinten am Quetschteil breiter. Der Bau der Reißzähne läßt vermuten, daß der Wolf damit mehr schneidet oder absichert, während der Schakal damit mehr zerquetscht (zermahlen kann man es ja nicht nennen, da sich der Unterkiefer nicht um eine dorsoventrale Achse bewegt). Bei der Okklusion sieht man, daß beim Schakal der obere erste Molar den gegen ihn arbeitenden Quetschteil des unteren Reißzahnes um ein Viertel bis ein Fünftel seiner Breite nach lingual überragt, was als breites Widerlager beim Zerquetschen angesehen werden kann. Entsprechend verhalten sich der letzte obere und die beiden letzten unteren Molaren. Bei den Wölfen ist das nicht der Fall. Der hintere Teil des unteren Reißzahnes bedeckt medial gerade den oberen ersten Molaren. Die wesentlich geringere Ausbildung der medialen Kante des oberen  $M^1$  beim Wolf gegenüber der des Schakals deutet auch auf die andere Funktion hin. Die Anpassung des Gebisses an die mehr quetschende Wirkung findet man noch gesteigert bei noch kleineren Caniden, z. B. *Vulpes* oder *Fennecus*, von denen mir jedoch nur wenige Exemplare zur Verfügung standen. Die Funktion ändert sich demnach mit der Größe, was sich im Zahnbau widerspiegelt: Ein großer Zahn der Gattung *Canis* ist keine einfache Vergrößerung eines kleinen. Einzelheiten bedürfen weiterer Klärung.

Will man nach den oben genannten Merkmalen die unteren Reißzähne von Schakalen, Kojoten, Wölfen und Hunden vergleichen, so ist zunächst zu klären, ob die beschriebenen größenabhängigen Unterschiede, die zwischen den Arten auftreten, auch innerhalb der Art größenabhängig sind. Die Klärung dieser Frage ist besonders wichtig im Hinblick auf die Hunde, da deren Größenunterschiede ein Vielfaches derjenigen der Wildarten der Gattung *Canis* ausmachen. Formunterschiede zwischen den Zähnen großer und kleiner Vertreter der wildlebenden Arten sind, von geringen individuellen Unterschieden abgesehen, in meinem Material nicht festzustellen.

Innerhalb der Wildart wirkt sich der Größenunterschied also nicht merklich aus. Auch die Reißzähne der verschiedenen Schakalarten erweisen sich als so ähnlich, daß sie auf Grund ihrer Form nicht zu unterscheiden sind. Zwar nimmt ihre Größe von *C. aureus* über *C. mesomelas* zu *C. adustus* ab, doch da sich ihre Bereiche stark überschneiden, ist eine sichere Trennung nach Größe und Form nicht möglich. Die Zähne von *C. latrans* liegen in Größe und Form zwischen denen von Schakalen und Wölfen.

Die unteren Reißzähne der Hunde lassen die oben für die Wolfszähne beschriebenen Merkmale erkennen. Die Variabilität dieser Zähne ist jedoch wesentlich größer als bei den Wildarten, was sich vor allem in der Größe und dem Verhältnis von Länge zu Breite zeigt. (Vergleiche dazu STOCKHAUS 1962 u. 1964.) Der Einfluß des Züchters ist dabei unverkennbar: Er möchte weder einen kurzschnauzigen Hund mit großen und damit quer- und schräggestellten Zähnen, noch einen langschnauzigen, dessen kleine Zähne durch übergroße Lücken voneinander getrennt sind.

Wie oben erwähnt, zeigen sich in der Reduktion der akzessorischen Hinterhöcker Unterschiede zwischen den Arten. Infolge der z. T. mangelhaften Beschriftung des Materials konnte sich die Feststellung der verschiedenen artspezifischen Unterschiede dieses Merkmals nur auf die genau bezeichneten Stücke stützen. Bei *C. mesomelas*, dem Schabrackenschakal, findet sich dasselbe Verhältnis der Reduktion von Ober- und Unterkiefer wie bei *C. aureus*, nur, daß sie weiter fortgeschritten ist. So findet man im wesentlichen nur die Kombinationen  $b + e$  und  $c + f$ , sowie Übergänge zwischen beiden. Bei allen als *C. adustus* (Streifenschakal) bezeichneten Schädeln fehlten die Hinterhöcker im Oberkiefer ganz, im Unterkiefer kamen die Kombinationen  $c + d$ ,  $c + e$  und  $c + f$  vor. Die Praemolaren der Kojoten zeigen andere Verhältnisse. Bei ihnen wird der Hinterhöcker zuerst am unteren  $P_2$  reduziert, was zu folgenden Möglichkeiten der Gebißgestaltung führt:  $a + d$ ,  $a + e$ ,  $b + f$  und  $c + f$ . Auf dieselbe Weise werden die Hinterhöcker im Wolfsgebiß reduziert, wobei allerdings meist nur der untere  $P_2$  ohne Hinterhöcker angetroffen wurde. Bei dem mir zur Verfügung stehenden Material war zwar bei einigen am unteren  $P_3$  und dem oberen  $P^2$  der Hinterhöcker nur sehr schwach ausgebildet, jedoch fehlte er dort nur an einem, nämlich dem kleinsten Schädel, völlig. Analog den Verhältnissen bei *C. aureus* ist anzunehmen, daß die verschiedenen Unterarten auch verschieden weit fortgeschrittene Reduktionen zeigen. Bei Hunden findet man die Rückbildung des Merkmals in derselben Reihenfolge verlaufen wie bei Wölfen, wobei in der überwiegenden Zahl der Rassen ebenfalls nur der erste untere Praemolar ohne Hinterhöcker gefunden wird. An den Bastarden zwischen *C. latrans* und *C. aureus* zeigte die Regelmäßigkeit der Rückbildung eine Übereinstimmung mit derjenigen von *C. latrans*, wobei allerdings auffiel, daß bei den Bastarden, mehr als bei den anderen untersuchten Tieren, Unterschiede der Hinterhöckerausbildung zwischen der rechten und der linken Kieferseite festzustellen waren.

Vergleicht man das Gebiß eines großen Schakals mit dem eines großen Wolfes, so stellt man Unterschiede in den Proportionen fest. Bei Wölfen sitzen die Reißzähne – sowohl im Ober- wie im Unterkiefer – im Verhältnis zu denen der Schakale weiter caudal (Abb. 6). Als Basis des Vergleiches nimmt man am besten die Strecke vom Vorderrand des Caninus bis zum Hinterrand des letzten Molaren. Damit wird das Ergebnis nicht von der Bißform (Scheren-, Zangen-, Vorbiß), also der Variabilität der Incisivenstellung, beeinträchtigt. Als sichtbaren Maßstab für die relative Rückwärtsverlagerung der Reißzähne nimmt man die Diastemata zwischen den Praemolaren sowie zwischen dem  $P_1$  und dem Caninus. Das am weitesten rückwärts gelegene Diastema liegt bei allen untersuchten Wildarten der Gattung *Canis* zwischen dem  $P_3$  und dem  $P_4$ , sowohl oben wie unten. Das bedeutet, daß oben der letzte zweiwurzelige Praemolar ( $P_3$ ) vom Reißzahn ( $P_4$ ) abgesetzt ist, während unten der letzte zweiwurzelige ( $P_4$ ) immer an den Reißzahn ( $M_1$ ) anschließt. Wie gezeigt wurde, besitzt der untere  $P_4$  bei allen untersuchten Arten den akzessorischen Hinterhöcker, so daß er, bedingt durch seine Lage

direkt vor dem unteren Reißzahn, wie eine Säge gegen die Vorderkante des oberen Reißzahnes arbeiten kann. Dieses wirkungsvolle Widerlager fehlt den anderen Praemolaren, so daß es verständlich wird, daß sich bei ihnen die „Säge“ zurückbilden konnte. Da die Reißzähne, soweit es ihre Lage medial der Mundwinkel zuläßt, immer möglichst weit hinten, also möglichst nahe am Gelenk sitzen, treten zwischen ihnen und den weiter caudal gelegenen Zähnen bei Wildtieren nie Diastemata auf. Lediglich bei extrem langschädelligen Hunderassen wie den Barsois findet man Exemplare, bei denen zwischen den Molaren kleine Lücken bestehen, wobei zur übergroßen Schnauzenlänge noch die Verkleinerung der Zähne gegenüber der Wildform, den Wölfen, hinzukommt. Die relative Rückwärtsverlagerung der Reißzähne zeigt sich als größenabhängiges Merkmal, wenn man innerhalb einer Art die Unterschiede zwischen kleinen und großen Tieren untersucht. Sie sind jedoch innerartlich nicht so groß wie zwischen den Arten. Mit Schakalen, Kojoten und Wölfen läßt sich eine Reihe der Verschiebung der genannten Gebißproportionen aufstellen, wenn man jeweils deren große oder kleine Tiere vergleicht. Eine Berechnung der Kräftebeziehungen zwischen dem Musculus temporalis und einzelnen Zähnen ergibt, daß Wölfe und Schakale denselben Prozentsatz der Kraft ihres Hauptkaumuskels auf die Canini übertragen, während das Verhältnis bei den Reißzähnen um etwa 10 Prozent zugunsten der Wölfe verschoben ist. Das zeigt, daß die günstigere Lage der Reißzähne nicht etwa als Ausgleich für eine ungünstigere Stellung oder Ausgestaltung des Ramus mandibulae anzusehen ist. Zudem ist noch zu beachten, daß in Gefangenschaft gehaltene Wölfe mit wildlebenden Schakalen verglichen wurden. Es ist anzunehmen, daß sich dieser Vorteil, bei dem engen Wirkungsgefüge wie es ein Raubtiergebiß darstellt, noch mehr zugunsten wildlebender Wölfe verschoben wird. Interessant wäre hier ein Vergleich der Kaumuskelgewichte, möglichst zwischen den freilebenden Arten der Gattung. Bei Kräfteberechnungen am Schädel ist es wichtig festzustellen, wo sich die Kräfte am meisten auswirken. Abb. 5a zeigt einen Schnitt durch den Ramus mandibulae eines Schakals, der durch das Kiefergelenk und senkrecht zur Vorderkante geführt wurde. Die Vorderkante ist balkenartig verstärkt, die Trabeculae verlaufen in der Längsrichtung des verstärkten Vorderrandes. Zwischen dem Kiefergelenk und dem vorderen Rand ist der Knochen sehr dünn. Man findet Schädel, bei denen diese Knochenlamelle papierdünn und durchsichtig ist. In seltenen Fällen ist der Knochen dort schon von Natur aus perforiert, da er so dünn „ausfasert“. Das zeigt, daß der Knochen dort von keinen Kräften beansprucht wird, da er sonst zerstört würde. Im Folgenden wird davon ausgegangen, daß die konstruktionsmäßig dafür geeignete Vorderkante des Unterkieferastes die Kraftübertragung vom Musculus temporalis auf den Zahnbogen übernimmt. In Abb. 5b sei O die Drehachse des Kiefergelenkes,  $K_T$  die Kraftkomponente des Temporalismuskels entlang der Vorderkante des

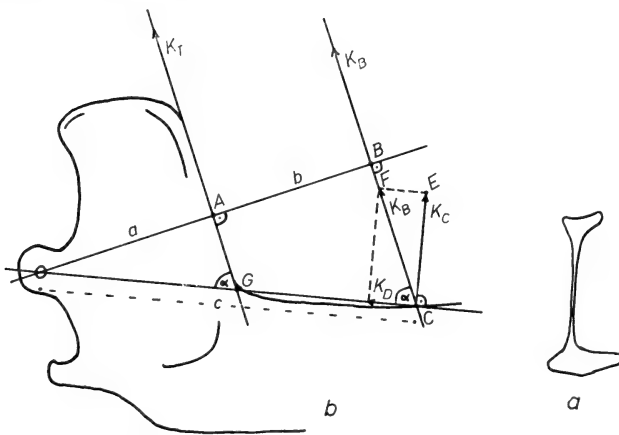


Abb. 5a. Schnitt durch den rechten Ramus mandibulae eines Schakals in der Ebene durch O und A der Zeichnung in b. Unten der Condylus mandibulae, oben die verstärkte Margo anterior rami mandibulae. — Abb. 5b. Zeichnung zur Berechnung am Kiefer wirkender Kräfte. — Einzelheiten im Text

der Knochen dort schon von Natur aus perforiert, da er so dünn „ausfasert“. Das zeigt, daß der Knochen dort von keinen Kräften beansprucht wird, da er sonst zerstört würde. Im Folgenden wird davon ausgegangen, daß die konstruktionsmäßig dafür geeignete Vorderkante des Unterkieferastes die Kraftübertragung vom Musculus temporalis auf den Zahnbogen übernimmt. In Abb. 5b sei O die Drehachse des Kiefergelenkes,  $K_T$  die Kraftkomponente des Temporalismuskels entlang der Vorderkante des

Kieferastes,  $K_B$  die Resultierende der Kräfte in einem beliebigen Punkt C des Gebisses,  $K_C$  die für das Beißen wirksame Komponente von  $K_B$ . Sie wirkt demgemäß senkrecht zu einer Geraden, die durch C und das Kiefergelenk zieht (OC). Die zweite Komponente von  $K_B$  ist die Kraft  $K_D$ , welche den Unterkiefer in das Gelenk drückt. Sie wirkt senkrecht zur Kraft  $K_C$ , genau in Richtung auf das Kiefergelenk, womit sie für das Zubeißen ausfällt.

Nach: Kraft mal Kraftarm gleich Last mal Lastarm gilt für Abb. 5b die Beziehung:

$$\begin{aligned} K_T \times a &= K_B \times (a + b) && \text{I oder} \\ K_B &= \frac{K_T \times a}{a + b} && \text{II} \end{aligned}$$

Im Dreieck C B O gilt:

$$\begin{aligned} \frac{a + b}{c} &= \sin \alpha && \text{III} \\ \frac{a + b}{b} &= c \times \sin \alpha && \\ &= c \times \sin \alpha - a && \text{IV} \end{aligned}$$

Gleichung IV in II eingesetzt ergibt:

$$\begin{aligned} K_B &= \frac{K_T \times a}{a + c \times \sin \alpha - a} \\ K_B &= K_T \times \frac{a}{c} \times \frac{1}{\sin \alpha} && \text{V} \end{aligned}$$

Da der Vektor  $K_B$  ohne Veränderung des Kräfteverhältnisses entlang seiner Wirkungslinie bis C verschoben werden kann, gilt im Dreieck C E F:

$$\begin{aligned} \frac{K_C}{K_B} &= \sin \alpha && \text{oder} \\ K_C &= K_B \times \sin \alpha && \text{VI} \end{aligned}$$

Gleichung V in Gleichung VI eingesetzt:

$$\begin{aligned} K_C &= K_T \times \frac{a}{c} \times \frac{1}{\sin \alpha} \times \sin \alpha \\ K_C &= K_T \times \frac{a}{c} && \text{VII} \end{aligned}$$

Aus Gleichung VII geht hervor, daß die Kraft, die an einer bestimmten Stelle C des Gebisses zum Kieferschluß zur Verfügung steht, direkt proportional ist sowohl der Kraft  $K_T$  des Temporalismuskels als auch dem Abstand der Vorderkante des Kieferastes vom Drehpunkt des Kiefergelenkes. Diese zum Zubeißen zur Verfügung stehende Kraft ist jedoch umgekehrt proportional dem Abstand des Punktes C vom Drehpunkt des Kiefergelenkes, sie zeigt sich vor allem unabhängig vom Winkel  $\alpha$  der Abb. 5b und damit auch unabhängig vom Winkel zwischen dem Kieferast und der Zahnreihe. Bei gleichbleibendem Abstand a kann also der Winkel zwischen Zahnreihe und Kieferast beliebig variieren, ohne daß sich das auf die Funktion des Gebisses auswirkt. Wenn man trotzdem gerade bei kräftigen Tieren einen im Verhältnis zur Zahnreihe steiler stehenden Ramus mandibulae findet als bei schwächeren, so hat das seinen Grund darin, daß sich der Kieferast bei gleicher Ansatzstelle am occipitalen Teil des Corpus mandibulae aufrichtet (etwa um den Punkt G in Abb. 5b), wodurch sich die Strecke a in Abb. 5b vergrößert. Nach Gleichung VII wirkt sich das direkt proportional auf den Prozentsatz der vom Temporalismus auf die Zahnbogen übertragenen Kraft aus.

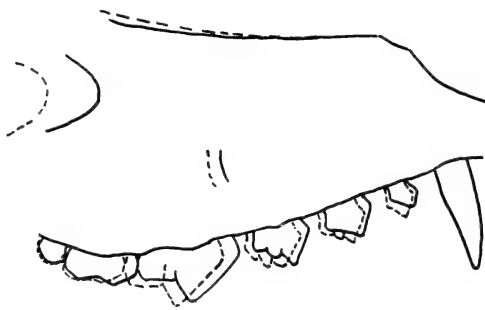


Abb. 6. Vergleich der Schnauzen von *C. lupus* (gestrichelt) und *C. aureus* (durchgezogen). Auffällig ist die relative Rückwärtsverlagerung des Reißzahnes und der Orbita. Die Zahnverschiebungen zeigen sich in gleichem Maße auch im Unterkiefer

Aus diesem Grunde ist auch die Erscheinung des Aufrichtens des Kieferastes die während des Wachstums bei Caniden zu beobachten ist, zu verstehen.

Die Projektion verschieden großer Schädel einer Art zeigt neben den Gebißproportionen auch die Wachstumszonen der Schnauze, die einmal vor der Orbita und dann zwischen Foramen infraorbitale und Caninus liegen. Dieselben Verhältnisse zeigen sich auch zwischen den Arten (Abb. 6). Bei großen Wölfen und Kojoten findet man die Lücke zwischen dem unteren P2 und dem P3 größer als die zwischen den Nachbarzähnen.

### Zusammenfassung

Untersucht wurden 298 Schädel von Schakalen (*C. aureus*, *C. mesomelas*, *C. adustus*), 50 Schädel von Kojoten (*C. latrans*), 20 Schädel in Gefangenschaft gehaltener Wölfe (*C. lupus lupus*), 19 Schädel von Bastarden zwischen *C. aureus* und *C. latrans* sowie 80 Schädel der bekanntesten Hunderassen.

Am Beispiel von *C. aureus* wurde die Variabilität der einzelnen Zähne gezeigt. Es fielen vor allem große geographische Unterschiede in der Ausbildung des akzessorischen Hinterhöckers der Praemolaren sowie dessen streng regelmäßig verlaufende Reduktion auf. Die Rückbildung dieses Merkmales zeigte artspezifische Unterschiede. Ein zwischenartlicher Vergleich der unteren Reißzähne zeigte funktionsbedingte Proportionsverschiedenheiten und die Übereinstimmung im Bau der Wolfs- und Hundezähne. 6,4 Prozent der Schakale zeigten Abweichungen von der normalen Zahnzahl. Die Projektion der Schnauzen zeigte interspezifisch wie intraspezifisch eine relative Rückwärtsverlagerung der Reißzähne bei Vergrößerung der Tiere. Zudem sind die Wachstumszonen der Schnauze zu erkennen.

### Summary

Study bases for examination of skulls of the following species: 298 jackals (*Canis aureus*, *C. mesomelas*, *C. adustus*), 50 coyotes (*C. latrans*), 20 wolves living in captivity (*C. lupus lupus*), 19 hybrids between *C. aureus* and *C. latrans*, and 80 domestic dogs of different races. The variety of the different teeth was demonstrated in *C. aureus*. The great geographical variety, concerning existence and shape of the accessory backcusps of the premolars, was striking. The reduction of this backcusps runs from the rostral part to the occipital one in a regular way and it differs between the species. The comparison of the lower carnassial-teeth showed differences in proportion, caused by funktion; the teeth of the domestic dogs correspond with those of the wolves. 6,4% of all the jackals had diverged from the dental-formula of the genus *Canis*. When the skulls are larger, the projection of the snouts showed a relative shifting backwards of the carnassial-teeth, interspecificly as well as intra-specificly. Besides the projection of the snouts revealed growing-zones of the skull.

### Literatur

- ELLERMAN, J. R., & MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Cecklist of Palaeartic and Indian Mammals 1758 to 1946. The Tonbridge Printers LTD.  
 — & — (1951): Southern African Mammals 1758 to 1951. A Reclassification. Tonbridge Printers LTD.  
 HERRE, W. (1961): Kritische Bemerkungen zum Gigantenproblem der Summoprimaten auf Grund vergleichender Domestikationsstudien. Anatomischer Anz., 98, 49—55.  
 — (1963): Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. Zool. Anz., 172, 403—425.

- (1964): Demonstration im Tiergarten des Inst. f. Haustierkunde der Univ. Kiel, insbesondere von Wildcaniden und Canidenkreuzungen (Schakal/Kojoten F1- und F2-Bastarde sowie Pudel/Wolf-Kreuzungen). Sonderdruck aus Verhandlungen der Dtsch. Zool. Gesellsch. in Kiel 1964, 622—635.
- HEYDEN, K. (1963): Zahnanomalien bei einer Zwergantilope. Zool. Anz., Bd. 170, 197—204, 15 Abb.
- ROMER, A. S. (1945): Vertebrate Paleontology. Second Edition. The University of Chicago Press.
- STOCKHAUS, K. (1962): Zur Formenmannigfaltigkeit von Haushundschädeln. Tierzücht. Züchtungsbiol., Bd. 77, 223—228, 6 Abb.
- (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung 3, 157—258.
- THENIUS, E. (1949): Zur Herkunft der Simocyoniden (Canidae, Mammalia). Sitz.-Ber. öst. Akad. Wiss. Wien (1) 158, 799—810, 2 Abb.
- (1949): Über Gebißanomalien und Pathologische Erscheinungen bei fossilen Säugetieren. Sitz.-Ber. öst. Akad. Wiss. Wien (1) 158, 271—286, 4 Abb.
- WEBER, M. (1928): Die Säugetiere I/II. Verlag Gustav Fischer, Jena.

Anschrift des Verfassers: GERALD FLEISCHER, 7131 Wiernsheim, Roßland 8

## Morphologie und Altersstruktur von zwei schweizerischen Rötelmauspopulationen, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)

VON CAESAR CLAUDE

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich — Direktor: Prof. Dr. H. Burla

Eingang des Ms. 9. 12. 1966

In der Schweiz werden nach MILLER (1912) zwei Rötelmaus-Unterarten unterschieden: Die Westalpine Rötelmaus *Clethrionomys glareolus nageri* (Schinz, 1845) und die Schweizerische Rötelmaus *Clethrionomys glareolus helveticus* (Miller, 1900). VON BURG (1922, 1923) beschrieb fünf geographische Formen (siehe auch BROHMER, 1929 und 1957). Bevor diese Varianten genau untersucht sind, ist es besser, sich an die Einteilung von MILLER zu halten, wie es BAUMANN (1949) und MEYLAN (1966) tun.

*C. g. nageri* unterscheidet sich von *C. g. helveticus* durch größere Körpermaße und größere Condylabasallänge. Die rote Rückenfärbung ist schmal und dunkel. Die Körperflanken sind dunkelgrau. Dagegen zeigt *C. g. helveticus* eine breite und hellrote Rückenfärbung und hellgraue Körperseiten. Sie erreicht nicht die Größe der alpinen Unterart.

### 1. Material und Fangplätze

Für die vorliegende Untersuchung der beiden Unterarten wurden vom Herbst 1962 bis Herbst 1963 mittels Schlagfallen 80 Individuen von *C. g. helveticus* auf dem Adlisberg bei Zürich und 86 Individuen von *C. g. nageri* auf der Göschenalp (Kanton Uri) in den Zentralalpen gefangen. Die Tiere von der Göschenalp stammen aus einem subalpinen Fichtenwald in 1700 m Höhe. Der Boden ist bedeckt mit *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* und Gräsern (Abb. 1).

Das Muster von Zürich wurde in einem feuchten Silikat-Buchenmischwald (Melicofagetum) auf 620 m Höhe mit Buchen-, Eschen- und Ahornbäumen gefangen (Abb. 2).



Abb. 1. Subalpiner Fichtenwald auf der Göschenalp 1700 m



Abb. 2. Silikat-Buchenmischwald auf dem Adlisberg bei Zürich 620 m

Der Boden ist stark mit Krautpflanzen bewachsen. Die beiden Biotope unterscheiden sich außerdem in den mittleren Jahrestemperaturen und in den Niederschlagsmengen. Die Winterverhältnisse weichen stark voneinander ab. In den Alpen halten sich die Tiere während 6 bis 7 Monaten unter einer dicken, geschlossenen Schneedecke auf. In Zürich fällt nur während 4 Monaten Schnee. Die Schneeschicht bleibt dünn, und der Schnee schmilzt meist nach wenigen Tagen wieder weg.

## 2. Altersstruktur

Die gefangenen Rötelmäuse wurden nach der Länge der Zahnwurzeln in 5 Altersklassen eingeteilt, wie es WASILEWSKI (1952) beschrieben hat. Die Verteilung der im Sommer 1963 gefangenen Rötelmäuse auf die 5 Altersklassen ist verschieden in den beiden Populationen (Tab. 1).

Das Muster von Zürich besteht vor allem aus jungen Tieren. Der geringe Anteil von Rötelmäusen der V. Altersklasse ist nicht auf besondere Verhältnisse in dieser Population zurückzuführen, sondern scheint ein typisches und konstantes Merkmal der Rötelmäusepopulationen in den tiefer gelegenen Gebieten zu sein. STEIN (1956) stellte an großem Rötelmausmaterial von Berlin 3% an alten Tieren fest. Dieser Anteil erhöhte sich durch einen Populationszusammenbruch nur um 1%. In einer polnischen Rötelmauspopulation im Bialowieza-Nationalpark, die KUBIK (1965) während 10 Jahren untersuchte, machen die alten Rötelmäuse 6,9% der Population aus. Eine detaillierte Analyse der Altersstrukturen von Rötelmauspopulationen machte ZEJDA (1961) in der Tschechoslowakei. Er fand Unterschiede in der Altersverteilung zwischen Populationen im Gebirge (Hohe Tatra) und in den Niederungen, die den vorliegenden Ergebnissen entsprechen.

Die Ursachen für das seltene Auftreten alter Tiere in den tiefer gelegenen Gebieten sind meiner Ansicht nach in den klimatischen Bedingungen des Winters zu suchen. Im schweizerischen Mittelland und in den Tiefebene ist die Winterszeit kurz. Dies ermöglicht eine lange Fortpflanzungszeit von Frühjahr bis Herbst, wobei die Jungen der



Tabelle 1

## Altersverteilung der gefangenen Rötelmäuse im Sommer 1963 (März bis September)

In Klammern prozentualer Anteil

Altersklassen	I	II	III	IV	V	Total
Zürich	13 (26)	15 (30)	14 (28)	6 (12)	2 (4)	50
Göscheneralp	34 (39,5)	10 (11,6)	1 (1,2)	19 (22,1)	22 (25,6)	86

Frühjahrswürfe noch im gleichen Jahr geschlechtsreif werden (SCHWARZ et al., 1964, SOUTHERN, 1964). Diese Tiere sterben aber im folgenden Winter. In den Monaten März und April 1963 wurden in Zürich keine Rötelmäuse der Altersklasse IV und V gefangen. Der Winter in den tiefen Lagen hat zudem eine direkte Wirkung auf die Rötelmäuse. Es fehlt eine dauernde, schützende Schneeschicht. Niederschläge und plötzliche Temperaturwechsel wirken sich auf die Tiere aus und führen zu starker physiologischer Beanspruchung. Die Nahrung muß in den laublosen Wäldern ohne jede Deckung gesucht werden. Dies erleichtert Raubtieren, Raubvögeln und Eulen das Erbeuten der Mäuse. Die starke Beanspruchung der Körperkräfte, die Dezimierung durch Feinde und Nahrungsmangel bringen eine Reduktion der Bestandesdichte mit sich. Im Frühjahr werden die Lücken wieder aufgefüllt durch Jungtiere.

Im Muster von der Göscheneralp fehlt die III. Klasse fast ganz. Dies ist leicht zu verstehen, da die alpinen Rötelmäuse in der kurzen Zeitspanne von Juni bis September geboren werden und den III. Altersabschnitt im Verlaufe des langen Winters durchleben. Im Sommer besteht die Population aus den alten Überwinterlingen und den Jungen, die im selben Sommer geboren wurden. Auch hier bestimmen die Winterverhältnisse die Populationsstruktur, wobei die lange Dauer der Winterzeit zu der scharfen Trennung in junge und alte Tiere führt. Dabei nimmt der Anteil an alten Tieren von Frühling bis Herbst allmählich ab (Abb. 3). Ende September wurden auf der Göscheneralp nur noch junge Tiere gefangen, die im abgelaufenen Sommer geboren worden sind. Die letzten überwinterten Rötelmäuse sterben Mitte September.

## 3. Morphologische Untersuchungen

Von den gefangenen Tieren waren in Zürich 57,5%, auf der Göscheneralp 59,3% Männchen. Es gibt innerhalb der Populationen in bezug auf die Längenmaße zum Teil geschlechtliche Unterschiede, doch fallen diese Tiere für den Vergleich der beiden Unterarten nicht ins Gewicht. Für die folgenden Untersuchungen wurden daher Männchen und Weibchen zusammengefaßt.

Ein Vergleich der Kopf-Rumpflänge (Tab. 2) der gefangenen Rötelmäuse zeigt, daß in den zwei jüngsten Altersabschnitten kein Unterschied zwischen den beiden Populationen vorhanden ist.

Erst in den beiden höchsten Altersklassen findet man bei den alpinen Rötelmäusen der Göscheneralp die größere Kopf-Rumpflänge. Für die IV. und V. Alters-

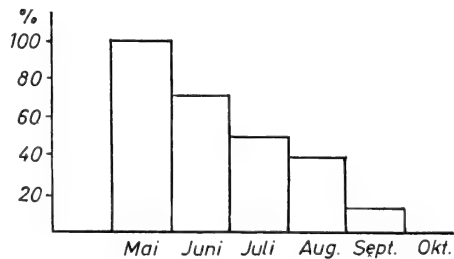


Abb. 3. Anteil der überwinterten Rötelmäuse (Altersklassen IV und V) in der Population Göscheneralp im Jahre 1963.

Tabelle 2

Mittelwerte der Kopf-Rumpflängen in mm und Vergleich der Populationen im X-Test  
 $\bar{x}$  = arithmetisches Mittel, u = mittlerer Fehler des Mittelwertes

Altersklasse	n	Zürich $\bar{x} \pm u$	n	Göscheneralp $\bar{x} \pm u$	X	p
I	29	81,6 ± 1,6	34	81,2 ± 1,1	1,14	>0,05
II	19	87,2 ± 1,4	10	87,8 ± 1,6	0,38	>0,05
III	21	92,8 ± 1,2	1	100,0	} 8,14	<0,01
IV	8	94,8 ± 2,1	17	100,2 ± 1,0		
V	2	98,0	21	101,8 ± 1,0		

klasse ist der Unterschied zwischen den Populationen im X-Test (nach VAN DER WAERDEN und NIEVERGELT, 1956) mit  $p < 0,01$  gesichert.

Wie die Kopf-Rumpflänge nimmt auch die Schwanzlänge mit steigendem Alter zu, allerdings in geringerem Ausmaß (Tab. 3). Bereits bei jungen Tieren findet man einen deutlichen Unterschied im Mittelwert zwischen beiden Populationen, der in den älteren Klassen noch ausgeprägter wird. Die Schwänze der Rötelmäuse auf der Göscheneralp sind von der II. Altersklasse an gesichert länger.

Tabelle 3

Mittelwerte der Schwanzlängen in mm und Vergleich der Populationen im X-Test  
 $\bar{x}$  = arithmetisches Mittel, u = mittlerer Fehler des Mittelwertes

Altersklasse	n	Zürich $\bar{x} \pm u$	n	Göscheneralp $\bar{x} \pm u$	X	p
I	29	47,0 ± 0,7	33	48,9 ± 1,0	6,31	>0,05
II	20	50,4 ± 0,8	10	53,8 ± 0,8	5,58	<0,02
III	21	50,8 ± 0,8	1	62,0	} 6,4	<0,02
IV	8	55,3 ± 1,3	19	59,9 ± 1,6		
V	2	54,0 ± 7,0	22	59,6 ± 0,6		

Dieses Ergebnis ist zu erwarten, da die Westalpinen Rötelmäuse ja auch die größten Kopf-Rumpflängen aufweisen, wenigstens in den beiden ältesten Altersabschnitten (Tab. 2). Tabelle 4 zeigt, daß auch relativ zur Kopf-Rumpflänge die Schwänze der Westalpinen Rötelmäuse länger sind, allerdings sind die Unterschiede klein und nur in der II. Altersklasse signifikant verschieden.

Tabelle 4

Variationsbreite und arithmetisches Mittel der relativen Schwanzlänge

$\left( \frac{\text{Schwanzlänge}}{\text{Kopf-Rumpflänge}} \times 100 \right)$  in den 5 Altersklassen und Vergleich zwischen den beiden Populationen im X-Test

Altersklasse	Population Zürich			Population Göscheneralp			X	p
	n	Variationsbreite	$\bar{x}$	n	Variationsbreite	$\bar{x}$		
I	29	48,8—71,4	57,0	33	43,2—71,1	60,1	7,76	>0,05
II	19	52,2—64,8	57,9	10	56,9—66,3	61,4	5,53	<0,02
III	21	43,8—60,9	54,9	1	62,0	—	—	—
IV	8	52,5—65,9	58,5	17	46,5—69,0	60,4	} 2,83	>0,05
V	2	48,0—62,2	55,1	21	53,7—67,8	58,8		

Die großen Variationsbreiten sowohl bei jungen wie alten Tieren deuten darauf hin, daß die Schwanzlänge nicht mit der Kopf-Rumpflänge korreliert ist. Rötelmäuse mit großem Körper können ganz kurze Schwänze tragen und umgekehrt. Dieser Befund stimmt überein mit den Feststellungen von WASILEWSKI (1952), der nur innerhalb der I. Altersklasse eine Korrelation zwischen Kopf-Rumpflänge und Schwanzlänge findet. Interessante Ergebnisse gehen aus den Untersuchungen der Schwanzstruktur hervor. Zählungen der Schwanzringel, wie es MOHR (1954) beschrieben hat, zeigen, daß die mittlere Zahl der Schwanzringel zwischen den 5 Altersklassen nur in kleinem Ausmaß schwankt. Jedenfalls ist das Alter nicht mit der Ringelzahl korreliert. Ebenso ist es unmöglich, die Länge des Schwanzes unmittelbar auf die Zahl der Ringel zurückzuführen, weil die Schwanzringel ganz verschieden breit sind. Die einzige Aussage, die sich machen läßt, ist der Tabelle 5 zu entnehmen. Rötelmäuse der Population Göschenalp haben mehr Schwanzringel. Die einzelnen Schwanzringel sind bei ihnen schmaler.

Tabelle 5

Durchschnittliche Zahl und Variationsbreite der Schwanzringel und Vergleich der Populationen im X-Test

$\bar{x}$  = arithmetisches Mittel,  $u$  = mittlerer Fehler des Mittelwertes

Population	n	Mittlere Schwanzringelzahl $\bar{x} \pm u$	Variabilität	X	p	Mittlere Schwanzringelzahl je 1 cm Schwanzlänge
Zürich	33	93,1 $\pm$ 1,19	81—109	22,31	<0,001	18,5
Göschenalp	56	101,7 $\pm$ 1,1	88—125			

Für die Zählung der Schwanzwirbel wurden Durchsichtspräparate angefertigt und die Wirbel mit Alizarinrot angefärbt. Wie Tabelle 6 zeigt, ist in den Schwänzen der alpinen Rötelmaus durchschnittlich 1 Wirbel mehr ausgebildet.

Tabelle 6

Variationsbreite und mittlere Schwanzwirbelzahl und Vergleich der Populationen im X-Test.

$\bar{x}$  = arithmetisches Mittel,  $u$  = mittlerer Fehler des Mittelwertes

Population	n	Zahl der Schwanzringel					Mittlere Schwanzwirbelzahl $\bar{x} \pm u$		X	p
		17	18	19	20	21				
Zürich	10	1	2	7			18,6	$\pm$	0,7	6,62 <0,01
Göschenalp	16			7	8	1	19,63	$\pm$	0,15	

Für die Ohrlänge (Tab. 7) ergibt sich in beiden Populationen eine leichte Zunahme im Laufe des Lebens, doch ist sie geringer als der Zuwachs der Kopf-Rumpflänge, so daß relativ zur Kopf-Rumpflänge die Ohren bei alten Tieren kürzer sind als bei jungen.

Die Hinterfüße (Tab. 8) behalten eine konstante Länge durch alle Altersabschnitte bei. Deshalb haben junge Tiere im Vergleich mit Kopf-Rumpflänge größere Hinterfüße als alte Tiere. Junge Rötelmäuse fallen schon beim Fang durch ihre großen Ohren und langen Hinterfüße auf.

Tabelle 7

Absolute und relative Ohrlänge  $\left( \frac{\text{Ohrlänge}}{\text{Kopf-Rumpflänge}} \times 100 \right)$  in den 5 Altersklassen und Vergleich der relativen Ohrlänge im X-Test  
 $\bar{x}$  = arithmetisches Mittel

Altersklasse	absolute Ohrlänge				relative Ohrlänge				X	p
	Zürich		Göscheneralp		Zürich		Göscheneralp			
	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$		
I	29	11,7	33	12,4	29	14,4	33	15,2	11,0	<0,01
II	19	12,5	10	13,3	19	14,4	10	15,2	3,8	>0,05
III	21	12,9	1	15,0	21	13,9	1	15,0		
IV	8	12,5	19	14,7	8	13,2	17	14,7	7,4	<0,05
V	2	13,5	21	14,5	2	13,8	20	14,3		

Tabelle 8

Absolute und relative Hinterfußlänge  $\left( \frac{\text{Hinterfußlänge}}{\text{Kopf-Rumpflänge}} \times 100 \right)$  in den 5 Altersklassen und Vergleich der relativen Hinterfußlänge im X-Test  
 $\bar{x}$  = arithmetisches Mittel

Altersklasse	absolute Hinterfußlänge				relative Hinterfußlänge				X	p
	Zürich		Göscheneralp		Zürich		Göscheneralp			
	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$		
I	29	17,8	34	18,2	29	22,1	34	22,6	4,2	>0,05
II	20	18,0	10	18,5	19	20,7	10	21,2	1,1	>0,05
III	21	18,1	1	19,0	21	19,5	1	19,0	—	—
IV	8	17,9	19	18,4	8	18,7	16	18,4	3,2	>0,05
V	2	17,5	22	18,6	2	17,9	22	18,3		

Im alpinen Muster sind die absoluten Maße der Ohren und Hinterfüße bei jungen und alten Tieren deutlich größer als beim Zürchermuster. In der relativen Länge der Hinterfüße (Tab. 8) unterscheiden sich die Populationen nicht. Dagegen ist der Unterschied in der relativen Ohrlänge (Tab. 7) gut gesichert. Junge und alte alpine Rötelmäuse haben absolut und relativ längere Ohren als die Unterart des schweizerischen Mittellandes.

## Diskussion

Die vorliegende Untersuchung ergibt nur wenige Unterschiede in den Körperproportionen, die in allen Altersstadien vorhanden sind. Die alpinen Rötelmäuse der untersuchten Population haben längere Ohren und längere Schwänze. In der Schwanzstruktur sind die Unterschiede bedeutend, indem bei der alpinen Unterart mehr Schwanzringel und -wirbel gebildet werden. Dies deutet auf eine Tendenz zur Langschwanzigkeit bei *C. g. nageri* hin.

In bezug auf die Körpergröße lassen sich junge Rötelmäuse des Mittellandes und der Alpen nicht voneinander unterscheiden. In der I. und II. Altersklasse ergibt sich für beide Populationen der gleiche Mittelwert der Kopf-Rumpflängen. Mit fortschreitendem Alter werden die alpinen Rötelmäuse aber deutlich länger und schwerer. Die bedeutendere Größe der Rötelmäuse in den Gebirgen hat zur Reliktform-Hypothese

geführt, welche besagt, daß die großen alpinen Rötelmäuse *C. g. nageri* und *C. g. ruttneri* Reste der großen Rötelmäuseform der Eiszeit sind. Diese Auffassung wurde zuerst von ZIMMERMANN (1950 und 1951) vertreten und auch von PRYCHODKO (1951) angenommen. Nach der zweiten Erklärungsmöglichkeit sind die großen Rötelmäuse ökologische Formen, deren Größe durch die besonderen Umweltverhältnisse im Gebirge bedingt ist. Untersuchungen an verschiedenen Nagetieren in den letzten Jahren (SCHWARZ et al., 1964, SOUTHERN, 1964) haben gezeigt, daß bei Nagetieren das Wachstum von der Wurfzeit abhängt. Im Frühling geborene Tiere wachsen rasch an und erreichen ihr Maximalgewicht nach 3 – 4 Monaten. Tiere aus Herbstwürfen dagegen wachsen nur 1,5 – 2 Monate lang. Dann tritt während des Winters ein Wachstumsstillstand ein, der im Frühjahr von einem neuen Wachstumsschub gefolgt wird. Bei Rötelmäusen im Gebirge ist die Fortpflanzungszeit kurz und dauert von Juni bis Anfang September. Von den Jungen werden nur die wenigen Tiere aus den ganz frühen Würfen noch im gleichen Jahr geschlechtsreif. Die Mehrzahl der Tiere erreicht ihre Geschlechtsreife erst im nächsten Sommer. Somit gehören die meisten Rötelmäuse im Wachstum dem Herbstgenerationstyp an, d. h. sie haben ein kurzes Anfangswachstum, dann einen langen Wachstumsstillstand von ca. 6 Monaten und im nächsten Vorsommer einen zweiten Wachstumsanstieg. Tiere aus Herbstwürfen werden infolge der zwei Wachstumsperioden in der Regel größer. Dies kann der Grund sein, daß die erwachsenen alpinen Rötelmäuse durchschnittlich größer sind als die ausgewachsenen Rötelmäuse des Mittellandes, die sowohl aus Frühlings- wie Herbstwürfen stammen. Das kleine Muster von Zürich erlaubt keine Aufteilung in Frühjahrs- und Herbstgeneration, so daß ein Vergleich zwischen der Herbstgeneration des Mittellandes und der Alpenpopulation vorerst nicht möglich ist. In diesem Zusammenhang sind die Untersuchungen von JEWELL (1966) an der Rötelmaus der Insel Skomer von Interesse. Diese Rötelmaus *C. g. skomerensis* ist größer als die Rötelmäuse der britischen Hauptinsel. L. HARRISON MATTHEWS (1952) zählt die Skomer-Rötelmaus wie die großen alpinen Rötelmäuse zu den Reliktformen der Eiszeitrötelmaus. Nach JEWELL ist die Fortpflanzungszeit der Rötelmäuse auf Skomer kurz und spät; nur selten pflanzen sich die Jungen im gleichen Sommer fort, in dem sie geboren wurden. Die Verhältnisse stimmen mit denen der alpinen Rötelmäuse überein. Auch die Skomer-Rötelmäuse gehören zu den Mäusen des Generationstyps mit zweiphasigem Wachstum. Während für die kurze Fortpflanzungszeit der alpinen Rötelmäuse eine verständliche Erklärung in der langen Winterszeit gefunden werden kann, sind die Ursachen für die zeitliche Beschränkung der Fortpflanzung bei den Rötelmäusen der Insel Skomer unbekannt. Es können kaum Umweltbedingungen dafür in Betracht gezogen werden, da bei der Waldmaus *Apodemus sylvaticus* auf der gleichen Insel die im Frühjahr geborenen Jungen noch im Sommer des gleichen Jahres in die Fortpflanzung eintreten. Es scheint, daß die Fortpflanzung der Skomer-Rötelmaus nach einem starren, von der Umwelt unabhängigen Rhythmus abläuft. Eine Fortpflanzung mit kurzer Paarungszeit und langer Entwicklungsdauer bis zur Geschlechtsreife war wohl bei den Eiszeitrötelmäusen für den Fortbestand der Art unerlässlich und ist es heute noch bei den alpinen Unterarten. Es liegt nahe, in der Fortpflanzungsform der Skomer-Rötelmäuse ein Reliktmerkmal aus Zeiten mit glazialem Klima zu sehen.

#### Zusammenfassung

1. 86 Rötelmäuse der Unterart *Clethrionomys glareolus nageri* von der Göschenalp (Kanton Uri) in 1700 m Höhe und 80 Rötelmäuse der Unterart *Clethrionomys glareolus helveticus* vom Adlisberg bei Zürich in 620 m Höhe wurden in bezug auf Alter und Morphologie miteinander verglichen.
2. In der Population Göschenalp machen alte Tiere einen großen Anteil des Bestandes aus, während alte Tiere in Zürich nur in geringer Zahl auftreten. Dieser Unterschied in der Altersverteilung wird auf die stark verschiedenen Winterverhältnisse an den beiden Orten zurückgeführt.

3. Junge Tiere beider Unterarten erreichen gleiche Kopf-Rumpflängen. Alte Tiere von *C. g. nageri* sind größer.
4. Ohr- und Schwanzlänge sind bei der alpinen Unterart auch relativ zur Kopf-Rumpflänge in bestimmten Altersgruppen länger.
5. Die Rötelmäuse auf der Göschenalp haben im Mittel einen Schwanzwirbel und acht Schwanzringel mehr als die Rötelmäuse von Zürich.
6. Die Frage, ob *C. g. nageri* eine Reliktform der Eiszeit ist (ZIMMERMANN 1950) oder eine Gebirgsform, deren besondere Eigenheiten durch die ökologischen Bedingungen in den Bergen hervorgebracht werden, wird diskutiert.

### Summary

1. A sample of 86 specimens of the bank vole subspecies *Clethrionomys glareolus nageri* were trapped on the Göschenalp (Canton of Uri) in the Central Swiss Alps at an altitude of 1700 m. They were compared with 80 individuals of the subspecies *Clethrionomys glareolus helveticus* trapped on Adlisberg, a hill in the vicinity of Zurich, 620 m above sea level. The comparison involved the age distribution and morphology of the bank vole.
2. On Göschenalp, 25,6% of the bank voles trapped in the summer were old animals (age class V), whereas in the sample from Zurich only 4% of the individuals were old ones. This difference in age composition is attributed to a shorter life cycle and a higher winter mortality in the midland population.
3. Young animals of both subspecies have similar head- and bodylengths; adult animals of *C. g. nageri* are significantly larger.
4. The relative lengths of ears and tails are longer in the alpine subspecies.
5. Bank voles from Göschenalp have on the average one caudal vertebra and eight tailrings in excess of the bank voles from the Zurich region.
6. It is discussed whether *C. g. nageri* could be a diluvial relict or a mountain form, which features evolved in accordance with the alpine environment.

### Literatur

- BAUMANN, F. (1949): Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. Bern.
- BROHMER, P. (1929): Die Tierwelt Mitteleuropas. Mammalia Bd. VII, 3, 37—38. Leipzig.
- (1957): Nachtrag zu: Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd. VII, 3, 5—6. Leipzig.
- BURG, G. VON (1922): Die Rötelmaus. Die Tierwelt Nr. 22.
- (1923): Die Rötelmaus der Schweiz. Zoologica palaeartica I, 2, 64—67.
- JEWELL, P. A. (1966): Breeding season and recruitment in some British mammals confined on small islands. In: Comparative biology of reproduction in mammals, edited by I. W. Rowlands, New York, 89—116.
- KUBIK, J. (1965): Biomorphological variability of the population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). Acta Theriologica 10, 10, 117—179.
- MEYLAN, A. (1966): Liste des mammifères de Suisse. Bull. Soc. Vaud Sc. Nat., No. 321, 69, 233—245.
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe. London.
- MOHR, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. 3. Auflage. Jena.
- PRYCHODKO, W. (1951): Zur Variabilität der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* in Bayern. Zool. Jb. Abt. Systematik, 80, 482—506.
- SCHWARZ, S. S. et al. (1964): Biological peculiarities of seasonal generations of rodents, with special reference to the problem of senescence in mammals. Acta Theriologica, 8, 2, 11—43.
- SOUTHERN, H. N. (1964): The handbook of british mammals. Oxford.
- VAN DER WAERDEN, B. L., and NIEVERGELT, E. (1956): Tafeln zum Vergleich zweier Stichproben mittels X-Test und Zeichentest. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- WASILEWSKI, W. (1952): Morphologische Untersuchungen über *Clethrionomys glareolus glareolus*. Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, 7, 119—211. Lublin. (Polnisch m. dt. Zsfg.).
- ZEJDA, J. (1961): Age structure in populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). Folia Zoologica, 10, 3, 249—264.
- ZIMMERMANN, K. (1950): Die Randformen der mitteleuropäischen Wühlmäuse. Syllogomena biologica, 454—471. Leipzig und Wittenberg.
- (1951): Über Harzer Kleinsäuger. Bonner Zool. Beiträge, 2, 1—8.

Anschrift des Verfassers: CAESAR CLAUDE, Zoologisches Museum der Universität Zürich, Zürich, Künstlergasse 16, Schweiz

# Evolutionary adaptations of temperature regulation in mammals<sup>1</sup>

By L. JANSKY

*Eingang des Ms. 25. 10. 1966*

Generally speaking, adaptations may take place either during individual life of animals (acclimations and acclimatizations), or they may be specific to certain species (evolutionary adaptations) (HART 1963b). They may be realized by different mechanisms with different degree of efficiency, however the aim of all adaptations is essentially the same — to reduce the dependence of animals on environmental conditions and thus to increase their ecological emancipation. The study of physiological mechanisms of adaptations is therefore of great ecological importance since it helps us to elucidate physiological processes influencing limits of distribution of different species and having a profound effect on the quality or density of animal populations. The comparison of individual and evolutionary adaptations permits us to trace the evolutionary progressive physiological processes and to contribute to the problems of phylogeny.

In lowered temperatures mammals tend to lose heat. Theoretically, they can prevent hypothermia either by increasing heat production in the body or by reducing heat loss from the body to the environment. Heat production is realized by shivering; heat conservation may be manifested by reducing the body surface, by improving its insulation qualities and by decreasing the body—air temperature gradient according to formula:

$$H = K \frac{T_B - T_A}{I} \quad (1) \quad (\text{HART, 1963b})$$

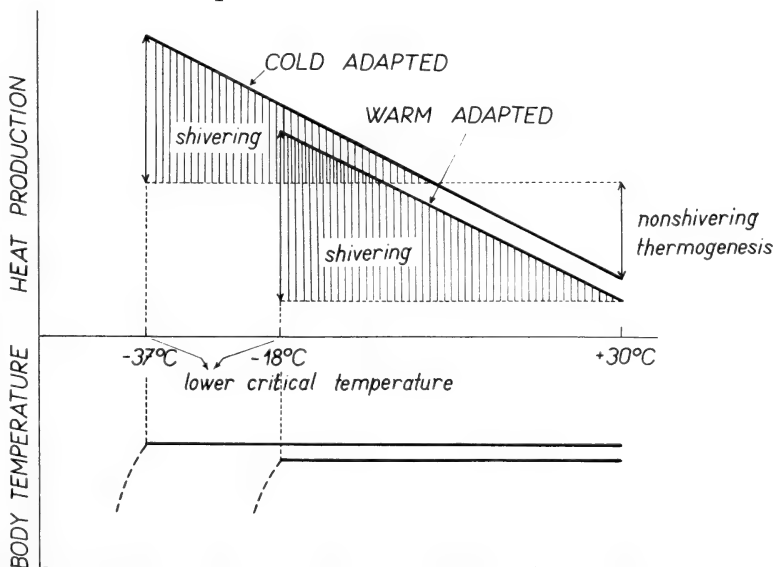


Fig. 1. Scheme of heat production of rats adapted to warm (30° C) and cold (5° C) environments. According to HART & JANSKY, 1963

<sup>1</sup> Presented at the 40th meeting of the German Mammalogical Society in Amsterdam.

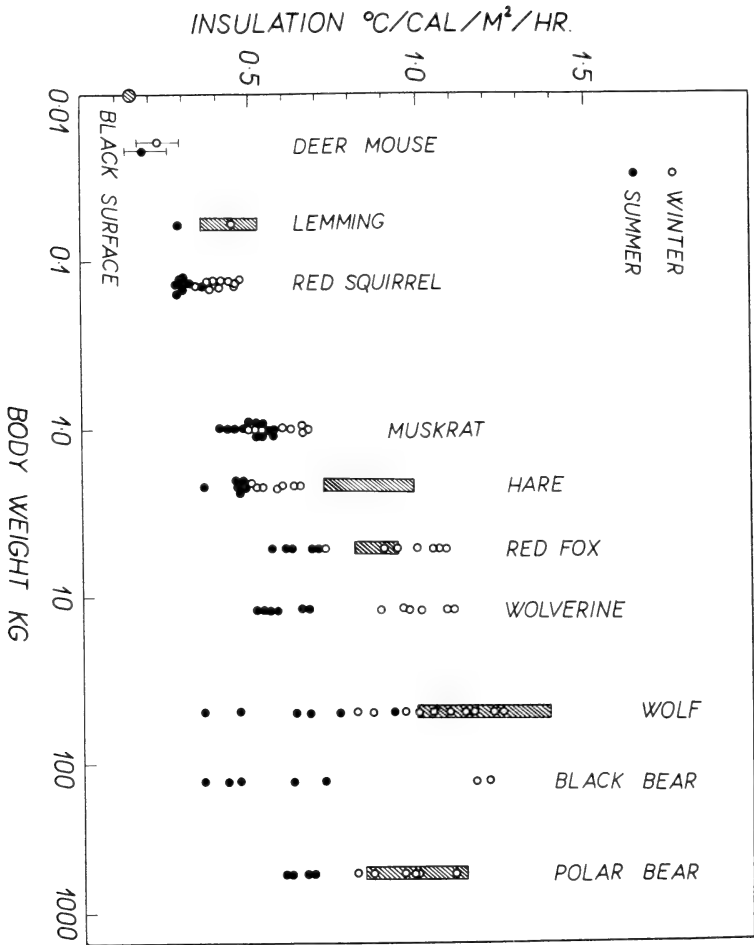


Fig. 2. Seasonal changes in fur insulation in various mammals (HART, 1956)

( $H$  = heat production,  $K$  = a constant representing the body surface area,  $T_B$  = body temperature,  $T_A$  = air temperature,  $I$  = insulation qualities of the body surface.)

Similarly, the adaptations of temperature regulation to cold can be realized either by increasing the capacity of heat production or by mechanisms leading to reduction of heat loss from the body. The adaptation to cold appears as a shift of the lowest temperature limit animals can survive (lower critical temperature).

In our earlier work we have shown that the individual adaptations are manifested predominantly by an increased capacity of heat production owing to the development of a new thermogenetic mechanism — called nonshivering thermogenesis (HART, JANSKY 1963). Physiological background of this phenomenon consists in an acquired sensitivity of muscular tissue to thermogenetic action of noradrenaline liberated from sympathetic nervous endings (HSIEH, CARLSON 1957). Nonshivering thermogenesis potentiates heat production from shivering and in rats shifts the lower critical temperature for about  $20^\circ\text{C}$  (from  $-18^\circ\text{C}$  down to  $-37^\circ\text{C}$ ; Fig. 1).

Mechanisms controlling heat loss by changes in body surface area or by changes in body-air temperature gradient are not common in individual adaptations. On the other hand it is well known, that certain species can improve body insulation in winter



season. However, this phenomenon becomes functionally justified only in animals of greater size (size of fox and larger; Fig. 2. HART 1956).

The individual adjustments with the aid of nonshivering thermogenesis are encountered both in acclimations under laboratory conditions and in seasonal acclimatizations induced in the same species under natural conditions. They are undoubtedly very efficient and biologically important. On the other hand, from the ecological point of view, they have also their negative side. The increased heat production results in higher demands for energy restitution in the body, which is attained in cold adapted animals by an increased food consumption. As a result, individuals adjusted this way become more dependent on the quantity and availability of food and they are forced to use more effort to provide it. The reduced dependence of animals on temperature factors is thus substituted by increased dependence on food factors.

Contrary to individual adaptations, in evolutionary adaptations mechanisms leading to the reduction of the heat loss are greatly emphasized. Their importance consists in the fact that they save energy for the organism and have lower demands to its restitution in the body. This fact is obviously evolutionary very important — in the processes of phylogeny there occurs natural selection of those individuals that are less impeded by the lack of food, often occurring in nature.

Evolutionary adaptations are realized in the first place by an increased insulation of the body cover (fur, Fig. 3). This adjustment, typical for arctic animals, can reduce the heat loss so efficiently, that even considerably reduced ambient temperatures (down to  $-50^{\circ}\text{C}$ ) do not result in an increased heat production in larger animals. (Fig. 4; SCHOLANDER et al. 1950a, b). The same role plays a thick layer of subcutaneous fat which appears in some mammals, such as seal and swine. The insulation qualities of this fat layer can be increased by an active restriction of the blood flow to this area. This results in superficial hypothermia, which also efficiently prevents the heat loss (IRVING 1956). Animals endowed with superficial hypothermia have normal thermogenetic abilities. However, compared to the species from tropical regions with little insulation and to arctic species with great surface insulation they show a reduced sensitivity of afferent sensory input to temperature stimuli (Fig. 5).

A tendency to reduce heat loss by reduction of the body surface area may be considered as another type of evolutionary adaptations. This phenomenon occurs in animals living permanently in cold climate, which are generally larger and have shorter body appendages than animals from tropical zone (BERGMANN'S and ALLEN'S rules). Both the validity and the physiological significance of these rules have been recently questioned by several workers, however.

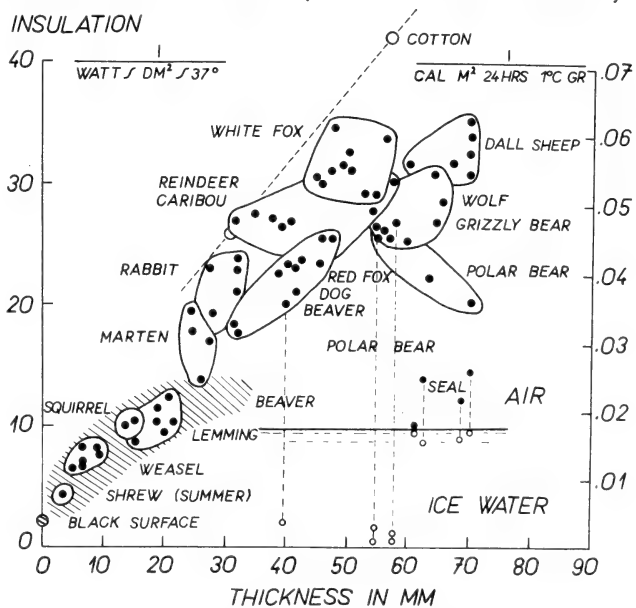


Fig. 3. Insulation in relation to winter fur thickness in arctic and tropical mammals (SCHOLANDER et al., 1950b)

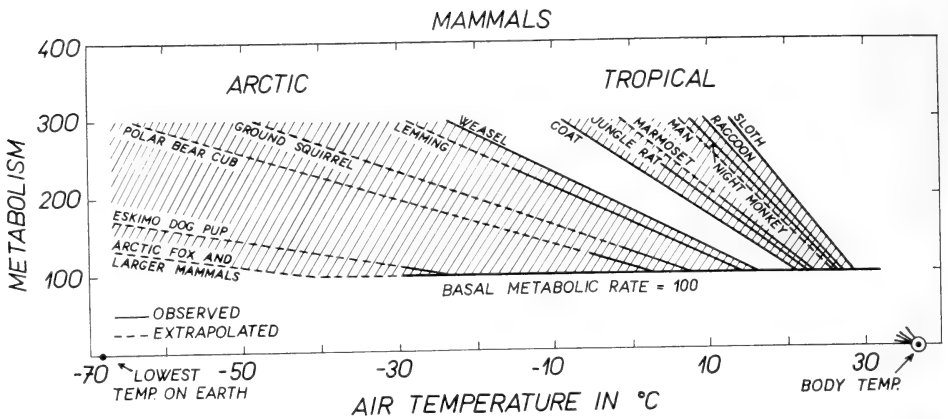


Fig. 4. The effect of environmental temperature on metabolism of arctic and tropical mammals (SCHOLANDER et al., 1950 a)

The reduction of heat loss by changing the body-air temperature gradient can be realized either by active choice of higher environmental temperature or by considerable lowering of body temperature.

It is generally recognized that the active choice of the environmental temperature occurs by seasonal migrations and by changes in patterns of daily activity. It was found that different species of voles and shrews transfer the peak of daily activity to warmer part of the day in a cold weather (JANSKY & HANÁK 1959).

The mechanisms leading to reduction of body-air temperature gradient by lowering of body temperature are especially developed in hibernators. According to the latest view hibernation is not considered as a lack of temperature regulation rather as a special adaptation of thermogenetic processes. There are two reasons for that: first, hibernators have the same capacity of heat production as other hemootherms of similar size (see JANSKY, 1965) and second, the entering, the arousal and the deep hibernation are under remarkably precise physiological control (see LYMAN, 1963).

This indicates a leading role of central nervous system in controlling hibernation, which is adapted to hypothermal con-

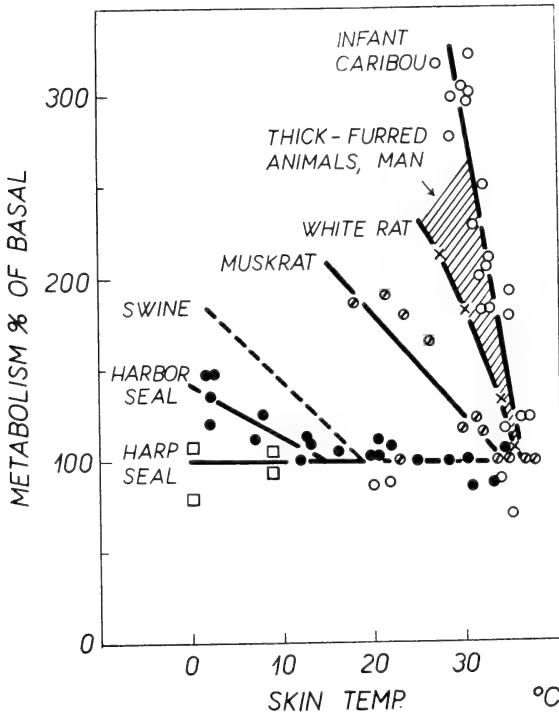


Fig. 5. Heat production as a function of skin temperature under fur of the back for a series of mammals (HART, 1963 a)

ditions and it is functional at all levels of body temperature. This adaptation has certainly its metabolic background, however only little is known about this phenomenon so far.

The control of entering into hibernation is realized by the active inhibition of shivering heat production by signals from subcortical centres of the brain. Simultaneously with the decrease in shivering an active inhibition of the activity of the sympathetic nervous system also takes place, which is manifested by the reduction of heart rate and by vasodilatation. These changes facilitate the lowering of body temperature of animals which is realized successively in the form of "undulating" cooling so the organism can slowly prepare to hypothermia (Fig. 6). Nervous control of hibernation

persists in deep hypothermia as evident from the sensitivity to thermal and other stimuli. The arousal from hibernation is equally an active process, very efficiently controlled, so that organism can produce a great amount of heat in minimum of time. The coordination of thermogenetic processes depends also on the activity of nervous centres. Characteristic of awakening is the preponderance of sympathetic

nervous system, leading to vasoconstriction and to an increase in heart rate. The main source of heat in awakening is again constituted by shivering. However, nonshivering heat production was also found during arousal and also the rapidly beating heart, working against a high pressure, may contribute a certain amount of heat.

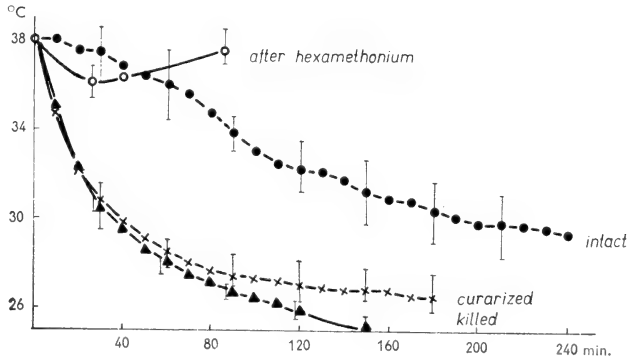


Fig. 6. Changes in body temperature of the bat *Myotis myotis* during entering hibernation (JANSKY, HÁJEK, 1961)

### Summary

On the basis of all mentioned data we conclude that the adaptations of temperature regulation to cold may be realized either by an increased ability to produce heat or by reducing the heat loss. While the individual adaptations are manifested chiefly metabolically as evident from an increased capacity of heat production, the inherited adaptations are realized mainly by mechanisms leading to the heat loss reduction (e. g. increased insulation by fur or by superficial hypothermia, reduction of body surface area, active choice of environmental temperature and lowering the body temperature). The control of the mentioned adjustments consists in the changes in function of the central and sympathetic nervous systems inducing changes in intensity of the energy metabolism (individual adaptations), changes in the plasticity of vasomotor mechanisms and in heat production of hibernators during entering into and awakening from hibernation (evolutionary adaptations). Morphologically based adjustments (improvement of insulation by fur) appearing in both evolutionary and individual adaptations forms the connecting link between both types of adaptations.

### Zusammenfassung

Aus allen erwähnten Daten folgern wir, daß die Adaptationen der Temperaturregulierung bei Kälte entweder durch die erhöhte Wärmeproduktion oder durch die Verringerung des Wärmeverlustes erreicht werden. Während die individuellen Adaptationen hauptsächlich metabolischer Art sind, was durch die erhöhte Kapazität der Wärmeproduktion in Erscheinung tritt, findet man erbliche Adaptationen zumeist in Form von Mechanismen, die eine Verringerung des Wärmeverlustes bewirken (z. B. erhöhte Isolierung durch das Fell oder durch oberflächliche

Hypothermie, Verringerung der Körperoberfläche, aktive Wahl der Umgebungstemperatur und Absinken der Körpertemperatur). Die Steuerung der erwähnten Anpassungen beruht auf Veränderungen in der Funktion des zentralen und des sympathischen Nervensystems, welche Veränderungen in der Intensität des Energiestoffwechsels (individuelle Adaptationen) hervorrufen, weiterhin Veränderungen in der Plastizität der vasomotorischen Mechanismen und in der Wärmeproduktion von Winterschläfern beim Eintritt in den Winterschlaf und beim Erwachen (evolutive Adaptationen). Morphologische Adaptationen (Verbesserung der Isolierung durch das Fell), die sowohl als evolutive und auch als individuelle Adaptationen vorkommen, stellen die Verbindung zwischen beiden Typen der Adaptation her.

### Literature

- HART, J. R. (1956): Seasonal changes in insulation of the fur. *Can. J. Zool.* **34**: 53—57.  
 — (1963a): Surface cooling versus metabolic response to cold. *Fed. Proc.* **22**: 940—943.  
 — (1963b): Physiological responses to cold in nonhibernating homeotherms. *Temperature — Its Measurements and Control in Science and Industry* **3**: 373—406.  
 HART, J. S., and JANSKY, L. (1963): Thermogenesis due to exercise and cold in warm and cold acclimated rats. *Can. J. Biochem. Physiol.* **41**: 629—634.  
 HSIEH, A. C. L., and CARLSON, L. D. (1957): Role of adrenaline and noradrenaline in chemical regulation of heat production. *Amer. J. Physiol.* **190**: 243—246.  
 IRVING, L. (1956): Physiological insulation of swine as bare-skinned mammals. *J. Appl. Physiol.* **9**: 414—420.  
 JANSKY, L. (1965): Adaptability of heat production mechanisms in homeotherms. *Acta Univ. Carol.-Biol.* **1**—91.  
 JANSKY, L., and HÁJEK, I. (1961): Thermogenesis of the bat *Myotis myotis* Borkh. *Physiol. Bohemoslov.* **10**: 283—289.  
 JANSKY, L., and HANÁK, V. (1959): Studien über Kleinsäugerpopulationen in Südböhmen. II. Aktivität der Spitzmäuse unter natürlichen Bedingungen. *Säugetierkundliche Mitteilungen* **8**: 55—63.  
 LYMAN, C. P. (1963): Homeostasis in Hibernation. *Temperature — Its Measurement and Control in Science and Industry* **3**: 453—457.  
 SCHOLANDER, P. F., HOCK, R., WALTERS, V., JOHNSON, F., and IRVING, L. (1950a): Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.* **99**: 237—271.  
 SCHOLANDER, P. F., WALTERS, V., HOCK, R., and IRVING, L. (1950b): Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.* **99**: 225—236.  
*Author's address*: L. JANSKY, Ph. D., Department of Comparative Physiology, Charles University, Prague 2, Viničná 7, ČSSR

## Die Wurfzeit des Waldlemmings, *Myopus schisticolor* (Lilljeborg, 1844)

VON FRITZ FRANK

*Institut für Grünlandschädlinge der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft,  
Oldenburg (Oldb.)*

*Eingang des Ms. 14. 12. 1966*

Da systematische Erhebungen über die Wurfzeit von Kleinsäugetern, aber auch der übrigen Wildsäuger, weitgehend fehlen, wurde diesem Gesichtspunkt in der Oldenburger *Myopus*-Zucht besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Von 193 zeitlich erfaßten Geburten erfolgten 103 (= 53,4%) in der Zeit von 0 bis 8 Uhr, 59 (= 30,6%) von 8 bis 16 Uhr und 31 (= 16%) von 16 bis 24 Uhr. Ebenso wie beim Menschen (Hosemann 1946) konnte kein exogener Einfluß auf die Geburtszeit festgestellt werden. Diese

war unabhängig von der Jahreszeit, vom Alter der Mutter, von der Tragzeit und von Wurfstärke und Wurffolge (Erst- und Folgegeburten). Auch eine individuelle „Bevorzugung“ bestimmter Wurfzeiten war nicht erkennbar. Unter den Muttertieren mit 4 bis 8 Geburten waren zwar solche, die entsprechend der vorherrschenden Tendenz ausschließlich in der Zeit von 0 bis 8 Uhr niederkamen, nicht aber solche, die ausschließlich von 8 bis 16, von 16 bis 24 oder auch von 8 bis 24 Uhr setzten (letzteres nur bei einem Weibchen mit 3 Würfen).

Ein deutlicher Zusammenhang bestand dagegen zwischen Wurfzeit und diurnaler Aktivität. 84% der Geburten erfolgten außerhalb und nur 16% während der Zeit von 16 bis 24 Uhr, in der nach der Beobachtung des Autors und nach exakter Untersuchung im Aktographen (RAHMANN und WEBER) das eindeutige Aktivitätsmaximum von *Myopus* liegt. Werden auch diejenigen Geburten ausgeschlossen, die am Anfang und am Ende des Zeitraumes von 16 bis 24 Uhr, also noch vor bzw. am Ende der Aktivitätsphase erfolgten, so liegen in der letzteren nur noch rund 10% der Geburten. Dies bestätigt die bei Haus-, Zoo- und Labortieren gemachte Erfahrung, „daß die Geburt meist in den Zeiten stattfindet, die für das betreffende Tier die Zeiten größter Ruhe sind“ (SLIJPER 1960).

Der enge Zusammenhang zwischen diurnaler Aktivität und Geburtszeit wurde schon durch SVORAD und SACHOVA (1959) belegt, die an der Laboratoriumsmaus zeigen konnten, daß die künstliche Inversion der Zeitgeberphasen des Licht-Dunkel-Wechsels nicht nur die Phasenlage des Aktivitätsmusters invertiert (was RAHMANN und WEBER auch bei *Myopus* nachgewiesen haben), sondern auch das Geburtenmaximum um 12 Stunden verschiebt, sofern die Inversion des Zeitgebers während der ganzen Schwangerschaft erfolgt. Die Geburtszeit wird also ebenso wie das Aktivitätsmuster von der circadianen Rhythmik bestimmt und sekundär bzw. indirekt von den diese synchronisierenden Umweltzeitgebern beeinflusst. NAAKTGEBOREN (1963, p. 11) vermutet eine Steuerung durch den Sympathicus-Parasympathicus-Rhythmus, weil der die Aktivitätsphase beherrschende Sympathicus die Darm- und Uteruskontraktion hemme, während der die Ruhephase beherrschende Parasympathicus sie fördere.

### Summary

In a laboratory stock of the Wood Lemming, 53.4% of the births ( $n = 193$ ) occurred in the period between 12 p. m. and 8 a. m., 30.6% between 8 a. m. and 4 p. m., and 16.0% between 4 and 12 p. m. Exogeneous influences are not identifiable, but there is a striking connection between the timing of births and the circadian rhythm. Only ten percent of the births happened during the phase of activity, which is placed in the evening hours, and this can be shifted by twelve hours by artificial inversion of the light rhythm (RAHMANN and WEBER). As SVORAD and SACHOVA (1959) have shown in the laboratory mouse, this inversion also causes an equivalent shifting of the maximum frequency of births. Thus it is apparent that the timing of birth is controlled by the endogeneous rhythm and chiefly adapted to the phase of resting, the latter having already been observed in domestic, laboratory, and zoo animals (SLIJPER 1960, NAAKTGEBOREN 1963).

### Literatur

- HOSEMANN, H. (1946): Umwelteinflüsse und Wehenbeginn. *Naturw.* **33**, 182—185.  
 NAAKTGEBOREN, C. (1936): Untersuchungen über die Geburt der Säugetiere. *Bijdragen tot de Dierkunde* **32**, 50 pp.  
 RAHMANN, H., und WEBER, F. (im Druck): Die Steuerung der diurnalen Aktivität des Waldlemmings (*Myopus schisticolor* Lillj.) durch natürliche und künstliche Lichtbedingungen (Laborversuche). *Z. Morphol. Oekol.*  
 SLIJPER, E. J. (1960): Die Geburt der Säugetiere. In Kükenthals Handbuch der Zoologie, Bd. VIII, Teil 9.  
 SVORAD, D., and SACHOVA, V. (1959): Periodicity of the commencement of birth in mice and the influence of light. *Physiol. Bohemoslovenica.* **8**, 439—442.

*Anschrift des Autors:* Dr. FRITZ FRANK, 29 Oldenburg, Philosophenweg 16

# The Etruscan Shrew, *Suncus etruscus* (Savi, 1822), found on Samos, Greece

By VINCENT VAN LAAR and SERGE DAAN

*Eingang des Ms. 28. 11. 1966*

As far as can be gathered from literature, *Suncus etruscus* has hitherto been found in only three localities in Greece. Two of these are in the mainland (surroundings of the Gulf of Lamia, province of Phthiotis: MILLER, 1912; and Akrokorinth on the Peloponnesos: WETTSTEIN, 1941). The third habitat is on the Ionian island of Corfu (Ag. Mathaeos and Ropa: NIETHAMMER, 1962).

Since recent publications on the Etruscan Shrew and on southeastern European mammals (see VAN DEN BRINK, 1955; KAHMANN and ALTNER, 1956 and ONDRIAS, 1965) do not feature the occurrence of the species — despite of its extensive geographical distribution — in the eastern part of the Balkan, nor in the Aegean islands and Asia Minor, it seems worthwhile to record the capture of three specimens on the East-Aegean island of Samos in may, 1963. This new record supports to the surmise of KAHMANN & ALTNER, who expected *Suncus etruscus* to be living in the Asiatic part of Turkey. Biogeographically speaking, Samos belongs to Asia Minor.

In numerical characters the specimens do not exceed the ranges of variation as indicated by KAHMANN and ALTNER (1956) and by NIETHAMMER (1962). There is no reason to question their arrangement in the nominate european subspecies *Suncus etruscus etruscus* (Savi, 1822). Actually, the material is of course too little for taxonomic treatment.

The habitat of the Etruscan Shrew on Samos is in agreement with the descriptions by KAHMANN and ALTNER. Both specimens from Pyrgos, a village in the middle of the island, were caught in break-back traps about one kilometer from the village, upstream the brook Amphilysos. The slopes of the glen there are largely occupied

### Measurements of body and skull of specimens of *Suncus etruscus*, collected on Samos, and preserved in the Zoological Museum, Amsterdam

Reg. nr.	Locality and date				Sex	HB	T	HF	W	Remarks
ZMA 8366	Pythagoreion, 20-V-1963				—	—	—	—	—	found in a state of decomposition
ZMA 8367	Pyrgos, 25-V-1963				♀	42,5	24,5	7,4	2,5	
ZMA 8368	Pyrgos, 30-V-1963				♀	42,8	27,9	7,3	—	
Reg. nr.	cb	br	pl	ab	ib	lma	lmt	lmat	hrm	
ZMA 8366	—	—	—	—	—	5,8	—	4,8	2,8	
ZMA 8367	—	—	4,9	2,3	2,9	5,8	4,2	4,8	2,8	
ZMA 8368	12,6	5,7	4,9	2,4	3,0	6,0	4,3	5,1	2,8	

HB = Length of head and body, T = length of tail, HF = length of hind foot, W = weight in grams, cb = condylobasal length, br = breadth of braincase, pl = palatal length, ab = anteorbital breadth, ib = interorbital breadth, lma = length of mandible, lmt = length of maxillary tooth row, lmat = length of mandibular tooth row, hrm = height of the ramus mandibulae. Measurements are given in millimeters.

by vegetable gardens on irrigated terraces. These are walled in by piled up stones or natural rocks. The shrews were both collected along such walls not far from the brook. *Suncus* is supposed to prefer rather humid surroundings and rough vegetation. The same may be stated with regard to other species of small mammals caught: *Crocidura gueldenstaedti* (Pallas, 1811) (for systematics of our specimens we refer to RICHTER, 1966), *Apodemus* cf. *sylvaticus dichrurus* Rafinesque, 1814 and *Mus musculus* cf. *praetextus* Brants, 1827. These three species were collected in larger numbers together with *Suncus etruscus* on the lower terraces and under the plane tree cover of the brook banks. Where natural rock formations border the terraces or the brook, and the gardens are replaced by light fir wood, exclusively *Apodemus mystacinus smyrnensis* Thomas, 1903 is living. 42 specimens of the latter species were collected, which are taxonomically dealt with by ONDRIAS, 1966.

In addition to these, the occurrence of four other species of mammals on Samos can be established: *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758: one destroyed skull was found in a dry well at Pyrgos; *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) (see VAN LAAR and DAAN, 1964); *Rattus rattus frugivorus* Rafinesque, 1814: one female specimen was collected at Pyrgos (see ONDRIAS, 1966); and *Canis aureus* Linnaeus, 1758. The howl of the jackal was heard many times during the night in the central mountains of Samos, and inhabitants of the villages confirmed its presence.

Altogether the mammalian fauna of Samos, nothing of which was known before, now comprises nine species, but surely more will be added in future.

While this paper was in press, the discovery has been reported of skulls of the Etruscan Shrew in owl pellets on the island of Rhodes; H. PIEPER (1966) *Acta biol. Hellenica* 1, 21—28.

#### Literature

- BRINK, F. H. VAN DEN (1955): Zoogdierengids van Europa ten westen van 30° oosterlengte. 1—231. Elsevier, Amsterdam/Brussel.
- KAHMANN, H., und ALTNER, H. (1956): Die Wimperspitzmaus, *Suncus etruscus* (Savi, 1832) auf der Insel Korsika und ihre circummediterrane Verbreitung. *Säugetierk. Mitt.* 4, 2: 72—81.
- LAAR, VINCENT VAN, and SERGE DAAN (1964): On some Chiroptera from Greece. *Beaufortia*, Amsterdam, 10, 120: 158—166.
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe. British Museum (N. H.), London.
- NIETHAMMER, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. *Bonn. zool. Beitr.* 13, 1—49.
- ONDRIAS, J. C. (1965): Die Säugetiere Griechenlands. *Säugetierk. Mitt.* 13, 109—127.
- (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. *Säugetierk. Mitt.* 14, Sonderheft: 1—136.
- RICHTER, H. (1966): Eine Serie *Crocidura gueldenstaedti* (Pallas, 1811) (Mammalia, Insectivora) von der griechischen Insel Samos. *Beaufortia*, Amsterdam, 13, 157: 109—115.
- WETTSTEIN, O. VON (1941): Die Säugerwelt der Aegäis, nebst einer Revision des Rassenkreises von *Erinaceus europaeus*. *Ann. naturhist. Mus., Wien*, 52, 245—278.

*Addresses of the authors:* VINCENT VAN LAAR, Liendertseweg 314, Amersfoort, the Netherlands and SERGE DAAN, Zoologisch Museum, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam-C, the Netherlands

# Ist die Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), ein stenökes Säugetier?

VON WOLFGANG BÖHME UND HANS REICHSTEIN

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität*

*Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre*

*Eingang des Ms. 11. 1. 1967*

Das fast gleichzeitige Erscheinen mehrerer Arbeiten zum Thema Brandmausvorkommen und -verbreitung in Mitteleuropa (FELTEN u. STORCH 1966, PIECHOCKI 1966, RICHTER 1965, WEBER 1966) — darunter auch ein Beitrag von uns (BÖHME u. REICHSTEIN 1966) — darf als eine Resonanz auf den von KRATOCHVIL (1963) ergangenen Aufruf an die „mitteleuropäischen Theriologen“ zur Erforschung dieser Art gewertet werden. Einige dieser Publikationen konnten wir nicht berücksichtigen, da sie uns erst während oder nach der Drucklegung unserer Arbeit von 1966 zugänglich wurden. Und so soll hier kurz dazu Stellung genommen werden.

FELTEN u. STORCH haben *A. agrarius* bei Fulda (Hessen) nachgewiesen, in einem Gebiete also, wo diese Art bislang unbekannt war. Damit wird die bisher bekannte Arealgrenze weiter nach Westen verschoben. Ob es sich hierbei um eine tatsächliche Arealerweiterung handelt, erscheint fraglich. Daß wirkliche Arealveränderungen in historischer Zeit auch bei Kleinsäugetern nachweisbar sind, dafür gibt es eine Reihe von Belegen (z. B. Nordische Wühlmaus, Feldmaus). Wir glauben, inzwischen den Nachweis für eine solche Veränderung des Verbreitungsgebietes bei der Brandmaus erbracht zu haben (s. o.). In den Arbeiten von PIECHOCKI und WEBER werden ergänzende Angaben zur Mitteilung von RICHTER über die Verbreitung der Brandmaus im nördlichen Mitteleuropa gemacht; gleichzeitig wird dessen Vorgehen kritisiert, nur auf Grund von Gewöllanalysen das Vorkommen von *A. agrarius* zu ermitteln. Die Kritik ist zweifellos berechtigt, auch wir haben auf die Bedingtheit dieser Methode hingewiesen, meinen jedoch, daß bei großen Serien eine vergleichende Wertung — auch in quantitativer Hinsicht — mit aller gebotenen Vorsicht zulässig ist.

Die Bemerkungen PIECHOCKIS zur Ökologie dieser Art (im letzten Heft des 31. Jahrg. d. Zeitschrift) erscheinen uns einer kritischen Stellungnahme wert. PIECHOCKI und in seinem Gefolge auch WEBER rechnen die Brandmaus zu den „stenöken Tierarten“, zweifellos unter dem Eindruck der in ihrem Untersuchungsgebiet (Elbe-Saale-Flußgebiet) gemachten Beobachtungen und Erfahrungen. Damit ist von einer Arteigenschaft die Rede, die im gesamten Verbreitungsgebiet zu gelten hätte (KASCHKAROW, 1939). Nun bewohnt ja *Apodemus agrarius* ein riesiges Areal, das praktisch vom Atlantik bis zum Stillen Ozean reicht, also sehr extreme Klimazonen umfaßt. Es wäre zu prüfen gewesen, ob diese Arteigenschaft (Stenözie) innerhalb des gesamten, großen Artareals Gültigkeit besitzt. Nun hat schon KÜHNELT (1943) darauf hingewiesen, daß die Stenözie — hier die Bindung der Art an feuchte Lebensräume — ein regionales Phänomen ist, also nicht die Gesamtart erfaßt. Das von KÜHNELT aufgestellte — in der Zoologie und Botanik weithin gültige „Prinzip der regionalen Stenözie“ beruht geradezu darauf, daß sich stenotopes Verhalten einer Art auf die Arealränder (auch in vertikaler Gliederung) beschränkt. Dieses Prinzip ist im Zusammenhang mit der Ökologie der Brandmaus von uns in der oben ge-



nannten Arbeit diskutiert worden. Es zeigt sich, daß *A. agrarius* insgesamt nicht als stenöke Tierart bezeichnet werden darf. Wie steht es nun mit den von PIECHOCKI erwähnten Populationen? Nach seinen Angaben besiedeln die Brandmäuse des Elbe-Saale-Flußgebietes besonders die Bachläufe, Flußtäler, also feuchte Regionen. Dieses Verhalten deckt sich mit dem der von uns untersuchten Tiere in Südholstein (Herzogtum Lauenburg) und Mecklenburg. Alle drei Gebiete weisen ein ähnliches, nämlich kontinental bestimmtes Klima auf. Trotzdem wird man diese Populationen nicht als stenök im Sinne einer Hygrotopie auffassen dürfen. Folgende Gründe sprechen dagegen.

1. Die Populationen des Elbe-Saale-Flußgebietes schließen gleichsam an die nordwestlichen Randformen an, die — im atlantischen Bereiche — jede Bindung an feuchte Habitate aufgeben, an der holsteinischen Westküste sogar ausgesprochen xerotrop werden.
2. Die von PIECHOCKI selbst mitgeteilten Angaben über das „auffallend häufige“ Eindringen dieser Art in Häuser, Keller und dergleichen legen keine allzu strenge Bindung an feuchte Örtlichkeiten nahe. Auch WEBER ist zu entnehmen, daß die Brandmaus des in Frage kommenden Gebietes eine verhältnismäßig große ökologische Amplitude aufweist, denn bewohnt werden „. . . Park, Friedhof und Gärtnerei, . . . Gras und Gebüsch auf Odland, . . . feuchte Wiese und ebenso . . . lichtet Waldgebiet . . .“, im Winter auch menschliche Behausungen. Ähnliche Daten zur Ökologie mitteleuropäischer *A. agrarius* sind inzwischen auch durch SCHMIDT (1965) und WENDLAND (1965) mitgeteilt worden. Nach ihnen läßt sich ein Häufigkeitsgefälle feststellen, wobei die Populationsdichte von den feuchten zu den trockenen Biotopen abnimmt.
3. Durch KAHMANN (1961) wissen wir, wie sich die Brandmaus am Südrand ihres europäischen Areals verhält: Sie ist dort wirklich stenotop im Sinne einer extremen Bindung an Feuchtigkeit. Ganz ähnlich äußern sich jüngst auch HAMAR, SIMONESCU und THEISS (1966) für das rumänische Verbreitungsgebiet. Bei diesen Populationen war dies (im Sinne KÜHNELTS) nicht nur zu erwarten, sondern geradezu zu fordern.

Wir sehen also, daß die Brandmaus innerhalb ihres großen Verbreitungsgebietes ein sehr unterschiedliches ökologisches Verhalten an den Tag legt, also nicht als stenöke Tierart bezeichnet werden kann.

Abschließend möchten wir auf einen Befund hinweisen, der die von uns behandelte Verbreitung der Brandmaus in Dänemark betrifft (BÖHME und REICHSTEIN, 1966). Durch das freundliche Entgegenkommen von Mag. V. P. JENSEN (Zool. Museum Kopenhagen) erhielten wir einen Hinweis zum Vorkommen von *A. agrarius* auf Seeland. Nach seinen Angaben sind im Verlaufe von drei Jahren am Nordrand von Kopenhagen in einem Buchenwald (trockener Biotop) Brandmäuse beobachtet und später dann auch gefangen worden. Es handelt sich um die ersten uns bekannten Belege dieser Art für Seeland. Wenn auch die Nähe der Millionenstadt den Gedanken nahelegt, daß es sich hierbei um entwichene Gefangenschaftstiere handeln könnte, so glauben wir jedoch nicht an diese Möglichkeit. Wir möchten dieses Vorkommen auf der Insel vielmehr als ein natürliches ansehen, das heute Reliktcharakter besitzt und eine ehemalige Besiedlung ganz Seelands bezeugt. Diese Gedankengänge gewinnen um so mehr an Gewicht, wenn man bedenkt, daß Seeland gemeinsam mit Lolland und Falster zur Zeit der Brandmausexpansion nach Westeuropa während des frühen Postglazials mit dem mitteleuropäischen Festland durch eine Landbrücke verbunden war. Das heutige sporadische Vorkommen von *A. agrarius* auf der größten dänischen Insel ließe sich dann als Folge einer Rückzugsbewegung der Art (entsprechend der auf Jütland registrierten) deuten.

## Zusammenfassung

An Hand einiger Beispiele wird gezeigt, daß die Brandmaus, *Apodemus agrarius*, bei aller Bindung an feuchtere Lebensräume eine große ökologische Amplitude besitzt. Stenökes Verhalten (hygrotop u. xerotop) läßt diese Art an den Arealrändern erkennen.

## Summary

*Apodemus agrarius* has a rather large ecological amplitude. This species is stenoeoc only at the margins of the distribution area.

## Literatur

- BÖHME, W., u. REICHSTEIN, H. (1966): Zum Vorkommen und zur Verbreitung der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), am NW-Rande ihres europäischen Areals. Zool. Anz. 177, 319—329.
- FELTEN, H., u. STORCH, G. (1966): Zur Verbreitung der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) in Hessen. Natur und Museum 96, 272—274.
- HAMAR, M., SIMONESCU, V., u. THEISS, F. (1966): Biometrische und zoogeographische Untersuchungen der Gattung *Apodemus* (Kaup, 1829) in der Sozialistischen Republik Rumänien. Acta Theriol. 11, 1—40.
- KAHMANN, H. (1961): Die Brandmaus in Thrakien und Südosteuropa. Verbreitung der Art. Beitr. z. Sgtdkde. der Türkei. Istanbul Univ. Fen. Fac. Mecmuasi, Ser. B, 26, 87—106.
- KASCHKAROW, D. N. (1939): Verläuft die Evolution adaptiv und was ist unter Artmerkmalen zu verstehen? Zool. Journal 18, 612—630 (russ.).
- KRATOCHVIL, J. (1963): Aufruf an die mitteleuropäischen Theriologen. Z. Säugetierkunde, 28, 57—58.
- KÜHNELT, W. (1943): Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. Biol. gener. 17, 106—146.
- PIECHOCKI, R. (1966): Zur Verbreitung und Ökologie von *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) im Elbe-Saale-Flußgebiet. Z. Säugetierkunde 31, 472—476.
- RICHTER, H. (1965): Zur Verbreitung der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), im mittleren Europa. Z. Säugetierkunde 30, 181—185.
- SCHMIDT, A. (1965): Charakteristik der Kleinsäugerlebensgemeinschaft eines Parkes (Park Sanssouci in Potsdam). Beitr. Tierw. Mark II, 83—113 (Veröff. d. Bezirksheimatmus. Potsdam, Heft 9).
- WEBER, B. (1966): Die Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), in der Magdeburger Börde und in der Altmark. Z. Säugetierkunde 31, 476—477.
- WENDLAND, V. (1965): Zur Kleinsäugerfauna des Berliner Grunewaldes. Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr. Berlin, N. F. 5, 150—167.
- Anschrift der Verfasser: stud. rer. nat. W. BÖHME und Dr. H. REICHSTEIN, Institut f. Haustierkd. d. Universität Kiel, 23 Kiel, Ohlshausenstr. 40/60

## Beobachtungen über Hämoglobine und Blutkaliumwerte bei Mähnschafen (*Ammotragus lervia*) und Tahren (*Hemitragus jemlabicus*)

Von H. MEYER

Eingang des Ms. 15. 9. 1966

In nahezu allen Hausschafassen kommen zwei Hämoglobinfractionen vor, die von zwei Genen (Hb<sup>A</sup> und Hb<sup>B</sup>) gesteuert werden (EVANS u. Mit. 1956, BUSCHMANN 1965). Auch in den meisten Hausziegenrassen wurde ein Hämoglobinpolymorphismus festge-

stellt (BERNHARDT 1966). Bei Schafen sind weiterhin zwei Allele bekannt ( $K^L$  und  $K^h$ ), die den Kaliumgehalt der Erythrozyten nachhaltig beeinflussen. Tiere vom Genotyp  $K^L K^L$  oder  $K^L K^h$  (LK-Gruppe) haben einen Kaliumgehalt in den roten Blutzellen von 60 bis 100 mg<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, während homozygote Träger vom Typ  $K^h K^h$  (HK-Tiere) 300 bis 350 mg<sup>0</sup>/<sub>0</sub> aufweisen (EVANS u. KING 1955, MEYER 1963 a). Bisher ist nicht bekannt, ob auch bei wildlebenden Arten, die Schafen und Ziegen im zoologischen System nahe stehen, solche Polymorphismen vorkommen. Um dieser Frage nachzugehen, wurde bei einigen Mähnschafen (*Ammotragus lervia*) und Tahren (*Hemitragus jemlabicus*) aus dem Zoologischen Garten Hannover Kalium- und Natriumgehalt im Gesamtblut und in den Erythrozyten sowie die Wanderungsgeschwindigkeit der Hämoglobine im elektrischen Feld untersucht (Methodik s. MEYER 1963 a u. b).

Bei den Mähnschafen ( $n = 5$ ) ergab die elektrophoretische Untersuchung des Blutes bei drei Tieren eine einheitliche Hämoglobinfraktion (Typ B), während bei den beiden anderen zwei Banden vorkamen (Typ AB, s. Schema 1). In der Wanderungsgeschwindigkeit war die langsam wandernde Fraktion des AB-Typs mit der einheit-

#### Hämatokrit-, Kalium- und Natriumwerte bei Mähnschafen und Tahren

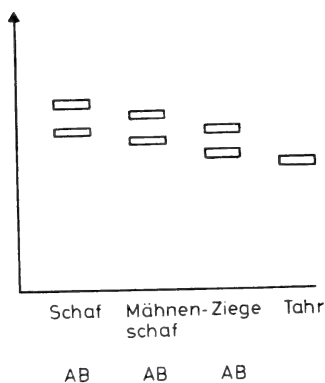
Tier	Geschlecht	Hämatokrit %	Kaliumgehalt		Natriumgehalt Gesamtblut mg %	
			Gesamtblut	Erythrozyten mg %		
Mähnschaf	♀	46,6	46	87,7	270	
Mähnschaf		51,4	174	328,2	214	
Mähnschaf		48,6	60	107,6	260	
Mähnschaf		48,1	42	78,6	262	
Mähnschaf		47,1	58	108,5	254	
Tahr		36,6	104	261,7	242	
Tahr		33,3	94	252,0	240	
Tahr		33,5	84	213,2	256	
Hausschafe <sup>1</sup>		LK-Typ	34,4	37	70	291
		HK-Typ		124	323	244
Hausziege <sup>2</sup>		31,4	88	247	257	

<sup>1</sup> Mittelwert von 11 Rassen (MEYER 1963a). — <sup>2</sup> Mittelwert von 2 Rassen (MEYER 1963 c).

lichen Fraktion des B-Typs identisch. Es ist daher wahrscheinlich, daß die beiden Hämoglobinfraktionen — ähnlich wie beim Schaf — von zwei Allelen gesteuert werden. Bei den drei untersuchten Tahren war nur eine einheitliche Hämoglobinfraktion zu beobachten.

Vergleicht man die Wanderungsgeschwindigkeit der Hämoglobine von Mähnschaf, Hausschaf, Tahr und Hausziege unter identischen Bedingungen (s. Schema), so ergeben sich klare Unterschiede. Die größte Strecke legt die A-Fraktion des Hausschafes zurück, gefolgt von der A-Fraktion des Mähnschafes. Die langsamer wandernden Fraktionen dieser Tierarten folgen in etwa gleichen Abständen. Das Ziegen-Hämoglobin A liegt etwas vor dem Typ B des Schafes, während das beim Tahr beobachtete Hämoglobin die geringste Wanderungsgeschwindigkeit aufweist und noch geringgradig hinter der B-Fraktion der Ziege zurückbleibt.

Die Ergebnisse der Kalium- und Natriumuntersuchungen im Blut zeigt die Tabelle. Bei den Mähnschafen ergibt sich ähnlich wie beim Hausschaf eine deutliche Differenzierung zwischen den Individuen. Während vier Tiere Kaliumwerte von 40 bis 60 mg<sup>0</sup>/<sub>0</sub> im Gesamtblut aufweisen und damit dem LK-Typ der Hausschafe ähnlich sind, hat ein Tier (Nr. 2) einen deutlich höheren Gehalt. Bei diesem Tier ist gleichzeitig auch der Natriumgehalt niedriger — eine Veränderung, die auch stets bei Schafen vom HK-Typ zu beobachten ist.



Wanderungsgeschwindigkeit der Hämoglobine von Hausschaf, Mähnschaf, Hausziege (jeweils Typ AB) und Tahr (stärkelelektrophoretische Auftrennung, 3 Std. Tris Zitronensäurepuffer).

bemerkenswert, daß die Mähnschafe in den Blutkaliumwerten und der Hämoglobinwanderungsgeschwindigkeit eine größere Verwandtschaft zu den Hausschafen ausweisen, während sich bei Tahren Bedingungen finden, die mehr den Verhältnissen bei Hausziegen ähneln.

Im Vergleich zu den Hausschafen liegen die Kaliumgehalte im Gesamtblut bei Mähnschafen etwas höher. Dies ist zum Teil jedoch die Folge des höheren Hämatokritwertes, der mit rd. 48% deutlich über den Normalwerten bei Hausschafen (rd. 35%, MEYER 1963 d) liegt.

Bei den drei Tahren fand sich im Blutkaliumgehalt keine Differenzierung in zwei Klassen. Bei den wenigen Tieren war das auch kaum zu erwarten. Allerdings ist auch in den meisten Hausziegenrassen – bis auf einige Mittelmeerrassen (EVANS u. PHILLIPSON 1957, MEYER 1963 a) – ein Polymorphismus im Blutkaliumgehalt nicht bekannt.

Die absoluten Kaliumwerte im Gesamtblut bzw. in den Erythrozyten liegen bei den Tahren erheblich höher als beim Mähnschaf und Hausschaf, jedoch in einem ähnlichen Bereich wie bei Hausziegen (s. Tabelle 1).

Zusammenfassend ergibt sich, daß zumindest bei den Mähnschafen für das Hämoglobin- und Blutkaliumsystem ein Polymorphismus besteht. Ferner ist

#### Literatur

- BERNHARDT, D. (1966): Elektrophoretische Hämoglobinuntersuchungen bei Ziegen, Hunden, Katzen und Nerzen. Diss. Hannover.
- BUSCHMANN, H. (1965): Über erbliche biochemische Systeme bei den Haustieren. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **81**, 370–388.
- EVANS, J. V., and KING, J. W. B. (1955): Genetic control of sodium and potassium concentration in the red blood cells of sheep. Nature **176**, 171.
- EVANS, J. V., KING, J. W. B., COHEN, B. L. HARRIS, H., and WARREN, F. L. (1956): Genetics of haemoglobin and blood potassium differences in sheep. Nature **178**, 849–850.
- EVANS, J. V., and PHILLIPSON, A. T. (1957): Electrolyte concentrations in the erythrocytes of the goat and ox. J. Physiol. **139**, 87–96.
- MEYER, H. (1963a): Vorkommen und Verbreitung der Blutkalium-Typen in deutschen Schaf-rassen. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **79**, 162–182.
- (1963b): Vorkommen und Verbreitung der Hämoglobin-Typen in deutschen Schaf-rassen. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **79**, 275–285.
- (1963c): Über den Kalium-Gehalt im Blut bei Rind und Ziege. Mh. Tierheilkd. **15**, 113 bis 120.
- (1963d): Über den Hämatokritwert beim Schaf. Mh. Tierheilkd. **15**, 306–314.

Anschrift des Verfassers: H. MEYER, Institut für Tierzucht und Vererbungsforschung, Tierärztliche Hochschule Hannover, 3 Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17

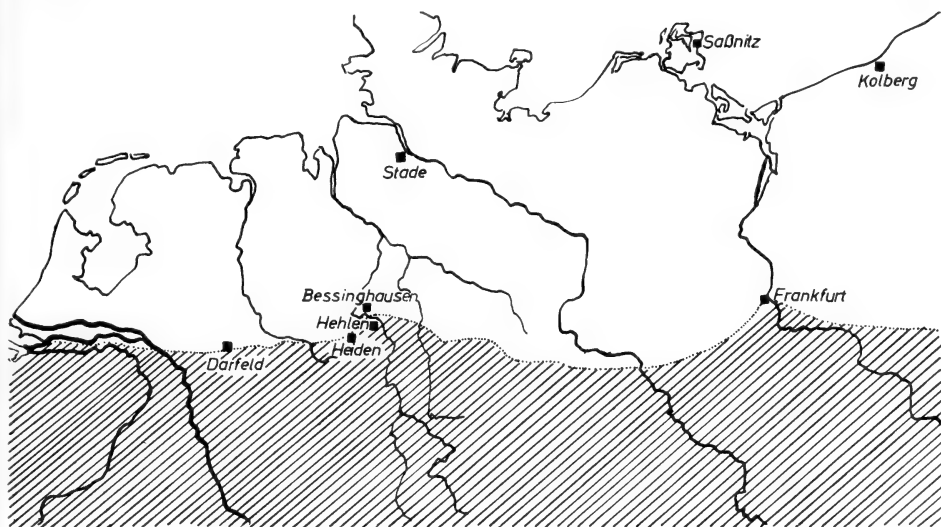
# Nachweis der Kleinäugigen Wühlmaus, *Pitymys subterraneus* (de Sélys-Longchamps, 1836), auf Rügen

Von R. MÄRZ

Eingang des Ms. 20. 9. 1966

Seit neun Jahren wurden in reger Zusammenarbeit mit Dr. SCHNURRE, Berlin, von mir die Gewölle Rügener Waldkäuze untersucht. Der 23. 7. 1966 brachte eine Überraschung: Beim Waldkauz Saßnitz kam eine Kleinäugige Wühlmaus zum Vorschein, nur eine bei einer Zahl von reichlich 200 Beutetieren. Wie mir Professor STEIN, Berlin, mitteilte, ist dies für Rügen der Erstnachweis. Das Material (es handelt sich um zwei Unterkiefer) hat ihm zur Überprüfung vorgelegen.

Dazu einiges über die Verbreitung dieser Wühlmaus. UTTENDÖRFER nennt eine ganze Anzahl von Plätzen, wo *Pitymys* in Deutschland und Mitteleuropa durch Gewölluntersuchungen gefunden wurde; sie liegen im Berg- und Hügelland, also innerhalb des geschlossenen Verbreitungsgebietes, das auf der Karte bei VAN DEN BRINK zu ersehen ist. Wichtig ist im vorliegenden Fall der Verlauf der nördlichen Verbreitungsgrenze. Sie zieht sich durch Norddeutschland auf der Linie Frankfurt/Oder nach West-



falen und von da bis zur Rheinmündung (s. Karte). UTTENDÖRFER nennt als nördliche Punkte Hehlen bei Hameln und Heiden bei Detmold. HENKE bekam die Art von Bessinghausen, 6 km nördlich von Hehlen. Als weiteren Platz kann ich durch eigene Untersuchungen den Schloßpark Darfeld (westlich von Münster) hinzufügen. Dort wurden beim Waldkauz im Jahr 1956 (MÄRZ und WEGLAU) unter 419 Beutetieren 21 Stück festgestellt, das sind 5% — also in größerer Anzahl.

Im Berliner Raum fehlt anscheinend diese Wühlmaus. ZIMMERMANN (1963) und WENDLAND (1962) stellten bei ihren Untersuchungen keine *Pitymys* fest, ebenso nicht KNORRE aus den Gewöllen von Waldkauz, Waldohr- und Schleiereule im Gebiet des Spreewaldes und seines südlichen Vorgeländes.

ZIMMERMANN (1959) und in STRESEMANN (1955) bemerkt über das Vorkommen im norddeutschen Tiefland: „Nur vereinzelt“. Den Nachweis bei Stade erbrachte MOHR, bei Kolberg 1937 ZIMMERMANN und bei Frankfurt a. d. Oder 1940 STEIN. Auf der Karte wurde der Fundort am Süden des Darß weggelassen, da er in der 2. Auflage Säugetiere in der Exkursionsfauna von STRESEMANN nicht mehr aufgeführt wird. Zu den abgesetzten Fundplätzen würde nun der von Saßnitz auf Rügen hinzukommen. Einschränkend muß dazu bemerkt werden, daß bei Gewöllfunden bei Eulen gegebenenfalls mit einer Verschleppung gerechnet werden muß, dies allerdings bei einer Waldohreule mehr als bei dem ortstreueren Waldkauz.

Der Saßnitzer Waldkauz bejagt kein Feldmausgelände; er ist ein rechter Waldkauz. Neben relativ vielen Vögeln (ca. 20%) erbeutete er folgende Nager: Gelbhals- und Waldmäuse 180, Zwergmäuse 7, Hausmaus 1, Brandmaus 1, Wanderratten 7, Schermäuse 3, Erdmäuse 14, Nord. Wühlmaus 2, Rötelmäuse 24, Feldmäuse 26 und Haselmäuse 3.

Die Haselmaus konnte auf Rügen 5mal festgestellt werden und zwar 4mal beim Waldkauz und 1mal bei der Waldohreule.

#### Literatur

- BRINK, F. H. VAN DEN (1956): Die Säugetiere Europas. Verlag Parey Hamburg-Berlin.  
 HENKE, W. (1949): Dritter Fund der Kurzohr-Erdmaus (*Pitymys subterraneus*) in Niedersachsen im Kreise Hameln. Beitr. z. Natk. Niedersachsens, 1949, H. 4, p. 3.  
 KNORRE, D. VON (1961): Zur Kleinsäugerfauna des Spreewaldes und seines südlichen Vor-  
 geländes. Zeitschr. f. Säugetierk. 26, 183—187.  
 MÄRZ, R., und WEGLAU, I. (1957): Ruffungs- und Gewöllaufsammlung bei Darfeld/Westf. 1955/56. Die Vogelwelt 78, 105.  
 MOHR, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands. 3. Aufl., Verlag Fischer, Jena.  
 STEIN, G. (1940): Zur Kenntnis einiger Kleinsäuger in der Mark. Märk. Tierwelt 4, 186—190.  
 STRESEMANN, E. (1955): Exkursionsfauna: Wirbeltiere. Volk und Wissen, Berlin.  
 UTTENDÖRFER, O. (1952): Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. Verlag Ulmer, Stuttgart.  
 WENDLAND, V. (1962): Fünfjährige Beobachtungen an einer Population des Waldkauzes (*Strix aluco*) im Berliner Grunewald. Journ. f. Ornith. 103, 23.  
 ZIMMERMANN, KL. (1963): Kleinsäuger in der Beute von Waldohreulen. Beitr. z. Vogelk. 9, 59.  
 — (1959): Taschenbuch unserer wildlebenden Säugetiere. Urania-Verlag, Leipzig/Jena.

Anschrift des Verfassers: ROBERT MÄRZ, X 836 Sebnitz, Neue Straße 1

## Fund eines Stangenfragmentes von *Cervus (Eucladoceros) ctenoides* Nesti, 1841 bei Bergheim/Erft

Von ERNST VON LEHMANN

Eingang des Ms. 11. 1. 1967

Am 9. September 1966 wurde bei Baggararbeiten im Braunkohlentagebau von Bergheim a. d. Erft in der Grube Fortuna-Nord von Betriebsführer KNAUTZ ein fossiles Geweihstück geborgen und dem Landesmuseum Bonn übergeben (Eing.-Nr. 81/66). Das Stück lag in Kies und Sand „tiefer als 42 m unter der Geländeoberfläche“ und ist nicht in situ gefunden worden. Herr Dr. W. PIEPERS von der Außenstelle Bergheim

des Landesmuseums übersandte mir die Stange zur Bestimmung, und ich konnte sie kurz danach der Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Amsterdam vorlegen. — Die holländischen Kollegen vermuteten sofort, daß es sich bei dem Fund um den Riesenhirsch *Eucladoceros teguliensis* handle, der wiederholt in den Tongruben von Tegelen (Tegelen-Schichten) bei Venlo geborgen wurde und 1904 von DUBOIS erstmalig beschrieben worden war.

Herrn Prof. Dr. A. AZZAROLI, Florenz, Herrn Dr. A. C. V. VAN BEMMEL, Rotterdam, Herrn Prof. Dr. G. KORTENBOUT VAN DER SLUIJS, Leiden, Herrn Dr. D. G. MONTAGNE, Maastricht, Frh. Dr. F. OBERGFELL, München, Herrn Dr. G. E. QUINET, Brüssel, Herrn Doz. Dr. H. REMY, Bonn, und Herrn Prof. Dr. E. THENIUS, Wien, sei für alle Hinweise und Literaturhilfe an dieser Stelle nochmals sehr herzlich gedankt.

Obwohl die stratigraphische Situation in unserem Falle also nicht ganz klar ist, kann mit Sicherheit gesagt werden, daß das Stück aus Flußablagerungen der Älteren oder Jüngeren Hauptterrasse stammt. Es ist also durchaus möglich, daß die Einlagerungsstelle zeitlich mit den Tegelen-Schichten übereinstimmt. Von der Fauna dieser Warmzeit (nach der ersten Abkühlung des Quartärs — Obere Villafranca) schreibt übrigens P. WOLDSTEDT (1958), daß sie „der vom Val d'Arno in Italien nahe verwandt“ sei.

Das vorliegende, linke Stangenfragment ist nicht abgerollt, ist nach außen gebogen und gegen das distale Ende abgeplattet. Die maximale Länge beträgt 58 cm (in der Sehne gemessen). Der Stange entsprangen (oberhalb der Augspresse!) in der gleichen Ebene und annähernd rechtwinkelig drei Sprossen, bevor sie in die sichelförmige Spitze ausläuft, die als vierte Sprosse aufzufassen ist (Abb. 1). — Damit entspricht das Stück einer starken *Cervus-teguliensis*-Stange (Abb. SCHREUDER 1934, Nr. 4, Tafel 2, fig. 1) und mehreren *Cervus-ctenoides*-Stangen (in Florenz und Basel) vom Val d'Arno und Olivola, die oberhalb der Augspresse ebenfalls 4 Enden aufweisen. Wie die Abbildungen von AZZAROLI (1948) zeigen, gibt es aber auch bei *ctenoides* Stangen (von jüngeren Tieren?) mit nur drei Enden oberhalb der Augspresse (cf. AZZAROLI, Fi. 1365).

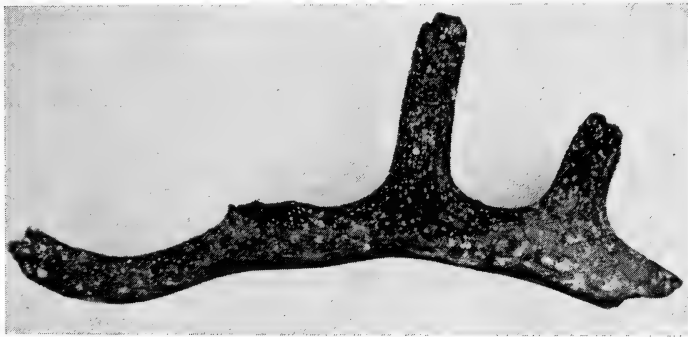


Abb. 1. Linkes Stangenfragment von *Cervus (Eucladoceros) ctenoides* Nesti, 1841 (= *Cervus teguliensis* Dubois, 1904) aus Bergheim a. d. Erft (Landesmuseum Bonn)

CORNELIA ELISABETH KUNST hat 1937 die Hirsche der Tegelen-Schichten ausführlich besprochen: *Cervus teguliensis* hat bei fast allen Funden nur drei Enden im distalen Stangenteil (Abb. 2). Zum Vergleich mit unserer Stange können also nur die Maße der einzigen vierendigen „Krone“ (= Zehnerstange) von SCHREUDER (s. o.) und zwei *ctenoides*-Stangen aus dem Museum in Basel (aus der Tabelle von KUNST 1937) herangezogen werden, da die Abbildungen, die AZZAROLI (1948) veröffentlicht (Museum Florenz), keine Einzelmaße bringen (s. Tabelle).

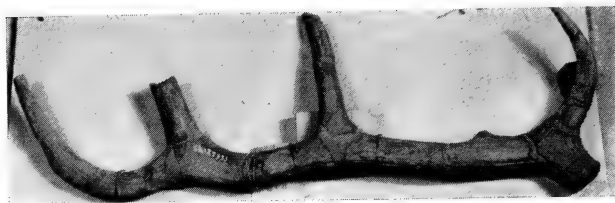


Abb. 2. Stange von *Cervus (Eucladoceros) ctenoides* Nesti, 1841 (= *Cervus teguliensis* Dubois, 1904) aus Tegelen (Geol. und Mineralog. Museum Leiden, Niederlande)

Die Gegenüberstellung ergibt folgendes: Die *teguliensis*-Stange M. 120 ist schlanker als die beiden *ctenoides* und unser Fragment aus Bergheim. Die Sprossen von M. 120 stehen weiter auseinander als bei unserem Stück, M. 120 liegt aber in dieser Beziehung zwischen den

beiden *ctenoides*-Stangen vom Val d'Arno. Das heißt, unsere Stange ist gedrungener und vermittelt auf diese Weise durchaus zwischen *teguliensis* und *ctenoides*.

C. E. KUNST hat in der gleichen Arbeit *Cervus tetraceros* Dawkins aus dem Puy-de-Dôme und Forest Bed mit *Cervus teguliensis* vereinigt (wobei sie allerdings den jüngeren Namen — *teguliensis* — beibehalten möchte!), und beim Vergleich zwischen *teguliensis* und *ctenoides* festgestellt, daß sich auch diese beiden Formen „in vielem sehr nahe stehen“. Die einzige Unterscheidungsmöglichkeit, die KUNST zwischen *teguliensis* und *ctenoides* bestehen läßt, die stärker zurückgebogene Stange bei *ctenoides*, kann nach unserem Fund nicht diskutiert werden. Dazu ist aber zu sagen:

C. E. KUNST bringt das „Herabsinken“ nach hinten richtig mit dem großen Gewicht der Stange in Zusammenhang („häodynamisch“); ihr Gegenargument, die — relativ leichte — Augsprosse sei aber (bei *ctenoides*) auch extrem nach vorn herabgebogen, spricht nicht gegen die erste Erklärung, denn die weit nach unten gebogenen Augspros-

Herkunft	Bergheim (Bez. Köln) mm	M. 120 (Tegelen) mm	<i>Cerv. ctenoides</i> (Museum Basel)
Umfang d. Stange oberh. d. 2. Sprosse	170	137	190 u. 172
Umfang d. Stange oberh. d. 3. Sprosse	155	123	— u. ? 31 × 71 ?
Entfernung zwischen 2. u. 3. Sprosse	145	157 (!)	163 u. 152
Entfernung zwischen 3. u. 4. Sprosse	145	175	193 u. 146

sen sind als Gegengewicht (Balance!) für die extrem rückwärts und nach unten entwickelten Stangen bei manchen primitiven Cervinen erforderlich (zum Beispiel: starke und tief sitzende Aug- und Eissprossen beim Wapiti, cf. v. LEHMANN 1959 p. 59!). Der weite Winkel zwischen Augsprosse und Stange ist also kein brauchbares taxonomisches Kriterium (wie KUNST annimmt), sondern nur statisch zu verstehen im Zusammenhang mit schweren Geweihen!

Wenn dieses Auseinanderbiegen im Falle *teguliensis* M. 120 nicht so weit gediehen ist, dann kann dies durch eine andere Gewichtsverteilung (Stange leichter, obere Sprossen nach unten gebogen) ausgeglichen worden sein. Derart schwächer nach unten gebogene Augsprossen gibt es im übrigen aber auch bei *ctenoides*, zum Beispiel V. A. 556 (KUNST 1937), sowie die Nr. 1373, 1374, 1375, 1366, 1365 des Materiales in Florenz (AZZAROLI 1948)!

C. E. KUNST standen von *ctenoides* nur die beiden Geweihstangen aus dem Museum in Basel zum Vergleich zur Verfügung. Ich habe im Jahre 1958 die reichen Sammlungen des Museums in Florenz besichtigt, die AZZAROLI 1948 veröffentlichte, und es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß *teguliensis* und *ctenoides* zusammenzufassen sind (wie A. AZZAROLI schon 1953 annimmt. Briefl. Mitt. vom 12. 1. 1967). Dafür spricht nicht nur die zeitliche Übereinstimmung dieser beiden Fundplätze (Tegelen und Val



d'Arno, s. o.), sondern die übereinstimmende Morphologie der Stangen und jetzt die vermittelnde Stellung des Stangenfragmentes aus Bergheim.

Der vorliegende Fund ist meines Wissens der erste seiner Art in Deutschland; eine gewisse Ähnlichkeit mit Stangenfragmenten primitiver Rothirsche macht es aber wahrscheinlich, daß die Art in älteren Funden, vor allem des Rheingebietes, übersehen wurde.

#### Literatur

- AZZAROLI, A. (1948): I Cervi fossili della Toscana. con particolare riguardo alle specie Villafranchiane (Revisione della fauna dei terri fluvio-lacustri del Valdarno superiore. III). *Palaeontogr. Italica*, **43**, Pisa.
- (1953): The Deer of the Weyborn Crag and Forest Bed of Norfolk. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geology* **2**, Nr. 1, London.
- KORTENBOUT VAN DER SLUIJS, G., and ZAGWIJN, W. H. (1962): An Introduction to the Stratigraphy and Geology of the Tegelen clay-pits. *Mededelingen van de Geologische Stichting, N. S.*, Nr. 15, 31—37.
- KUNST, C. E. (1937): Die Niederländischen pleistozänen Hirsche. *Diss. Leiden (Luctor et Emergo Druckerei)*.
- LEHMANN, E. v. (1959): Zur Homologie der unteren Geweihsprossen. *Z. Säugetierkunde*, **24**, 54—67.
- NESTI, F. (1841): Atti della Terza Riunione degli Scienziati Italiani, tenu tasi in Firenze nel Settembre 1841. Firenze 1841. Adunanza del 25 Settembre 1841. Presidente Lodovoco Pasini, Segretari Prof. Cav. Paolo Savi, Prof. Cav. Angiolo Sismonda. p. 159 ff. (Originalbeschreibung von *Cervus ctenoides*).
- SCHREUDER, A. (1933/34): Notizen über Cervidae von Dr. J. J. A. BERNSEN †. Eine Revision der fossilen Säugetierfauna aus den Tonen von Tegelen. *Naturhistorisch Maandblad. Maastricht* **22**. Jahrg., Nr. 11, 30. XI. 1933, p. 136—138, 23. Jahrg., Nr. 4, 27. IV. 1934, p. 38—46 und Nr. 6, 29. VI. 1934, p. 71—77 und Nr. 7, 27. VII. 1934, p. 82—86.
- WOLDSTEDT, P. (1958): Das Eiszeitalter, Grundlinien einer Geologie des Quartärs, II, 2. Aufl., Stuttgart (Ferdinand Enke).

*Anschrift des Verfassers:* F. L. Prof. Dr. E. VON LEHMANN, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Koblenzer Straße 150—164

## Zur Variabilität der Kehlzeichnung beim Steinmarder, *Martes foina* (Erxleben, 1777)

Von GÜNTHER und JOCHEN NIETHAMMER

*Eingang des Ms. 25. 1. 1967*

Ausdehnung und Gestalt des weißen Kehlflcks sind beim Steinmarder nur im nord-westlichen und mittleren Teil seines Areals einigermaßen konstant, können dagegen in bestimmten Populationen am Süd- und Ostrand stark variieren. So gilt als wesentliches Kennzeichen von *Martes foina bunites* Bate von Kreta die große Veränderlichkeit und Tendenz zur Rückbildung dieses Fleckes. MILLER (1912) fand bei 7 Fellen die folgenden Extreme: Bei größter Ausdehnung ist der Kehlflck hufeisenförmig, seine Schenkel enden vor den Vorderbeinen; bei stärkster Reduktion finden sich nur noch Fleckchen hinter den Mundwinkeln und vor den Vorderbeinen. K. ZIMMERMANN sah bei seinen acht Bälgen viermal ein solches Hufeisen, viermal jedoch den Kehlflck zu zwei weißen Seitenstreifen reduziert. Am 5. 1. 1966 konnte ich (G. N.) in Sitia/Kreta bei einem

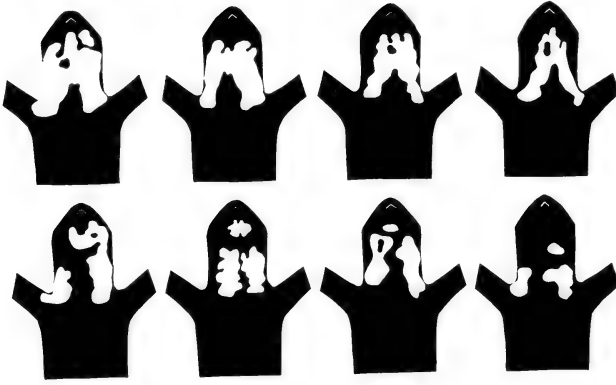


Abb. 1. Die Kehlzeichnung von 8 Steinmardern (*Martes foina*) aus einer Fellhandlung von Sitia/Kreta, nach einem Foto vom 5. 1. 1966 umgezeichnet



Abb. 2. Die Kehlzeichnung von 4 Steinmardern aus dem Fellbasar Kabul, eine Auswahl der dort angebotenen Felle zur Illustration der Variabilität. Nach Zeichnungen von Herrn G. KÜHNERT, Dezember 1966

Hufeisen umschlossene Keil nach vorn aus und gabelt sich schließlich, wobei er das ursprüngliche Hufeisen in zwei seitliche Streifen und einen vorderen, mittleren Fleck auflöst. Schließlich kann auch der vordere Fleck verschwinden, wobei die seitlichen Streifen in Richtung auf die Armwurzeln zusammenschumpfen. Zuerst wird also eine Mittelzone, zuletzt das Gebiet vor den Armwurzeln pigmentiert (Abb. 3).

Die Ursache der Ontogenese dieser Kehlflecken ist zwar nicht bekannt, kann aber nicht die bei Hausmauszuchtrassen mit weißer Bauchfleckung sein: Bremsung der von dorsal auswandernden Melanoblasten in der sich langsam ausdifferenzierenden Haut (SCHUMANN 1960). In diesem Falle müßte der Kehl fleck nämlich von der Peripherie her schrumpfen.

Die Vielfalt der Kehlzeichnung von Steinmardern auf Kreta widerspricht der Erwartung, daß in kleinen, isolierten Arealen infolge von Elimination die Variationsbreite eingeengt würde. Ähnliche Verhältnisse finden wir jedoch weiter östlich, vor allem bei *Martes foina intermedia* Severtzov aus Russisch- und Chinesisch-Turkestan, dem Tienschan, Iran, Afghanistan, Belutschistan und Kaschmir. Drei Beispiele aus dem Kuban-Gebiet bildet OGNEV ab und erwähnt, daß auch kaukasische Steinmarder zur Kehl fleck-Reduktion neigen. Abb. 2 zeigt die Variationsbreite von Steinmarderkehlen im Fellbasar in Kabul, die sicherlich aus Afghanistan, überwiegend aus der weiteren Umgebung der Metropole stammen. Die Art der Rückbildung ähnelt der von Kreta-Steinmardern. Vermutlich ist also die Kreta-Population der Rest ehemals weit verbreiteter, kehl fleck-variabler Steinmarder. Das Merkmal ist charakteristisch für eine alte Randform.

Mangels Material ist die Frage, ob die südgriechischen und kleinasiatischen Stein-

Fellhändler aus einer größeren Zahl von kretischen Steinmardern acht Felle auswählen, die gut die ganze Variationsbreite in der Ausdehnung des weißen Kehl fleckes erkennen lassen. Herr H. WALTER machte auf meine Bitte freundlicherweise ein Photo, das als Grundlage für Abb. 1 diene. Auch hier entspricht die Variationsbreite den zitierten Literaturangaben. Bei insgesamt nun 23 untersuchten Kreta-Steinmardern kann die Tendenz zur Kehl fleck-Reduktion in dieser Population als gesichert gelten. Trotz aller Vielfalt lassen die nach schrumpfendem Weißareal geordneten Felle eine bestimmte Reihenfolge in der Ausdehnung des pigmentierten Gebietes erkennen: Zunächst dehnt sich der vom

marder normale Kehlzeichnungen zeigen, vorerst nicht zu beantworten. Vermutlich stammt der Kreta-Marder aber aus Kleinasien. Nach ZIMMERMANN (1953) sind die Kreta-Unterarten bei den Säugetieren öfter denen Kleinasiens ähnlicher als denen der Balkanhalbinsel, z. B. bei *Meles*, *Glis* und *Acomys*. Jedoch fehlen auf Kreta vorderasiatische Steppenformen, die einen engeren Zusammenhang mit Kleinasien hätten begründen können, weil die Insel früher mit Wald bedeckt war. Das kann bei der gegenwärtig recht guten faunistischen Kenntnis der Insel als gesichert gelten.<sup>1</sup>



Abb. 3. Schema des Weges der Kehlbleck-Reduktion beim Steinmarder auf Grund der Abb. 1 und 2

#### Literatur

- ELLERMAN, J. R., and MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. Brit. Mus. (N. H.) London.  
 MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. Brit. Mus. (N. H.) London.  
 OGNEV, S. I. (1962): Mammals of Eastern Europe and Northern Asia, Vol. II, Carnivora (Fissipedia), 462—472. Engl. Übersetzung Jerusalem.  
 SCHUMANN, H. (1960): Die Entstehung der Scheckung bei Mäusen mit weißer Blasse. Developmental Biol. 2, 501—514.  
 ZIMMERMANN, K. (1953): Die Carnivora von Kreta. In: ZIMMERMANN, WETTSTEIN, SIEWERT und POHLE, Die Wildsäuger von Kreta. Z. Säugetierkunde 17, H. 1, 58—65.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. GÜNTHER NIETHAMMER und Dr. JOCHEN NIETHAMMER, Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Koblenzer Straße 150—164

## Eine einfache Methode zur Ermittlung des Scheiden-pH von Kleinsäugetieren

Von FRITZ FRANK

Aus dem Institut für Grünlandschädlinge der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Oldenburg (Old.)

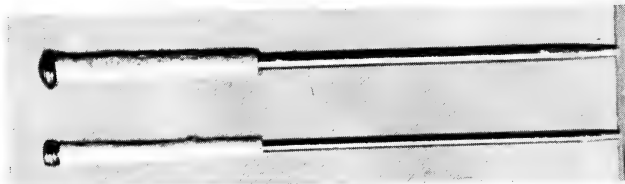
Eingang des Ms. 14. 12. 1966

Nach LIPKOW (Z. vergl. Physiol. 40, 593—609, 1958) können die einzelnen Phasen des Sexualzyklus der Weißen Maus (*Mus musculus*) durch Messung des Scheiden-pH sicher determiniert werden. Dabei erwies sich die elektrische Messung mit Einstab-Spezialelektroden wegen deren Bruchempfindlichkeit als weniger günstig als die zu gleichen Werten führende Einführung von Merck-Spezial-Indikatorpapier-Streifen des pH-Bereiches 6,4—8,0 (oder wenn nötig 5,4—7,0 bzw. 8,0—10,0). Diese wurden durch Längshalbierung der handelsüblichen Ware und nochmalige Längsfaltung der Hälften gewonnen, etwa 10 Sekunden in der Vagina belassen und unmittelbar nach dem Herausziehen mit der zugehörigen Farbskala verglichen. Bei Versuchen des Autors mit anderen Kleinsäugetern erwies sich diese Methode jedoch als unbrauchbar, da sich die nach LIPKOW

<sup>1</sup> Gewölle, die Herr WALTER und ich (G. N.) am 12. 1. 1966 bei Sitia fanden, enthielten die schon von Kreta bekannten Arten *Crocidura russula* (12), *Rattus rattus* (3), *Mus musculus* (18), *Apodemus sylvaticus* (11), *Apodemus mystacinus* (1) und *Acomys cabirinus* (4 Ex.).

hergestellten Indikatorpapier-Streifen wegen mangelnder Knickfestigkeit nicht oder nur ungenügend in die Vagina einführen ließen. Es wurde daher die folgende Methode entwickelt.

Stecknadeln (für größere Kleinsäuger kräftigere Dekorationsstecknadeln) werden hinter dem Kopf mit synthetischem Kleber (z. B. UHU) benetzt. Dann wird der quergelegte Indikatorpapier-Streifen um die Nadel gelegt, angedrückt und mit einer feinen Schere scharf an der Nadel entlang abgeschnitten, so daß er unmittelbar hinter dem Nadelkopf eine bündig schließende Manschette bildet. Die so entstandene „Indikator-Nadel“ (s. Abbildung) ist absolut knickstabil, läßt sich mit dem glatten Kopf reibungslos in die Vagina einführen (wobei die vorgegebene Streifenbreite = Manschettenlänge von 1 cm ein gutes Einführungsmaß darstellt) und auch so passabel in dieser drehen, daß durchweg eine ausreichende Benetzung erzielt wird. Auf der andern Seite reicht die Stärke der Nadel aus, um nach dem Herausziehen den Verfärbungsgrad der Indikatorpapier-Manschette noch einwandfrei ermitteln zu können. Wie eine Prüfung durch die Firma Merck ergab, hat das Aufkleben auf die Nadel keine Veränderung des Indikatorpapiers zur Folge, so daß einwandfreie pH-Werte erzielt werden.



„Indikator-Nadel“ zur Ermittlung des Scheiden-pH kleiner Säugetiere. Unten aus normaler Stecknadel, oben aus Dekorations-Stecknadel. Vergrößerung 2,6:1, Manschettenlänge = 1 cm.

Die beschriebene Methode ist für die Versuchstiere denkbar schonend, besonders wenn die „Indikator-Nadel“ nach der Einführung nicht festgehalten wird, sondern locker in der Vagina hängt und den unvermeidlichen Eigenbewegungen des Tieres keinen Widerstand bietet. Ihr besonderer Vorteil liegt darin, daß sie auch bei wenig geöffnete Vagina und bei halbwüchsigen Jungtieren anwendbar ist und selbst die kleineren Mikromammalia einer derartigen Untersuchung zugänglich macht.

#### Summary

The author describes a simple method for the determination of the hydrogen ion concentration in the vaginal fluid of small mammals using a pin with a collar of Special Indicator Paper glued behind its head («indicatorpin»).

*Anschrift des Verfassers:* Dr. F. FRANK, 29 Oldenburg, Philosophenweg 16

# Ein weiterer Fund des Steppeniltisses, *Putorius evermanni* Lesson, 1827, aus Böhmen

VON DIETRICH VON KNORRE

Aus dem Zoologischen Institut der Friedrich Schiller Universität Jena

Direktor: Prof. Dr. M. Gersch

Eingang des Ms. 30. 1. 1967

Einen genauen Überblick über die Gesamtverbreitung von *Putorius evermanni* Lesson verdanken wir HEPTNER (1964). Nach seiner Ansicht ist der Steppeniltis als ein Vertreter der asiatischen Steppenfauna zu betrachten, der sein Areal in der Sowjetunion in den letzten Jahren ständig nach Norden und Westen ausweitet. Es scheint danach nur noch eine Frage der Zeit zu sein, wann die Art auch in Deutschland gefunden werden wird.

Die gründlichen Nachforschungen und Überprüfungen auch älterer Sammlungen haben für die Tschechoslowakei jedoch ergeben, daß *Putorius evermanni* bereits vor der letzten Jahrhundertwende in Böhmen nachzuweisen ist. Die tschechischen Autoren vertreten daher die Meinung, daß *Putorius evermanni* als autochthones Element ihrer Säugetierfauna und als postglaziales Steppenrelikt zu betrachten sei (MAZÁK, 1965).

Auf der Suche nach entsprechendem Vergleichsmaterial erhielt ich aus der Sammlung des Zoologischen Museums Berlin einen hellen aus Böhmen stammenden Iltisbalg.<sup>1</sup> Da es sich bei dem vorliegenden Stück um einen bisher unbekanntenen Balg von *Putorius evermanni* handelt, seien hier Einzelheiten mitgeteilt. Der Fundort, laut Etikett *Liboch (Liběchov) Bez. Dauba (Dubá) Böhmen*, liegt etwa 30 km nördlich von Prag. Insgesamt befinden sich in der Sammlung im Zoologischen Museum Berlin 4 Bälge und 5 Schädel aus *Liběchov*, die von Loos im Jahre 1901 gesammelt wurden. Die Tabelle gibt einen Überblick über das vorhandene Material.

## Das im Zoologischen Museum Berlin vorhandene Material aus Liběchov

Nr.	Sammlungs-Nr. Berl. Zool. Mus.	Funddatum	Balg	Schädel	Geschlecht
1	38015	5. 1. 1901	vorhanden	vorhanden, heil	♂
2	38016	?	vorhanden	vorhanden, stark beschädigt	♂
3	38017	?	vorhanden	fehlt	Jungtier
4	?	12. 2. 1901	fehlt	vorhanden, heil	♂
5	?	21. 2. 1901	fehlt	vorhanden, heil	♂
6	23332	18. 3. 1901	vorhanden	vorhanden, stark beschädigt	♂

<sup>1</sup> Frll. Dr. R. ANGERMANN vom Zoologischen Museum Berlin danke ich auch an dieser Stelle für ihre Unterstützung.



Abb. 1. *Putorius eversmanni* Lesson, 1827, aus Liběchov. Sammlungs-Nr. 38015 des Zoolog. Museum, Berlin

Der Balg Nr. 1 zeigt die typische *Putorius-eversmanni*-Zeichnung der bisherigen böhmischen Funde (Abb. 1). Über der dunklen Nasenmarke sind die weißen Wangen durch einen hellen Streifen verbunden. Vordergliedmaßen bis zum Schulter- und Brustbereich dunkel, Hintergliedmaßen bis zum Knie dunkel. Die helle Färbung der Schwanzwurzel ist auf das erste Drittel der Schwanzlänge ausgedehnt.

Am Schädel (Abb. 2) wurden folgende Maße genommen:

Condylbasallänge 64,5 mm, Interorbitalbreite 17 mm, Postorbitalbreite 14,5 mm, Unterkieferlänge 41,4 mm.



Abb. 2. Schädel von *Putorius eversmanni*, Sammlungs-Nr. 38015

Drei weitere Bälge (Nr. 2, 3 und 6) sind von dunkelbrauner Farbe. Die Schwanzwurzeln zeigen nicht die für *Putorius eversmanni* typische Aufhellung. Balg Nr. 3 läßt eine Aufhellung der Flanken- und Bauchgegend erkennen. Es dürfte sich jedoch dabei um die von KRATOCHVIL (1962) beschriebene dritte Stufe des Haarkleides junger Iltisse der Art *Putorius putorius* handeln. Da die Schädel zu den Nummern 2, 3 und 6 zertrümmert sind bzw. fehlen, konnten keine Maße genommen werden.

Die Schädel von Nr. 4 und 5 zeigen nur eine schwache postorbitale Einschnürung. Somit liegen auch bei diesen beiden Exemplaren *Putorius putorius* vor.

Schädelmaße Nr. 4: Condylbasallänge 63,5 mm, Interorbitalbreite 18 mm, Postorbitalbreite 16,5 mm, Unterkieferlänge 39 mm. Schädelmaße Nr. 5: Condylbasallänge 68,5 mm, Interorbitalbreite 18 mm, Postorbitalbreite 16,4 mm, Unterkieferlänge 41 mm. Unter den hier vorliegenden sechs Iltissen aus Liběchov befinden sich demnach ein *Putorius eversmanni* und fünf *Putorius putorius*.

Die Tatsache, daß alle am gleichen Ort erbeutet wurden, entspricht dem von KRATOCHVIL aufgezeichneten Verbreitungsbild, wonach im Gebiet um Prag beide Arten nebeneinander vorkommen.

#### Zusammenfassung

In der Sammlung des Zoologischen Museums Berlin wurde ein Exemplar des Steppeniltis (*Putorius eversmanni* Lesson) gefunden, das neben fünf Iltissen (*Putorius putorius* L.) im Jahre 1901 bei der Ortschaft Liběchov erbeutet wurde.

## Literatur

- HEPTNER, W. G. (1964): Über die morphologischen und geographischen Beziehungen zwischen *Mustela putorius* und *Mustela eversmanni*. Z. Säugetierkunde 29, 321—330.
- KRATOCHVIL, J. (1962): Dve poznámky ke znalostem o tchóri svetlem v ČSSR (Zwei Notizen zur Kenntnis des Steppeniltisses in der Tschechoslowakei) Zoologické Listy — Folia Zoologica, Praha 11, 213—226.
- MAZÁK, V. (1965): Beitrag zur Verbreitung des Steppeniltisses, *Putorius eversmanni* Lesson, 1827 in der Tschechoslowakei. Vest. Československe spol. zool. (Acta Soc. Zool. Boemoslov.) 29, 85—96.

Anschrift des Verfassers: DIETRICH VON KNORRE, X 69 Jena, Zoologisches Institut, Erbertstr. 1

## SCHRIFTENSCHAU

OSCHE, G.: **Die Welt der Parasiten.** Zur Naturgeschichte des Schmarotzertums. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York 1966. VIII, 159 S., 76 Abb. (Verständliche Wissenschaft, Bd. 87). Gzl. 10,— DM.

Ein fesselndes Büchlein über einen außerordentlich fesselnden Gegenstand! Wie im Fluge, aber keineswegs oberflächlich werden die vielen Aspekte des Parasitismus behandelt. Es ist nicht möglich, in diesem kurzen Referat alles zu erwähnen, geschweige denn zu besprechen. Der Begriff Parasit, bei dem man keine scharfe Grenze ziehen kann; die Verbreitung durch das Tierreich von den Einzellern zu den Wirbeltieren; die Anpassung an die Umwelt, in welcher der Stoffwechsel der ursprünglich freilebenden Formen und ihrer freilebenden Entwicklungsstadien unmöglich wäre; die Probleme der Fortpflanzung und Verbreitung mit den äußerst geringen Überlebenseinstellungen der Nachkommen und die Phylogenie sind schon interessante Themen. Besondere Formen des Parasitentums, Anpassung an veränderte Lebensumstände des Wirtes während dessen Leben bzw. in dessen Entwicklung im Lauf der Zeit etc., vertiefen die Einsicht in die wunderliche und endlos variierte Art, auf die tierisches Leben sich entwickeln und behaupten kann. — Es ist ein Büchlein, das jeder Student der Biologie, der Medizin und der Tierheilkunde in den Ferien vor seinem ersten Kolleg in Morphologie und Systematik der Parasitologie lesen sollte, und das jeden fertig Studierenden, der die Parasitologie als ein trockenes Fach befunden haben sollte, auf andere Gedanken bringen wird.

JOH. C. PETERS, Rotterdam

MEHL, SIEGBERT, und KAHMANN, HERMANN: **Kleine Säugetiere der Heimat.** Dargestellt in natürlicher Größe. III. Lieferung (G. Die einheimischen Wühlmäuse, H. Der einheimische Hamster), mit 11 Tafeln von FRANZ MURR. Ehrenwirth Verlag, München 1966. 16,80 DM.

Es ist zu begrüßen, daß Prof. Dr. H. KAHMANN nach dem Tode des ersten Verfassers, Dr. S. MEHL, und nach dem Tode des Zeichners FRANZ MURR, die sehr nützliche Reihe fortgesetzt und beendet hat. Die Namen der Verfasser und des Künstlers bürgen dafür, daß auch diese Lieferung wissenschaftlich verläßlich ist. Die folgenden Arten werden abgebildet und ausführlich besprochen: *Ondatra zibethica*, *Arvicola terrestris*, *Microtus nivalis*, *Microtus oeconomus*, *Microtus arvalis*, *Microtus agrestis*, *Clethrionomys glareolus*, *Pitymys subterraneus* und *Crictus cricetus*. Obwohl Ref. begeistert ist über diese Lieferung, muß er doch mit Bedauern feststellen, daß die Abbildungen verschandelt werden durch einen nicht auf die jeweilige Tafel bezüglichen Text am unteren Rande, der besser auf der Rückseite stehen sollte. Abgesehen davon ist es eine Veröffentlichung, die für den Unterricht, interessierte Laien, Landwirte und Gartenbauer sehr zu empfehlen ist.

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

SAINT GIRONS, M. C., & PETTER, FR.: *Les Rongeurs du Maroc*. Trav. Inst. Scient., 1965. Chérifien — Rabat; (Zool.) no 31, 55 S., 36 Fig., 6 Bildtafeln.

Eines der wichtigsten Mittel, das Studium einer Lokalfauna anzuregen, ist die Veröffentlichung von Bestimmungsbüchern und von biologischen Daten in gut lesbarer Form. Erst dann bildet sich eine Gruppe enthusiastischer Laien und junger Wissenschaftler, die bereit sind, auch bei der weiteren, trockenen wissenschaftlichen Untersuchung mitzuhelfen. Die hier besprochene Veröffentlichung über die Nagetiere von Marokko entspricht den obengenannten Forderungen vollkommen.

Nach einer Einleitung mit einer historischen Übersicht über die Säugetierforschung in Marokko, werden nacheinander behandelt: Fang und Konservierung, das Nehmen von Maßen (mit klaren Zeichnungen), die Herkunft der marokkanischen Nagetierfauna und eine tiergeographische Übersicht über das Land, die allgemeine Biologie der besprochenen Familien (Biotop, Aktivität, Nahrung), eine Bestimmungsliste der vorkommenden Arten, und danach für jede Art eine bündige Beschreibung (mit außergewöhnlich guten Schädelzeichnungen) mit Maßen und weiteren Daten. Die Arbeit wird abgeschlossen mit einem vollständigen Schriftumsverzeichnis und 12 instruktiven Photos von Biotopen und Tieren.

Angesichts des wissenschaftlich vertretbaren Inhaltes, hat dieses Heft — abgesehen von lokaler Bedeutung — großen Wert für jeden Mammalogen, der sich mit Nagetieren befaßt.

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

KÜHN, ALFRED: *Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie*. 2. Aufl., VII +. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York 1965. 591 S., 620 Abb. 58,— DM.

Zehn Jahre nach der ersten Auflage der „Entwicklungsphysiologie“ ist jetzt die zweite Auflage erschienen. In 36 „Vorlesungen“ werden Tatsachen, Forschungsergebnisse und Probleme der Entwicklungsphysiologie in klarer Form vorgetragen. Die Ergebnisse des letzten Jahrzehntes sind in die einzelnen Vorlesungen eingearbeitet. Erweitert dargestellt sind die Erscheinungen über die Regeneration, und auch mit dem Problem „Entwicklungsphysiologie und Evolution“ setzt sich KÜHN auseinander. KÜHN sagt zwar, daß seine „Vorlesungen“ kein Lehrbuch darstellen könnten, aber jedem Biologen, der sich mit entwicklungsphysiologischen Fragen beschäftigt, dürfte dieses Buch eine wertvolle Hilfe sein.

M. RÖHR, Hannover

**Diezels Niederjagd**. 19. Auflage der Originalausgabe, neu bearbeitet von Prof. Dr. DETLEV MÜLLER-USING. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1966. Mit 200 Abb., nach Zeichn. von KARL WAGNER und WILHELM BUDDENBERG und 5 farb. Taf., 372 S., Kunstdruck/Ln. 28,— DM.

DIEZELS Niederjagd ist ein klassisches Werk. Seine neue Auflage wurde wiederum von D. MÜLLER-USING bearbeitet, der es abermals verstand, den Grundcharakter des Werkes zu erhalten, seine innere Verbundenheit zu dieser Jagd in gepflegter Sprache anschaulich werden zu lassen, für diese Art des Waidwerkes zu begeistern und in rechter Form anzuleiten. Naturgeschichte, Waidmannssprache, Jagd und Hege vom Reh bis zu den Krähenvögeln werden in erfahrener, überlegener Weise dargestellt. Kapitel über Jagdkunde, Schußwaffen und Schießkunde beschließen das Werk. Der Säugetierkundler wird mannigfachen Nutzen aus dem Werk ziehen, gleichzeitig aber empfinden, daß noch viele Lücken im Wissen über so alltägliche Tiere, wie den Arten der Niederjagd, zu füllen sind.

W. HERRE, Kiel

**Treizième Rapport 1960—1964**, Institut pour la Recherche Scientifique d'Afrique Centrale (I. R. S. A. C.), 162 S., 15 Schwarz-Weiß-Aufnahmen, 9 Tab. Bukavu 1966.

U. RAHM erstattet Bericht über die Arbeit des I. R. S. A. C. Es ist reizvoll, die Vielseitigkeit der Tätigkeit dieses Institutes anschaulich verfolgen zu können und die aus ihm hervorgegangenen Arbeiten in Kurzreferaten zu studieren. Es wird von den Problemen der Unterernährung dortiger Bevölkerungsgruppen, über epidemische Krankheiten, über botanische, zoologische, anthropologische sowie geophysikalische Arbeiten berichtet. Für den Säugetierkundler ist der Bericht des Service des Vertébrés supérieurs von besonderem Interesse. Das Schriftenverzeichnis gibt sehr nützliche Hinweise für Forscher, die an zentralafrikanischen Problemen arbeiten wollen.

W. HERRE, Kiel



# MAMMALIA DEPICTA

Eine Schriftenreihe, herausgegeben von Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE, Kiel,  
und Prof. Dr. M. RÖHRS, Hannover

Mammalia Depicta stellt eine Monographien-Serie über Säugetiere dar. Sie soll ermöglichen, das verstreute Einzelwissen kritisch zu sichten und in biologischer Schau zusammenfassend darzustellen. Im Geiste moderner Systematik werden ferner Neubearbeitungen über geographische Variabilität und Stammesgeschichte einzelner Säugetierarten oder einander nahe verwandter Formen vorgelegt. Weiterhin wird die Serie Berichte über ökologische Fragen, über das Verhalten und die Soziologie von Säugetieren enthalten, um insbesondere die Erhaltung bedrohter Tierarten und damit auch den Naturschutz zu fördern.

*Als zweites Heft erschien soeben:*

## Der Blaubock

### Hippotragus leucophaeus (Pallas, 1766)

*Eine Dokumentation*

Von Dr. ERNA MOHR, Hamburg

1967 / 81 Seiten mit 53 Abbildungen und 5 Tab. / Kunstdruckpapier / Kartoniert 28,— DM

Mit dieser Veröffentlichung erscheint zum erstenmal eine geschlossene Dokumentation über den Blaubock, die erste vom Menschen ausgerottete afrikanische Großwildart. Diese schöne Antilope wurde von den frühen Kolonisten am Kap als lästiger Nahrungskonkurrent für ihr Vieh betrachtet und so nachhaltig verfolgt, daß ihre Art bereits um 1800 ausgelöscht war.

Später wurde der Blaubock nach dem Ableben der letzten Augenzeugen aus fehlender eigener Anschauung teils als Jugendform, teils als Unterart der weiter nördlich lebenden Pferde- oder Roan-Antilope erklärt. Schon damals zeigte sich der in der Literatur herrschende Mangel an bildlichen Darstellungen nach lebenden oder frischtoten Blauböcken. Die wenigen in Museen bewahrten Blaubock-Reste verminderten sich in der Folge auf vier montierte Stücke, auf ein paar Gehörne und einen Schädel, der erst 1949 wieder bekannt wurde und bisher wissenschaftlich noch nicht bearbeitet worden war.

Diesen unbefriedigenden Zustand zu ändern, ist Aufgabe der vorliegenden Veröffentlichung. Sie zeigt die beiden einzigen Darstellungen, die seinerzeit an Ort und Stelle nach dem Tier skizziert wurden, und ermöglicht somit ein maßgebliches Urteil über die Form der noch vorhandenen vier aufgestellten Blauböcke. Photos aller bis heute erhaltenen körperlichen Reste ergänzen die alten Darstellungen und Beschreibungen und erlauben es, durch Vergleich mit den beiden noch lebenden verwandten Arten — der Pferde- und der Rappen-Antilope — Ähnlichkeiten wie Verschiedenheiten der drei rezenten Hippotragus-Arten herauszuarbeiten und die artliche Selbständigkeit des Blaubocks sicherzustellen. Einem Register der bisher veröffentlichten echten und vermeintlichen Abbildungen des Blaubocks schließt sich ein umfassendes Literaturverzeichnis an.

*Als erstes Heft liegt bereits vor:*

B. NIEVERGELT: Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich. 1966 / 85 Seiten mit 40 Abbild. und 13 Tab. / Kunstdruckpapier / Kart. 18,— DM

*In Vorbereitung sind unter anderem:*

TCHERNOV: Succession of Rodent Faunas During the Later Quaternary of Israel; KURT: Das Sozialverhalten des Rehes, *Capreolus capreolus* L.; BOHLKEN: Die Rinder der Welt, *Bovini*; HERRE: Phylogenie und Systematik der Tylopoda; HEYDEN: Die Ducker, *Cephalophini*; HÜCKINGHAUS: Hasen und Wildkaninchen, *Leporidae*; KUNKEL: Zur Systematik und Biologie der Cavioidae; SANKHALE: The Black Buck, *Boselaphus*; SPIERTZ: Zur Anatomie und Systematik der Gürteltiere, *Dasypodoidea*; WILLERS: Nasenbären.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

# Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

Von Prof. ALFRED SHERWOOD ROMER, Harvard University

Aus dem Amerikanischen übersetzt und bearbeitet von Prof. Dr. H. FRICK  
Mit einem Geleitwort von Prof. Dr. med. D. STARCK

2., neubearb. und erweiter. Aufl. / 1966 / 548 Seiten mit 407 z. T. farbig. Abbild. / Leinen 64,— DM

„Daß dieses Werk keiner dringlichen Empfehlung bedarf, mag schon daraus hervorgehen, daß die 1. deutsche Ausgabe, die auf der gekürzten Fassung der 3. amerikanischen Originalausgabe ‚The Vertebrate Body‘ beruht, kaum sechs Jahre nach ihrem Erscheinen bereits vergriffen war. Das Lehrbuch bringt eine ausführliche und dennoch vor allem das Wesentliche betonende vergleichende Betrachtung der Anatomie der Wirbeltiere, wobei auch Systematik, Paläontologie und Evolution dieser Tiergruppe in angemessener Weise berücksichtigt werden. Gegenüber der deutschen Erstauflage erfuhr die vorliegende Ausgabe in Text und Illustration wesentliche Verbesserungen und Erweiterungen.“

*Naturwissenschaftliche Rundschau*

## Die Wirbeltiere des Kamerungebirges

*Unter besonderer Berücksichtigung des Faunenwechsels in verschiedenen Höhenstufen*

Von Prof. Dr. MARTIN EISENTRAUT, Bonn

1963 / 353 Seiten mit 52 Abbildungen und 79 Tabellen / Leinen 68,— DM

„Jedem Zoologen, der sich mit tiergeographischen, ökologischen und auch systematischen Problemen beschäftigt, sind ‚Lokalfaunen‘ ein unentbehrliches Rüstzeug. Eisentrauts neues Werk ragt aus der Fülle der faunistischen Spezialliteratur in vielerlei Hinsicht weit hervor. In der großangelegten Arbeit wird ein markantes, in sich abgeschlossenes und sowohl vom geographischen als auch vom zoologischen Standpunkt aus hochinteressantes Gebiet behandelt, das Material mehrerer eigener Forschungsreisen sowie reichhaltiges Sammlungsmaterial verwertet und die verstreute, gebietsbezogene Literatur erschöpfend einbezogen.“

*Naturwissenschaftliche Rundschau*

## Die Entwicklung zum Menschen

*Evolution, Abstammung und Vererbung. Ein Abriss*

Von Prof. Dr. THEODOSIUS DOBZHANSKY, Columbia University

Aus dem Amerikanischen übersetzt von H. SCHWANITZ. Herausgegeben und bearbeitet von Prof. Dr. F. SCHWANITZ. 1958 / 407 Seiten mit 215 Abbildungen / Leinen 32,— DM

„Der Verfasser, einer der führenden Genetiker, erweist sich nicht nur als ein überaus vielseitiger Wissenschaftler, dem die speziellen Beispiele aus Botanik, Zoologie und Anthropologie in gleicher Weise zur Verfügung stehen, sondern auch als meisterhafter Künstler der Darstellung. Es handelt sich um ein Werk von hohem wissenschaftlichen Niveau, das klar und überlegen geschrieben ist, so daß selbst schwierige Gedankengänge für jeden, der überhaupt an dem Problem der Entstehung und Entfaltung des Lebens interessiert ist, lesbar und verständlich werden.“

*Ztschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte*

## Principia Genetica

*Grunderkenntnisse und Grundprobleme der Vererbungswissenschaft*

Von Prof. Dr. ALFRED HEILBRONN † und Prof. Dr. CURT KOSSWIG, Hamburg

2., neubearbeitete Auflage / 1966 / 43 Seiten / Kartoniert 5,80 DM

„Das kleine Buch stellt ohne Frage ein Unikum in der biologischen Literatur dar. Sein Inhalt, der das gesamte Gebiet der Genetik umschließt, steht in umgekehrter Beziehung zu seinem Umfang von nur 43 Seiten. Jeder Grundbegriff und jedes Prinzip der Genetik sind in klaren, eindeutigen Thesen formuliert worden, die zu immer wieder neuem Durchdenken ihres Inhalts auffordern. Es ist eine Schrift, die zum theoretischen Arbeitsgebiet eines jeden experimentell tätigen Genetikers gehört und gleichzeitig hervorragend geeignet ist, den Studenten als Repetitorium zu dienen.“

*Sudhoffs Archiv für Geschichte der Medizin und der Naturwissenschaft*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

S-ES-B[erlin]

C 22209 F

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

MUS. COMP. ZOOLOG.  
LIBRARY

SEP 19 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — H. DATHE, Berlin —  
W. HERRE, Kiel — K. HERTER, Berlin — J. KÄLIN †, Frei-  
burg/Schweiz — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZA, Flo-  
renz — H. NACHTSHEIM, Berlin — T. C. S. MORRISON-  
SCOTT, London — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THE-  
NIUS, Wien — W. VERHEYEN, Antwerpen — K. ZIMMER-  
MANN †, Ellenberg

Schriftleitung

E. MOHR, Hamburg — M. RÖHRS, Hannover

32. BAND · HEFT 4

August 1967



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

## Inhalt

Die Tierknochenfunde des fränkischen Reihengraberfeldes in Kleinlangheim, Landkreis Kitzingen. Von J. BOESSNECK und A. VON DEN DRIESCH-KARPF . . . . .	193
Regeneration and Transplantation of Antlers in Deer, Cervidae. By Z. JACZEWSKI . . . . .	215
Zur Kenntnis des 24-Stunden-Rhythmus von <i>Spalax leucodon</i> Nordmann, 1840. Von I. SAVIĆ und M. MIKES . . . . .	233
Vergleichende Analyse der Morphologie und der Anzahl der Chromosomen zwischen verschiedenen Populationen von <i>Spalax leucodon</i> Nordmann, 1840. Von B. SOL-DATOVIĆ, S. ŽIVKOVIĆ, I. SAVIĆ und M. MILOŠEVIĆ . . . . .	238
"New Sighting of Przewalski Horses?" Von J. VOLF . . . . .	245
Über das Graue Langohr, <i>Plecotus austriacus</i> Fischer, 1829, in Brandenburg. Von A. SCHMIDT . . . . .	246
Die Verbreitung des Schimpanse, <i>Pan troglodytes schweinfurthii</i> (Giglioli, 1872) im Sudan. Von D. KOCK . . . . .	250
Schriftenschau . . . . .	255
Bekanntmachungen . . . . .	256

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Anzeiger und Sammelreferate. Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

**Herausgeber und Schriftleiter:** 1966 Dr. Ernst Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder direkt an die Schriftleiter: 1966 Dr. Ernst Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bunteweg 17.

**Manuskripte:** Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Zeichnungen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verfasser das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für eventuelle spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Bärenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

**Copyright:** An Stelle eines Copyrightvertrages stehen die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

**Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks und der photomechanischen Wiedergabe, sind vorbehalten.** Gelehrten-Unternehmern wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Bärenzeitschriften für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen mit Maßgabe des zwischen dem Bärenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Bärenzeitschrift für Photokopiergebühren beim Bärenverein des Deutschen Buchhandels e. V., Frankfurt/Main, Ge. Hirschdamm 17/19, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von 0,30 DM zu verwenden.

**Erscheinungsweise und Bezugspreis:** Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 82,— DM zuzügl. aml. Postgebühr. 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: 12,50 DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung, oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

SEP 19 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

# Die Tierknochenfunde des fränkischen Reihengräberfeldes in Kleinlangheim, Landkreis Kitzingen

Von JOACHIM BOESSNECK und ANGELA VON DEN DRIESCH-KARPF

*Aus dem Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und  
Geschichte der Tiermedizin der Universität München*

*Vorstand: Prof. Dr. Joachim Boessneck*

*Eingang des Ms. 16. 1. 1967*

## Allgemeines

Die Tierknochenfunde aus dem fränkischen Reihengräberfeld in Kleinlangheim sind Tierbeigaben in Gräbern oder selbständige Tierbestattungen in der Nähe von Gräbern. Die Knochen dürften aus dem 6. bis 8. Jahrhundert n. Chr. stammen. Eine genauere Datierung konnte vom Ausgräber, Prof. Dr. Ch. PESCHECK, Würzburg, noch nicht durchgeführt werden. Wir verdanken ihm jedoch die Angaben zur Lage der Skelette in den Gräbern.

Die einzelnen Tiergräber enthielten folgende Skelette bzw. Skeletteile:

### Grab 30

Pferdeskelett ohne Schädel. Auch der Atlas und der Epistropheus fehlen. Die übrigen Wirbel sind in der normalen Zahl, also mit 18 Brust- und 6 Lendenwirbeln vorhanden, aber ebenso wie die Rippen ausnahmslos zerbrochen. Auch die Scapulae und das Becken sind fragmentarisch. Die linke Patella fehlt, die Hufbeine sind beschädigt. Die Epiphysenfugen der Wirbelkörper sind offen. Das Tier war demnach kaum älter als 4 Jahre (LESBRE in ZIETZSCHMANN-KRÖLLING 1955 S. 363). Geschlecht männlich, möglicherweise Wallach.

Das Skelett lag mit angewinkelten Extremitäten in 1,55 × 1 m weiter und 0,80 m tiefer Grube in Nordost-Südwest-Orientierung.

### Grab 75

Pferdeskelett ohne Schädel. Außer dem 1. und den 2. Halswirbel sind alle Wirbel und alle Rippen zerbrochen. Wieder konnten 18 Brust- und 6 Lendenwirbel gezählt werden. Die Scapulae, der linke Humerus, die Beckenknochen und die Hufbeine sind stark beschädigt. Die proximalen Epiphysenfugen von Humerus und Femur, das Tuber olecrani und die distale Epiphyse des Radius sind noch offen. Die Tibia ist proximal im Verwachsen. Das Os femoris ist distal bereits verwachsen, ebenso wie die Tibia, der Calcaneus mit seinem Tuber und die Metapodien. Nach LESBRE (in ZIETZSCHMANN-KRÖLLING 1955 S. 363) war das Tier ungefähr 3<sup>1</sup>/<sub>4</sub> bis 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahre alt. Geschlecht männlich, möglicherweise Wallach.



Abb. 1. Schädelrest eines jungen Widders in Dorsalansicht

*Tabelle 1*  
**Berechnung der Widerristhöhe (WH) der Pferde aus Kleinlangheim**  
 nach KIESEWALTER (1888)

Faktor	Grab 30 ♂ (oder ♂)		Grab 75 ♂ (oder ♂)		Grab 79 ♂		Grab 106 ♂	
	Knochenlänge mm	WH cm	Knochenlänge mm	WH cm	Knochenlänge mm	WH cm	Knochenlänge mm	WH cm
4,871	289,5	141,0	278	135,4	306,5	149,3	294	143,2
3,40	407	138,4	414	140,8	438,5	149,1	421	143,1
4,34	321	139,3	322	139,7	347	150,6	331	143,7
6,41	218	139,7	213,5	136,9	235	150,6	224	143,6
3,51	396	139,0	383,5	134,6	421	147,8	407,5	143,0
4,36	323	140,8	317	138,2	350,5	152,8	329	143,4
5,33	262,5	139,9	257	137,0	284,5	151,6	270	143,9
WH Mittelwerte		139,7		137,5		150,3		143,4

1 vgl. BOESSNECK-CILIGA 1966, S. 148 f. Anm. 3.

*Tabelle 2*  
**Längenverhältnis der Röhrenknochen innerhalb einer Extremität**

Skletteil	Grab 30		Grab 75		Grab 79		Grab 106		Mittelwert
	Größte Länge	%	Größte Länge	%	Größte Länge	%	Größte Länge	%	
Humerus	295	34,4	282	33,4	310	33,7	300	34,0	33,9
Radius	336	39,2	338	40,0	363	39,5	349,5	39,5	39,6
Metacarpus	227	26,4	224	26,6	246	26,8	234	26,5	26,6
Femur	396	38,6	383,5	38,5	421	38,4	407,5	38,9	38,6
Tibia	358	34,9	349,5	35,0	383	34,9	363	34,6	34,9
Metatarsus	272	26,5	264,5	26,5	292,5	26,7	277,5	26,5	26,6

Zur Lage des Skeletts schreibt uns PESCHECK: „In  $1,55 \times 1$  m weiter und 0,80 m tiefer Grube lag etwa Ost-West orientiert ein Pferdeskelett ohne Kopf. Die angewinkelten Beine deuten wohl darauf hin, daß die Beisetzung in der engen Grabgrube noch in körperwarmen Zustande erfolgte.“

Etwa 2,30 m nordöstlich von Grab 75 fanden sich in einer  $0,60 \times 0,60$  m weiten und 0,65 m tiefen Grube Reste eines Rinderschädels, wovon 10 Oberkieferzähne mit mittelgradiger Abkautung geborgen werden konnten. Offenbar sind die Schädelknochen durch ungünstige Boden-

Tabelle 3

## Längenverhältnis der Röhrenknochen auf die Metapodienlänge bezogen

	Grab 50	Grab 75	Grab 79	Grab 106	Mittel
Humerus/Metacarpus	130,0	125,9	126,0	128,2	127,5
Radius/Metacarpus	148,0	150,9	147,6	149,4	148,9
Femur/Metatarsus	145,6	145,0	143,9	146,8	145,3
Tibia/Metatarsus	131,6	132,1	130,9	130,8	131,4
Metatarsus/Metacarpus	119,8	118,1	118,9	118,6	118,9

Tabelle 4

## Die Maße der Pferdeknochen

	Grab 75	Grab 79	Grab 106		
<i>1. Atlas</i>					
Größte Breite der cranialen Gelenkfläche	—	92	(83)		
Größte Breite der caudalen Gelenkfläche	82	(86)	86,5		
Größte Länge von der cranialen zur caudalen Gelenkfläche	87,5	95	97		
Länge des Arcus ventralis, median	34,5	40,5	41,5		
Länge des Arcus dorsalis, median	—	(46)	52,5		
<i>2. Epistropheus</i>					
Größte Länge des Corpus einschließlich des Dens	—	—	142		
Physiologische Länge des Körpers (DUERST 1926, S. 374)	—	—	101		
Größte Länge des Bogens einschließlich der Procc. artt. caudd.	111	(120)	119		
Größte Breite der cranialen Gelenkfläche	80,5	(86)	86,5		
Größte Breite über die Procc. artt. caudd.	—	(62)	62,5		
Kleinste Breite des Wirbels	—	49	46		
Wirbelnummer	3	4	5	6	7
<i>3a. Halswirbel Grab 106</i>					
Länge des Körpers central	92	90	85,5	80	62
Größte Länge des Bogens (DUERST 1926, S. 381)	120	123,5	119	108	89,5
Größte Breite über die Procc. artt. crann.	68	80,5	82,5	82,5	(92)
Größte Breite über die Procc. artt. caudd.	(70)	(70)	74	83	86
Höhe des Wirbelkopfes	35	33,5	36	36	37
Breite des Wirbelkopfes	32,5	33,5	34	33	31,5

Fortsetzung Tabelle 4

Wirbelnummer																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>3b. Brustwirbel</i>																		
Grab 106																		
Länge des Körpers central	50	45	44	44	42	42,5	40	39	39	40	40,5	42	42	43	43,5	44	44	45
Größte Breite an den Procc. transversi	—	(93)	(86)	(76)	72,5	74	71	69,5	—	—	—	(69)	(70)	(72)	70,5	70	65,5	67,5
Höhe des Wirbels i. P.	135	200	—	—	—	—	200	—	—	—	—	134	—	120	(115)	—	121	128
Höhe des Proc. spinalis an der Vorderkante	81	186	—	—	—	—	195	—	—	—	—	91	—	70	(65)	—	66	68,5
Höhe der Facies terminalis cranialis	36	33,5	31	34,5	31	35,5	31,5	30	30	30,5	31	35	34	35	36	37	37	39
Breite der Facies terminalis cranialis	33	32	31	36	39,5	33	36	36	39	37	37	37	36,5	36	37	37,5	39	40,5

verhältnisse zerbröckelt und aufgelöst worden. Unter den Rinderzähnen lagen auch 2 Schweinezähne, ein M<sup>3</sup> superior ohne Usur und ein stark abgeriebener Unterkiefermolar.

**Grab 79**

Pferdeskelett ohne Schädel. Die Wirbel, außer Atlas und Epistropheus, sowie die Rippen sind zerbrochen. Die Zahl der Brust- und Lendenwirbel ist nicht mehr festzustellen. Die Scapulae, das Becken, das linke Os femoris und die vorderen Hufbeine sind beschädigt. Die beiden hinteren Hufbeine fehlen. Adult. Geschlecht männlich, Wallach.

Das Skelett lag in 1,70 × 1 m weiter und 1 m tiefer Grube etwa in Ost-West-Richtung orientiert.

**Grab 88**

Wolfskelett. Der Oberschädel ist beschädigt (s. Abb. 7 bis 9), ebenso beide Scapulae. Es fehlen der rechte Radius, die rechte Ulna, sowie, außer von vorn links, sämtliche Hand- und Fußwurzelknochen, Metapodien und Phalangen. Geschlecht männlich.

Das Skelett lag in 1,60 × 0,60 m weiter und 1 m tiefer Grube in Ost-West-Orientierung.

**Grab 92**

Stark beschädigter Schädel eines jungen Widders (s. Abb. 1). Die 3. Molaren des Ober- und Unterkiefers sowie P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub> und P<sub>4</sub> des Unterkiefers sind im Durchbruch. Das Tier war noch nicht 2-jährig (HABERMEHL 1961, S. 106). Die größte Breite über die Orbitae mißt 103 mm, der Umfang der Hornzapfenbasis links 100, rechts 103 mm, der große Durchmesser an der Basis links 37, rechts 38 mm und der kleine Durchmesser an der Basis links 25 und rechts 26,5 mm.

Der Schädel lag unter den Gräbern 80, 88 und 89 in 1,10 m Tiefe über dem Körpergrab 93.

**Grab 103**

Unvollständiges, schädelehtes Geweih eines Rothirsches. Die Rosenstöcke sind kräftig. Die Rosen haben einen Umfang von ca. 200 mm. Der Umfang der Stange unmittelbar distal der Rose mißt links 170, rechts 168 mm, der Umfang des Rosenstockes links 143, rechts 144 mm. Aus der Altersbestimmungstabelle nach HARKE (HABERMEHL 1961 S. 164 f.) liest sich aus dem Rosenstockdurchmesser — links 45, rechts 44 mm — und der äußeren Rosenstocklänge — links 47 mm — ein Alter von etwa 10 Jahren ab.

Nach den Angaben PESCHECKS muß bei der Ausgrabung auch der Schädel des Hirsches zunächst noch teilerhalten gewesen sein. Er konnte aber offensichtlich nicht geborgen werden. Der Schädel mit dem Geweih stand aufrecht in derselben Grabgrube wie das gestörte Grab 104 in 0,30 bis 1 m Tiefe.

**Grab 106**

Pferdeskelett ohne Schädel. Die Wirbel sind erhalten und konnten vermessen werden (s. Tabelle 4). Es wur-





Abb. 2. Die rechten Radien der Pferde von Kleinlangheim in Dorsalansichten. Von links nach rechts Nr. 79, 106, 30 und 75

den 18 Brust- und 6 Lendenwirbel gezählt. Die Scapulae, das Becken, das Kreuzbein und die Hufbeine sind beschädigt, die Rippen sind zerbrochen. Adult. Geschlecht männlich.

Das Skelett lag in 1,35 × 1,20 m weiter und 1,10 m tiefer Grube in Nordost-Südwestrichtung orientiert. Als Beigaben fanden sich „ein Eisenmesser, 2 eiserne Ringe, 3 eiserne Schnallen,

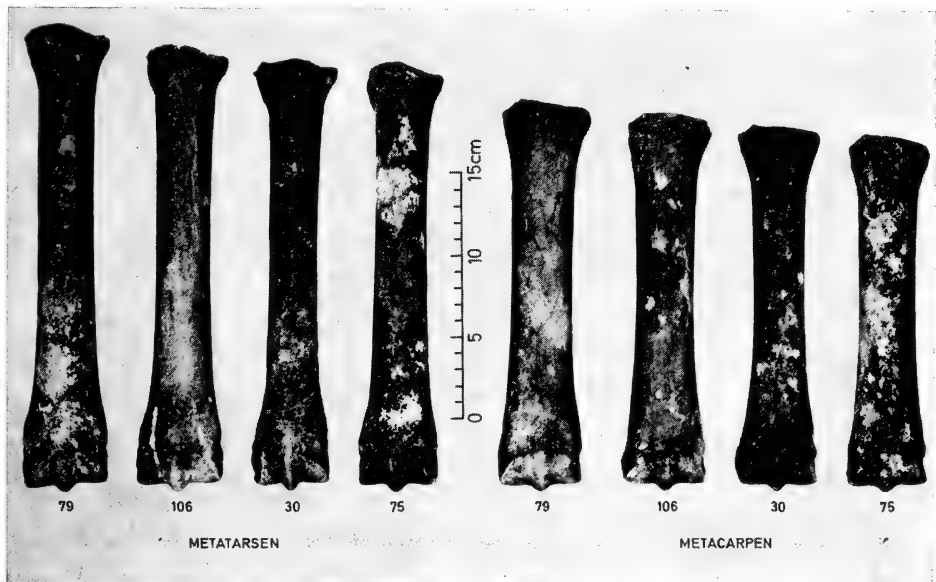


Abb. 3. Rechts die Metacarpen und links die Metatarsen der Pferde von Kleinlangheim in gleicher Reihenfolge wie in Abb. 2 in Dorsalansichten

## Fortsetzung Tabelle 4

Wirbelnummer	1	2	3	4	5	6		
<i>3c. Lendenwirbel Grab 106</i>								
Länge des Körpers central	47	48	47	48,5	48	44,5		
Höhe des Wirbels i. P.	126	130	—	—	—	—		
Höhe des Dornfortsatzes über dem Medullarrohr	70,5	74	—	—	—	—		
Höhe der Facies terminalis cranialis	35	40,5	39	36	34	27,5		
Breite der Facies terminalis cranialis	41	43	45	47,5	56	52		
<i>4. Kreuzbein Grab 106</i>								
Breite der Facies terminalis cranialis	46							
	Grab 30		Grab 75		Grab 79		Grab 106	
	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.
<i>5. Scapula</i>								
Kleinste Länge am Hals	65	—	64,5	—	69	69,5	66	66
Größte Länge des Proc. articularis	94	—	93	—	102	102,5	94	94,5
Länge der Gelenkfläche	57	57	57	57,5	64	64	59	58,5
Breite der Gelenkfläche	48,5	—	46	46,5	52,5	(53)	50,5	(50)
<i>6. Humerus</i>								
Größte Länge	—	295	282	—	310	310	(300)	300
Größte laterale Länge (KIESEWALTER)	290	(289)	278	—	306	306,5	294	294
Länge vom Caput aus	282	282	272	—	298	298	290	290
Größte Breite proximal	—	(94)	86	—	96,5	96,5	(93)	92,5
Größte Breite distal	80	80	80	(78)	84	84	84	84
Breite der Trochlea	73,5	73	73	73	79	79	78	77,5
Kleinste Breite der Diaphyse	35	35	34,5	33,5	36	36	38	37,5
Kleinster Umfang der Diaphyse	135	133	125	125	140	140	140	140
<i>7. Radius und Ulna</i>								
Größte Länge: Radius und Ulna	410	410	416	416	444	444	424	425
Größte Länge lateral: Radius und Ulna (KIESEWALTER)	407	407	414	414	439	438	420,5	421
Größte Länge des Radius	336	336	(338)	338	363	—	348	351
Laterale Länge des Radius	321	321	322	322	347	—	330,5	331
Physiologische Länge des Radius	323	323	325,5	325,5	351	350	332	333
Größte Breite proximal	83	83	83	(82)	87	—	84	83
Gelenkflächenbreite proximal	75	75	73	73	79	—	78	76
Größte Tiefe proximal	47,5	48	47,5	47,5	54	53	46,5	47
Größte Breite distal	73	(73)	75	74	80,5	81	78,5	77,5
Gelenkflächenbreite distal	63	61,5	63,5	64	67	66,5	65	64,5
Größte Tiefe distal	46	46	46,5	(46)	50	50	46	47,5
Kleinste Breite der Diaphyse	38	38	38	37,5	40,5	40,5	41	39,5
Kleinster Umfang der Diaphyse	116	116	110	110	123	123	121	120
Kleinste Tiefe der Diaphyse	29	29	26	26	29,5	30,5	30	30
Index:								
$\frac{\text{Kl. Breite d. Diaphyse} \times 100}{\text{Größte Länge d. Radius}}$	11,3	11,3	11,2	11,1	11,2	—	11,8	11,3
Index:								
$\frac{\text{Kl. Umfang d. Diaphyse} \times 100}{\text{Größte Länge d. Radius}}$	34,5	34,5	32,5	32,5	33,9	—	34,8	34,2

Fortsetzung Tabelle 4

	Grab 30		Grab 75		Grab 79		Grab 106	
	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.
<b>8. Metacarpus</b>								
Größte Länge	227	227	224	223,5	246	246	234	234
Größte Länge lateral	223,5	223	220	219,5	242	242	230	230
Länge lateral (KIESEWALTER)	218	218	213,5	213	235	235	223,5	224,5
Größte Breite proximal	50,5	51	50	49,5	55	54,5	53	53
Größte Tiefe proximal	34	34,5	34,5	34	36	35	36	36
Größte Breite distal	50,5	50,5	49	49	51	51	52,5	52,5
Größte Tiefe distal	34,5	35	35	35,5	40	40	38	38
Kleinste Breite der Diaphyse	31,5	32	34,5	34	37	37	36	36
Kleinster Umfang der Diaphyse	97	97	97	97	105	105	105	105
Index:								
$\frac{\text{Kl. Breite d. Diaphyse} \times 100}{\text{Größte Länge}}$	13,9	14,1	15,4	15,2	15	15	15,4	15,4
Index:								
$\frac{\text{Kl. Umfang d. Diaphyse} \times 100}{\text{Größte Länge}}$	42,7	42,7	43,3	43,4	42,7	42,7	44,9	44,9
<b>9. Becken</b>								
Länge des Acetabulum auf dem Kamm gemessen	64	—	64	64	70	69,5	63	63
Größte Länge des Foramen obturatum	—	—	67	67,5	72	75	—	68
Kleinster Umfang der Darmbeinsäule	108	—	113	113	120	120	114,5	114
Geschlecht	♂		♂		♂		♂	
<b>10. Femur</b>								
Größte Länge	(396)	(396)	383,5	—	—	421	(407)	407,5
Länge vom Caput aus	365	365	353	353	—	385	370	370,5
Größte Breite proximal	114,5	114,5	111	—	—	120	—	120
„Quer“durchmesser des Caput	56,5	57	57	57	62	62	57,5	57,5
Größte Breite distal	(93)	93,5	88,5	88,5	97	97	97	99
Kleinste Breite der Diaphyse	39,5	—	39,5	39,5	—	42,5	40	39,5
Kleinster Umfang der Diaphyse	147	—	145	145	—	160	156	155
<b>11. Patella</b>								
Größte Länge	—	(70)	67	66,5	71	72	69	(69)
Größte Breite	—	67,5	68,5	68,5	—	(70)	69,5	69,5
Tiefe	—	35	36	36	—	38	37,5	38
<b>12. Tibia</b>								
Größte Länge	358	358	349,5	349,5	383	383	363	363
Laterale Länge	(323)	323	317	317	350	351	329	329
Größte Breite proximal	(98)	98	94	94	102,5	—	—	98
Größte Tiefe proximal	85	85	83	83	89	89,5	85	85
Größte Breite distal	72	(72)	72	(71)	76,5	76,5	75,5	75
Größte Tiefe distal	44	44	45	44,5	48	48	47	47
Kleinste Breite der Diaphyse	39	40	41,5	41	41	41	43	43
Kleinster Umfang der Diaphyse	116	117	120	120	121	122	123	123,5
Kleinste Tiefe der Diaphyse	29	29	29,5	29,5	31	31,5	30,5	30
Index:								
$\frac{\text{Kl. Breite d. Diaphyse} \times 100}{\text{Größte Länge}}$	10,9	11,2	11,9	11,7	10,7	10,7	11,8	11,8
Index:								
$\frac{\text{Kl. Umfang d. Diaphyse} \times 100}{\text{Größte Länge}}$	32,4	32,7	34,3	34,3	31,6	31,9	34	34

Fortsetzung Tabelle 4

	Grab 30		Grab 75		Grab 79		Grab 106	
	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.
<i>13. Talus</i>								
Größte Höhe	58	58	58	58	62	62	59	60
Größte Breite	63	64	63	63	62	63	62	63
Breite der distalen Gelenkfläche	52	53	51	51	52	52,5	52	52,5
Länge des medialen Rollkammes	59	(59)	58	58	63,5	63,5	61,5	62,5
<i>14. Calcaneus</i>								
Größte Länge	109	110	110	110	115	115,5	111,5	112,5
<i>15. Metatarsus</i>								
Größte Länge	271	272	264,5	264,5	292	293	277,5	277,5
Größte laterale Länge	267	268	259,5	260	289	289,5	273,5	273,5
Länge lateral (KIESEWALTER)	262	263	257	257	284	284,5	270	269,5
Größte Breite proximal	(51)	53	49	49	53	53,5	51,5	53
Größte Tiefe proximal	44	44	39	39	45	45	44,5	48
Größte Breite distal	49,5	49,5	49	49	52	52	54	53,5
Größte Tiefe distal	37	37	36	36	40,5	41,5	40	40,5
Kleinste Breite der Diaphyse	29,5	29,5	31,5	32,5	33,5	34	32,5	32,5
Kleinste Tiefe der Diaphyse	24	24,5	24	24,5	28	28	26,5	27
Kleinster Umfang der Diaphyse	94	95	100	100	107	107	105	105
Index:								
$\frac{\text{Kl. Breite d. Diaphyse} \times 100}{\text{Größte Länge}}$	10,9	10,8	11,9	12,3	11,5	11,6	11,7	11,7
Index:								
$\frac{\text{Kl. Umfang d. Diaphyse} \times 100}{\text{Größte Länge}}$	34,7	34,9	37,8	37,8	36,6	36,5	37,8	37,8

7 eiserne Beschlagteile, ein Eisenfragment, ein Eisenpfriem, 3 Eisennägel und eine Bronzepingzette.“

Tierbestattungen gibt es schon seit dem Paläolithikum. Sie nehmen im Neolithikum und in der Metallzeit zu (BEHRENS 1964). Pferdeskelette mehrten sich unter den beigesezten Tieren von der Bronzezeit an und nehmen in späterer Zeit eine dominierende Rolle ein. Die Pferde sollen den beigesezten Menschen das Weiterexistieren ermöglichen und werden als Kameraden bestattet. Auch im fränkischen Reihengräberfeld Kleinlangheim wurden vorwiegend Pferdeskelette gefunden. Allen Pferdeskeletten fehlt der Schädel. Diese Beobachtung wurde schon öfters, so zum Beispiel bei den Pferdeskeletten aus dem bajuwarischen Reihengräberfeld von Linz-Zizlau (LADENBAUER-OREL 1960, BÖKÖNYI 1965) und anderen Skelettfunden gemacht (ZENETTI 1934/35, S. 10, DANNHEIMER 1960 S. 335). Man kann annehmen, „daß die abgeschnittenen Köpfe der Pferde zu kultischen Zwecken Verwendung fanden“ (LADENBAUER-OREL 1960 S. 77). Sie wurden auf Pfähle oder Firste gesteckt, wie das ähnlich heute noch regionär zu beobachten ist. Ebenso wie in Linz-Zizlau (BÖKÖNYI 1965), Nové Zámky (MÜLLER 1966) und an anderen Fundorten waren einige der Skelette noch nicht voll adult und die anderen sicher nicht von alten Tieren.

Eine Besonderheit stellt das Wolfskelett dar, das sich in einem der Gräber fand. Wolfbestattungen gibt es sehr selten, und zwar zunächst in paläolithischen Stationen Rußlands (BEHRENS 1964 S. 69). Für neolithisch-frühmetallzeitliche Tiergräber Europas wurde im Schrifttum bis jetzt nur ein Wolfskelett aus einem Glockenbechergräberfeld in Mähren erwähnt (BEHRENS 1964, S. 21, 56, 115). Aus dem frühen Mittelalter dagegen

Fortsetzung Tabelle 4

	Grab 30		Grab 75		Grab 79		Grab 106				
	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.			
<b>16. Phalanx I</b>											
Größte Länge	85	82	85	85,5	81	81	97	93,5	86	82	82
Größte Breite proximal	55	54,5	57	—	56	56	57	57,5	56,5	57,5	57
Gelenkflächenbreite proximal	51	51	51,5	(51,5)	50,5	50,5	51,5	52	53	52,5	53
Tiefe proximal	35,5	37	35	—	38	38	38	41,5	36	36	39
Größte Breite distal	48	49	45	45,5	46	45	50	46,5	48,5	48,5	—
Gelenkflächenbreite distal	43,5	44	43	43	41,5	41,5	47	44,5	46	45,5	—
Kleinste Breite der Diaphyse	34	34	35,5	35,5	35	35	37	38,5	38	37,5	(40)
Längen-Tiefen-Index	41,8	41,2	41,2	—	46,9	46,9	39,2	44,4	41,8	41,8	47,7
vorn oder hinten	ant.	post.	ant.	ant.	post.	post.	ant.	post.	ant.	ant.	post.
<b>17. Phalanx II</b>											
Größte Länge	43,5	43,5	46	45	46,5	46,5	51	50,5	45,5	45,5	—
Größte Breite proximal	53	53	51,5	52	53	53	54,5	53,5	—	54	53,5
Größte Breite distal	47,5	48,5	45	(45)	50	46,5	54	53,5	—	52,5	(48)
Kleinste Breite der Diaphyse	44	44	41	41,5	45	43	47	48	43	46	(47)
Längen-Breiten-Index	110,3	110,3	97,8	95,7	111,1	100	105,9	93,3	115,4	115,4	—
vorn oder hinten	ant.	ant.	post.	post.	ant.	post.	ant.	post.	ant.	ant.	post.
<b>18. Phalanx III</b>											
Länge der Gelenkfläche	23,5	24	24	—	27	—	28	27	—	27	27
Breite der Gelenkfläche	—	49	44,5	—	49	46,5	52	52,5	(47)	49,5	47
Höhe im Bereich des Proc. extensorius	—	37,5	—	—	45	—	—	41	—	38	—
vorn oder hinten	ant.	ant.	post.	post.	ant.	post.	ant.	ant.	post.	ant.	post.

Tabelle 5

## Die Maße der Wolfsknochen

## 1. Oberschädel

1. Totallänge: Vom aboralsten Punkt der Crista occipitalis = Akrokranion — Prosthion	260	
2. Condylbasallänge: Hinterrand der Condylen — Prosthion	243	
3. Basallänge: Basion — Prosthion	232	
4. Basikranialachse: Basion — Sutura zwischen Basi- und Prä-sphenoid = Intersphenoidsutura	63	
5. Basifacialachse: Intersphenoidsutura — Prosthion	170	
6. Hirnschädellänge: Basion — Hinterrand der Nasalia = Nasion	129	
6a. Hirnschädellänge nach KLEINSCHMIDT (1956, Abb. 2): Akrokranion — Stirnmitte	121,5	
7. Gesichtsschädellänge: Nasion — Prosthion	132	
7a. Gesichtsschädellänge nach KLEINSCHMIDT (1956, Abb. 2): Stirnmitte — Prosthion	148	
8. Schnauzenlänge: Vorderrand der Orbitae (median) — Prosthion	108	
9. Gaumenlänge: Aboralster Punkt der Gaumenbeine in der Mediane = Staphylion — Prosthion	122,5	
9a. Gaumenlänge: Vom Medianpunkt der Verbindungslinie zwischen den tiefsten Einschnitten der Choanen — Prosthion	122	
10. Länge des horizontalen Teils der Gaumenbeine entsprechend Nr. 9: Staphylion-oralster Punkt der Sutura palatina in ihrem Schnittpunkt mit der Gaumennaht = Palatinoorale	38	
10a. Länge des horizontalen Teils der Gaumenbeine entsprechend Nr. 9a	36	
11. Basion — Schnittpunkt der Verbindungslinie zwischen den Spitzen der Processus supraorbitales mit der Stirnbeinnaht = Stirnmitte	(118)	
12. Hirnhöhlenlänge: Basion — Siebbein (nach WAGNER 1930, S. 18)	—	
	dext.	sin.
13. Größter Durchmesser der Bulla ossea (nach WAGNER 1930, S. 21)	31,5	31,5
13a. Kleinster Durchmesser der Bulla ossea (nach WAGNER 1930, S. 21)	22,5	22,5
14. Schädelhöhe ohne die Crista occipitalis (nach WAGNER 1930, S. 19f)		53,5
15. Höhe des Hinterhauptdreiecks: Akrokranion — Basion		62
16. Größte Breite des Hinterhauptdreiecks		83
17. Größte Breite über die Condylae occipitales		50,5
18. Breite über den Ohröffnungen		80
19. Schädelenge: Kleinste Breite hinter den Processus supraorbitales = Breite der postorbitalen Einschnürung		43,5
20. Größte Hirnschädelbreite (nach KLEINSCHMIDT 1956, Abb. 2) = Euryon — Euryon		68,5
21. Kleinste Breite zwischen den Orbitae = Breite der interorbitalen Einschnürung		48,5
22. Jochbogenbreite (geschätzt, weil ein Jochbein zerstört ist)	(145)	
23. Größte Gaumenbreite: An den äußeren Alveolarrändern gemessen		79,5
24. Kleinste Gaumenbreite: Hinter den Eckzähnen		46
25. Breite über die Eckzähne		(49)
	dext.	sin.
26. Länge der Backenzahnreihe, Alveolenmaß	86	86,5
27. Länge der Molarreihe, Zahnmaß	27,5	28
28. Länge der Prämolarrreihe, Alveolenmaß	67	67
29. Länge des Reißzahns	27	27
30. Länge der Reißzahnalveole	26	26
31. Breite des Reißzahns ohne den medialen Vorsprung	11	11
32. Länge von M <sub>1</sub>	18	18
33. Breite von M <sub>1</sub>	23	23

## Fortsetzung Tabelle 5

34. Länge von $M_2$	10	10
35. Breite von $M_2$	14	14
36. Größte Breite des Foramen magnum	25	
	dext.	sin.
37. Größte Höhe der Orbitae	35,5	37
38. Index: $\frac{\text{Gesichtsschädellänge (Nr. 7a)} \times 100}{\text{Basallänge}}$		63,8
39. Index: $\frac{\text{Hirnschädellänge (Nr. 6a)} \times 100}{\text{Basallänge}}$		52,4
40. Index: $\frac{\text{Jochbogenbreite} \times 100}{\text{Basallänge}}$		(62,5)

## 2. Unterkiefer

	sin.	dext.
1. Totallänge: Länge vom Processus condyloideus — Infradentale	189,5	189,5
2. Länge vom Processus angularis — Infradentale	192	—
3. Länge vom Einschnitt zwischen dem Processus condyloideus und dem Processus angularis — Infradentale	181,5	181
4. Länge vom Processus condyloideus zum Hinterrand der Alveole des C	165	165
5. Länge vom Einschnitt zwischen dem Processus condyloideus und dem Processus angularis zum Hinterrand der Alveole des C	155	156,5
6. Länge vom Processus angularis zum Hinterrand der Alveole des C	166,5	—
7. Höhe des aufsteigenden Astes: Vom Processus angularis zum höchsten Punkt des Processus coronoideus	78	—
8. Höhe des Körpers hinter $M_1$ : Auf der buccalen Seite gemessen	32	32
9. Höhe des Körpers zwischen $P_2$ und $P_3$ (lateral)	24,5	24
10. Länge vom Hinterrand der Alveole des $M_3$ zum Hinterrand der Alveole des C (medial)	103	103,5
11. Länge der Backenzahnreihe: Vom Vorderrand der Alveole des $P_1$ zum Hinterrand der Alveole des $M_3$	96,5	97
12. Länge vom Vorderrand der Alveole des $P_2$ zum Hinterrand der Alveole des $M_3$	90	90,5
13. Länge der Molarenreihe: Vom Vorderrand der Alveole des $M_1$ zum Hinterrand der Alveole des $M_3$	46	46
14. Länge der Prämolarenreihe: Vom Vorderrand der Alveole des $P_1$ zum Hinterrand der Alveole des $P_4$	52	52,5
15. Länge vom Vorderrand der Alveole des $P_2$ zum Hinterrand der Alveole des $P_4$	45	45,5
16. Länge des Reißzahns: Am Cingulum gemessen	29	29
17. Länge der Reißzahnalveole	28,5	28,5
18. Größte Breite des Reißzahns	11,5	11,5
19. Größte Dicke des Kiefers	14,5	14,5

## 3. Wirbel

## a. Atlas

Größte Breite der cranialen Gelenkfläche	52
Größte Breite der caudalen Gelenkfläche	40
Größte Länge von der cranialen zur caudalen Gelenkfläche	40
Länge des Arcus dorsalis, median	22,5
Größte Breite des Wirbels	103,5
Breite des Wirbelkanals am caudalen Ende	22

## Fortsetzung Tabelle 5

b. <i>Epistropheus</i>					
Größte Länge im Bereich des Körpers, einschließlich des Dens und der Procc. transversi					74,5
Größte Länge im Bereich des Körpers, median, einschließlich des Dens					68,5
Größte Breite der cranialen Gelenkfläche					38,8
Größte Breite der caudalen Gelenkfläche					27
Kleinste Breite des Wirbels					28
Größte Höhe des Wirbels, caudal					49
Wirbelnummer	3	4	5	6	7
c. Halswirbel					
Physiologische Länge des Körpers	36	33,5	31	29,5	26
Größte Länge von den Procc. articulares crann. zu den Procc. articulares caudd.	51,5	52	43	38,5	39,5
Größte Breite über die Processus articulares craniales	36	41,5	41,5	43	42
Größte Breite über die Processus transversi	(62)	—	59,5	—	(63)
Größte Breite über die Processus articulares caudales	39	37,5	40	41	(35)
Größte Breite der Facies terminalis cranialis	21	20	20	19,5	19
Größte Höhe der Facies terminalis cranialis	14	15	16	17	17
Größte Breite der Facies terminalis caudalis	23,5	23	21,5	21	24
Größte Höhe der Facies terminalis caudalis	19	20	20,5	20	19

sind Wolfbestattungen nicht bekannt. Unter den Gründen, die zur Tierbestattung führen, nennt BEHRENS (1964 S. 63) unter anderen auch emotionelle Beweggründe, indem besonders geschätzte oder gefürchtete Tiere bestattet wurden. Vielleicht haben bei der Bestattung des Kleinlangheimer Wolfes derartige Gründe eine Rolle gespielt.

### Die Pferdeskelette (*Equus caballus* Linné)

Wie wir sahen, wurden 4 schädellose Pferdeskelette geborgen: in Grab 30 ein annähernd 4-jähriges, in Grab 75 ein etwa  $3\frac{1}{4}$ - bis  $3\frac{1}{2}$ -jähriges und in den Gräbern 79 und 106 je ein adultes Tier. An den Beckenknochen ließ sich das Geschlecht aller 4 Tiere als männlich bestimmen. Das Os pubis des Skelettes aus Grab 79 (Abb. 4) ist jedoch nahe der Mediane an Stelle des Tuber dorsale leicht eingedellt, wie es als Kastrationsfolge bei Hengsten auftritt. Diese Umwandlung der Beckenform infolge Kastration prägt sich allerdings erst mit der Zeit aus, weshalb wir bei den Skeletten aus den Gräbern 30 und 75 nach der Form des Beckens nicht zu entscheiden wagen, daß sie sicher von Hengsten sind. Nachdem es sich um noch nicht voll ausgewachsene Tiere handelt, kann das Becken noch nicht typisch ausgeprägt sein. Auch in der Größe der Tiere, die im Falle des Skelettes aus Grab 79 die gestellte Diagnose unterstreicht (s. Tab. 1), muß in diesem Alter (noch) kein Unterschied zwischen Hengsten und Wallachen bestehen (vgl. KUNCAITIS 1939 S. 66 ff.).

Die Pferde von Kleinlangheim waren mittelgroß. Verglichen mit anderen spät-völkerwanderungszeitlich-frühmittelalterlichen Pferden aus Mittel- und Nordeuropa



Fortsetzung Tabelle 5

Wirbelnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>d. Brustwirbel</i>													
Physiologische Länge des Körpers	25	23,5	21	22	22	23	23	22	23,5	24	26	27,5	29
Größte Breite über die <i>Processus transversi</i>	(27)	—	(45)	44,5	—	42,5	—	43,5	—	(43)	(44)	—	(38)
Größte Breite über die <i>Facies articulares</i> <i>craniales</i>	36	30	16,5	21	15	14	15,5	15,5	14	16	17	18	16
Größte Breite über die <i>Facies articulares</i> <i>caudales</i>	26	23,5	15,5	17	15	13	13,5	14	15	15,8	17	14,5	14
Größte Breite der <i>Facies terminalis cranialis</i> einschließlich der <i>Facies articulares costales</i>	34	33	27	29,5	26,5	25	25,5	26	25,5	26	28,5	28	29,5
Größte Höhe der <i>Facies terminalis cranialis</i>	17	17	16,5	(16)	17	—	16	17	16,5	16,5	17,5	18	19

fallen die Skelette aus den Gräbern 30, 75 und 106 in den mittleren bis oberen Variationsbereich dieser sächsischen oder fränkischen, merowingischen, thüringischen, alemannischen, bajuwarischen, awarischen, slawisch-awarischen, slawischen, isländischen und Wikingerpferde (vgl. LIEPE 1958 S. 19 mit der Literatur bis 1958, außerdem NOBIS 1960 S. 75 ff, 1962, AMBROS 1963 S. 250 f, BÖKÖNYI 1963 S. 96 ff, 1965, BOLOMEY 1965, BERANOVÁ 1966 mit zahlreichen Hinweisen auf Literatur über die Tierhaltung der Slawen im frühen Mittelalter, MÜLLER 1966). Das kleinste dieser 3 Skelette aus Kleinlangheim ist das aus Grab 75. Es ist das einzige, das ein wenig unter die Mitte des gewöhnlichen Variationsbereichs dieser Pferde fällt (vgl. BÖKÖNYI 1965 S. 11 und 13). Das Tier war aber noch nicht ganz ausgewachsen (s. Abb. 2). Das vierte Skelett von Kleinlangheim, das aus Grab 79, erreicht und bildet mit die obere Grenze des gesamten bisher bekannten Variationsfeldes der spätvölkerwanderungszeitlich-frühmittelalterlichen Pferde. Nur unter den Wikingerpferden fanden sich bisher vereinzelt Tiere gleicher Größe (NOBIS 1962 S. 133 f, 174 ff). Zu der Größe des Skeletts aus Grab 79 paßt die Beobachtung, daß es sich bei dem Pferd um einen ausgewachsenen Wallach handelt. Wenn nicht auch ohne dies – denn die Variationsbreite der besprochenen Pferde ist keineswegs groß (s. u.) – so konnten sich gewiß bei Kastration Pferde innerhalb der Populationen jener Zeit ohne weiteres zu solcher Größe entwickeln.

Die Widerristhöhe, die sich nach der Methode von KIESEWALTER (1888) aus den Röhrenknochen der 4 Skelette berechnet, ist aus Tabelle 1 zu ersehen. Die biologisch bedingten Unsicherheiten derartiger Größenberechnungen sind zur Genüge erörtert worden. Uns will es aber scheinen, daß der Hauptmangel bei der Anwendung der gängigsten Methode, d. h. eben derjenigen von KIESEWALTER, darin liegt, daß bis in die jüngste Zeit hinein immer wieder falsch gemessene Ausgangsstrecken und beim Humerus außerdem falsche Faktoren zur Berechnung verwendet werden (mehr s. BOESSNECK-CILIGA 1966 S. 148 f). Bei formal exakter Anwendung läßt sich als Rahmen für die Reitpferde der Awaren (AMSCHLER 1949, MUSIL 1956, AMBROS 1963,



Fortsetzung Tabelle 5

	dext.	sin.			
Höhe der Darmbeinschaukel (DUERST 1926, S. 443)	61	60,5			
Größte Breite des Beckeneingangs (WAGNER 1930, S. 26)	57				
Größte Höhe des Beckeneingangs (WAGNER 1930, S. 26)	74,5				
Größte Breite im Bereich der Acetabula	95				
Größte Breite im Bereich der Tubera ischiadica	135				
<i>f. Femur</i>					
Größte Länge	247,5	248			
Laterale Länge (nach KOUDELKA 1885, S. 131)	237	237			
Größte Breite proximal	57	57			
Größter Durchmesser des Caputs	25,8	25,8			
Kleinste Breite der Diaphyse	27,5	27,5			
Größte Breite distal	45	45			
<i>g. Tibia</i>					
Größte Länge	240,5	241			
Laterale Länge (nach KOUDELKA 1885, S. 130)	230	230			
Physiologische Länge (WAGNER 1930, S. 25)	230	230			
Größte Breite proximal	50	(50)			
Kleinste Breite der Diaphyse	16,8	16,8			
Größte Breite distal	30,5	30,5			
<i>h. Calcaneus</i>					
Größte Länge	—	60			
	Mc I	Mc II	Mc III	Mc IV	Mc V
<i>i. Ossa metacarpalia, links</i>					
Größte Länge	29,5	85	97	96,7	80,5
Größte Breite proximal	8	9,5	12,5	11	15
Größte Breite distal	7,5	13,5	13	12,5	12,5
Kleinste Breite der Diaphyse	3,8	8,5	8	8	8

BÖKÖNYI 1963, BOLOMEY 1965, MÜLLER 1966) eine Widerristhöhe von wenig über 1,30 m bis annähernd 1,45 m berechnen. Die Pferde der Slawen (Literatur s. BERANOVA 1966) und der Germanen (HILZHEIMER 1912, GEJVALL 1938, DEGERBØL 1948, MÜLLER 1955, NOBIS 1955, 1955 a, 1960, 1962, BOESSNECK 1958 S. 34, 36, 69 f, 149, BÖKÖNYI 1965, BOESSNECK-CILIGA 1966) waren zunächst etwa ebenso groß, nur unter den Wikingerpferden und jetzt in dem Material aus Kleinlangheim wurden Tiere, die 1,50 m Widerristhöhe erreichten, gefunden. Bei diesen Größenangaben ist fraglich, ob sie den Variationsbereich annähernd voll und richtig erfassen. Die verhältnismäßig geringe Variation, die gewöhnlich bei Funden aus Gräberfeldern und insgesamt bei Skelettfunden der Zeit festgestellt wird, kann darauf beruhen, „daß die für die Reiterei benötigten Pferde aus einem größeren Bestand nach bestimmten Gesichtspunkten, vor allem bezüglich ihrer Größe, ausgewählt wurden“ (MÜLLER 1966 S. 207), und tatsächlich stammt die Masse der untersuchten Pferdeknochen von Pferdebestattungen und es waren fast nur männliche Tiere, die bisher zur Untersuchung kamen.

Nachdem wir die Größe der Pferde von Kleinlangheim kennen, soll uns ihre Wachstumsform beschäftigen. Die Längen-Breiten-Indices und die Stärkeindices der wichtigsten Röhrenknochen sind in Tabelle 4 mitenthalten. Die Tiere waren weder von besonders schlankem noch von breitem Wuchs und nehmen somit eine Mittelstellung zwischen Warm- und Kaltblut ein (Abb. 2 und 3). Bezogen auf die anderen spätvölkerwan-

derungszeitlich-frühmittelalterlichen Pferde (s. o.) ordnen sie sich ein. Ob man diese Pferde als „Urkaltblüter“ bezeichnen soll, wie es NOBIS und MÜLLER tun, bleibe dahingestellt. Diese Bezeichnung ließe sich dann nämlich noch erheblich weiter ausdehnen und der Begriff Kaltblut verliert dabei an Prägnanz. Die genannten Pferde entsprechen in ihrer Wuchsform den eisenzeitlichen Pferden Osteuropas (BÖKÖNYI 1964), die ihnen auch in der Größe nahekommen. Die mitteleuropäischen Pferde der Eisenzeit, d. h. die der westlichen Gruppe BÖKÖNYIS (1964), die vor allem durch die Pferde aus der Kel-

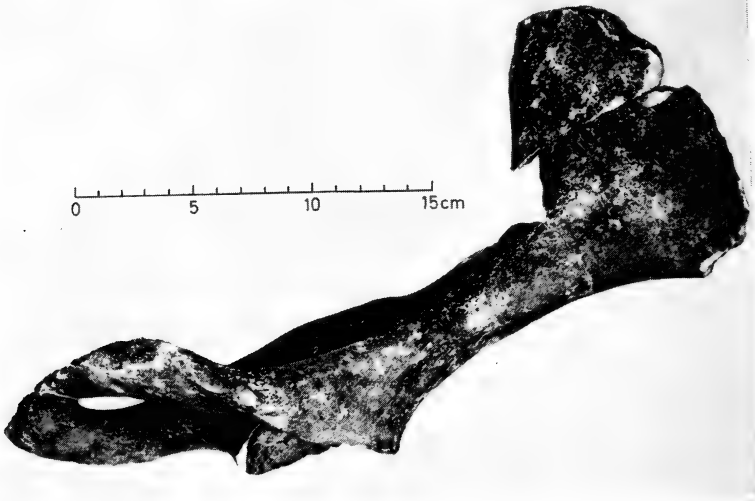


Abb. 4. Becken des Pferdes aus Grab 79 in Kraniomedialansicht

tenstadt Manching vertreten werden (LIEPE 1958, FRANK 1962), sind kleiner und im Mittel ein wenig schlanker (BÖKÖNYI 1964).

In letzter Zeit ist es üblich geworden, das Verhältnis der Länge der Röhrenknochen einer Extremität zueinander zu berechnen sowie das Verhältnis der Knochen des Stylo- und des Zeugopodiums zur Länge des Metapodiums einer Extremität und das Verhältnis der Länge des Metatarsus zum Metacarpus. Man verspricht sich daraus Aufschluß über die Proportionen der Pferde und damit über ihren Typ. NOBIS (1962) hat aber bereits ausgeführt, daß mit diesen Berechnungen zur Differenzierung bisher kaum etwas beigetragen wurde, und solange man undifferenzierte Pferde wie die der vor- und frühgeschichtlichen Zeit Europas und Asiens miteinander vergleicht, wird es wohl auch so bleiben. Wir haben diese Berechnung zur Orientierung dennoch gleichfalls durchgeführt (s. Tab. 2 und 3) und sind, um vergleichbare Ergebnisse zu bekommen, in Übereinstimmung mit den neuesten Arbeiten, die derartige Berechnungen enthalten (MÜLLER 1955, 1966, NOBIS 1962, BÖKÖNYI 1963, 1965), von der größten Länge der verglichenen Knochen ausgegangen, obwohl das für funktionell anatomische Überlegungen, die vielleicht einmal daran geknüpft werden können, sicher nicht ideal ist. Die 4 Skelette von Kleinlangheim stimmen in bezug auf die Proportionierung der Extremitäten bestens überein, d. h. die Zahlen variieren in engen Grenzen. In den Rahmen der anderen Pferde der Zeit ordnen sie sich ein. Am Rande sei bemerkt, daß die Humeri bei diesen Tieren keineswegs „allgemein als relativ kurz zu bezeichnen“ sind, wie es MÜLLER (1966 S. 210) annahm. Der Trugschluß rührt vor allem daher, daß MÜLLER und ebenso die anderen Autoren bei der Berechnung der Widerristhöhe mit einem zu niedrigen

Faktor gerechnet haben, der auf einem Versehen KIESEWALTERS (1888) beruht (s. BOESSNECK-CILIGA 1966 S. 148 f. Anm. 3).<sup>1</sup>

Fassen wir zusammen, was sich über die Größe und die Wuchsform der Pferde von Kleinlangheim ermitteln ließ: Es waren Hengste und mindestens ein Wallach von etwa 1,37 bis 1,50 m Widerristhöhe, wobei das kleinste Tier erst etwa 3<sup>1</sup>/<sub>4</sub>- bis 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub>-jährig und demgemäß noch nicht ganz ausgewachsen war. Sie waren von mittelstarkem Wuchs. Die Proportionen ihres Extremitätenskeletts lassen nicht auf spezialisierte Leistungen schließen.

Die Phalangen der Hinterextremitäten des Pferdes aus Grab 106 weisen pathologisch-anatomische Veränderungen auf. Besonders die Phalangen 1 und 2 der rechten Seite lassen starke Exostosen erkennen. Am Fesselbein liegen die Knochenwucherungen vor allem im dorsomedialen Bereich der distalen Hälfte (Abb. 5a, c, e). Die Neubildungen sind an dieser Stelle etwa pflaumengroß. Die distale Gelenkfläche des Fesselbeins ist aufgeraut und höckerig (Abb. 5e). Undeutlich sind Schliffusuren zu erkennen. Am dazugehörigen Kronbein finden sich proximal und dorsomedial ebensolche Knochenwucherungen (Abb. 5b, d), die zu denen der Phalanx 1 korrespondieren und mit ihnen in Kontakt treten. Auch am Kronbein ist die proximale Gelenkfläche rau (Abb. 5f), stellenweise vertieft und läßt undeutlich Schliffusuren erkennen. Bei diesen Veränderungen handelt es sich um die Folgen einer Arthritis und Periarthritits chronica deformans et ankylopoetica oder Schale des Krongelenks mit Einschränkung der Beweglichkeit des Gelenks (SILBERSIEPE-BERGE 1958 S. 391 ff).

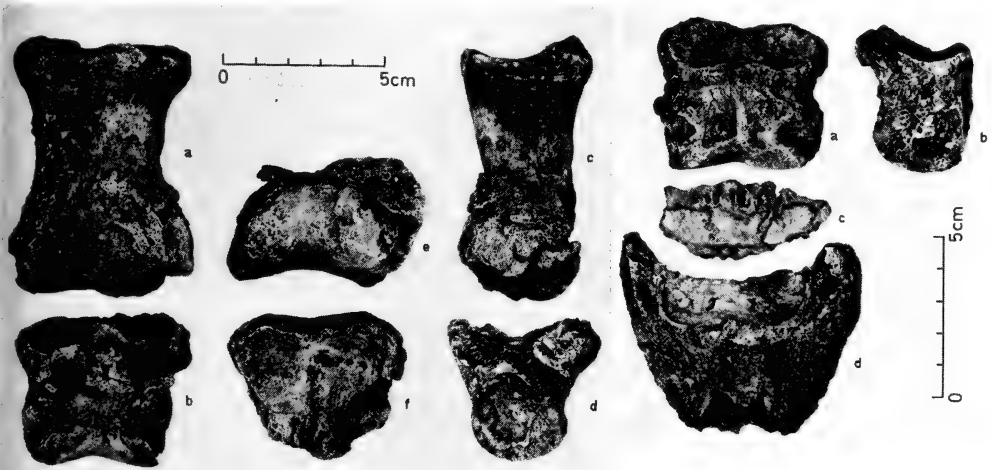


Abb. 5. Fesselbein und Kronbein der rechten Hinterextremität des Pferdes aus Grab 106. a und b Dorsalansichten, c und d Medialansichten, e Fesselbein in Distalansicht, f Kronbein in Proximalansicht

Abb. 6. Kronbein, Strahlbein und Hufbein der linken Hinterextremität des Pferdes aus Grab 106. a Kronbein in Dorsalansicht, b Kronbein in Medialansicht, c Strahlbein in Proximalansicht, d Hufbein in Dorsalansicht

Auch das linke hintere Strahlbein ist verändert. Seine Plantarfläche ist aufgeraut und ausgefressen, die Ränder des Knochens sind perlenartig höckerig, die Gelenkfläche ist uneben und stellenweise rau.

Durch die laterale Hälfte der Gelenkfläche verläuft ein Riß, der auf eine verheilte

<sup>1</sup> Dieser Fehler wirkt sich, wenn auch minimal, selbstverständlich auf die Mittelwerte der für die einzelnen Skelette und Populationen berechneten Widerristhöhen aus und macht im Falle der Arbeit MÜLLERS die Mehrzahl der graphischen Darstellungen wertlos.

Fraktur schließen läßt (Abb. 6c). Der sich anschließende entzündlich-chronische Prozeß hat auch auf das dazugehörige Kron- und das Hufbein übergreifen. Die laterale Hufgelenkfläche der Phalanx 3 weist Unebenheiten auf (Abb. 6d), auf der Facies flexoria und der Gelenkfläche für das Strahlbein sind geringgradige Knochenveränderungen zu erkennen. Die distalen, lateralen und medialen Bandhöcker des Kronbeins sind mit



Abb. 7. Oberschädel des Wolfes in Dorsalansicht



Abb. 8. Oberschädel des Wolfes in Basalansicht

Knochenperlungen übersät (Abb. 6a, b). Am Akropodium der linken Hinterextremität herrschte somit eine chronische Arthritis und Periarthritits des Hufgelenks, bedingt durch eine Fraktur des Strahlbeins. Diese Erkrankung verursachte dem Tier Schmerzen; es ist deshalb nicht unmöglich, daß sich die Schale am rechten Akropodium gebildet haben kann, weil das Pferd den rechten Hinterfuß infolge der Erkrankung am linken Fuß überlastete.

### Das Wolfskelett (*Canis lupus* Linné)

Der Wolfschädel aus Kleinlangheim ist von einem vollausgewachsenen Tier. Er hat eine Condylbasallänge von 243 mm, eine Basallänge von 232 mm und eine Jochbogenbreite von etwa 145 mm. Die weiteren Maße sind der Tabelle 5 zu entnehmen. Verglichen mit den in den Nachkriegsjahren in der Lüneburger Heide erlegten 5 Wolfsrüden ist er etwa gleichgroß wie der Schädel des Wolfes von Wriedel. Der Schädel des Wolfes von Knesebeck ist etwa ebenso lang aber breiter, die drei anderen sind nur wenig kürzer und etwa ebenso breit oder breiter (MOHR 1953, KLEINSCHMIDT 1956, OBOUSSIER 1958 S. 90 ff). Für diese starken Wolfsrüden sind in diesen Arbeiten Unterlagen über Gewicht und Größe veröffentlicht. Der Wolf aus Kleinlangheim muß ein

ähnlich stattliches Tier gewesen sein. Daß es sich gleichfalls um einen Rüden handelt, beweist das Vorliegen des Penisknochens.

Die Größe, wie sie der Wolf von Kleinlangheim aufweist, kann auch von den größten Haushunden wie Deutschen Doggen, Bernhardinern, Neufundländern u. a. erreicht werden (WAGNER 1930 S. 118 f, KLEINSCHMIDT 1956 Tab. 3, STOCKHAUS 1965 S. 245 u. a.). Es muß deshalb zunächst dargelegt werden, warum das Skelett dasjenige eines Wolfes und nicht das eines außergewöhnlich großen Hundes ist:

Der Oberschädel besitzt einen kräftig ausgebildeten Sagittalkamm, der zusammen mit den ebenfalls stark entwickelten Temporalleisten nuchal weit übergreift (Abb. 9). So wirkt der Schädel langgestreckt. Die Profilinie ist im Bereich des Nasenschädels nur leicht eingesattelt, wie es für den Wolf charakteristisch ist. Die Öffnungen der Augenhöhlen sind

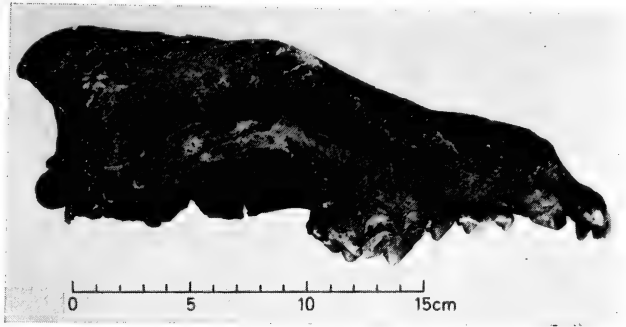


Abb. 9. Oberschädel des Wolfes in Seitenansicht

oval und weisen mehr aufwärts als vorwärts. Haushunde mit gleicher Schädelgröße haben gewöhnlich einen nicht so ausgeprägten Hinterhauptkamm, eine mehr eingesattelte Stirnpartie mit steiler ansteigender Stirn und mehr rundliche weniger aufwärts gerichtete Augenhöhlenöffnungen (vgl. KLEINSCHMIDT 1956 S. 47 ff, HALTENORTH 1958 S. 14 f). Auch im Schädelbild des Wolfes kommen aber Übergänge zur Form großer Haushundschädel vor (OBOUSSIER 1958). Hirnkapsel und Stirnpartie des Kleinlangheimer Wolfes wirken schmal im Vergleich zur Gesamtbreite des Schädels, d. h. die Jochbögen sind stark ausgeprägt (Abb. 7), weil die Temporalmuskulatur stark entwickelt war. Aus der Jochbogenbreite, die wegen der Zerstörung des einen Jochbeins nur geschätzt werden konnte, ergibt sich im Verhältnis zur Basallänge ein Index von 62,5 (s. Tab. 5). Große Hundeschädel haben vom Bernhardiner abgesehen gewöhnlich einen kleineren „Zygomaticindex“ (KLEINSCHMIDT 1956 Tab. 3; auch WAGNER 1930 S. 114 f und 118 f). Die anderen Schädelindices (s. Tab. 5 und KLEINSCHMIDT 1956 Tab. 3) helfen nicht bei der Unterscheidung zwischen Wolf und Hund mit. Der Processus zygomaticus maxillae springt weit und spitz in das Zygomaticum vor, so wie es nach SCHÄME (1922 S. 240) für den Wolf charakteristisch ist. In bezug auf die Backenzähne reicht seine Spitze aber nicht bis zum Hinterrand des  $M_1$ , sondern nur wenig über dessen Mitte hinaus (s. Abb. 9). In dieser Hinsicht bestätigen aber auch manche andere Wolfschädel, die wir kennen, SCHÄME (1922 S. 240 u. Abb. 6) nicht. Der größte und der kleinste Durchmesser der Bulla ossea des Tympanikum (Tab. 5) fallen in den oberen Variationsbereich der von WAGNER (1930 S. 114) für nordische Wölfe angegebenen Maße, unterscheiden sich aber kaum von den Maßen bei großen Hunden (WAGNER 1930 S. 96, 118 f). Unterschiedlich dagegen ist beim Wolf und großen Haushunden die Höhe



Abb. 10. Rechte Unterkieferhälfte des Wolfes in Lateralansicht

der Bulla ossea. Sie wird von WAGNER (1930 S. 114) beim Wolf mit durchschnittlich 12,5 mm angegeben, bei großen Hunden (Deutsche Dogge, Bernhardiner) mit durchschnittlich 9,2 bzw. 9,4 mm (WAGNER 1930, S. 96, 118). Bei dem uns vorliegenden Wolfschädel sind die Bullae ausgebrochen (Abb. 8), so daß ihre Höhe nicht gemessen werden konnte. Nach STOCKHAUS (1965 S. 225 f.) haben große Windhunde Bullamaße, die im Variationsbereich der Wölfe liegen.

Das kräftige Gebiß ist vollständig. Die Schneidezähne beißen scherenartig, wie es für den Wolf typisch ist (STOCKHAUS 1965 S. 221 f.). Es ist mittelgradig abgekaut (Abb. 8). Die Längen der Reißzähne des Ober- und Unterkiefers von 27 bzw. 29 mm übersteigen diejenigen des Haushundes (WAGNER 1930 S. 96 ff, HALTENORTH 1958 S. 14). Der Innenhöcker des P<sub>4</sub> im Oberkiefer (Abb. 8) ist schwach ausgebildet. Beim Haushund ist der Innenhöcker bei dem an sich schwächeren oberen Reißzahn höher und kräftiger (HALTENORTH 1958 S. 14 f, und Abb. 3). Die Canini des Oberkiefers und der linke Eckzahn des Unterkiefers sind abgebrochen. Der rechte Caninus inferior steckt fest in der Alveole, so daß wir seine Länge nicht messen konnten.

Unter den Knochen, die zur Unterscheidung zwischen Wolf und Hund herangezogen werden, ist auch der Penisknochen (POHL 1911, 1928). Bei dem Kleinlangheimer Fund sind die Rinnenränder abgesehen vom Anfangsteil „glatt und nicht nach innen gewölbt“ (POHL 1928 S. 439; s. auch Abb. 12a), so wie es für den Wolf als Unterschied zum Haushund charakteristisch sein soll. Allerdings kommen bei Haushunden Fälle vor, in denen eine Unterscheidung unmöglich ist (vgl. POHL 1928 S. 439 f, LÜTTSCHWAGER 1966 S. 89 f). Die Form variiert erheblich (z. B. auch MOHR 1956 S. 68 f, STEGER 1959 S. 120, 123 ff). Der Penisknochen des Kleinlangheimer Wolfes ist 104,5 mm lang. POHL (1911 S. 137) und LÜTTSCHWAGER (1966 S. 87) geben für Wölfe 10,8 cm an.

Die Rumpf- und Extremitätenknochen des Wolfes von Kleinlangheim lassen keinerlei Epiphysenfugen mehr erkennen, wie es bei dem mittelgradig abgekauten Gebiß



Abb. 11. Röhrenknochen des Wolfes. *a* Humerus in Kaudalansicht, *b* Radius in Dorsalansicht, *c* Ulna in Medialansicht, *d* Femur in Kranialansicht, *e* Tibia in Dorsalansicht



nicht anders zu erwarten ist. Um eine Vorstellung von der Widerristhöhe des Tieres zu bekommen, haben wir die Knochen der linken Vorderextremität in natürlicher Winkelung ausgelegt und gemessen. Werden zu dem Ergebnis einige Zentimeter für die Weichteile hinzugerechnet, ergibt sich eine Widerristhöhe von etwa 75 cm. Eine Berechnung auf Grund der Länge der einzelnen Extremitätenknochen nach KOUDELKA (1885 S. 137) führt etwa zum gleichen Ergebnis. Auch in diesem Falle müssen einige Zentimeter für die Weichteile hinzugerechnet werden. Es fällt auf, daß die Werte für die Knochen des Stylopodiums höher und die für das Zeugopodium niedriger ausfallen. Für den schon erwähnten Wolfsrüden von Knesebeck gibt KLEINSCHMIDT (1956 Tab. 5) eine Widerristhöhe von 70 cm an.

Der Wolf von Rodewald, der leichteste und nach den Schädelmaßen wohl auch kleinste der fünf Wölfe aus Niedersachsen (OBOUSSIER 1958 S. 91) war „vom Schulterblatt bis zur Sohle 77 cm hoch, die Kruppe war 10 cm niedriger“ (TENIUS 1956 S. 128). Der Wolf von Wriedel, dessen Schädel ebenso groß ist wie der des Wolfes von Kleinlangheim, war 86 cm hoch (MOHR 1953 S. 25), ebenso ein 1961 bei Jüterbog erlegter Wolfsrüde (LÜTTSCHWAGER 1962 S. 84). Wie die Höhen gemessen wurden, wird nicht gesagt.

Über den Wolf von Kleinlangheim läßt sich also abschließend sagen, daß es ein Rüde mittleren Alters mit etwa 75 cm Widerristhöhe war.

### Zusammenfassung

Aus Gräbern des Reihengräberfeldes von Kleinlangheim, Landkreis Kitzingen, wurden 4 Pferdeskelette, 1 Wolfskelett, 1 Widderschädel, 1 Hirschgeweih und einige Rinderzähne geborgen.

Die Pferde waren männlichen Geschlechts, darunter mindestens ein Wallach. Ihre Widerristhöhe betrug etwa 1,37 bis 1,50 m. Das kleinste war erst etwa  $3\frac{1}{4}$  bis  $3\frac{1}{2}$  Jahre alt und demgemäß noch nicht ganz ausgewachsen. Ihr Wuchs war mittelstark. Die Proportionen ihres Extremitätenskeletts lassen nicht auf spezialisierte Leistungen schließen.

Der Wolf war ein starker Rüde mittleren Alters. Er hatte eine Widerristhöhe von etwa 75 cm.

Der Widder war noch nicht zwei Jahre alt.

Für den Hirsch ergibt die Altersbestimmung am Geweih ein Alter von etwa 10 Jahren. Die Rinderzähne lassen auf ein Tier mittleren Alters schließen.

Demnach waren, soweit bestimmbar, alle Tiere, deren Skelette oder Schädel gefunden wurden, männlichen Geschlechts.

### Literatur

- AMBROS, C. (1963): Tierknocheninventar des slawisch-awarischen Gräberfeldes in Bernolákovo. (Tschechische u. deutsche Zsfg.). Slovenská Arch. 11—1, 247—256.
- AMSCHLER, J. W. (1949): Ur- und frühgeschichtliche Haustierfunde aus Österreich. Arch. Austriaca 3, Wien.
- BEHRENS, H. (1964): Die neolithisch-frühmetallzeitlichen Tierskelettfunde der Alten Welt. Berlin.
- BERANOVÁ, M. (1966): The Raising of Domestic Animals among Slavs in Early Middle Ages according to Archeological Sources. In: Origine et Débuts des Slaves 6, 153—196, Acad. Tchecoslov. d. Sciences, Prag.
- BÖKÖNYI, S. (1963): Untersuchung der Tierknochenfunde des Gräberfeldes von Bóly-Sziebert-Pusztá. (Ungarische und deutsche Zsfg.). Jan. Pann. Múz. Évkönyve 1963, 91—112.
- (1964): Angaben zur Kenntnis der eisenzeitlichen Pferde in Mittel- und Osteuropa. Acta Arch. Hung. 16, 227—239.
- (1965): Untersuchung der Pferdeskelette des Baierischen Gräberfeldes von Linz-Zizlauer I. Naturk. Jahrb. d. Stadt Linz 1965, 7—20.



Abb. 12. Penisknochen des Wolfes. a Ventralansicht, b Seitenansicht

- BOESSNECK, J. (1958): Zur Entwicklung vor- und frühgeschichtlicher Haus- und Wildtiere Bayerns im Rahmen der gleichzeitigen Tierwelt Mitteleuropas. Studien an vor- und frühgeschichtlichen Tierresten Bayerns 2, München.
- BOESSNECK, J., und CILIGA, T. (1966): Zu den Tierknochenfunden aus der Siedlung der römischen Kaiserzeit auf dem „Erbbriek“ bei Seinstedt, Kreis Wolfenbüttel. In: Neue Ausgrabungen und Forschungen in Niedersachsen 3, 145—179.
- BOLOMEY, A. (1965): Studiul Osteologic al Caluții din Mormintul de Călăret de la Tîrgșor. Stud. Cerc. Antropol. 2, (1), 63—68.
- DANNHEIMER, H. (1960): Bespr. LADENBAUER-OREL, H.: Linz-Zizlau. Das Baierische Gräberfeld an der Traunmündung. Wien—München 1960. In: Bayer. Vorgeschbl. 25, 333—336.
- DEGERBØL, M. (1948): Dyreknoget fra Trelleborg. Nord. Fortidsminder 4, (1), 241—264, 290—292, København.
- DUERST, J. U. (1926): Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. Handb. d. Biol. Arbeitsmethoden Abt. 7, Methoden d. vergl. morph. Forschung H. 2, 125—530. Berlin—Wien.
- FRANK, K. G. (1958): Neue Funde des Pferdes aus dem keltischen Oppidum von Manching. Studien an vor- und frühgeschichtlichen Tierresten Bayerns 13, München.
- GEJVALL, N.-G. (1938): Über ein Pferd aus der schwedischen Wikingerzeit. Arkiv f. Zool. 30 A, 1—16.
- HABERMEHL, K. H. (1961): Die Altersbestimmung bei Haustieren, Pelztieren und beim jagdbaren Wild. Berlin—Hamburg.
- HALTENORTH, TH. (1958): Rasse hunde — Wildhunde. Winter Natwis. Taschenbücher 28, Heidelberg.
- HILZHEIMER, M. (1912): Über ein Pferd der Völkerwanderungszeit. Zool. Anz. 40, 105—117.
- KIESEWALTER, L. (1888): Skelettmessungen an Pferden als Beitrag zur theoretischen Grundlage der Beurteilungslehre des Pferdes. Diss. Leipzig.
- KLEINSCHMIDT, A. (1956): Über das neuere Vorkommen von Wölfen in Niedersachsen (ab 1800 bis heute). In: STEINIGER: Natur und Jagd in Niedersachsen, 38—62, Hildesheim—Hannover.
- KOUDELKA, F. (1885): Das Verhältnis der Ossa longa zur Skeletthöhe bei den Säugetieren. Verh. d. natforsch. Ver. Brünn 24, 27—153.
- KUNCAITIS J. (1939): Versuche einer Monographie des Pferdes von Lithuania. Diss. Bern 1937, Kaunas.
- LADENBAUER-OREL, H. (1960): Linz-Zizlau. Das Baierische Gräberfeld an der Traunmündung. Wien—München.
- LIEPE, H.-U. (1958): Die Pferde des Latène-Oppidums Manching. Studien an vor- und frühgeschichtlichen Tierresten Bayerns 4, München.
- LÜTTSCHWAGER, J. (1962): Erlegung eines Wolfsrüden (*Canis lupus*) April 1961 bei Jüterbog. Säugetierkd. Mitt. 10, 82—84.
- (1966): Über ein Hundeskelett aus einer Römerzeitsiedlung in Heilbronn am Neckar. Säugetierkd. Mitt. 14, 85—91.
- MOHR, E. (1953): Die „letzten“ Wölfe von Niedersachsen. Säugetierkd. Mitt. 1, 22—26.
- (1956): Ungarische Hirtenhunde. Die Neue Brehm-Bücherei Nr. 176. Wittenberg.
- MÜLLER, H. H. (1955): Osteologische Untersuchung der Pferde von Großörner-Molmeck vom Ende des 5. Jh. n. Chr. Wiss. Zeitschr. d. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, Ges. u. Sprachw. Reihe 4, 661—696.
- (1966): Die Pferdeskelettfunde des slawisch-awarischen Gräberfeldes von Nové Zámky. Slovenská Arch. 14, 205—225.
- MUSIL, R. (1956): Das osteologische Material vom Gräberfeld in Žitavská Tůň. Slovenská Arch. 4—1, 155—162.
- NOBIS, G. (1955): Beiträge zur Abstammung und Domestikation des Hauspferdes. Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol. 64, 201—246.
- (1955 a): Die Haustiere von Tofting. In: BANTELMANN, A.: Tofting, eine vorgeschichtliche Warft an der Eidermündung. Offa-Bücher 12, 113—134.
- (1960): Das Hauspferd. In: HERRE, W., NOBIS, G., REQUATE, H., u. SIEWING, G.: Die Haustiere von Haithabu, 73—79, Neumünster.
- (1962): Zur Frühgeschichte der Pferdezucht. Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol., 76, 125—185.
- OBOUSSIER, H. (1958): Zur Kenntnis der Wuchsform von Wolf und Schakal im Vergleich zum Hund. Morph. Jahrb. 99, 65—108.
- POHL, L. (1911): Das Os penis der Carnivoren einschließlich der Pinnipedier. Jenaische Zeitschr. Natwiss. 47, 115—160.
- (1928): Das Os penis als Unterscheidungsmerkmal von *Canis lupus* L. und *Canis familiaris*. Anat. Anz. 64, 437—440.
- SCHÄME, R. (1922): Die Grundformen des Haushundschädels. Jahrb. f. Jagdkunde 6, 209—264.

- SILBERSIEPE, E., und BERGE, E. (1958): Lehrbuch der speziellen Chirurgie für Tierärzte und Studierende. 13. Aufl. Stuttgart 1958.
- STEGE, G. (1959): Penisknochen bei einigen Tierarten. Tierärztl. Umschau 14, 123—125.
- STOCKHAUS, K. (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. Zeitschr. zool. Syst. Evolutionsforschg. 3 (1—2), 157—258.
- TENIUS, K. (1956): Wieder zwei Wölfe in Niedersachsen erlegt! Säugetierkd. Mitt. 4, 127 f.
- WAGNER, K. (1930): Rezente Hunderassen. Eine osteologische Untersuchung. Skrift. utgitt av det Norske Videnskaps-Akad. i Oslo. I. Mat. Nat. Klasse 1929, Nr. 9, Oslo.
- ZENETTI, P. (1934/35): Ausgrabungsergebnisse und Funde von Schretzheim-Dillingen (Oktober 1933 — Dezember 1934). Jahrb. Hist. Ver. Dillingen 47/48, 1—17.
- ZIETZSCHMANN, O., und KRÖLLING, O. (1955): Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere. 2. Aufl. Berlin—Hamburg.

*Anschrift der Verfasser:* Prof. Dr. JOACHIM BOESSNECK und Dr. ANGELA VON DEN DRIESCH-KARPF, Institut für Paleoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München, 8 München 22, Veterinärstraße 13

## Regeneration and Transplantation of Antlers in Deer, Cervidae

By ZBIGNIEW JACZEWSKI

*Department of Experimental Breeding of Animals, Polish Academy of Sciences, Popielno, district Pisz, Poland*

*Eingang des Ms. 16. 1. 1967*

### Introduction

In a previous paper (Z. JACZEWSKI, 1961) the literature concerning antlers has been discussed. In the meantime some new interesting works were published on this subject, which should be mentioned here.

The blood pressure in the pedicle arteries of red deer stags in various seasons of the year was measured (Z. JACZEWSKI, W. ŻUROWSKI, L. ZANIEWSKI 1962, 1965). The neogenesis of hair and skin in antlers has been described (R. E. BILLINGHAM, 1958; R. E. BILLINGHAM, R. MANGOLD, W. K. SILVERS, 1959). The regeneration of antlers in sika deer (*Cervus nippon* Temminck) has been investigated by R. J. GOSS (1961). Nevertheless the conclusion of GOSS, that the greatest morphogenetic potential of the pedicle is concentrated in its lateral region seems doubtful. The pedicle blood vessels run on the lateral side of the pedicle. Extirpation of the lateral half of the pedicle would be connected with serious injury to these vessels. This is perhaps a simpler explanation of GOSS' results. Similar opinion was expressed by A. BUBENIK (1963) and by A. BUBENIK and R. PAVLANSKY (1965). R. J. GOSS investigated the function of skin in the regeneration and growth of antlers (1964), and the role of others factors involved (1963). He examined also the regeneration of antlers in very young Virginia deer (1964 b) and was interested also in theoretical aspects of antler regeneration from the evolutionary point of view (1965).

Problems of regeneration and transplantation of antlers were investigated also by R. PAVLANSKY and A. BUBENIK (1960), A. BUBENIK (1962), A. BUBENIK (1963), A. BUBENIK and R. PAVLANSKY (1965). These authors advanced the hypothesis that growth and regeneration of antlers are regulated by special nervous centres, located perhaps in

the diencephalon. These centres would be informed by sensory nerves of the eventual injury to the antlers. Then these centres would influence by trophic nerve fibres the antlers growth. It is left to the intuition of the reader, what kind of nerve fibres exert this trophic influence. In my opinion such an influence might perhaps be exerted by vasomotor fibres. Unfortunately up till now BUBENIK and PAVLANSKY have not proved the existence of such nervous centres by classical physiological methods.

Several works concerning the biochemistry of antlers have been published. The ash, calcium and phosphorus contents of antlers have been investigated (R. BERNARD, 1963), and the histochemistry of antlers (J. A. MOLELLO, G. P. EPLING, R. DAVIS, 1963). The significance of alkaline phosphatase in antler growth was demonstrated by E. A. GRAHAM et al. (1962), and by R. E. KUHLMAN et al. (1963).

There are also new publications concerning old problems of antler growth. W. ZUROWSKI (1964) raised once more the question of the connection between lesions of legs and the asymmetry of antlers in red deer. The occurrence of antlers in Virginia deer females has been described by A. O. HAUGEN and E. W. MUSTARD (1960), and by J. C. DONALDSON and J. K. DOUTT (1959, 1965). Once more the problem of antler casting by reindeer females was raised (P. C. LENT, 1965). The influence of light on antler growth in roe deer was observed by K. EIBERLE (1965).

The present work is a direct continuation of previous investigations (Z. JACZEWSKI, 1961). It is based for the most part on further observations of red deer stags and fallow deer bucks, described in the previous paper. Nevertheless the further course of these experiments was sometimes very interesting and unexpected and deserves publication. Moreover some new experiments concerning antler regeneration in red deer stags and fallow deer bucks are described.

The experimental animals were located on a fenced farm in several not very big enclosures. Such a situation facilitated the observations.

## The course of the experiments

### I. Red deer stag „Turysta“

Turysta cast his successive antlers in March 1961: the right, operated antler was cast between the 16–17th, the left, normal one between the 17–18th, and the antler, grafted on the frontal bones on the 22nd. The operated antler had 5 points and weighed 1340 g, the normal one had 6 points and weighed 1670 g and the grafted antler had 3 very small points and weighed 50.5 g.

In the next year the right, operated and the left normal antlers were cast between the 25–26th of February, 1962, the grafted antler was cast between the 26–27th. Normal antler 6 points, weight 1430 g, operated one 5 points, weight 1220 g. The grafted antler was not found and its weight is unknown.

Comparison of Turysta's antler weight in successive years (g)

Year	normal	operated	grafted
1956	37	68	6.8
1957	347	355	58.70
1958	703	851	85
1959	1100	800	40
1960	1400	1150	70
1961	1670	1340	50.5
1962	1430	1220	?

Turysta died on 19th October, 1962. His last antlers are on the prepared out skull, their weight is unknown (Fig. 1 and 2). The length of these antlers, and the number of their points indicate, that they are smaller than the previous antlers. The operated antler has only 3 points, and the normal one 4, the grafted antler has none. The operated antler has no brow tine, this being also evidence of regression. The chord-

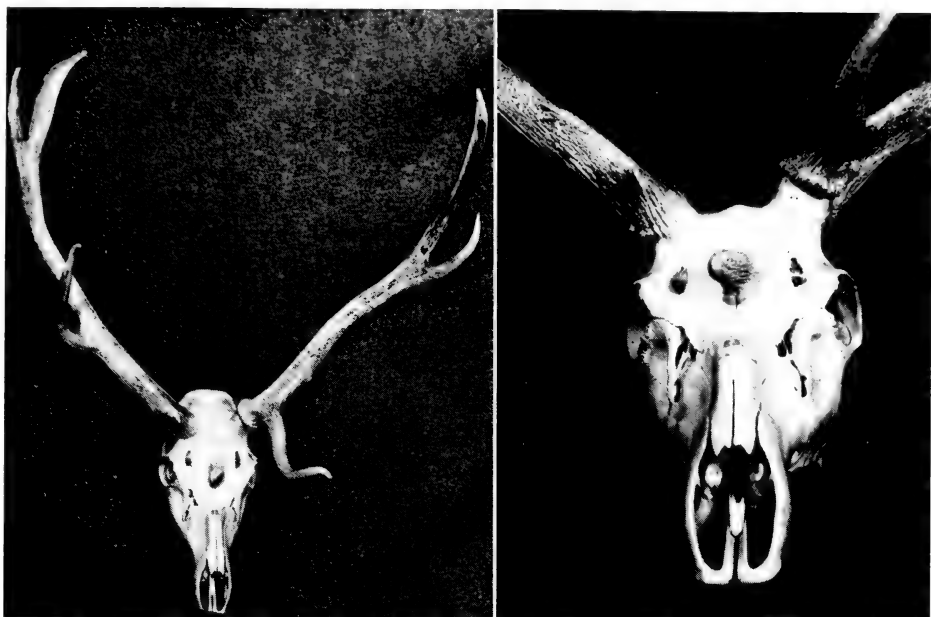


Fig. 1 (left) and Fig. 2 (right). Skull of red deer stag Turysta (Photo B. GAŁKA)

length of the last antlers in comparison to the same length of the foregoing pair is as follows: operated 68 cm—71 cm, normal 70 cm—76 cm. The last grafted antler is 5 cm long.

This comparison is somewhat inaccurate, because, as pointed out in the description, sometimes small pieces of antler tips were broken off and not found. This concerns the operated antler in 1956, 1957, the normal antler in 1959 and the grafted one in 1957. Nevertheless, it may be stated, that during three successive years after the operation the operated antler was heavier than the normal one, in spite of missing brow tine. The brow tine on the operated antler appeared first in 1959 and disappeared in the last set of antlers, which should have been cast in 1963. The weight of the grafted antler shows one peak in 1958 and a second one in 1960.

## II. Red deer stag „Rączy II“

In 1960 Rączy II started the shedding of the velvet on the left normal antler on August 5, and on the right, operated one on August 6, the



Fig. 3. Skull of red deer stag Rączy (Photo Z. WDOWINSKI)



*Fig. 4.* Skull of red deer stag Rączy II. On the right operated antler a weak brow tine can be seen. Also a very small frontal graft is visible.  
(Photo Z. W DOWINSKI)

process ended on August 9 and on August 14, respectively. Operated antler cast March 26, 1961, 4 points, weight 810 g. Normal antler cast March 26–27, 1961, 7 points, weight 980 g.

In the next year the velvet on the normal antler was shed between the 1st and 2nd August, 1961, and on the operated one between the 4th and 8th August, 1961. During the rut, in the night between the 26th and 27th September, 1961, Rączy II broke the fence and ran away from the farm. He was shot in the forest on October 10, and his skull was prepared out (Fig. 3 and 4). The antlers on the skull are bigger than the antlers cast in March, 1961. The normal antler on the skull has 6 points and is 64 cm long (previous one 60 cm long). The operated antler on the skull has 5 points and is 67 cm long (previous one 64 cm long). On the frontal bones, in the place of grafting is an oval protuberance of the following dimensions: 3 cm, 2 cm, 0.75 cm (height).

In this experiment chiselling stimulated the regeneration for two years after the operation. The first pair of antlers was not found, but it is certain, that the operated

antler was bigger than the normal one. The successive weights of the Rączy II antlers are as follows (g):

The characteristic shape of the operated antler persisted till the death of the stag.

Year	normal	operated
1958	?	?
1959	430	470
1960	760	730
1961	980	810

### III. Red deer stag „Lejek“

Lejek died on October 5, 1960, on account of a wound inflicted by another stag. On his skull is only the left, operated antler with five points, two of which are directed to the median side (Fig. 5).

The premature death of the animal made any conclusions as to the possibility of regeneration of the right antler in the next years, and the future development of the left antler impossible.

### IV. Red deer stag „Jasio“

On November 15, 1960 the parietal graft was completely without velvet. This graft was cast on April 11, 1961, weight 12.14 g. Right, operated antler cast April 12–13, 1961, weight 330 g. Left operated antler cast April 13–14, 1961, weight 160 g. The frontal graft was cast as a very small scab (diameter about 1 mm) on April 17th, 1961.

On May 3rd, 1961 the length of the parietal graft was about 3 cm, of both operated antlers about 4 cm, and of the frontal graft about 0.5–1 mm. The velvet shedding on the operated antlers began on August 14, 1961. On the parietal graft the velvet shedding began on August 19, 1961, on that day both operated antlers were almost completely free of velvet.

The parietal graft and the left, operated antler were cast between the 3 and 4th April, 1962. The parietal graft was cast a little earlier, than the left operated antler. The right, operated antler was cast between April 4 and 5th, 1962. The frontal graft was torn off by hand on April 5, 1962, it held very lightly. This manipulation was performed to avoid the search for this small antler after casting. The parietal graft was not found. The weight of the remaining antlers was as follows (g): left, operated – 270, right, operated – 490, frontal graft – 1.32.



Fig. 5. Skull of red deer stag Lejek (Photo R. WOJCIECHOWSKI)



Fig. 6. Red deer stag Jasio. Picture taken on July 25th, 1962 (Photo Z. JACZEWSKI)

In the growth period 1962 unexpectedly the frontal graft began to grow very intensively. On June 10th, 1962, the approximate length of Jasio's antlers was as follows: operated right 30 cm, operated left 20 cm, parietal graft 3–4 cm, frontal graft 20 cm (Fig. 6).

On July 28, 1962, this rapidly growing frontal graft was broken (Fig. 7). The cause of this fracture is unknown, it may have been some kind of mechanical injury. This broken graft hung for a long time pendulously on the surrounding skin. This skin gradually underwent necrosis. On August 11, 1962, there remained only a very narrow strip of this skin, and the graft was torn off. Dimensions of this frontal graft: length in straight line – 302 mm, circumference near the tip – 100 mm, circumference near the base (in the small section deprived of velvet) – 92 mm, smallest circumference – 85 mm, average circumference – 90 mm. This graft was already hard, but still covered with velvet. Its weight was 266.5 g (Fig. 8). It is the largest graft thus far achieved, 97 mm longer and 180.5 g heavier than the largest graft of Turysta.

Jasio began velvet shedding on both operated antlers on August 17, 1962. This process ended on the left antler on August 22, and on the right one on August 24, 1962. From the parietal graft the velvet was shed on August 24, 1962. In the place, where the frontal graft had been, no growth could be observed.

On November 8, 1962, during capturing a part of Jasio's left antler was broken, its weight was 285 g. Parietal graft cast March 26, 1963, weight 760 g. Right operated antler cast March 27, 1963, weight 19.5 g. The remaining part of the left operated antler was torn off by hand on March 29, 1963, its weight was 162.5 g. The total weight of the left operated antler was thus 447.5 g.

In 1963 the frontal graft did not reappear. Both operated antlers grew normally. The parietal graft grew only in the first part of the growth season. Velvet shedding on both operated antlers started on August 22, 1963. Velvet shedding from the parietal graft started around September 1, 1963. Then there was a break in the observations and on September 17, 1963 it was found, that all the antlers were completely free of velvet. Parietal graft cast March 12, 1964, weight 24.9 g. Left, operated antler cast March 13, 1964, weight 447 g. Right, operated antler cast March 14, 1964, weight 834 g.

Velvet shedding in 1964 started on both operated antlers on August 19, and ended around August 27. The velvet shedding on the parietal graft occurred a little later. On October 6, 1964 a part of Jasio's left antler was broken, its weight was 468 g. Parietal graft cast March 19–20, 1965, weight 19.5 g. Both operated antlers were cast between March 20 and 21th, 1965. The right one weighed 1400 g, the left 348.5 + 468 (broken part) = 816.5 g.

Jasio shed the velvet from the right antler almost completely on August 20, 1965. The velvet shedding from the left antler started on August 21, 1965. The velvet shedding from the parietal graft occurred later. On September 25, 1965, all three antlers were completely free of velvet.

The most important data concerning Jasio's antlers are gathered in Table 1. As





Fig. 7. Red deer stag Jasio. Picture taken on August 3rd, 1962. A broken, frontal graft, hanging on the skin and a small parietal graft are visible (Photo Z. JACZEWSKI)

seen, the time of velvet shedding changed very little from year to year. As a rule the velvet shedding from the parietal graft occurred later, than from the operated antlers. It is also interesting, that the parietal graft was mostly cast earlier, than the other antlers. It is an argument proving that the greater weight of an antler does not accelerate the casting.

Very interesting is Jasio's frontal graft. The operation performed in March, 1959, did not cause any perceptible growth neither in 1959, nor in 1960. Slight growth was noted as late as 1961. This graft, after tearing off in April 1962 weighed barely 1.32 g. In the fourth year after the operation (1962) the graft began to grow quickly and in July 1962, attained the largest size and weight of all the hitherto achieved grafts. This phenomenon is difficult to explain. There is but little probability, that the tearing off of this graft by hand could have stimulated its growth in the next season.

#### V. Red deer stag „Dziki“

Dziki cast his left, operated, single antler between April 26 and 27th, 1961, its weight was 150 g. In 1961 he set not only the left, operated antler with 3 points, but also

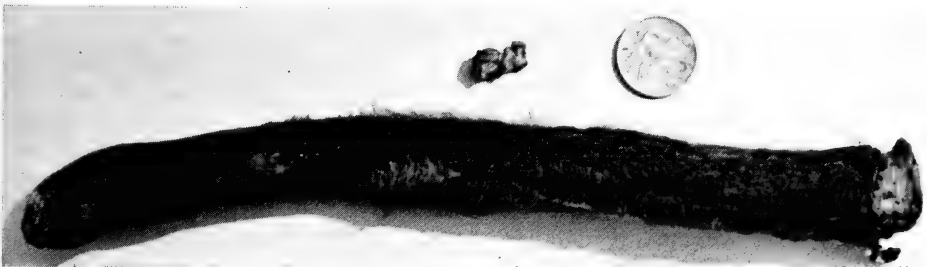


Fig. 8. Frontal graft of Jasio torn off by hand an April 5th, 1962; frontal graft of Jasio broken off on July 28th, 1962. For comparison a Polish 5 zł coin 29 mm in diameter is shown (Photo Z. WADOWSKI)

Table 1  
Red deer stag Jasie, born 1958, operated March 10, 1959

Date of velvet shedding			Date of antler casting or fracture			Weight in g		
Loa	Roa	Pg	Loa	Roa	Pg	Loa	Roa	Pg
Around 12. VIII. 1959 →	—	—	24.—25. IV. 1960	27.—28. IV. 1960	24.—25. IV. 1960	23	63.5	1.02
14.—23. VIII. 1960	16. VIII. 1960 →	?	13.—14. IV. 1961	12.—13. IV. 1961	11. IV. 1961	160	330	12.14 ?
14.—19. VIII. 1961	19. VIII. 1961 →	?	3.—4. IV. 1962	4.—5. IV. 1962	3.—4. IV. 1962	270	490	? 1.32
17.—22. VIII. 1962	17.—24. VIII. 1962	—	29. III. 1963	27. III. 1963	26. III. 1963	447.5	760	19.5 266.5
22. VIII. 1963 →	1. IX. 1963 →	—	13. III. 1964	14. III. 1964	12. III. 1964	447	834	24.9 —
19.—27. VIII. 1964	around 29. VIII. 1964 →	—	20.—21. III. 1965	20.—21. III. 1965	19.—20. III. 1965	816.5	1400	19.5 —
21. VIII. 1965 →	20. VIII. 1965 →	22. VIII. 1965 →	—	—	—	—	—	—

Loa = left operated antler, Roa = right operated antler, Pg = parietal graft, Fg = frontal graft  
The arrows indicate, that only the date of the beginning of velvet shedding is known.

the right operated antler and the very small frontal graft, almost unperceptible in the hair.

Velvet shedding started on the left operated antler on August 14th, and ended on August 19th, 1961. On the right operated antler the velvet shedding started around August 19th, 1961. Both operated antlers were cast on April 10th, 1962. The left one had 3 points and weighed 260 g. The right one weighed 45 g, and had no branches. The very small frontal graft was not found.

In 1962 Dziki set also 3 antlers. The velvet shedding on the left antler started on August 13th, and ended on August 18th, 1962. The velvet shedding on the right antler started on August 18th and ended on August 22nd. Both operated antlers were cast on March 28, 1963. The left one had 3 points (a part of it was broken), and weighed 476 g. The right one had 2 points and weighed 136 g. Frontal graft cast March 29th, 1963, weight 2.16 g.

Velvet shedding in the next year started on the left operated antler on August 9th, 1963 and ended on August 16th. On the right operated antler the velvet shedding started on August 10th, and ended on August 17th. The velvet shedding on the frontal graft started on August 18th and did not end till after August 26th.

Left operated antler cast March 19, 1964, weight 757 g. Right one cast March 21, 1964, weight 234.5 g. The frontal graft was not found.

In 1964 the growth of the frontal graft was not observed. The velvet shedding on the left antler proceeded from August 5th to 17th, and on the right one from August 6th to 10th. Left antler cast March 14—15, 1965, weight 899 g. Right one cast March 19, weight 276 g.

Neither was the growth of the frontal graft observed in 1965. The velvet shedding on the left antler proceeded from August 9th to 21st and on the right one from August 9th to 27th. Right antler cast March 7—8, 1966, weight 599 g. Left antler cast March 9, 1966, weight 985 g.

The most important data concerning the antlers of the stag Dziki are collected in Table 2.

Essential in this experiment is, that the regeneration of the right antler occurred as late as two years after the operation. In the antler-season 1959/60 as well as in 1960/61 Dziki set and cast only a single left antler. The regeneration of the right antler began in the third year after the operation and improved from year to year. The frontal graft in this experiment was very weak. Negative results with grafts are not very important, because there are many factors, which may interfere with graft reception (mechanical injury, infection etc.).

#### VI. Red deer stag „Franuś“

The velvet on both Franuś' antlers began to dry up around July 11th, 1960. On the left, normal antler the velvet was shed almost completely on July 21st, 1960. On that day the shedding on the right, operated antler had just started. On July 25th, 1960, the velvet was shed completely from both beams, and remained only on both brow tines. Franuś died on August 25th, 1960.

In this case also the velvet shedding on the operated antler occurred later than on the normal one.

#### VII. Red deer stag „Miki“

The normal right antler was cast on March 11th, 1961. It had 5 points (brow tine, bez tine, royal tine and crown with 2 points) and weighed 900 g. The left, operated antler was cast on March 12, 1961. It had 4 points (small brow tine, royal tine and crown with 2 points) and weighed 730 g. Miki was destined for an acute experiment and sacrificed on May 22, 1961 (Z. JACZEWSKI, W. ŻUROWSKI, L. ZANIEWSKI, 1962).

#### VIII. Red deer stag „Jurek“

The operated, right antler was cast on March 5th, 1961. It had 4 points (brow tine, 3 points in the crown) and weighed 1161 g. The left normal antler was cast between March 5 and 6th, 1961. It had 5 points (brow tine, royal tine and 3 points in the crown) and weighed 1884 g. Jurek was destined for an acute experiment and sacrificed on May 15, 1961 (Z. JACZEWSKI, W. ŻUROWSKI, L. ZANIEWSKI, 1962).

The comparison of Jurek's antler weight before and after the operation is as follows.

As seen the operation described before (Z. JACZEWSKI, 1961) caused a decrease in antler weight.

Year	Left	Right
1959	1100	1150
1960	1750	1700
	<i>operation</i>	
1961	1884	1161

## IX. Red deer stag „Puchatek“

Puchatek was born in the Zoological Garden in Wrocław in 1960. It was transported to Popielno on December 29, 1960. Operation was performed on March 7, 1961. On the frontal bones a homotransplantation was made from an antler of another stag, also born in 1960. On the parietal bones an autotransplantation was made from Puchatek's own right antler. Hence this operation was similar to those performed on Jasio and Dziki. The difference was, that on one side instead of an autotransplantation, a homotransplantation was made.

An analogical operation was simultaneously performed on another stag, born in 1960. It received as a homograft the left antler of Puchatek. This other stag died almost 48 hours after the operation (in the night between March 8 and 9th, 1961).

The chiselling on the right side of Puchatek's head was more extensive than on the left side, and the right frontal sinus was opened, as verified by introducing a probe. During the operation a chloralhydrate anaesthesia was applied.

In 1961 Puchatek set only one very small left, operated antler. It was cast on April 26, 1962, weight 4.8 g. In 1962 Puchatek set also only one left antler, smaller than in the previous year. This antler was torn off by hand on May 2, 1963, its weight was 1.26 g. In the next year Puchatek set also only one left antler, but distinctly bigger. Velvet shedding occurred from August 31st to September 1st, 1963. This antler was cast on April 19, 1964, weight 131 g. It cannot be excluded that a little earlier tearing off stimulated the growth.

In 1964 Puchatek set not only the left operated antler, but also the very small right operated antler. The velvet shedding on the left antler proceeded from August 16th to 22th, 1964. The velvet shedding on the right antler proceeded from August 26th, to 29th, 1964. The left operated antler cast April 17–18, 1965, weight 426 g. Right, operated antler cast April 22–23, 1965, weight 5.5 g.

Velvet shedding on both antlers in 1965 occurred from August 20th to 24th. Right operated antler cast 6–7 April, 1966, weight 6.25 g. Puchatek struck off himself the left antler on April 7th, 1966, while he was driven to another enclosure. This antler weighed 576 g. Thus, the smaller right antler was cast earlier than the bigger left one.

The most important data concerning the antlers of Puchatek are collected in Table 3. Grafting in this case was without results. In this case it is interesting, that the tearing off of the left antler in 1963 preceded the improvement of its regeneration. It is also interesting that the regeneration of the right antler commenced only in the fourth antler cycle after the operation.



Fig. 9 (left) and Fig. 10 (right). Red deer stag Fernando on February 23rd, 1965 (Photo B. GAŁKA)

### X. Red deer stag „Fernando“

Fernando was born in 1963. Velvet shedding from the tips of his first antlers started on September 14th, 1964. On September 17th, 1964, during experiments consisting in establishing the dosage of succinylcholine chloride in red deer (L. ZANIEWSKI, 1966), Fernando's right antler together with the pedicle was accidentally broken, but remained hanging on the skin (it should be remembered that in the first antler cycle it is difficult to discern the line between the skin and the velvet. This antler did not fall away, but became accreted to the skull in an unnatural position (Fig. 9, 10).

This accreted, right antler was cast between April 18th and 19th, 1965, its weight was 34.5 g. Left, normal antler cast April 19/20, 1965, weight 31.5 g.

In 1965 Fernando set a normal, left antler with 3 points. At the right side in the place of the accretion a small antler with 2 points appeared. One point was directed downwards and the other, smaller one upwards. Moreover, at the site of the fracture a small, single antler regenerated (Fig. 10). Velvet shedding started on both antlers on August 19th, 1965, and ended on the left antler on August 21, 1965. On the right side, at the site of the accretion it also ended on August 21th, 1965. At the site of the fracture the small, regenerated, antler was finally deprived of velvet on August 27, 1965. The „accreted“ antler was cast between 11 and 12th April, 1966, weight 61.6 g. Left, normal antler cast April 12–13, 1966, weight 404 g. The „regenerated“ antler was cast between April 11th and 12th, 1966. It was very small and was not found (Fig. 11).

In 1966 Fernando set the left normal antler with 5 points (brow tine, royal tine and 3 points in the crown). The right „accreted“ antler first grew laterally, and afterwards bent upwards and ended in a 3-pointed crown. The beam of this antler had no points. The „regenerated“ antler was small and without points (Fig. 12, 13).

The velvet shedding on the left antler started on August 9th, 1966 and on the accreted antler on August 11th, 1966. Velvet shedding on the regenerated antler started on August 13th, 1966 and ended on August 24th. The normal and the accreted antlers were then almost completely free of velvet. The remnants of velvet remained only hanging on the crowns tips. These remnants fell off about September 20, 1966.

In this case very interesting is the spontaneous accretion of the broken pedicle and antler to another part of the skull and the ability of producing in this place an antler every year. At the old site, a small antler regenerated, in spite of the fact that, as must be assumed, this place was covered by skin from another part of the frontal

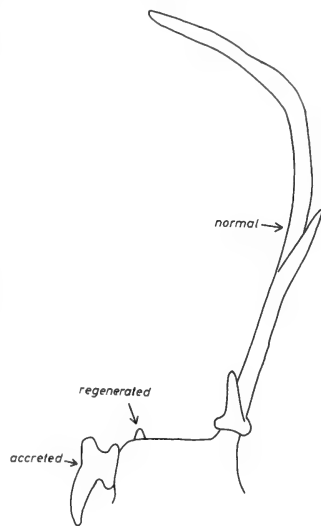


Fig. 10. Diagram of Fernando's antlers after velvet shedding in 1965

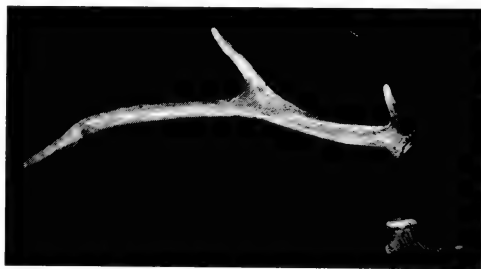


Fig. 11. Normal and accreted antlers of red deer stag Fernando cast in April 1966 (Photo B. GAJKA)



Fig. 12. Red deer stag Fernando. Picture taken on December 9th, 1966 (Photo B. GAŁKA)

region. Such accidents may happen in red deer in the forest and produce unnormal antlers. These anomalies cannot be hereditary and need not be designated for selective shooting.

In this case, it is also interesting, that the normal direction of growth was restored in the third antler cycle.

#### XI (I). Fallow deer buck „Ł-1“

„Ł-1“ died as a result of an accident on January 17, 1961. His skull was prepared out (Fig. 14). The right antler has neither burr nor pedicle and is fixed directly on the skull. Its chord-length is 31 cm. Its brow tine is very small, placed and directed unnormally. The big part of the royal tine and a part of the beam were broken off. The left normal antler is normal in shape. It has a brow tine, royal tine and a big palmation, chord-length 57 cm. On the frontal bones at the site of implantation a roughness can be seen, caused perhaps by irritation of the periosteum.

#### XII (II). Fallow deer buck „Ł-3“

„Ł-3“ died as a result of an accident in December 1960. His skull was prepared out (Fig. 15). The right, operated antler has no pedicle, but is placed a little further from the skull than the operated antler in fallow deer „Ł-1“.



Fig. 13. Red deer stag Fernando. Picture taken on December 9th, 1966 (Photo B. GAŁKA)

It must be assumed, that the level of amputation in fallow deer „Ł-3“ was located a little more distally, than in the fallow deer „Ł-1“. The operated antler of „Ł-3“ has a brow tine and a very small burr. The beams of both his antlers end bluntly as a result of injuries during transportation. The transport took place on July 10th, 1960, and then the antlers were in the stage of growth and the tips of their beams were susceptible to mechanical injury. The right beam is 28 cm, the right



Fig. 14 (left). Skull of fallow deer buck „Ł-1“ — Fig. 15 (right). Skull of fallow deer buck „Ł-3“ (Photos B. GAŁKA)

brow tine 10.5 cm long. The left, normal antler has a beam 24 cm and a brow tine 12 cm in length. The antler grafted on the frontal bones is 3 cm long.

In this case the occurrence of the brow tine on the operated antler is interesting. The brow tine was present every year on the operated antler, with the exception of course of the first antler cycle.

### XIII (III). Fallow deer buck „Ł-5“

„Ł-5“ was born in the spring of 1959. He was transported to Popielno from the Łódź-Zoo on July 10th, 1960. The experimental operation was performed on July 18th, 1960. It proceeded according to the same plan as in the red deer stags Jasio and Dziki. Both antlers were chiselled off and grafted, one on the frontal, and the other on the parietal bones. The left antler was chiselled off as near the skull as possible, and the right one about 1 cm above the skull. Besides, on the left side a narrow opening was made into the frontal sinus. This opening was on the medial side of the surface of chiselling.

The animal bore well the operation. The parietal graft fell off on July 25th, 1960. The frontal graft fell off on August 1st, 1960. On the left side, on the site of chiselling the beginning of growth could be noticed on August 2nd 1960. On the right side, and in the places of grafting growth could not be observed. On September 12th, 1960, the left operated antler was about 2 cm long. On September 15th, its length reached about 4 cm, and on September 19th about 6–7 cm. On October 4th, 1960, the left operated antler was about 10–12 cm long and was covered with pink skin with short and not



Fig. 16. Skull of fallow deer buck „L-5“ (Photo R. WOJCIECHOWSKI)

too abundant hair. On October 20th, the left antler was covered with abundant, thick hair and was about 18 cm long. Velvet shedding took place from October 25th to 29th, 1960. On the right side the chiselled surface remained unchanged all the time. In the places of grafting also no growth could be observed.

„L-5“ died as a result of an accident on January 17, 1961. His skull was prepared out (Fig. 16.). In the places of grafting small rough areas caused by irritation of the periosteum are visible. At the site of amputation of the right antler there is no growth at all, the chiselled surface is about 1.5 cm from the skull. Around this surface there are small rough patches, caused probably by irritation of the periosteum. Only the left operated antler has regenerated well, its length is 18 cm. On the medial side of this antler the course of the perieto-frontal suture is changed and complicated. This is probably due to the healing of the opening into the frontal sinus.

This experiment is interesting, because the chiselling 1 cm above the skull stopped the regeneration of the antler, but deeper chiselling on the level of the skull did not. This also requires further investigation.

## Discussion

It can be assumed, that there are differences in the regenerative abilities of antlers in different species of Cervidae. A. BUBENIK and R. PAVLANSKY in their paper did write (1965, p. 299) “In case of deep injury to the pedicle base the influence of such a trauma is also transferred over to the opposite pedicle and to both the frontal bones, which start to produce exostoses.” This opinion may be correct in relation to roe deer buck, but generalization to other species seems as yet unfounded.

A. BUBENIK and R. PAVLANSKY advanced in their works the hypothesis, that the growth, development and regeneration of antlers is under the control of special nerve centres. „Information about the trauma to a definite zone of the antler is sent over by the sensory pathways into the trophic nerve centers and the trophic response is signalled along efferent nerve fibers“ (1965, p. 300). It is not easy to imagine what kind of efferent nerve fibres were meant by the Czechoslovakian authors. The only hitherto known efferent nerve fibres present in antlers are the vasomotor ones. The vasomotor regulation in antlers is as yet but little explored (Z. JACZEWSKI, W. ZUROWSKI, L. ZANIEWSKI, 1962, 1965).

In one of my works (Z. JACZEWSKI, 1955) I have advanced the theory, that the appearance of antlers in the course of evolution and their phylogenetic development are connected with regeneration. This theory was further developed in one of my further works (Z. JACZEWSKI, 1961). This theory has been later developed by a brilliant argumentation in the papers of R. J. Goss (1964, 1965). It is only a pity, that R. J. Goss did not mention, that this theory, in a certainly less perfect form, had been advanced before him.

The statement of R. J. Goss (1961, p.350), that the greatest morphogenetic poten-



Table 2  
Red deer stag Dziki, born 1958, operated May 25, 1959

Loa	Date of velvet shedding		Date of antler casting or fracture		Weight in g		
	Loa	Roa	Loa	Roa	Loa	Roa	Fg
?	—	—	27.—28. IV. 1960	—	?	—	—
16.—24. VIII. 1960	—	—	26.—27. IV. 1961	—	150	—	—
14.—19. VIII. 1961	19. VIII. 1961 →	?	10. IV. 1962	10. IV. 1962	260	45	?
13.—18. VIII. 1962	18.—22. VIII. 1962	?	28. III. 1963	28. III. 1963	476	136	2.16
9.—16. VIII. 1963	10.—17. VIII. 1963	18. VIII. 1963 →	19. III. 1964	21. III. 1964	757	234.5	?
5.—17. VIII. 1964	6.—10. VIII. 1964	—	14.—15. III. 1965	19. III. 1965	899	276	—
9.—21. VIII. 1965	9.—27. VIII. 1965	—	9. III. 1966	7.—8. III. 1966	985	599	—

Loa = left operated antler, Roa = right operated antler, Fg = frontal graft

The arrows indicate that only the date of the beginning of velvet shedding is known

tial of the pedicle is concentrated in its lateral region seems doubtful. His results can be explained in a simpler way by injury of the blood vessels running on the lateral side of the pedicle. A similar opinion on this problem was expressed also by A. BUBENIK (1963) and by A. BUBENIK and R. PAVLANSKY (1965). However, it should be mentioned, that ligation of the pedicle blood vessels did not check antler growth completely (Z. JACZEWSKI, L. ZANIEWSKI, W. ŻUROWSKI, 1965).

It may be concluded from the experiments described above, that the chiselling off of an antler can sometimes stop its regeneration for a few years, but after a time it starts again. For instance, the red deer stag Dziki during two years after the operation set only the left antler. The regeneration of his right antler started but in the third antler cycle. The size of this right antler increased from year to year and its regeneration gradually improved (Table 2). A similar phenomenon of a few years delayed regeneration occurred in the red deer stag Puchatek. This stag (Table 3) set for 3 successive antler cycles after the operation only the left antler. The right antler appeared in the fourth cycle after the operation. Judging from these results, some ex-

Table 3

## Red deer stag Puchatek, born 1960, operated March 7, 1961

Date of velvet shedding		Date of antler casting		Weight in g	
Loa	Roa	Loa	Roa	Loa	Roa
?	—	26. IV. 1962	—	4.8	—
?	—	2. V. 1963 torn off	—	1.26	—
31. VIII.—1. IX. 1963	—	19. IV. 1964	—	131	—
16.—22. VIII. 1964	26.—29. VIII. 1964	17.—18. IV. 1965	22.—23. IV. 1965	426	5.5
20.—24. VIII. 1965		7. IV. 1966	6.—7. IV. 1966	576	6.25

Loa = left operated antler, Roa = right operated antler

periments of Goss et al. (1964) are rather unconvincing, because he conducted his observations only for one year after the operation, and only in one case for 3 years. To prove the complete abolishment of antler regeneration the observations should be conducted much longer, at least 4 years.

The problem of asynchronical velvet shedding caused by the diselling off of pedicles is discussed in the works of R. J. Goss (1961), A. BUBENIK, R. PAVLANSKY (1965) and Z. JACZEWSKI (1961). J. R. Goss described (1961) one very interesting variant of pedicle amputation (sika deer 38). This amputation was made about one week after the old antlers had been shed — or in other words in the beginning of the growth period. This amputation caused a several weeks difference in the velvet shedding between the normal and the operated antler. In the stag Dziki, described above, the right antler was perhaps damaged more severely, its regeneration was weaker than that of the left antler. The velvet shedding on this right antler occurred as a rule a little later than on the left one. It may be presumed on the basis of this very scanty material, that there are differences in the time of velvet shedding not only between normal and operated antlers, but also between both operated antlers, in dependence on the degree of pedicle damage.

Such relations cannot be observed in respect to the time of antler casting. As seen from the tables and from the description of experiments, sometimes the more damaged, weaker antler was cast earlier than the less damaged, heavier one (e. g. DZIKI in 1966 and PUCHATEK in 1966). Jasio cast his parietal, small graft mostly earlier than the bigger operated antlers.

Stimulation of the left antler growth after the operation was observed in the red deer stag Lejek. In the first antler cycle after the operation Lejek set the left antler with 2 points, and in the second cycle with 5 points. The operated antlers cast by stag Rączy II in the two years after the operation (1958 und 1959) were heavier than the normal antlers cast on the control side. Similarly, the operated antlers cast by stag Turysta were during 3 successive years after the operation heavier than the normal antlers cast on the control side. Stimulation of antler growth after the amputation of the pedicle was described also by A. BUBENIK and R. PAVLANSKY (1955, 1965).

The modification of the red deer antler shape caused by operation persisted mostly over the entire time of observations. The operated antlers increased from year to year in size, produced more points, but the general character of their changed form

remained. This phenomenon was most pronounced in the antlers of Rączy II, Jasio, Dziki and Puchatek.

The regeneration of the operated antler of fallow deer „Ł-1“ was very weak during the 3 successive years after the operation. Afterwards the regeneration improved, but always the operated antler was much weaker than the normal one. The operated antler of the fallow deer „Ł-3“ during 2 successive years after the operation was heavier than the normal one. Moreover, this operated antler, beginning with the second antler cycle, had a normal brow tine. It is difficult to answer, if this difference in regeneration between the fallow deer „Ł-1“ and „Ł-3“ is caused by a difference in the pedicle amputation level. The experiment with fallow deer „Ł-5“ complicated the problem of antler regeneration in fallow deer still more. In fallow deer „Ł-5“ the chiselling on one side was deeper and an opening was made into the frontal sinus. Nevertheless, on that side regeneration ensued. On the other side the pedicle was amputated about 1.5 cm above the skull, but regeneration was checked. These facts require further investigation.

Interesting and also difficult to explain is the course of the frontal graft in red deer stag Jasio. In the first year after the operation it was impossible to observe any perceptible growth at the site of frontal transplantation. In the second and in the third years after the operation a very small growth did occur in that place. But in the fourth year after the operation the frontal graft of Jasio attained the largest size and weight of all the hitherto grafted antlers. This fact can serve as an evidence how little is known about the factors regulating antler growth.

In two cases (Jasio — frontal graft, Puchatek — left operated antler) small antlers were torn off by hand just before casting. This manipulation was performed only to avoid searching for small antlers on the area of the enclosures. In both cases after such interference a great improvement of antler growth followed. This also needs further investigation.

In the case of red deer Fernando the broken antler with the pedicle became accreted to another part of the skull. This new site in the next years began to produce antlers. This phenomenon is similar to the grafting, described above and to the experiment of R. J. Goss, in which the pedicle was grafted on the ear (1964). The „accreted“ antler of Fernando began to grow in normal direction in the third antler cycle. Independently, at the site of fracture a weak regeneration ensued. This is interesting, because, as must be assumed this site was covered by skin from another part of the skull. Such accidents may occur in the forest and perhaps should not be designated for selective shooting, because such anomalies should not be hereditary.

### Résumé

Dix cerfs (*Cervus elaphus* L.) et trois daims (*Cervus dama* L.) ont été soumis à des observations suivies. Une partie des observations décrites constituent la continuation immédiate des expériences mentionnées précédemment (Z. JACZEWSKI, 1961). Il a été établi dans les observations présentes que la régénération de l'excroissance peut être arrêtée pendant les trois cycles consécutifs à l'opération, et que l'excroissance ne peut être régénérée avant le quatrième cycle post-opérationnel. Il arrive aussi que l'opération qui consiste à entailler la base stimule le développement de l'excroissance, qui devient plus grande et plus lourde que l'excroissance de contrôle. Cette stimulation peut même affecter les trois cycles post-opérationnels consécutifs. Dans le cas de l'un des daims, l'entaillage au ciseau à 1,5 cm au-dessus du crâne arrêta la régénération de l'excroissance au cours de l'année suivante.

On a pu obtenir chez l'un des cerfs au cours du quatrième cycle post-opérationnel une greffe frontale, d'une longueur de 302 mm et pesant 266,5 g. Il est intéressant qu'au cours du premier cycle post-opérationnel aucun signe de croissance ne se faisait remarquer à cet endroit, et la greffe apparut d'une manière plus visible seulement au cours du troisième cycle post-opérationnel. Dans un des cas observés, une excroissance cassée avec une partie de sa base repoussa à un autre endroit du crâne.

## Zusammenfassung

Beobachtungen wurden durchgeführt an 10 Rothirschen (*Cervus elaphus* L.) und 3 Damhirschen (*Cervus dama* L.). Ein Teil der beschriebenen Beobachtungen bildet eine unmittelbare Fortsetzung früher besprochener Experimente (Z. JACZEWSKI, 1961). Bei den gegenwärtigen Beobachtungen wurde festgestellt, daß zuweilen die Regeneration des Geweihes während drei aufeinander folgenden Zyklen gehemmt sein kann und das Geweih erst im vierten postoperativen Zyklus regenerieren kann. Es kommt auch vor, daß das Ausmeißeln des Rosenstocks das Wachstum des Geweihes stimuliert und dieses größer und schwerer ausgebildet wird als ein entsprechendes Kontrollgeweih. Solche Stimulierung kann sich selbst auf drei aufeinander folgende postoperative Zyklen erstrecken. In einem Fall hat beim Damhirsch das Abmeißeln des Geweihes etwa 1,5 cm oberhalb des Schädels die Regeneration des Geweihes im nachfolgenden Jahr gehemmt.

Bei einem Rothirsch ist es gelungen, im vierten postoperativen Zyklus ein Stirnbeintransplantat zu erhalten, das 302 mm lang und 266,5 g schwer war. Es ist bemerkenswert, daß hier an dieser Stelle im ersten postoperativen Zyklus überhaupt kein Wachstum zu bemerken war und ein etwas deutlicheres Wachstum erst im dritten postoperativen Zyklus auftrat.

In einem Fall ist spontan ein mit einem Teil des Rosenstocks abgebrochenes Geweih an einer etwas verschobenen Stelle des Schädels angewachsen.

## Literature

- BERNARD, R. (1963): Specific gravity, ash, calcium and phosphorus content of antlers of Cervidae. *Naturalist, Canad.*, **90** (12), 310—322.
- BILLINGHAM, R. E. (1958): A reconsideration of the Phenomenon of Hair Neogenesis, with Particular Reference to the Healing of Cutaneous Wounds in Adult Mammals. *The Biology of Hair Growth*. Academic Press. New York, 451—468.
- BILLINGHAM, R. E., MANGOLD, R., and SILVERS, W. K. (1959): The neogenesis of skin in the antlers of deer. *Annals N. Y. Acad. Sci.* **83**, 491—498.
- BUBENIK, A. B. (1962): Geweihmorphogenese im Lichte der neurohumoralen Forschung. *Symposium theriologicum. Praha*, 59—66.
- (1963): Die Einstangengeweihe. *Zeitschrift f. Jagdwissenschaft* **9** (1), 6—14.
- BUBENIK, A. B., and PAVLANSKY, R. (1965): Trophic Responses to Trauma in Growing Antlers. *Journ. Experim. Zool., Philadelphia*, **159** (3), 289—302.
- DONALDSON, J. C., and DOUTT, J. K. (1965): Antlers in Female White-tailed Deer: a 4-year Study. *J. Wildl. Management*, **29** (4), 699—705.
- DOUTT, J. K., and DONALDSON, J. C. (1959): An antlered doe with possible masculinizing tumor. *J. Mammal.* **40** (2), 230—236.
- EIBERLE, K. (1965): Über den Einfluß der Sonnenscheindauer auf die Gehörn-Entwicklung beim Rehwild. *Schweiz. Z. Forstwesen*, **116** (1), 60—64.
- Goss, R. J. (1961): Experimental Investigations of Morphogenesis in the Growing Antler. *J. Embryol. exp. Morph.* **9** (2), 342—354.
- (1963): The deciduous Nature of Deer Antlers. *Mechanisms of Hard Tissue Destruction*, Publication No. 75 of the American Association for the Advancement of Science, Washington, 339—369.
- (1964): The role of skin in antler regeneration. *Advances in Biology of Skin*. vol. V. Pergamon Press. 194—207.
- (1965): Mammalian Regeneration and its phylogenetic relationships. *Regeneration in Animals and Related Problems*. North-Holl. Publ. Co., Amsterdam, 33—38.
- Goss, R. J., SEVERINGHAUS, C. W., and FREE, S. (1964): Tissue relationships in the development of pedicles and antlers in the Virginia deer. *J. Mammal.* **45** (1), 61—68.
- GRAHAM, E. A., RAINEY, R. KUHLMAN, R. E., HOUGHTON, E. H., and MOYER, C. A. (1962): Biochemical Investigations of Deer Antler Growth. Part. I. Alterations of Deer Blood Chemistry Resulting from Antlerogenesis. *J. Bone and Joint Surg.*, **44-A** (3), 482—488.
- HAUGEN, A. O., and MUSTARD, E. W. (1960): Velvet-antlered pregnant White-tailed doe. *J. Mammal.* **41** (4), 521—523.
- JACZEWSKI, Z. (1955): Regeneration of antlers in Red deer, *Cervus elaphus* L. *Bull. Acad. Polon. Sci.*, **1955**, **3**, 273—278.
- (1961): Observations on the Regeneration and Transplantation of Antlers in Deer, Cervidae. *Folia Biologica* **9** (1), 47—99.
- JACZEWSKI, Z., ZANIEWSKI, L., and ŻUROWSKI, W. (1965): Observations on the circulation in the pedicle arteries of Red deer (*Cervus elaphus* L.). *Transactions of the VIth Congress International Union of Game Biologists, London 1965*, 145—155.
- JACZEWSKI, Z., ŻUROWSKI, W., and ZANIEWSKI, L. (1962): Regulation of blood pressure in the

- growing antlers of Red deer (*Cervus elaphus* L.). *Supplemento alle Ricerche di Zoologica applicata alla Caccia*, Bologna, 4, 115—139.
- KUHLMAN, R. E., RAINEY, R., and O'NEILL, R. (1963): Biochemical Investigations of deer Antler Growth. Part II. Quantitative Microchemical Changes Associated with Antler Bone Formation. *J. Bone and Joint Surg.*, 45-A (2), 345—350.
- LENT, P. C. (1965): Observations on antler shedding by female Barren-ground caribou. *Canad. J. Zool.*, 43 (3), 553—558.
- MOLELLO, J. A., EPLING, G. P., and DAVIS, R. (1963): Histochemistry of the deer antler. *Am. J. Vet. Res.*, 24 (100), 573—579.
- PAVLANSKY, R., and BUBENIK, A. (1955): Von welchem Gewebe geht der eigentliche Reiz zur Geweihentwicklung aus? I. Mitteilung: Ein Versuch der Transplantation eines Geweihzapfens bei einem Damspießer, *Dama dama dama* (Linné, 1758). *Säugetierkundl. Mitt. Stuttgart*, 3, 49—53.
- and — (1960): Von welchem Gewebe geht der eigentliche Reiz zur Geweihentwicklung aus? IV. Mitteilung: Versuche mit Auto- und Homotransplantation des Geweihzapfens. *Säugetierkundl. Mitt. Stuttgart*, 8, 32—37.
- ZANIEWSKI, L. (1966): Zdalne uneruchamianie zwierząt nieudomowionych chlorkiem sukcyntylocholiny z zastowaniem samoczynnej strzykawki. *Biul. III Zjazdu Pol. Tow. Nauk Weter.*, Lublin, 106.
- ZUROWSKI, W. (1964): Wpływ okaleczeń na anormalny rozwój poroża u jeleniowatych. *Biul. Zakadu Hodowli Dośw. Zwierząt PAN*, 4, 121—126.

*Authors's address:* Dr. ZBIGNIEW JACZEWSKI, Department of Experimental Breeding of Animals, Polish Academy of Sciences, Popielno, p-ta Wejsung, district Pisz, Polen

## Zur Kenntnis des 24-Stunden-Rhythmus von *Spalax leucodon* Nordmann, 1840

Von I. SAVIĆ und M. MIKES

*Eingang des Ms. 10. 12. 1966*

Da *Spalax* ein blindes, unterirdisch lebendes Tier ist, ist die Frage nach seiner nyctohemeralen Aktivität in Bezug auf Tag- und Nacht-Periodizität (Licht, Temperatur, Feuchtigkeit, Luftdruck u. a.) besonders interessant. Die bisherigen Kenntnisse über diesen Rhythmus von *Spalax leucodon* sind recht mangelhaft, hauptsächlich descriptiv und widersprechen einander oft.

SAVIĆ (1965) berichtete über Befunde zum 24-Stunden-Rhythmus nach 48stündigen Beobachtungen an mehreren Tierserien unter Laborbedingungen. Abb. 1 erweist, obwohl analytisch gesehen die gewonnenen Ergebnisse eine polyphasische Aktivität zeigen, eine Periode größter Aktivität zwischen 11 und 16 Uhr und eine weniger ausgeprägte in der Nacht zwischen 24 und 3 Uhr. Außerdem wurden auch Unterschiede in der nyctohemeralen Aktivität in den verschiedenen Jahreszeiten festgestellt.

Auch die Befunde an einem adulten ♂, das mit einer Vorrichtung zum Registrieren der Nahrungsaufnahme 7 Tage lang im Freien beobachtet wurde, weisen auf gewisse Perioden stärkerer Aktivität hin.

Ähnliche Ergebnisse in einem künstlichen Gangsystem brachte die Beobachtung durch 7 Tage eines adulten ♀, das ebenfalls mit einer registrierenden Vorrichtung versehen war (Abb. 2, SAVIĆ, 1966).

Diese Ergebnisse von Beobachtungen im Labor wurden durch solche in der Natur ergänzt. Es sei hier berichtet über die nyctohemerale Aktivität einer Population von

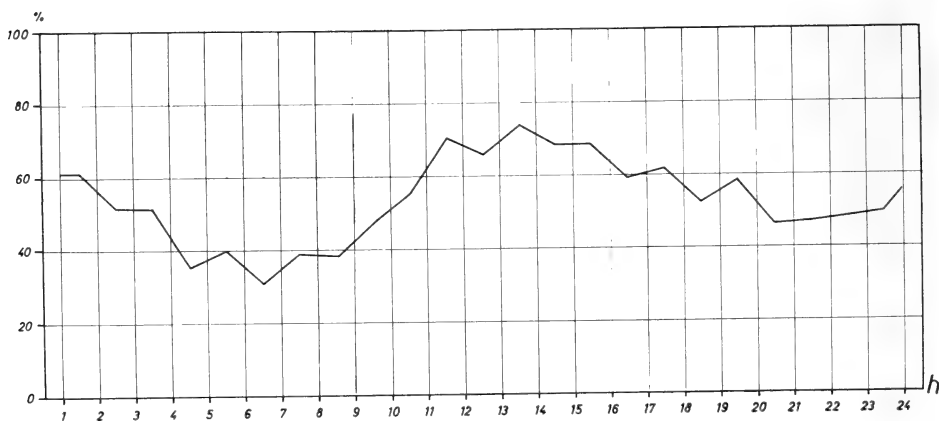


Abb. 1. Die gesamte graphische Darstellung des 24-Stunden-Rhythmus' der Aktivität von 53 Exemplaren der Art *Spalax leucodon*, erhalten durch die Methode kontinuierlicher 48stündiger Beobachtungen im Laboratorium

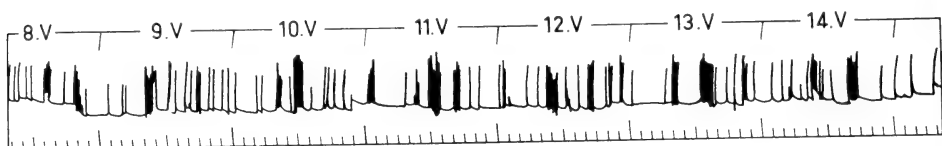


Abb. 2. Aktogramm des siebentägigen 24-Stunden-Rhythmus' der Aktivität eines erwachsenen Weibchens (8. — 15. 5. 1966)

*Spalax leucodon petrovi* und über das Aktivitätsareal im Verlauf von 24 Stunden, beurteilt nach zeitlicher und räumlicher Registrierung der neu aufgeworfenen Erdhügel.

Die Untersuchungen wurden ausgeführt im Gebiet der Deliblater Sandsteppe im Südbanat, das sich auch sonst durch sehr spezifische ökologische Bedingungen auszeichnet. Sein Steppenklima zeigt große tages- und jahreszeitliche Temperatur-Schwankungen bis zu  $60,6^{\circ}\text{C}$ . Durch den Sandboden ist dies Gebiet semiarid; seine Vegetation hat Steppen-Charakter. *Spalax* siedelt hier hauptsächlich in den Steppen-Phytozöosen *Festuceto-Potentilletum arenariae* und *Chrysopogonetum pannonicum*, jedoch auch in der charakteristischen Sand-Phytozönose *Festucetum vaginatae deliblasticum*, in dem

unsere Beobachtungen angestellt wurden (Abb. 3).

Im Lauf von 7 Tagen (vom 29. Mai bis 5. Juni 1966) wurden bei 14 Gangsystemen alle zwei Stunden die neu aufgeworfenen Erdhügel nach Ort und Zeit registriert (Abb. 4) und jedesmal die neuen Hügel eingeebnet. Die so erhaltenen Daten wurden numerisch (Tab. 1) und graphisch (Abb. 5) als  $\%$ -Werte für alle 14 Gangsysteme zu-



Abb. 3. Typische Ansicht der Deliblater Sandsteppe mit der charakteristischen Steppen-Vegetation

sammen aufgetragen. Beide Darstellungen zeigen polyphase Aktivität mit Kulmination zwischen 11 und 13 Uhr und mit zwei weniger intensiven Aktivitätsperioden von 7–9 und von 17–19 Uhr. Das Graphicon zeigt außerdem auch den Temperaturverlauf und die Tageslänge sowie die Zeit für Mondaufgang und Monduntergang.

Die aus Abb. 5 ersichtliche stärkere Aktivität zu gewissen Tagesstunden kann man unter anderem in Verbindung bringen mit der Eroberung einer neuen ökologischen Nische, einer Eroberung, die nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich fortschreitet. Dabei sind Veränderungen im Raubtier-Beute-Schema, sowie verändertes Regime von Temperatur und Feuchtigkeit in der neueroberten Nische zweifellos von besonderer Bedeutung.

Widersprüchliche Angaben über den 24-Stunden-Rhythmus dieser Art bei verschiedenen Autoren sind zum Teil auf Nichtbeachten der polyphasen Lebensweise von *Spalax* zurückzuführen, doch kommt auch eine ganze Reihe anderer exogener und endogener Art in Betracht, wie z. B. grundökogeographischer Faktoren (geographische Breite, Meereshöhe,, Jahreszeit),

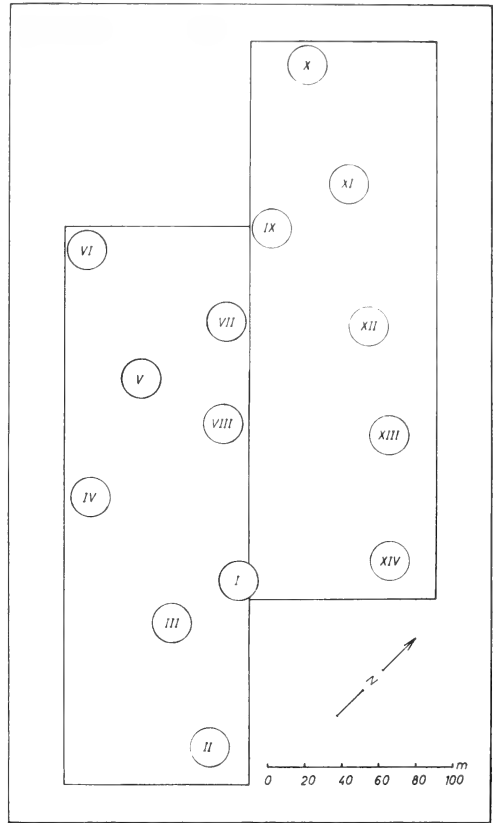


Abb. 4. Die Skizze des Terrains mit der Kolonie von vierzehn Gangsystemen

Tabelle 1

Die gesamte Darstellung in Ziffern der registrierten Erdhügel

h O. z. des Syst.	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	Anzahl der Hügel
I	1		3	2	2	4	1	2	2	2			19
II	1	1	1	1	2	4	5	2	2	8	5	1	33
III		2	2	4		2	1	1	2	1	1		16
IV				1		1	1		1	1	3		8
V				1	1	3	3		2				10
VI		1	2	4	3	9	7	7	5	5	3	1	47
VII	1		1	1	1	4	2	4	4	1	1		20
VIII		1	1	1	2	1	4	2	4	1	1		18
IX					1		5	3	2				11
X		1			4	5	2	1					13
XI				1	1			1		1			4
XII	1			1		2	1	1	3	1	2	2	14
XIII						1							1
XIV			5	7	5	6	4	5	5	2		1	40
Hügel insgesamt	4	6	15	24	22	42	36	29	32	23	16	5	254

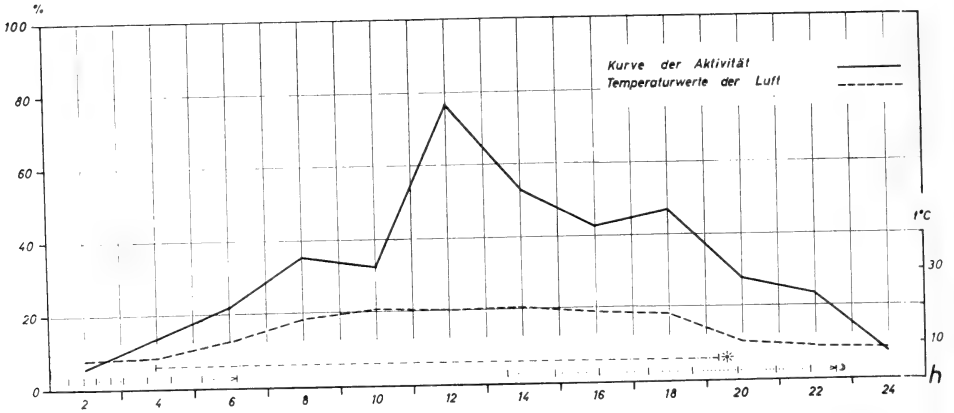


Abb. 5. Die gesamte graphische Darstellung des 24-Stunden-Rhythmus' der Aktivität der Art *Spalax leucodon*, erhalten durch die Registrierung der Zeit der Erdhügelformierungen

pedologische Bedingungen sowie Möglichkeit zur Nahrungseinlagerung. Auch ist von Bedeutung, ob der Biotoptypus autochton oder anthropogen ist, weiter verschiedene direkte oder indirekte anthropogene Einflüsse, endogene Faktoren bzw. verschiedenartige physiologische Zustände (Hunger, Sexualtätigkeit u. a.). Auch darf man wohl Unterschiede im 24-Stunden-Rhythmus bei den Beobachtungen im Freien und im Labor nicht außer acht lassen. Es sei nochmals betont, daß hierbei das Graben eine der markantesten Manifestationen der Aktivität bei *Spalax leucodon* ist.

Die Abb. 6, 7, 8 sollen die räumliche und zeitliche Folge der aufgeworfenen Hügel erläutern. Die Tiere erweitern während der Nahrungssuche das bereits bestehende Gangsystem ständig und legen dabei linienförmig, zweizackig und strahlenförmig abzweigende Nebengänge an, dabei immer wieder neue Oberflächen erobernd.

Weitere zeitgemäße Methoden werden als Kontrolle der bisherigen Ergebnisse dienen.

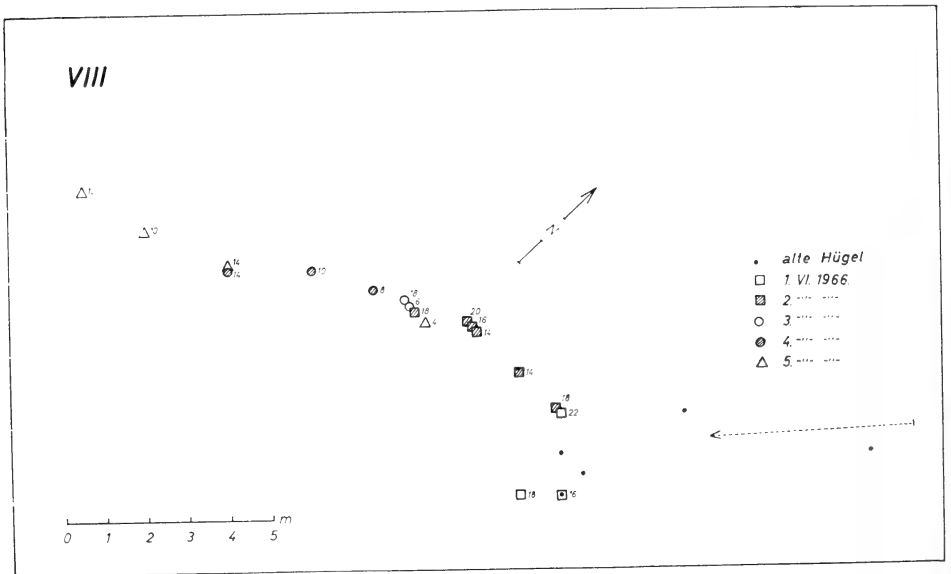


Abb. 6. Die linienförmige Reihenfolge der Erdhügelformierungen





## Zusammenfassung

Der 24-Stunden-Rhythmus von *Spalax leucodon petrovi* ist polyphasisch. Summiert man alle Resultate und stellt die Daten in relativen Werten dar, so zeigt sich, daß der größere Teil der Aktivität sich überwiegend während der Tagesstunden abspielt, wobei sich das Areal der Einzelindividuen wie das der ganzen Art ständig erweitert und verändert, also einer spezifischen Dynamik unterworfen ist.

## Summary

In the population of *Spalax leucodon petrovi* studied, the nyctohemeral activity is basically polyphasic. Taking together all our data and expressing them in relative values, it can be demonstrated the greater part of the activity is mainly during daytime hours. In enlarging the range, the activity pattern changes; this not only in individuals but also in the population (species) as a whole.

## Literatur

- SAVIĆ, I. R. (1965): Ökologie der Art *Spalax leucodon* Nordmann 1840 (Rodentia) in Jugoslawien. (In serbo-kroatisch). Doktordissertation. Pp. 100. Belgrad.  
 — (1966): Eine Methode zur Registrierung der nyctohemeralen Aktivität der Art *Spalax leucodon* im Laboratorium. Arch. Biol. Sci., 18 (1), 3P—4P. Belgrad.

Anschrift der Verfasser: Dr. I. SAVIĆ und Dr. M. MIKES, Institut für Biologische Forschungen, 29.-November-Straße 100, Belgrad, Jugoslawien

## Vergleichende Analyse der Morphologie und der Anzahl der Chromosomen zwischen verschiedenen Populationen von *Spalax leucodon* Nordmann, 1840

Von B. SOLDATOVIĆ, S. ŽIVKOVIĆ, I. SAVIĆ und M. MILOŠEVIĆ

Eingang des Ms. 15. 1. 1967

Nach ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951) ist *Spalax leucodon* in den Ländern der Balkanhalbinsel, in Kleinasien, der Ukraine und in Transkaukasien anzutreffen. Aus dem Raum Jugoslawien sind von verschiedenen Autoren etliche Untergruppen beschrieben worden, die an bestimmte geographische Gebiete gebunden sind. Diese Untergruppen sind auf Grund einer relativ kleinen Anzahl von Exemplaren beschrieben, und ihre Klassifikation begründet sich hauptsächlich auf einige morphologische Unterschiede und stammt noch vom Beginn dieses Jahrhunderts. Durch Vervollkommnung der cytologischen Methoden in der Chromosomenpräparation konnte man dieser Frage mit einer sichereren Methodik näherkommen, so daß man auf Grund des Aussehens des Karyotypes über den Ursprung einer Species und über ihre Stelle in der Systematik zusätzlich diskutieren konnte.

Die Analyse der Anzahl der Chromosomen von *Spalax leucodon* gab zuerst MATTHEY aus dem Material der Ukraine, wo er feststellte, daß die Anzahl der Chromosomen  $2n$  gleich (=) 48 beträgt. WALKNOWSKA fand, daß beim *Spalax leucodon* aus Bulgarien die Anzahl der Chromosomen  $2n$  gleich (=) 54 beträgt. Wir gaben eine detaillierte Darstellung der Morphologie und der Anzahl der Chromosomen (Cariologia

1966 Firenze und bei der Tagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Braunschweig 1965) vom *Spalax leucodon* aus dem Banat – linkes Ufer der Donau – wo die Anzahl der Chromosomen  $2n$  gleich ( $=$ ) 48 beträgt. Damals haben wir außerdem die Chromosomenanzahl des *Spalax leucodon* bei einigen Exemplaren aus verschiedenen Lokalitäten vom rechten Donau-Ufer festgestellt.  $2n$  betrug 54. Unsere Resultate in bezug auf die Anzahl der Chromosomen, ohne Berücksichtigung der Morphologie, stimmen mit den Resultaten von MATTHEY und WALKNOWSKA überein. Auf Grund dessen kamen wir zum Ergebnis, daß die Donau die Grenze von zwei geographisch bestimmten Populationen des *Spalax leucodon* ist, die sich durch die Anzahl der Chromosomen unterscheiden.

Auf Grund der Ergebnisse der zitierten Autoren und unserer Ergebnisse sprachen wir die Annahme aus, daß auch andere Populationen, die räumlich getrennt sind, verschiedene Kariotypen haben könnten. Deshalb begannen wir die vergleichende Analyse der Morphologie und Anzahl der Chromosomen von etlichen charakteristischen, bestimmten jugoslawischen Populationen des *Spalax leucodon* durchzuführen.



Abb. 1. Vorkommen der untersuchten *Spalax*-Populationen

Außer den Populationen aus dem Banat, die wir zuerst erforschten und schon veröffentlichten, haben wir noch vier Populationen, alle südlich der Donau, karyotypisch analysiert und zwar (Abb. 1): Eine Population aus der Umgebung von Belgrad, die von der Population aus dem Banat nur durch den Fluß Donau getrennt ist. Die zu untersuchenden Exemplare fingen wir unmittelbar am rechten, beziehungsweise linken Ufer der Donau, so daß die Entfernung der beiden Populationen maximal 50 km betrug. Die zweite Population stammt aus dem westlichen Serbien, von der ersten ca. 300 km entfernt, aber räumlich abgegrenzt von niedrigem Gebirge und kleinen Flüssen. Die dritte Population stammt aus dem südöstlichen Serbien. Sie ist von den oben genannten Populationen durch die Flüsse Morava und Donau getrennt. Eine weitere (vierte) Population stammt aus der Herzegowina, dem Gebiet, welches von den anderen Gebieten durch hohe Gebirgsmassive und den Fluß Drina getrennt ist.

Durch Anwendung der Methode der Gewebekultur in vitro, hypotonischer Lösung

und des Colcemids (CIBA) haben wir sehr klare und sichtbare Mitosen bekommen, an welchen die Morphologie der Chromosomen eingehend studiert werden konnte. Als Gewebekultur verwendeten wir Nieren-, Herz- und Milzgewebe. Die Bearbeitung der Gewebe und die Ausarbeitung des Idiogramms erfolgte nach den üblichen bekannten Methoden (HSU, MOORHEAD, DE GRAUCHU). Alle Mitosen haben wir bei gleicher Vergrößerung studiert.

Als Basis für die Analyse der Morphologie der Chromosomen diente uns die Population aus dem Banat, die wir zuerst morphologisch erforschten (Abb. 2). Deshalb möch-



Abb. 2. Chromosomen der Populationen aus dem Banat

ten wir die Morphologie der Chromosomen aus der Population aus dem Banat als Vergleichsgrundlage kurz darstellen. Die Chromosomen verteilten wir in fünf Gruppen nach der Lage der Zentromere und der Größe von deren Schenkeln. Bei der Gruppe A ist das Verhältnis eines Schenkels gegenüber dem anderen 1 zu 1, was bedeutet, daß sie metazentrisch sind. Bei den Gruppen B, C und D sind die Chromosomen submetazentrisch, aber mit verschiedenen Verhältnissen der Schenkelgrößen in jeder Gruppe. In der Gruppe D sind die Zentromeren meistens terminal gestellt. Die Gruppe E umfaßt kleine Chromosomen, bei denen die Zentromere sozusagen eine terminale Lage haben.

Bei den Geschlechtschromosomen ist festgestellt worden, daß das X-Chromosom metazentrisch und groß ist; es würde zur Gruppe A gehören. Das Y-Chromosom ist auch groß, die Zentromere hat eine subterminale Lage und würde zur Gruppe D gehören.

Auf Grund der Messungen der Chromosomengröße und der Länge ihrer Schenkel in bezug auf die Lage der Zentromere haben wir eine schematische Darstellung der Chromosomendiagramme für die Art *Spalax leucodon*, Population Banat, entworfen. Dieses schematische Idiogramm konnte beim Vergleich der Morphologie der Chromosomen bei anderen Populationen des *Spalax leucodon* als Grundlage dienen.

Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Anzahl der Tiere aus den verschiedenen Populationen, welche unseren Untersuchungen zugrunde lagen, die Anzahl der untersuchten Mitosen und die Verteilung der Zellen mit verschiedener Anzahl der Chromosomen in den einzelnen Populationen.

Tabelle 1

Populationen	Untersuchte Mitosen	Anzahl der Chromosomen								Anzahl der Tiere	
		47	47	48	49—53	54	55	56	56	♂	♀
Banat	231	2	3	220	—	—	—	—	6	6	3
Herzegovina	67	—	1	—	—	64	—	—	2	1	1
Beograd	37	—	—	—	1	1	—	34	1	1	3
Zlatibor	28	—	—	—	—	—	1	27	—	2	3
Vlasina	30	1	—	—	—	—	—	28	1	0	2

Auch bei den Untersuchungen von mehreren ganz klar beobachteten Mitosen haben wir für jede einzelne Population die Idiogramme aufgestellt. Nach der Lage der Zentromere und der Größe der Schenkel teilten wir ebenfalls die Chromosomen in Gruppen. Bei dem Idiogramm von einem Männchen aus der Population aus der Herzegovina sieht man fünf Gruppen Chromosomen, aber mehr Paare;  $2n$  ist gleich 54 (Abb. 3). Die Geschlechtschromosomen X und Y sind gleich wie bei der Population aus dem Banat. Dem Idiogramm eines Weibchens — Population Nordserbien (Belgrad), Abb. 4 — und der schematischen Darstellung ist zu entnehmen, daß es in Anzahl der Chromosomen mit der Population aus Zlatibor — Westserbien — übereinstimmt. Diese zwei Populationen haben  $2n$  gleich 56. Bei diesen beiden Populationen sind die Geschlechtschromosomen auch ganz ähnlich wie bei den vorherigen zwei Populationen. Von der Population Südostserbien hatten wir keine Exemplare männlichen Geschlechtes, so daß wir nicht die Möglichkeit hatten, die sexuellen Chromosomen festzustellen. Diese Population zeigt erhebliche Abweichungen gegenüber den übrigen Populationen. Sie ist charakterisiert durch eine größere Anzahl akrozentrischer Chromosomen.  $2n$  ist gleich 56. Die Befunde sind in Abb. 5 zusammengefaßt. Die Verschiedenheiten in der Struktur der Idiogramme der Populationen treten deutlich hervor. Die ersten drei Populationen enthalten fünf Chromosomengruppen, während in der vierten Population die Gruppe A fehlt. Auch unter den einzelnen Gruppen der verschiedenen Populationen besteht ein Unterschied. In der Gruppe A besteht ein Unterschied in der Größe der Autosomen. Die Gruppen B und C unterscheiden sich hauptsächlich in der Größe der Chromosomen, nur in der Gruppe C fehlt ein Paar bei der Population Vlasina. Diese zwei Gruppen weisen in der Morphologie und der Chromosomenanzahl die größte Stabilität in der Struktur der Idiogramme auf. In der Gruppe D besteht ein Unterschied auch in der Größe und Anzahl der Chromosomen unter den Populationen. Hinsichtlich der Struktur weist die Gruppe E die größten Abweichungen auf; von 6 Paaren bei der Population Banat bis zu 16 Paaren bei der Population Vlasina.

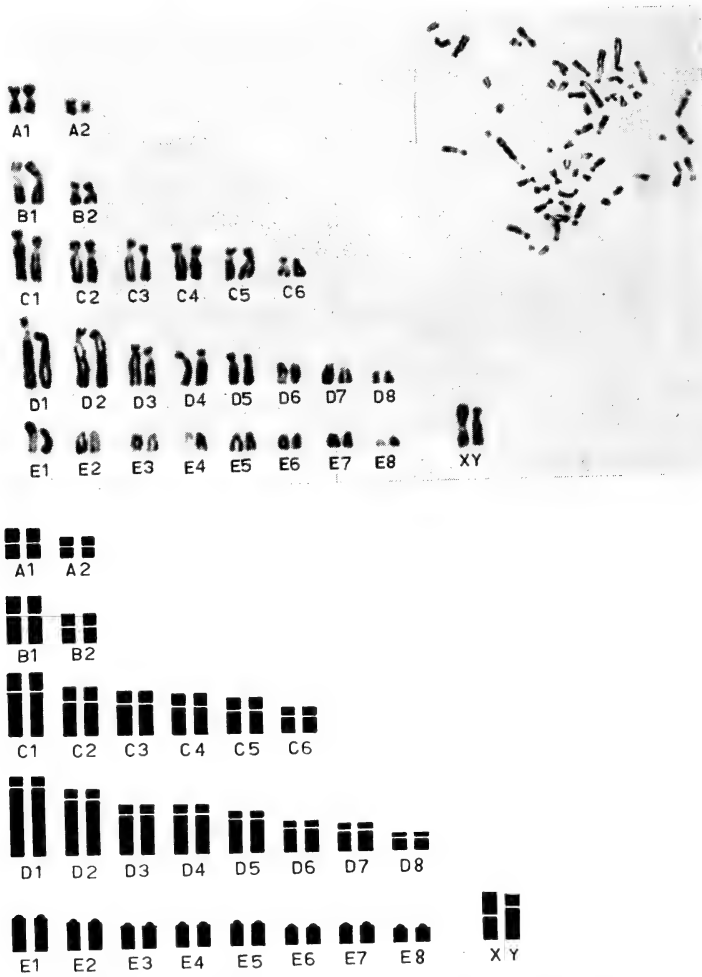


Abb. 3. Chromosomen der Population aus der Herzegowina

Wenn wir sämtliche Chromosomenlängen betrachten, sehen wir folgendes: Die größte Chromosomenlänge hat die Population Belgrad, bei welcher  $2n$  gleich 56 ist, was auch logisch der größten Chromosomenanzahl entspricht. Etwas kleinere Chromosomenlängen haben die Karyotypen des *Spalax* aus der Herzegowina mit 54 Chromosomen und die Population aus dem Banat mit 48 Chromosomen; überzeugend kleiner ist die Chromosomenlänge bei der Population Vlasina, welche 56 Chromosomen enthält. Auf Grund all dieser Ergebnisse sowie des Ergebnisses von MATTHEY und WALKNOWSKA können wir schließen, daß bei der Art *Spalax leucodon* die Karyotypen verschieden aussehen können. Geographisch isolierte Populationen zeichnen sich durch ein spezifisches Aussehen der Karyotypen aus. Bei den Populationen, welche gleiche Chromosomenanzahl haben, besteht eine Abweichung in der Morphologie der Autosomen; das ist der Fall der Population Belgrad und Vlasina, welche beide  $2n$  gleich 56 haben. Demzufolge kann man sagen, daß im Rahmen dieser Species einige sozusagen „Chromosomenrassen“ bestehen, welche mit den bestimmten geographisch isolierten Gebieten verbunden sind. Selbst unter gleichen „Chromosomenrassen“ in diesem Fall bestehen auch solche, welche nach dem Aussehen der Idiogramme in größere Ein-

heiten gruppiert werden könnten. In unserem Fall trifft das zu für die Populationen aus dem Banat, Nordserbien und der Herzegowina, welche sich untereinander in der Anzahl der Autosomen von 48, 54 und 56 unterscheiden, aber bei der Betrachtung ihrer kompletten Idiogramme (Abb. 6) ist ersichtlich, daß alle Chromosomengruppen im wesentlichen ähnlich sind. Die Steigerung der Chromosomenanzahl geschieht hauptsächlich durch den Verlust der kleinen akrozentrischen Chromosomen. Es ist wichtig zu betonen, daß die Geschlechtschromosome von diesen drei Populationen ganz ähnlich sind. Die Population Vlasina stellt für sich selbst eine besondere „Chromosomenrasse“ dar, welche in der Morphologie und Struktur der Chromosomengruppen von den vorherigen beträchtlich abweicht. Hätten wir auch das X-Chromosom bestimmen können, würde es nicht das größere metazentrische Chromosom sein können, weil ein solches Chromosom in dem Karyotyp der Population Vlasina überhaupt nicht besteht. Auch die Gesamtlänge der Chromosomen ist beträchtlich kleiner als bei den übrigen Populationen, obwohl diese Population die größte Anzahl von Chromosomen hat.

Wie schon angeführt, sind ELLERMAN und MORRISON-SCOTT der Meinung, daß auf diesem ganzen Gebiet die Species *Spalax leucodon* vorhanden sein sollte. Die Daten über das Chromosomenbild begründen die Voraussetzung, daß die Vlasina-Population



Abb. 4. Chromosomen der Population aus Nordserbien (Belgrad)

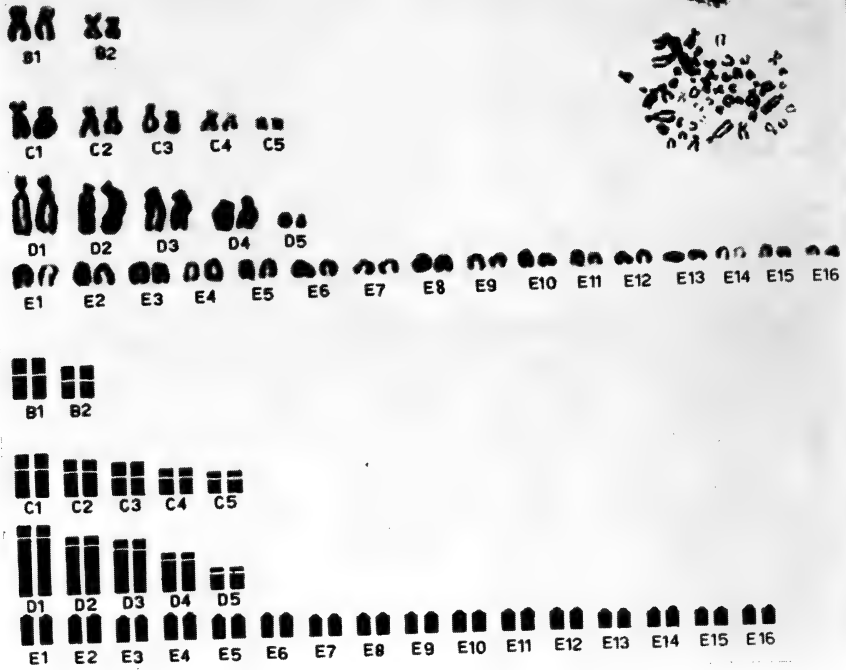


Abb. 5. Chromosomen der Population aus Südserbien

systematisch von den vorher analysierten Populationen sehr entfernt ist. Andererseits haben wir die Populationen Banat, Nord- und Zentralserbien und Herzegowina nach dem Karyotypbild in eine Gruppe gestellt, und sie könnten diverse Varietäten der Species *Spalax leucodon* darstellen. Ihre Chromosomenidiogramme haben eine gemeinsame Basis, und die Unterschiede, die im Karyotyp vorkommen, sind als Resultat einer Reihe von Strukturveränderungen der Chromosomen im Laufe der Evolution von *Spalax leucodon* zu betrachten.

Um die Weise des Vordringens und der Bildung der autochthonen Populationen von *Spalax* in Jugoslawien möglichst genauer festlegen zu können, wäre eine Kennt-

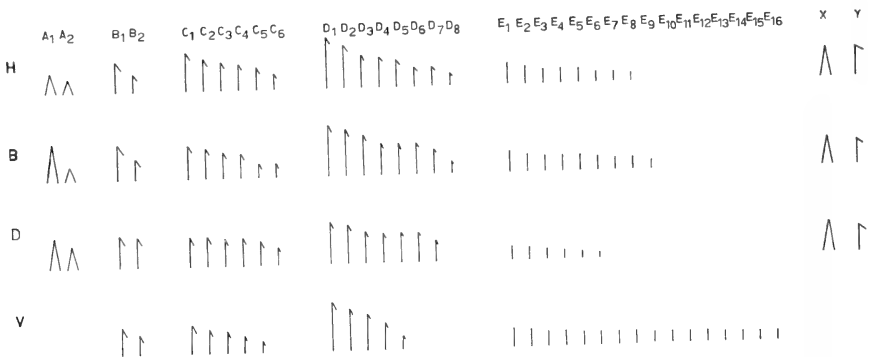


Abb. 6. H = Herzegowina, B = Beograd, D = Deliblato-Banat, V = Vlasina



nis des kariologischen Bildes und auch andere Populationen dieser Species aus anderen Gebieten des Balkans und der benachbarten Länder sowie der Population aus ihrer ursprünglichen Heimat nötig.

### Zusammenfassung

Man konstatierte, daß die Morphologie und die Anzahl der Chromosomen bei der Art *Spalax leucodon* auf dem Territorium Jugoslawiens für bestimmte Populationen charakteristisch ist. Auf Grund der Analyse der Chromosomen bei bestimmten Populationen sind die Autoren der Meinung, daß es sich wahrscheinlich nicht überall um eine gleiche Art handelt. Bezüglich der verschiedenen Karyotypen handelt es sich sicher um verschiedene Chromosomenrassen.

### Summary

It was found that different populations of the species *Spalax leucodon* in Yugoslavia have specific chromosome morphology and number. Taking these characters as the base it could be concluded that some of the investigated populations probably do not belong to the same species. But due to the karyotype differences it is certain that they belong to various chromosome races.

### Literatur

- DE GRAUCHY, J., LAMY, M. (1961): Étude des Chromosomes humains a partir de leucocytes sanguins. Rev. Franc. Études Clin. Biol. 6, 8.
- ELLERMAN, J. R., MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. Brit. Mus., 810 pp. London.
- HSU, T. C., KELLOGG, D. S. (1960): Primary cultivation and continuous propagation in vitro of tissue from small biopsy specimens. J. Nat. Cancer. Inst., 25, 22—235.
- MATTHEY, R. (1960): Formules chromosomiques du Muridae et de *Spalacidae*. Rev. Suisse de Zool., 60, 175—211.
- MOORHEAD, P. S., NOWELL, P. C., MELLMON, W. J., BATTIPS, D. M., HUNGEFORD, D. A. (1960): Chromosome preparation of leucocytes cultured from human peripheral blood. Exp. Cell Research, 20, 613—616.
- SAVIĆ, I. R. (1965): Ökologie der Art *Spalax leucodon* Nordmann 1840 (Rodentia) in Jugoslawien. (In serbo-kroatisch). Doktordissertation. 100 pp. Belgrad.
- SOLDATOVIĆ, B., GARZIĆ, B., ŽIVKOVIĆ, S. (1966): Chromosome analysis of *Spalax leucodon*. Caryologia, 19 (3), 241—254.
- WALKNOWSKA, J. (1963): Les Chromosomes chez *Spalax leucodon*. Nordm. Folia Biol., 11, 293—309.

*Anschrift der Verfasser:* Dr. B. SOLDATOVIĆ, Dr. S. ŽIVKOVIĆ, Dr. I. SAVIĆ, M. MILOŠEVIĆ, Institut für Biologische Forschungen, 29.-November-Straße, P. F. 913, Belgrad, Jugoslawien

## „New Sighting of Przewalski Horses?“

Dr. Z. KASZAB veröffentlichte in der Zeitschrift „Oryx“ (Vol. VIII, No. 6, 1966) eine Notiz über authentische Beobachtungen der Przewalski-Wildpferde in freier Wildbahn. Trotzdem in diesem Bericht sehr seriöse Tatsachen angegeben sind, möchte ich auf einige Unstimmigkeiten aufmerksam machen.

Ich halte es für ziemlich unwahrscheinlich, mit einem Fernglas, noch weniger mit bloßem Auge, in der Steppe — in der im Sommer die Luft stark vibriert — Wildpferde von Halbeseln auf eine Entfernung von einigen Kilometern (!) auseinanderzuhalten.

Die Photographie, welche diesen Bericht ergänzt, zeigt 8, meist sehr helle Tiere; alle sind von hinten photographiert, so daß man auf ihre Gesamterscheinung nicht schließen kann. Die Photographie ist außerdem, der Entfernung wegen und von einem farbigen Kinofilm reproduziert, von weniger guter Qualität.

Dr. KASZAB hat uns mit großer Bereitwilligkeit sein zweites Diapositiv derselben Herde gesandt. Dieses Bild wurde mit einem normalen Objektiv exponiert; die Tiere waren laut Angabe 2000 m entfernt. Von diesem Diapositiv haben wir eine 50fache Vergrößerung angefertigt; daraus können gewisse Schlüsse gezogen werden. Sechs Tiere sind in fast reinem Profil aufgenommen; vier laufen nach rechts, das fünfte steht mit dem Kopf gegen die Kamera gewendet, das sechste, weidende, ist in gegengesetzter Richtung umgedreht. — Bei allen ist wiederum die helle Färbung auffallend, die stark mit dem Terrain kontrastiert. Bei den Przewalski-Wildpferden finden wir zwar eine große Variabilität in der Färbung, es handelt sich jedoch um verschiedene Tönungen von gelb-braun, bei welchem das Tier als dunkleres Objekt gegen den helleren Hintergrund der Steppe erscheint. — Die photographierten Tiere sind hochläufig, mit quadratischem Körperumriß; das stehende Tier hat sogar einen hohen rechteckigen Umriß. Erwachsene Przewalski-Pferde haben ziemlich kurze Beine mit zylinderartigem Körper, so daß ihr Umriß länglich-rechteckig ist.

Ich bin überzeugt, daß die Tiere, die Dr. KASZAB beobachtet und photographiert hat, keine Urwildpferde sind (*Equus przewalskii* Poljakoff, 1881), sondern Halbesel, Kulane (*Equus hemionus hemionus* Pallas, 1775). Es scheint, daß es auch in Vergangenheit zu ähnlichen Verwechslungen kam. Nachrichten über das Vorkommen von Przewalski-Pferden in freier Wildbahn in den letzten 20 Jahren sind mit Reserve zu behandeln.

Jiří VOLF, Prag

## Über das Graue Langohr, *Plecotus austriacus* Fischer, 1829, in Brandenburg

VON AXEL SCHMIDT

Eingang des Ms. 30. 1. 1967

Nach den Funden von *Plecotus austriacus* in weiten Teilen Europas, in Österreich, Frankreich, Holland, Jugoslawien, Polen, Norditalien und in der Schweiz, war die Art in Deutschland ebenfalls zu erwarten. Sie fand sich auch bald in Nordbayern (GAUCKLER und KRAUS, 1964), in der Magdeburger Börde und in Sachsen (RICHTER, 1965). Hier sollen sich Mitteilungen von *austriacus*-Funden in Brandenburg anschließen.

Aufmerksam wurde ich auf diese Art im Oktober 1965, als mir ein verletztes, großes, auffällig graues Langohr vorgelegt wurde, das sich schließlich als *Plecotus austriacus* erwies. Auch die Schädel zweier *Plecotus*mumien gehörten zu *austriacus*. Für die Nachbestimmung dieser drei Exemplare danke ich Herrn H. RICHTER (Dresden).

*Material:* Neben den erwähnten Stücken untersuchte ich weitere 5 tote und 3 lebende *P. austriacus*, sowie 8 *P. auritus* (davon 6 lebende). Allen meinen Helfern danke ich auch an dieser Stelle für ihre Unterstützung durch die Meldung lebender oder die Übersendung toter Tiere und Prof. Dr. G. H. W. STEIN für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

**Bestimmung:** Meist bestätigte sich der Eindruck, den schon die Färbung der Tiere vermittelte. Eine sichere Trennung beider Arten ermöglichten die Daumen-, Daumenkrallen- und Schädelmaße (Tab. BÜHLER und KÖNIG, 1964 und RICHTER, 1965).

Die Zuordnung eines Jungtieres (Nr. 195) wurde durch den Vergleich von Schädelproportionen möglich. Die Beachtung solcher Unterschiede dürfte in jedem Falle nützlich sein. GAUCKLER und KRAUS (1964) erwähnen bereits die Größe von  $P^1$  und  $P_2$ . Es zeigte sich nun, daß bei *P. austriacus* der  $P^1$  dem C näher steht als dem  $P^2$ , während er bei *P. auritus* eine Mittelstellung einnimmt und weiter, daß der kleinste Abstand der Bullae tympanicae bei *P. austriacus* kleiner ist als die halbe Choanenbreite, bei *P. auritus* hingegen größer. Die Schädelbasisleisten zwischen den Bullae verlaufen bei der ersten Art auffällig nach innen gebogen, bei *P. auritus* nur wenig (Abb. 1).

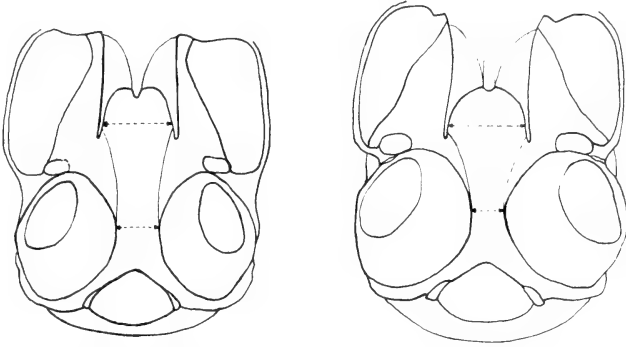


Abb. 1. Schädelunterseiten von *Plecotus auritus* und *P. austriacus* (Teilansichten)

**Maße:** Nach den vorliegenden Messungen unterscheidet sich *P. austriacus* von *P. auritus* durch größere Ohr- und Traguslänge, geringere Daumenlänge, geringere Länge der Daumenkrallen und durch den größeren Schädel. Besonders auffällig sind die relativ und absolut längeren Bullae tympanicae (s. Tab.).

Drei *P. austriacus* wogen 8,6, 8 und 6 g, fünf *P. auritus* 9, 8, 7,5, 7 und 6 g. Die Maße des Jungtieres (Nr. 195) wurden bei der Berechnung der Durchschnittswerte nicht berücksichtigt (Tab. 1).

**Verbreitung:** Den *austriacus*-Nachweisen in der Magdeburger Börde (RICHTER, 1965) am nächsten kommt das Ex. aus Pausin/Kr. Nauen. Die nördlichste Herkunft ist Zehdenick/Kr. Gransee. Die übrigen Funde konzentrieren sich auf Ostbrandenburg und reichen bis zur Oder (s. Tab. und Abb. 2). *P. auritus* liegt bisher nur aus Ostbrandenburg vor (s. Tab. und Abb. 2). Eine Linie von Haldensleben (RICHTER, 1965) über Pausin nach Zehdenick verbindet die derzeit nördlichsten Fundorte von *P. austriacus* (Abb. 2), doch wird sich die reale Nordgrenze erst nach Nachforschungen im nördlichen Brandenburg, in Mecklenburg und Schleswig-Holstein feststellen lassen.

**Ökologie:** Auch in Ostbrandenburg lebt *P. austriacus* neben *P. auritus*. Sechs Tiere der letzten Art wurden in Kellern während des Winterschlafes untersucht. Er dauerte von Ende November bis Ende März. Ein Tier lag Mitte September tot in einem Schuppen; für das letzte ist der Fundmonat unbekannt.

*P. austriacus* wurde hier im Winter zwar noch nicht gefunden<sup>1</sup>, doch überwintert er

<sup>1</sup> Inzwischen liegen auch Winterfunde von *Plecotus austriacus* vor. Das am 21. 11. 1966 in einem Keller beringte Tier blieb hier zum Winterschlaf und wurde z. B. am 2. 2. 1967 kontrolliert. Am 15. 2. 1967 konnten in einem Keller in Lietzen/Kr. Seelow weitere zwei *P. auritus* und ein *P. austriacus* beringt werden, ebenso am 16. 2. 1967 zwei *P. austriacus* in einem Keller in Beeskow.

Tabelle 1

## Körper- und Schädelmaße der beiden Plecorus-Arten aus Brandenburg (\*1962/63 2 Exemplare)

Nr.	Art	Datum	Ort	Geschl.	KR.	Schw.	HF.	Ohr	Tragus	UA.	Daum.	Daum.- Kralle	Cb.	Jochb.- Br.	Mand.	Länge der Bulla	Bull. i. % Cb
0		1963	Pausin/Kr. Nauen	♂	—	—	—	—	—	41,7	<6	1,8	15,9	9,1	11,3	4,6	28,9
161		17. 5. 65	Görzig/Kr. Beeskow	♂	—	—	—	—	—	39,5	<6	2	16,6	9,5	11,7	4,9	29,5
195		15. 6. 65	Zehdenick/Kr. Gransee	juv.	—	—	—	—	—	(38)	—	—	(13,9)	—	—	(3,9)	(28,1)
233		19. 10. 65	Beeskow	♂	52	40	9	39	18	38,4	<6	2	16,0	9,2	11,2	4,7	29,4
298		2. 4. 66	Beeskow	♀	53	48	8	39	19	41	6	2	16,2	9,2	11,4	4,7	29,0
—		1965	Beeskow	♀	—	—	—	38	—	41	5,5	1,8	—	—	—	—	—
400		13. 9. 66	Booßen b. Frankfurt/O.	♂	56	44	9	39	18	39,8	<6	1,9	16,2	9,2	11,3	4,7	29,0
426	<i>P. austriacus</i>	M. 9. 66	Görzig/Kr. Beeskow	♀?	—	—	—	—	—	39,7	5,8	1,8	16,4	—	11,1	4,8	29,3
—		7. 9. 66	Friedland/Kr. Beeskow	♂	—	—	—	—	—	—	6	1,5	—	—	—	—	—
—		21. 11. 66	Beeskow	♀	—	—	—	38,5	18,5	40,5	6	2	—	—	—	—	—
—		30. 11. 66	Friedland/Kr. Beeskow	♂	—	46	—	39	19	41	5,5	1,9	—	—	—	—	—
M		(ohne 195)			53,7	44,5	8,7	38,7	18,5	40,3	<6	1,9	16,38	9,24	11,33	4,73	29,2
—		26. 3. 64	Sauen/Kr. Beeskow	♂	—	—	—	—	—	41,5	—	—	—	—	—	—	—
—		26. 3. 64	Sauen/Kr. Beeskow	♂	—	—	—	—	—	42,0	—	—	—	—	—	—	—
—		1962—66	Lietzen/Kr. Seelow*	♀	—	—	—	—	—	41,5	7	2,5	—	—	—	—	—
299	<i>P. auritus</i>	5. 65	Frankfurt/O.	♂	—	—	—	33	15	39,5	7	3,1	15,2	8,6	10,5	4,1	27
—		8. 12. 65	Beeskow	♀	—	—	—	33	15	39	6	—	—	—	—	—	—
401		18. 9. 66	Dienstadt/Kr. Fürstenwalde	♀	51	42	9	35,5	17	39,8	7	2,8	15,1	8,8	10,6	4,0	26,5
—		5. 1. 67	Friedland/Kr. Beeskow	♂	—	—	—	34	16,5	39	6,5	3,1	—	—	—	—	—
M					—	—	—	33,9	16,2	40,3	6,7	2,9	—	—	—	—	—

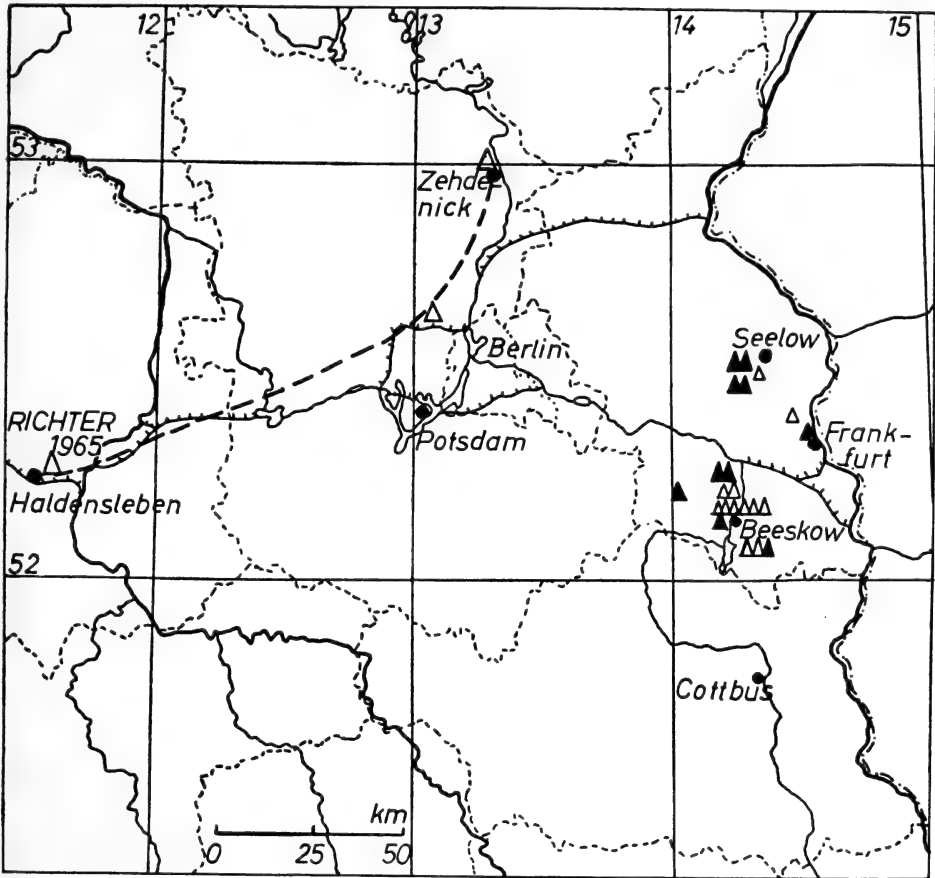


Abb. 2. Fundorte von *Plecotus auritus* ▲ und *P. austriacus* △ in Brandenburg

wohl ähnlich wie *P. auritus*, denn von drei am 7. 9. 1966 in einem Keller in Friedland/Kr. Beeskow untergeschlüpfen Großohren war eins, das gefangen und beringt wurde, ein Graues Langohr, und am 30. 11. 1966 gelang hier die Beringung eines weiteren Tieres dieser Art. Ein Stück lag Mitte September 1966 tot im Schaltkasten einer Wasserpumpe in einem Keller (Görzig/Kr. Beeskow), und am 21. 11. 1966 beringte ich ein schlafendes Tier in einem Keller in Beeskow. Die meisten Funde stammen somit aus dem Herbst (6), drei aus dem Frühjahr. Der 21. 11. 1966 ist das bisher späteste Herbstdatum für einen kurz zuvor noch aktiven *P. austriacus*, denn am 17. 11. 1966 hing er noch nicht in diesem Keller.

Sommerquartiere von *P. austriacus* sind Haus- und Kirchenböden (je zwei Funde). Interessant ist der Fund eines mumifizierten Jungtieres am 15. 2. 1965 im Kirchturm von Zehdenick/Kr. Gransee. Hier haben wir einen Hinweis auf ein Sommerquartier und wohl auch auf eine Wochenstube des Grauen Langohrs.

#### Zusammenfassung

In Brandenburg leben beide *Plecotus*arten nebeneinander. Zur Unterscheidung beider Arten eignen sich neben den Maßen auch unterschiedliche Schädelproportionen. Für *P. austriacus* werden ökologische Beobachtungen mitgeteilt.

## Literatur

- BÜHLER, P., und KÖNIG, C. (1964): Die Fledermäuse Mitteleuropas. Veröff. d. Landesstelle f. Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württemberg; H. 32, Ludwigsburg; p. 47—63.
- GAUCKLER, A., und KRAUS, M. (1964): Zur Verbreitung der Grauen Langohrfledermaus, *Plecotus austriacus* Fischer 1829, in Deutschland. Säugetierkd. Mitt. 1, p. 17—19.
- RICHTER, H. (1965): Das Graue Langohr, *Plecotus austriacus* Fischer, 1829, in der Magdeburger Börde und in Sachsen. Säugetierkd. Mitt. 1/2, p. 5—8.

Anschrift des Verfassers: AXEL SCHMIDT, X 123 Beeskow, Thälmannstraße 1

## Die Verbreitung des Schimpansen, *Pan troglodytes schweinfurthii* (Giglioli, 1872) im Sudan

Von DIETER KOCK

Aus dem I. Zoologischen Institut der Justus-Liebig-Universität Gießen  
Direktor: Prof. Dr. W. E. Ankel

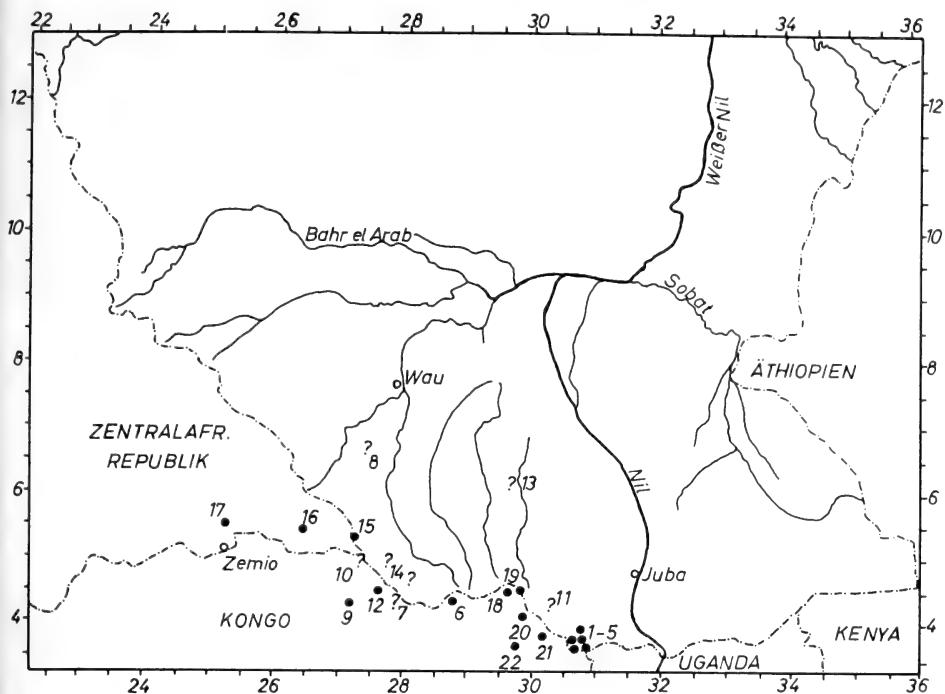
Eingang des Ms. 27. 1. 1967

Bei verschiedenen Aufenthalten in der Equatoria-Provinz der Republik Sudan wurde mir mehrfach und unabhängig voneinander durch Europäer und Sudanesen das Vorkommen von Schimpansen berichtet. In der einzigen Zusammenstellung der Säugetierfauna des Sudan aus neuerer Zeit durch SETZER (1956) fehlt der Schimpanse; diese Arbeit stützt sich überwiegend auf Material der großen amerikanischen Museen und des British Museum (Nat. Hist.) in London, was verdeutlicht, wie ungenügend sudanesisches Großsäuger in wissenschaftlichen Sammlungen belegt sind, wobei noch berücksichtigt werden muß, daß gerade der Sudan, auch in seinen südlichen Teilen, bereits sehr früh von naturwissenschaftlichen Reisenden besucht worden ist.

Diese Tatsache veranlaßt mich, die Verbreitung so weit möglich aus der Literatur zu klären, wobei ich mich glücklicherweise auch auf schwer zugängliche Quellen stützen konnte.

Die mir im Yei-Distrikt (Equatoria-Provinz) mitgeteilten Beobachtungen und Vorkommen nennen übereinstimmend die Galeriewälder des Aloma-Plateaus und dort als bekanntestes Vorkommen die Umgebung der Plantage Iwatoka (s. Abb., Fundort: 1), außerdem die Wälder am Kindi River an der Arua-Straße (F: 2), an den Bala Hills (F: 3) und bei Wadupe (F: 4), wo, wie mir der dortige Plantagenverwalter versicherte, eine Begegnung mit den Menschenaffen nichts Außergewöhnliches sei. Ich selbst konnte am Jebel Wadupe während eines mehrstündigen Aufenthalts leider keine eigenen Beobachtungen machen.

Nach heutiger systematischer Einteilung sind die südsudanesischen Schimpansen auf Grund ihres nahen Vorkommens am Fundort der Type zu *Pan troglodytes schweinfurthii* (Giglioli, 1872) zu stellen (ALLEN, 1954; FIEDLER, 1956; SCHNEIDER, 1929). SCHWEINFURTH (1878), der den Schimpansen im fraglichen Gebiet für die Wissenschaft entdeckte und auch Belegmaterial sammeln konnte, stieß zum ersten Male bei den Niam-Niam (= Stamm der Zande) auf diese Tiere, hatte aber die Kongo-Nil-Wasser-



Verbreitungskarte des Schimpansen im Grenzgebiet des Süd-Sudan. Die Fundorte (F: 1—22) entsprechen den im Text genannten.

scheide, welche die heutige politische Grenze zwischen dem Sudan und Kongo bildet, bereits überschritten, wie er auch ausdrücklich erwähnt. Der Fundort der Type liegt also außerhalb des Südwest-Sudan und kann nicht auf „Wanda's country, around present town of Yambio“ (BUTLER, 1966) festgelegt werden. Besonders am Diamvonu-Fluß im Quellgebiet des Mbruole (heute wohl identisch mit dem Bamu, NE von Bangadi, Kongo) (F: 6) fand er 1870 zahlreiche Schädel in den Dörfern der Niam-Niam, von denen zweifellos einige in europäische Museen gelangten.

Gerüchtweise hatten andere Reisende aber schon früher von ‚großen Affen‘ gehört, nie aber Belegmaterial erhalten können. Lediglich SCHWEINFURTH hatte bereits 1866 einige defekte Bälge aus dem Niam-Niam-Land durch khartoumer Händler erhalten. Anthropomorphe Affen – „wahrscheinlich *Troglodytes calvus*, *Tr. niger* und *Tr. gorilla*“ – stellte PIAGGIA bereits 1857 bei Marindo fest und konnte zwei lebende, juvenile „Gorillas“, welche er einige Monate am Leben erhalten konnte, an den Bahr el Ghazal schaffen. PONCET (PIAGGIA & PONCET, 1868) kennt Gorilla und Schimpanse von seiner Station am Babura, Beri oder Buri. Der Ort Marindo ist nicht mehr sicher zu lokalisieren; er lag etwa im Yubo-Kapili-Quellgebiet oder noch südlicher, ebenso PONCETS Station; beide Fundorte liegen kaum im heutigen Sudan, sondern noch südlich der Wasserscheide (F: 7). Bei einigen Stämmen westlich des oberen Nil, so berichtet HARTMANN (1863) von seiner in den Jahren 1859 bis 1860 unternommenen Reise, wurde den Jägern und Händlern MALZAC, EVANGELISTI und BINDER von einer riesigen Affenart erzählt. Die Berri und Gûr (Bahr el Ghazal) (F: 8) wollen über mannsgroße, schwarze, zottig behaarte ‚Qerd-el-kebir‘ (arabisch: großer Pavian) kennen, was sich möglicherweise auf Schimpansen beziehen läßt. Die von diesen Eingeborenen angewandte Jagdmethode spricht ebenso wie die spärliche Beschreibung dafür, denn nachdem sich die Tiere auf

Bäume geflüchtet haben, sollen sie durch Feueranlagen ausgeräuchert und getötet werden. HARTMANN brachte diese Meldungen mit einem eventuellen Vorkommen des Gorilla (*Gorilla gorilla* Savage & Wyman, 1847) in Verbindung, jedoch ist der Bezug auf den Schimpansen buchstäblich naheliegender, da die nächsten Gorillas in beträchtlicher Entfernung vom fraglichen Gebiet leben.

Während seiner Studien im Bahr-el-Ghazal im Jahr 1863, also etwa in dem vorher erwähnten Gûr- und Berri-Gebiet, erhielt HEUGLIN (1865; 1869; ANONYMUS, 1864) Berichte direkt aus dem Niam-Niam-Land, daß zwischen den Flüssen Maku und Sena (F: 9) ein ‚M'Ban‘ genannter Affe lebe von der Größe eines Mannes, welcher in Bäumen geschlossene Nester baue. Nach HEUGLINS Karte liegt auch dieses Vorkommen schon südlich der Wasserscheide. Später nennt er diesen Affen (1877), welcher „identisch sein könnte mit *Troglodytes niger*“, von der westlichen Wasserscheide des Nils „längs einiger großer nach Nordwesten abfließender Ströme“ (F: 10).

Zum Unterschied von HEUGLIN schreibt MARNO (1868), daß der Jäger KLANCNIK, welcher THEODOR VON HEUGLIN begleitete, durch einen Überfall sein ganzes Gut verlor, unter welchem sich auch ein großer gorillaähnlicher Affe befand, welcher bei den Nyam-Nyam lebt und ‚Mbongo‘ genannt wird. HEUGLIN (1865; 1869) selbst sagt nur, daß man ihm versprach diese „Troglodyten-Art“ zu liefern bzw. daß er einen Preis für ein Fell ausgesetzt habe, aber nicht, daß er Belegmaterial erhalten hätte.

In die gleiche Zeit fällt der Bericht, den PETHERICK (1869, I) im Jahre 1863 über das Gebiet Makraka (= Makaraka, westlich von Yei) (F:11) erhielt, nach dem dort ein Menschenaffe vorkommen soll. Aber auch er hatte nicht das Glück ein lebendes Exemplar oder ein Fell dieses Affen zu erhalten. Während dieser Bericht als erster das Gebiet des heutigen Sudan betrifft, liegen die von CASATI (1891, I) mitgeteilten Fundorte bereits südlich der Wasserscheide. MARNO (1878) und JUNKER (1889/90), welche beide im bzw. nahe dem Makaraka-Gebiet gereist sind, letzterer sogar das Aloma-Plateau (F: 1–5) überquerte, berichten überhaupt nichts von diesem Affen; JUNKER (1881, a u. b; 1889/90) traf bei Ndoruma, im Kongo südlich der Wasserscheide (F: 12) auf Schimpansen, und nennt das südwestliche A-Sandé-Gebiet zwischen 5–6° n. Br., 25–28° ö. Br. als Vorkommen (1890, II). Ebenso erstaunlich bleibt es, daß EMIN PASCHA, der lange Zeit Gouverneur dieser Gebiete war, keine Nachrichten oder Beobachtungen aus sudanesischem Gebiet meldet, nur das Uelle-Makwa-Becken als Vorkommen kennt (STUHLMANN, 1921). FELKIN (1881) traf 1879 zwischen Kerimu und Jyack (oder Agar) am Ferial- (oder Welli-) Fluß, im Südosten von Rumbek (F: 13) auf Affen, welche er für Schimpansen hielt, wobei es sich jedoch um eine Verwechslung mit Pavianen (*Papio doguera* Pucheran) oder Husaren-Affen (*Erythrocebus patas* Schreber) handeln muß.

Für den sudanesischen Teil des Zande-Landes, welcher mit seinen dichten Galeriewäldern und belegterweise auch durch seine übrige Fauna am ehesten ein Schimpansen-vorkommen erwarten läßt, finden sich jedoch nur spärliche und wenig genaue Angaben. So nennt MOLLOY (1948) die östlichen und nördlichen Teile des Zande-Distriktes (F: 14) und ANDERSON (1949) in einer summarischen Abhandlung den ‚long-haired chimpanzee‘ für den Zande-Distrikt im Sudan (F: 14), während WYNDHAM (1937) ein Gefangenschaftstier in Source Yubu (F: 15) sah, dessen Herkunft aber zweifelhaft bleiben muß. Das gleiche gilt für einen Schimpansen, den GEYER (1914) in Wau sah und der von Niam-Niam-Leuten dorthin gebracht worden war. Dieses Tier hatte ein unbehaartes, fleischfarbenes Gesicht und hieß bei den Zande ‚Bääm‘ oder ‚Baam‘, was von GEYER als eine Verstümmelung des arabischen ‚beni adam‘ (Sohn Adams, bzw. Mensch) interpretiert wird. – Daß der Schimpanse an einigen Stellen recht weit nach Norden vorkommt, erhellt ein Beleg, welcher 1911 durch die 2. Deutsche Zentral-Afrika-Expedition (MECKLENBURG 1912) in den Galeriewäldern des Mboko-Fluß, nordöstlich von Kadjema (F: 16) auf dem Wege nach Gubere gesammelt wurde. Bereits JUNKER (1891,



III) und sein Mitarbeiter BOHNDORFF erhielten Schimpansen von Ras el Bamu (F: 17) im Semio-Gebiet.

Erst in neuerer Zeit bringt VERSCHUREN (1958) die Angabe, daß Schimpansen an der Nordgrenze des kongolischen Garamba-Nationalparks leben, wo mehrfach Nester in den Wäldern nahe der Wasserscheide gefunden wurden, besonders im Nordwest-Teil des Parks (F: 18) und auch im Sudan am Oberlauf des Taere-Fluß (F: 19). Dieses bleibt der bisher sicherste Beleg für die sudanesischen Zandegebiete. OWEN (1960) gibt ganz allgemein nur die „Sudan-Kongo-Grenze“ an, und BUTLER (1966) hörte im Südwest-Sudan vom Vorkommen und Rückgang des Bestandes. Ich selbst habe im Zande-Land weder Schimpansen noch Lebensspuren gefunden und auch keine Nachrichten oder Hinweise erhalten.

Besser und genauer sind die Nachrichten, die über das Quellgebiet des Yei-Flusses gemacht worden sind. CAVE (1949) berichtet, daß Schimpansen im Kajiko-Tal (F: 5) auf dem Aloma-Plateau zu finden seien und gibt den Eingeborenen-Namen als ‚Abalabu‘ an. Dies stimmt mit den mir gemachten Angaben überein, die auch durch REID (1952) eine weitere Bestätigung erfahren. Dieser Veterinär-Beamte gibt ebenfalls das Aloma-Plateau bei Iwatoka (F: 1) als Vorkommen an. Dieses einzige wohl völlig sichere Vorkommen im Sudan ist der Jagdbehörde auch erst im vergangenen Jahrzehnt bekannt geworden. Der Schimpanse wird seit 1935 unter den geschützten Tieren des Sudan aufgeführt; jedoch läßt sich in keinem Jahresbericht der Jagdbehörden eine weitere Bestätigung finden (bearbeitet wurden: Annual Report by H. M. Agent & Consul General on the Finances, Administration, and Conditions of the Sudan in 1899, Khartoum, bis 1952, außer Jahrg. 1911; 1914–1920; 1936–1948; sowie ANONYMUS, 1948).

In seiner Abhandlung über das System der Primaten bringt FIEDLER (1956, Abb. 76) eine Verbreitungskarte des Genus *Pan*, auf der die Verbreitungsgrenze im Einzugsgebiet des Nil zweifellos zu weit nach Norden reicht, da sie wahrscheinlich nach der etwaigen Nordgrenze der Bewaldung geschätzt wurde; dadurch reicht sie aber zu weit in Savannengebiete und den Überschwemmungsbereich des Bahr-el-Ghazal.

Ob die aus dem Sudan bekannten Fundorte ein geschlossenes Verbreitungsgebiet bilden, bleibt noch unklar. Es scheint, daß der Schimpanse sich nur vereinzelt als Relikt in größeren Galeriewäldern, den Regenwäldern der höheren Lagen auf der Wasserscheide oder den isolierten Urwäldern in Depressions-Tälern erhalten hat; jedoch liegen dazwischen Savannen, so daß vermutlich die verschiedenen Populationen getrennt sind. Tiergeographisch läßt sich das Vorkommen auf dem Aloma-Plateau leicht an die Fundplätze im Westen des Albert-Sees, das Vorkommen im Zande-Land über den Garamba-Nationalpark an die Terra typica der Subspecies anschließen (SCHOUTEDEN, 1948) (F: 20–22).

Im übrigen entsprechen seine Vorkommen in Tanganyika (NOACK, 1887; CULLEN & DOWNEY, 1960; THOMAS, 1961; GOODALL, 1963) und in West-Uganda (NEUMANN, 1900; MECKLENBURG, 1909; CASATI, 1891; MAYDON, 1957; CULLEN & DOWNEY, 1960; STUHLMANN, 1921; HADDOW, STOTT & SELSOR, 1959); sowie im Nordost-Kongo (STUHLMANN, 1921; ALLEN, 1954) sehr gut diesem Verbreitungsbild. Besonders östlich der Kette der großen Seen sind die Schimpansenvorkommen oft weit voneinander entfernt.

Abschließend bliebe zu erwähnen, daß der Schimpanse im Süd-Sudan nicht als einziger Vertreter der Regenwald-Fauna anzutreffen ist, sondern zusammen mit dem Bongo (*Boocercus eurycerus* Ogilby, 1837), Gelbrückenducker (*Cephalophus sylvicultor* Afzelius, 1815), Rotbüffel (*Syncerus caffer nanus* Boddaert, 1785) und dem Riesenschwein (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas, 1904) in den letzten Ausläufern und Relikten der zentralafrikanischen Hyläa isoliert worden sind.

## Zusammenfassung

Das Vorkommen von *Pan troglodytes schweinfurthii* im Süd-Sudan wird gemeldet; Nachweise durch die Literatur und seine Verbreitung werden diskutiert.

## Summary

The occurrence of *Pan troglodytes schweinfurthii* in the Southern Sudan is reported; literature records and its distribution area are discussed.

## Résumé

La présence du *Pan troglodytes schweinfurthii* au sud du Sudan est rapportée; les records par la littérature et son aire de distribution sont discutés.

## Literatur

- ANONYMUS (1864): Das Verbreitungsgebiet des Gorillas. Peterm. Geogr. Mitt., Gotha, p. 151.  
 ANONYMUS (1948): Game Department News Letter. Khartoum, Sept. 1948 (hektographiert).  
 ALLEN, G. M. (1954): A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., vol. 83. Reprint, Boston.  
 ANDERSON, A. B. (1949): Small Mammals of the Southern Sudan. Sudan Notes and Records, 30, part II, 252—259. Khartoum.  
 BUTLER, H. (1966): Some notes on the distribution of Primates in the Sudan. Folia primatol., 4, 416—423.  
 CASATI, G. (1891): Zehn Jahre in Äquatoria. 2 Bände, Bamberg.  
 CAVE, S. O. (1949): Field Notes from Equatoria and Bahr el Ghasal. Sudan Wild Life & Sports, 1 (2), 3—5.  
 CULLEN, A. & S. DOWNEY (1960): Saving the Game. London.  
 FELKIN, R. W. (1881): Aufzeichnungen über die Route von Lado nach Dara. Peterm. Geogr. Mitt., Gotha, 27, 89—98.  
 FIEDLER, W. (1956): Übersicht über das System der Primaten. Primatologica, Separatum Vol. I: 1—266, Basel—New York.  
 GEYER, F. X. (1914): Durch Sand, Sumpf und Wald. Freiburg.  
 GOODALL, J. (1963): My Life among Wild Chimpanzees. Nation. Geogr. Magazin, Washington, 124, 272—308.  
 HARTMANN, R. (1863): Reise des Freiherrn ADALBERT VON BARNIM durch Nord-Ost-Afrika in den Jahren 1859 und 1860. Berlin.  
 HEUGLIN, TH. V. (1865): Die TINNE'sche Expedition im westlichen Nil-Quellgebiet 1863 und 1864. Peterm. Geogr. Mitt., Gotha, Erg.-Heft 15, 1—46.  
 — (1869): Reise in das Gebiet des Weißen Nil und seiner westlichen Zuflüsse in den Jahren 1862—1864. Leipzig und Heidelberg.  
 — (1877): Reise in Nord-Ost Afrika. 2 Bände, Braunschweig.  
 HADDOW, A. J. (1958): Chimpanzees. Uganda Wild Life, 1 (3), 18—20; 1 (4) 65—66.  
 JUNKER, W. (1881a): Briefe von Dr. W. Junker aus den Ländern der Niamniam. Peterm. Geogr. Mitt., Gotha, 27, 150—154.  
 — (1881b): Rundreise in dem südlichen Niamniam-Lande. Peterm. Geogr. Mitt., Gotha, 27, 252—260.  
 — (1889/91): Reisen in Afrika 1875—1886. Wien & Olmütz. Bd. 1: 1889; Bd. 2: 1890; Bd. 3, 1891.  
 MARNO, E. (1868): Ergebnisse einer Reise in Nord-Ost-Afrika. Der Zool. Garten, 5, 81—94.  
 — (1878): Reise in der ägyptischen Äquatorial-Provinz und in Kordofan in den Jahren 1874 bis 1876. Wien.  
 MAYDON, H. C. (1957): Big Game Shooting in Africa. London.  
 MECKLENBURG, A. F., Herzog zu (1909): Ins Innerste Afrikas. Leipzig.  
 — (1912): Vom Kongo zum Niger und Nil. Leipzig.  
 NEUMANN, O. (1900): Die von mir in den Jahren 1892 bis 1895 in Ost- und Central-Afrika, speciell in den Massai-Ländern und den Ländern am Victoria Nyanza gesammelten und beobachteten Säugethiere. — Zool. Jahrb. Syst., Jena, 13, 529—562.  
 MOLLOY, P. G. (1948): in: BEATON, A. C. — Equatoria Province Handbook 1936—1948. Khartoum.

- NOACK, TH. (1887): Beiträge zur Kenntnis der Säugethier-Fauna von Ost- und Central-Afrika. Zool. Jahrb. Syst., Jena, 2, 193—302.
- OWEN, R. T. H. (1960): Hunting Big Game with Gun and Camera. London.
- PETHERICK, Mr. & Mrs. (1869): Travels in Central Africa and Exploration of the Western Nile Tributaries. 2 Bände, London.
- PIAGGIA, C. & PONCET (1868): Das Land der Niamniam und die südwestliche Wasserscheide des Nils. Peterm. Geogr. Mitt., Gotha, 412—426.
- REID, E. T. M. (1952): Game Notes from Yei and Moru Districts. Sudan Wild Life & Sports, 2 (3), 29—37, Khartoum.
- SCHNEIDER, K. M. (1929): Ein weiterer junger brauner Schimpanse. Der Zool. Garten (N. F.), Leipzig, 1 (5/6), 182—195.
- SCHOUREDEN, H. (1948): Faune du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. I. Mammifères. Ann. Mus. Congo Belge, ser. 8°. Sci. Zool. 1; Tervuren.
- SCHWEINFURTH, G. (1878): Im Herzen Afrikas. Leipzig.
- SETZER, H. W. (1956): Mammals of the Anglo-Egyptian Sudan. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, 106, no. 3377, 447—487.
- STOTT, K. and C. J. SELSOR (1959): Chimpanzees in Western Uganda. Oryx, London, vol. 5, 108—115.
- STUHMANN, F. (1921): Die Tagebücher von Dr. Emin Pascha. Bd. VI. Zoologische Aufzeichnungen Emin's und seine Briefe an Dr. G. Hartlaub. Braunschweig.
- THOMAS, D. K. (1961): The Gombe Stream Game Reserve. Tanganyika Notes & Records, no. 56, 34—39.
- VERSCHUREN, J. (1958): Biologie et Ecologie des Grands Mammifères (Primates, Carnivores, Ongulés). Exploration du Parc National de la Garamba. Fasc. 9. Inst. Parcs Nation. Congo Belge, Brüssel 225. pp.
- WYNDHAM, R. (1937): Der sanfte Wilde. Berlin.

*Anschrift des Verfassers:* cand. rer. nat. D. KOCK, I. Zoologisches Institut der Justus-Liebig-Universität, Gießen, Ludwigstraße 23

## SCHRIFTENSCHAU

NIEVERGELT, B.: **Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum.** Mammalia depicta. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1966, 85 S., 40 Abb. und 13 Tab. Kart. 18,— DM.

Mammalia depicta — die neue Monographienserie über Säugetiere — wird mit einem Vergleich der Populationsdynamik und Ökologie verschiedener Steinbockkolonien der Schweiz eingeleitet. Starker Bedrohung des Bestandes des Steinwildes in der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts konnte begegnet werden durch Neuansiedlung in verschiedenen Alpenländern. 1961, schon 50 Jahre nach der ersten Aussetzung in der Schweiz zählte man hier wieder 2600 Steinböcke, die sich auf 33 Kolonien verteilten. Damit war „im Grunde genommen ein großangelegtes ökologisches Experiment“ durchgeführt, mit dem sich der Verfasser kritisch auseinandersetzt.

Detailliert und aus eigener Anschauung wird die Entwicklung von 6 räumlich getrennten Kolonien geschildert und Unterschiede in der Wachstumsrate der Populationen und der Lebenserwartung der Einzeltiere dargestellt. Es wird wahrscheinlich gemacht, daß in der Änderung des Turnover (Abfolge der Generationen) ein Regulationsmechanismus der Populationsentwicklung besteht. Bei großer Bestandsdichte setzt die Fortpflanzungsphase später ein, das Alter der Böcke wird höher. Das Bockgehörn mit seiner unterschiedlichen Abfolge der Jahresringe erweist sich als gutes Kriterium für die Populationsentwicklung.

Neben solcher Darstellung der endogenen Rhythmik der Populationen wird in einem weiteren Teil der Arbeit auf Einwirkung von Außenfaktoren auf die Standortwahl der Tiere eingegangen. Wesentlichen Einfluß haben Exposition nach der Himmelsrichtung, die Hangneigung, die Windrichtung und -stärke. Jahreszeitlicher Wechsel im Verteilungsmuster der Populationen ist vor allem aus Vegetations- und Temperaturverhältnissen zu erklären. Starke

Niederschläge haben eine Verringerung der Fekunditäts- und Wachstumsrate zur Folge. Geißen ziehen sich öfter in unzugängliche Gebiete zurück, Böcke wagen sich eher in offenes Gelände.

Diese Untersuchung hat nicht unerhebliche Bedeutung für praktische Fragen des Naturschutzes.  
M. GORGAS, Köln

KIRK, GUSTAV: **Erhaltung, Bewahrung und Schutz der Säugetiere.** Selbstverlag, Hohenbüchen 1967. 249 S., Abb. 9,70 DM.

Fragen des Schutzes von Säugetieren gilt dieses Büchlein. In ihm werden zunächst allgemeinere Probleme des Tierschutzes, Fragen der Gesetzgebung, der Nationalparks, der Zoologischen Gärten usw. in Erinnerung gebracht und sodann in einem systematischen Teil für die einzelnen Ordnungen die entscheidenden Daten genannt. So ist ein nützliches Nachschlagewerk entstanden.  
W. HERRE, Kiel

## BEKANNTMACHUNGEN

Der Verkehrsverein Bonn teilt erst jetzt mit, daß die Stadt vom 1. bis 5. Oktober durch mehrere Veranstaltungen überfüllt sein wird und nicht ausreichend Hotelunterbringungen zur Verfügung stehen. Aus diesem Grund sieht sich der Vorstand leider gezwungen, die Tagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde auf die Zeit vom 5. bis 9. Oktober zu verlegen. Die Einladungen werden rechtzeitig zugestellt. Es wird nochmals dringend gebeten, Vortragsanmeldungen möglichst bis zum 1. August 1967 an den ersten Vorsitzenden, Herrn Prof. Dr. STARCK, Frankfurt/M., Anatomisches Institut, L.-Rehn-Straße 14, einzureichen

## Internationale Primatologen-Gesellschaft

Der nächste Kongreß der Internationalen Primatologen-Gesellschaft soll vom 29. Juni bis 3. Juli 1968 im Yerkes Regional Primate Research Center in Atlanta/Georgia, USA, stattfinden. Er ist als Gedächtnis-Kongreß für ROBERT M. YERKES gedacht, der sich in der Zeit zwischen den beiden Weltkriegen bedeutende Verdienste um die Kenntnisse der Menschenaffen erworben hat. Deshalb sollen auf der Tagung Studien an Pongiden einen besonders breiten Raum einnehmen. Daneben sollen aber auch andere Untersuchungen an nicht menschlichen Primaten (Verhaltensforschung, Paläontologie, Neuroanatomie, Neurophysiologie, Immunbiologie, Endocrinologie und medizinische Primatologie) ihren Platz finden. Diese Pläne wurden auf der ersten Sitzung des Organisations-Komitees unter Vorsitz von Dr. G. H. BOURNE (dem Direktor des gastgebenden Instituts) gefaßt und dem Board of Scientific Advisors des Centers zugewiesen. Diesem Gremium gehört unter anderen auch der Präsident der Gesellschaft, Dr. L. CARMICHAEL, an.

Interessenten werden gebeten, sich direkt mit Dr. G. H. BOURNE, dem Direktor des obengenannten Instituts, in Verbindung zu setzen. Titel und Zusammenfassung des vorgesehenen Beitrags in englischer Sprache sollten bis zum 1. Januar 1968 beim Gastgeber vorliegen.

Dr. H. PREUSCHOTT  
Sekretär der Internationalen  
Primatologen-Gesellschaft

Im Mai 1967 erschien:

# Grundriß der Histologie und vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haussäugetiere

Von Prof. Dr. HUGO GRAU  
Tieranatomisches Institut der Universität  
München

und Prof. Dr. PETER WALTER  
Inst. f. Histologie und Embryologie der Tiere  
der Universität München

1967 / 171 Seiten mit 154 Abb. im Text und auf 12 Farbtafeln / In Ganzleinen 58,— DM

Bisher fehlte in der veterinärmedizinischen Literatur eine kurzgefaßte, aber doch ausreichende Einführung in die Histologie und vergleichende mikroskopische Anatomie. Dieser besonders von Studenten beklagte Mangel ist mit dem Erscheinen des vorliegenden Grundrisses nunmehr beseitigt worden. Der neue Grundriß soll das weiterführende ausführliche „Lehrbuch der Histologie und vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere“ (10. Auflage, bearbeitet von KRÖLLING † und GRAU) nicht ersetzen, sondern das Verständnis für diese Wissensgebiete wecken und so zu der lehrbuchmäßigen Darstellung hinführen.

In Ergänzung der entsprechenden Vorlesungen bieten die Verfasser den Stoff knapp und verständlich dar, so daß sich das Buch als vorzügliches Hilfsmittel zur Vorbereitung auf das Examen eignet. Erörterungen wissenschaftlicher Einzelfragen, die für diesen Zweck zu sehr in die Breite geführt hätten, sind deshalb vermieden, neue Erkenntnisse, durch die das Wissen in den beiden letzten Jahrzehnten von seiten der modernen wissenschaftlichen Technik (Histochemie, Elektronen- und Phasenkontrastmikroskopie) bereichert wurde, jedoch verarbeitet worden.

So wurden in das Kapitel „Zytologie“ die jüngsten Ergebnisse der Protoplasma- und Chromosomenforschung mit besonderer Sorgfalt eingefügt. Die „Lehre von den Geweben“ und vor allem die „Mikroskopische Anatomie“, die Lehre vom Feinbau der Organe, sind auf dem heutigen wissenschaftlichen Stand dargestellt worden. Neueste Erkenntnisse konnten gleichfalls in die Kapitel über den Zirkulationsapparat, den besonders für Tierzüchter interessanten männlichen und weiblichen Geschlechtsapparat, die nervösen Zentralorgane sowie die Lehre von den Sinnesorganen aufgenommen werden.

Die mikroskopische Anatomie ist, wie die Anatomie überhaupt, ein „Augenfach“. Insofern wurde auf instruktive Illustrationen, die den Text in wirkungsvoller Weise ergänzen und verkürzen, besonderer Wert gelegt. Viele Abbildungen stellen Übersichtstafelbilder dar, auf denen die Charakteristika einzelner *Gewebe* — wie des lockeren Bindegewebes, des Sehnen-, Knochen- oder Fettgewebes und der Muskelgewebsarten — sowie der *Organe* — wie der Milz, des Darmes, der Leber, Lunge, Niere oder des Auges — so zusammengestellt sind, daß sich für den Leser bei aufmerksamer Betrachtung der Text eines ganzen Kapitels im Tafelbild jeweils gedrängt wiederholt.

So ist dieser Grundriß nicht nur für Studierende der Veterinärmedizin als kurzgefaßtes Compendium, sondern auch für Zoologen, praktische Tierärzte, Tierzüchter und natürlich auch für Humanmediziner sowie alle sonstigen Wissenschaftler, die mit Versuchstieren arbeiten, als Orientierungshilfe bestimmt. Schließlich ist das Buch wegen seiner prägnanten Abfassung auch für Institute und Laboratorien für Pathologie, für Veterinäruntersuchungsämter und Schlachthöfe bestens geeignet.

VERLAG PAUL PAREY · BERLIN UND HAMBURG

*Im Oktober 1967 erscheint:*

## Artbegriff und Evolution

Von Prof. Dr. ERNST MAYR

Museum of Comparative Zoology of Harvard College, Cambridge/Mass.

Aus dem Amerikanischen übertragen von Prof. Dr. GERHARD HEBERER

Anthropologische Forschungsstelle (Zoologisches Institut), Göttingen

1967 / Ca. 596 Seiten mit 65 Abbildungen und 42 Tabellen / In Ganzleinen / 86,— DM

Seit den bahnbrechenden Veröffentlichungen von Dobzhansky, Huxley, Mayr, Rensch und Simpson in den Jahren zwischen 1937 und 1947 hat die Evolutionslehre einen außerordentlichen Aufschwung erlebt. Mayr hat nunmehr eine neue Synthese dieses Wissensgebietes vorgenommen.

Mit dem vorliegenden Werk erörtert er die wesentlichsten Befunde der Evolutionsbiologie. Er stellt dabei die Genetik der Populationen und die Art in den Mittelpunkt. Besonders betont wird die biologische Bedeutung der Art und die Tatsache, daß das Gesamtindividuum und nicht das Einzel-Gen der Auslese unterworfen ist. Diese Einstellung führt zu einer Neuformulierung mancher Evolutionsprobleme und zu einem klaren Herausarbeiten noch ungelöster Fragen. Das Problem, ob eine Kenntnis der Evolutionserscheinungen auf der Artstufe für eine Erklärung der langfristigen Evolution ausreicht, wird in einem eigenen Kapitel erörtert. Ein besonderer Vorzug des Werkes besteht auch darin, daß es die reiche internationale Literatur dieses Gebietes mit über 1700 Titeln dem Leser übersichtlich zugänglich macht.

Das Werk bedeutet für jeden Biologen, gleich welcher Richtung, auch für den Humanbiologen, einen bedeutsamen neuen Beitrag zur Evolutionslehre.

### *Aus den Besprechungen der amerikanischen Originalausgabe:*

„Ein wahrhaft großes Werk, das in der Biologie unserer Zeit ein Markstein bleiben wird.“

*Th. Dobzhansky, Columbia-Universität*

„Ich habe Ernst Mayr's 'Animal Species and Evolution' begierig gelesen . . . Insbesondere klärt die Einleitung über Klassifikation und Analyse der Evolutionstheorie die Begriffe Darwins, seiner Vorläufer und seiner Nachfolger mit einer Tiefe, die sicherlich die zukünftigen Schriften über die Geschichte der Evolution beeinflussen wird.“

*B. Cohen, Harvard-Universität*

„Ernst Mayr hat mit Klarheit und Begeisterung die modernen Begriffe der Evolution beschrieben, die den Goldenen Faden der Biologie klären — zum Verstehen der Evolution . . . Seine Ausführungen machen Bücher über Evolution, die erst vor wenigen Jahren erschienen sind, antiquiert.“

*H. T. Spieth, Universität von Kalifornien*

„Dies ist die kraftvollste, vollständigste und am besten dokumentierte Arbeit, die jemals über die genetischen Merkmale und evolutiven Prozesse in tierischen Populationen rund um das entscheidende Artniveau veröffentlicht wurden.“

*G. G. Simpson, Harvard-Universität*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

C 22209 F

S-ES-B[erlin]

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

MUS. COMP. ZOOL.  
LIBRARY

NOV 22 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — H. DATHE, Berlin —  
W. HERRE, Kiel — K. HERTER, Berlin — J. KÄLIN †, Frei-  
burg/Schweiz — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZA, Flo-  
renz — H. NACHTSHEIM, Berlin — T. C. S. MORRISON-  
SCOTT, London — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THE-  
NIUS, Wien — W. VERHEYEN, Antwerpen — K. ZIMMER-  
MANN †, Ellenberg

Schriftleitung E. MOHR, Hamburg — M. RÖHRS, Hannover

32. BAND · HEFT 5

Oktober 1967



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN





NOV 22 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

# Untersuchungen zur Kenntnis der Leoparden (*Panthera pardus*) des südlichen Afrikas<sup>1</sup>

Von HELMUT HEMMER

Eingang des Ms. 11. 1. 1967

Unsere Kenntnis von den Leoparden der südafrikanischen Gebiete ist noch sehr lückenhaft, da die verschiedenen Publikationen zu diesem Thema immer nur auf recht geringem Material beruhen. Die Sicherheit, mit der sich teilweise widersprechende Aussagen zur Unterartengliederung dieser Formen gemacht wurden, ist demgegenüber meist erstaunlich groß. So spricht neuerdings wieder DOBRORUKA (1966, S. 323) von „3 gut voneinander unterscheidbaren Leopardenunterarten“, nämlich *melanotica* GÜNTHER, 1885, *shortridgei* POCOCK, 1932, und *adersi* POCOCK, 1932, während er *puella* POCOCK, 1932, als Synonym von *shortridgei* einzieht. WEIGEL (1961), von der DOBRORUKA (l. c., S. 317) einen ganzen Abschnitt fast wörtlich übernimmt (WEIGEL, S. 70), ohne ihre Arbeit aber irgendwo zu zitieren, führt für das südafrikanische Gebiet *melanotica*, *shortridgei* und *puella* an.

Für diese Leopardenformen wurden kurz gefaßt folgende Diagnosen gegeben:

1. *melanotica* GÜNTHER, 1885: GÜNTHER (1885) — Namensgebung als *Felis leopardus*, var. *melanotica* für einen deutlich als Färbungsvariante gekennzeichneten Leoparden aus der Umgebung von Grahamstown; „the ordinary kind of leopard is common in the locality“. POCOCK (1932) — Fell des Typusexemplars: „the pelage is smooth and sleek, but thickened with underwool“. Schädel aus dem Kapland von solchen aus dem Damaraland (*shortridgei*) ununterscheidbar. SHORTRIDGE (1934) — Aus der Gegend zwischen King William's Town und Grahamstown 2 normal gefärbte Leoparden im Kaffrarian Museum. Vom *melanotica*-Typ insgesamt 6 Exemplare bekannt. ROBERTS (1951) — „The leopard of the moist eastern districts seems to be darker than that of the drier north“. WEIGEL (1961) — „Die normal gemusterte Form aus Natal und Zululand ist gelblich lohfarben mit kleinen Rosetten, im allgemeinen dunkler als *P. p. shortridgei*“. DOBRORUKA (1966) — „ziemlich dunkel rötlichgelb gefärbt. Das Haar ist kurz, 15–20 mm lang, aber grob“. „Der Schädel des Kap-Leoparden ist im Vergleich zu anderen südafrikanischen Unterarten größer und breiter, meistens mit einem mächtigen, weit nach hinten ragenden Occipitalkamm“.

2. *shortridgei* POCOCK, 1932: POCOCK (1932) — Typusbeschreibung: „Fur thick, but not noticeable rough. General colour a pale greyish or pallidly olivaceous buff with no bright yellowish or orange tint anywhere, rosettes of average or rather small size, their centres at most slightly darker than the ground-colour“. Gegenüber *suahelica* (*fusca* bei POCOCK) fahler und mit dickerem Fell. ROBERTS (1951) — „A lighter-coloured animal than *P. p. melanotica*“. WEIGEL (1961) — „Die nördlichen Vertreter sehen *P. p. suahelica* sehr ähnlich, bleiben nur etwas fahler und tragen meist ein dichteres Fell. Nach Westen zu wird die Farbe der Tiere heller, fahl gelbgrau bis olivgrau ohne jeden leuchtenden Gelbton. Die Leoparden Nord-Angolas scheinen im allgemeinen gelblicher getönt, nähern sich also denen Ostafrikas“. DOBRORUKA (1966) — „Die Grundfarbe von *shortridgei* ist hellgelb, etwa ‚buff yellow‘ bis ‚apricot yellow‘ nach RIDGWAY. Die Rosettenkerne können etwas dunkler sein, aber stechen nicht so auf-

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. HANS MISLIN zum 60. Geburtstag gewidmet.

fallend heraus wie beim Massai-Leoparden *suahelica*. Östliche Vertreter von *shortridgei* können in der Grundfarbe dunkler sein, wohl als Übergang zu *suahelica* und *adersi* Pocock 1932<sup>2</sup>. Schädel: „die Basallänge im Vergleich zur Gesamtlänge bei *shortridgei* relativ größer“ und „♀-Schädel breiter“ (gegenüber *suahelica*).

3. *puella* Pocock, 1932; Zukowsky (1924) — Auf Steinhart und Wilhelm basierende Beschreibung. „Im Omarurugebiet zeichnet sich der Leopard durch sehr starke und lebhaft gefleckte Form aus, während nördlicher, im eigentlichen Kaokoveld, eine fahle, mehr grau gefärbte Form mit verhältnismäßig geringer und kleiner Fleckung auftritt . . . Wilhelm spricht nicht von Unterschieden in der Deckenfärbung und Zeichnung, gibt aber an, daß der eigentliche Kaoko- oder Bergleopard stets schwächer und kleiner als der Leopard des Grootfonteiner Sandfeldes und des Kaukaufeldes<sup>2</sup> ist“. Pocock (1932) — „Coat short and smooth, very much as in typical examples of Kenya and Tanganyika leopards, shorter and smoother than in any of the examples assigned to *P. p. shortridgei*. Colour and pattern as in the examples of *shortridgei*“. „Distinguishable from *P. p. shortridgei* by its smaller size, the suppression of the secondary sexual characters of the male skull, and the unusual smallness of the teeth in the female“. Shortridge (1934) — Wiederholung der Darstellung von Steinhart und Wilhelm (vgl. Zukowsky 1924). Weigel (1961) — „Nur durch die geringere Größe und etwas abweichenden Schädelbau von *P. p. shortridgei* unterschieden“. Dororuka (1966) — Die Form *puella* wird als Unterart als unhaltbar erwiesen „und muß als Synonym von *Panthera pardus shortridgei* Pocock, 1932, angesehen werden“.

4. Leoparden Südostafrikas: Roberts (1951) — Übergang des ostafrikanischen *P. p. suahelica* (nach Pocock, 1932 als *fusca* bezeichnet) in die fahl gefärbte südwestafrikanische und die dunklere südafrikanische Rasse. Dororuka (1965) — Im Küstengebiet Ostafrikas und Nyassalands ein kleinfleckiger Leopard als *P. p. adersi* Pocock, 1932 (Originalbeschreibung für den Sansibar-Leoparden) von *P. p. suahelica* zu unterscheiden. Dororuka (1966) — Von Transvaal entlang der Ostküste Afrikas nach Norden *P. p. adersi*: „Die Grundfarbe von *adersi* ist bei den dunkelsten Tieren etwa ‚orange buff‘, die hellsten sind ‚buff yellow‘ bis ‚apricot yellow‘ gefärbt. Sehr kennzeichnend sind die kleinen, zerbrochenen Rosettenflecken ohne dunkle Kerne“. Die Schädel von *adersi* sind im Durchschnitt größer als die von *suahelica*. Dagegen sind die von *suahelica* bei gleicher Condylbasallänge breiter, hauptsächlich bei den ♂♂.

Zur eigenen Untersuchung standen außer den zahlreichen, bereits von Dororuka beschriebenen Schädeln der Zoologischen Staatssammlung München und 3 lebenden südwestafrikanischen Leoparden des Zoos Hellabrunn München, von denen Dororuka ebenfalls ein Tier abbildet, noch unbearbeitete Felle und Schädel aus folgenden Museen zur Verfügung:

- a. Felle: Angola und Südwestafrika (Verbreitungsgebiet von *shortridgei*): Amsterdam (1), Bonn (1), Frankfurt/M. (1), Leiden (1), Kapland und Oranje-Freistaat (Verbreitungsgebiet von *melanotica*): Leiden (3 + 1 aus Zoo Rotterdam mit Angabe: südlichstes Afrika),
- b. Schädel: Angola und Südwestafrika: Bremen (1), Hamburg (9), Leiden (1), Wiesbaden (1); zusammen 5 ♂♂, 7 ♀♀ (Tab. 1).

Dieses an sich durchaus nicht umfangreiche Material übertrifft immerhin das von Dororuka (1966) neu bearbeitete annähernd um das Doppelte; die Zahl hier neu publizierter Schädel aus dem *shortridgei*-Verbreitungsgebiet erreicht nach Tab. 2 von Dororuka (l. c.) fast die Gesamtzahl der von dieser Unterart bisher überhaupt durch Pocock, Roberts und Dororuka veröffentlichten Schädel und verspricht so eine merkliche Erweiterung unserer Kenntnis.

Für die bereitwillige Unterstützung bei der Untersuchung der Bestände der erwähnten Sammlungen gilt an dieser Stelle den Herren Drs. P. J. H. van Bree (Amsterdam), Prof. Dr. E. von Lehmann (Bonn), Prof. Dr. H. Friedrich (Bremen), Dr. H. Felten (Frankfurt/M.), Prof. Dr. M. Röhrs (Hamburg, jetzt Hannover), Dr. A. M. Husson (Leiden), Dr. Th. Haltenorth (München), L. Heck (Zoo München) und Dr. Gross (Wiesbaden) mein bester Dank.

Zur Beurteilung der Größen- und Proportionsunterschiede der Schädel wurde die Methode

<sup>2</sup> Das Kaukaufeld ist *nicht* mit dem Kaokofeld identisch. Es schließt unmittelbar westlich an das Ngamiland an, liegt also östlich des Kaokofeldes.

der Allometriedarstellung benutzt, die in der Säugetiersystematik bereits mit Erfolg mehrfach eingesetzt wurde (GILES 1956, RÖHRS 1958, 1959, 1961 a und b, BÄHRENS 1959 und 1961, BOHLKEN 1961, HÜCKINGHAUS 1961, REICHSTEIN 1963). Die Allometriegraden wurden in der Form der „reduzierten Hauptachse“ nach KERMACK & HALDANE (1950) nach der Formel

$$a = \sqrt{\frac{\sum (\log y_i - \log \bar{y})^2}{\sum (\log x_i - \log \bar{x})^2}} \cdot \left(1 \pm \sqrt{\frac{1-r^2}{n-2}}\right)$$

berechnet.  $s_{\log x, \log y}$ , die Standardabweichung von der Allometriegraden in Ordinatenrichtung, wurde nach BRODY (1945) nach

$$S^2_{\log x, \log y} = \frac{\sum (\log y_i - \log \bar{y})^2 - a \cdot \sum (\log x_i - \log \bar{x}) (\log y_i - \log \bar{y})}{n-2}$$

berechnet. Der Korrelationskoeffizient  $r$  wurde folgendermaßen erhalten:

$$r = \frac{\sum (\log x_i - \log \bar{x}) (\log y_i - \log \bar{y})}{\sqrt{\sum (\log x_i - \log \bar{x})^2 \cdot \sum (\log y_i - \log \bar{y})^2}}$$

Die Zufallshöchstwerte (zw) wurden bei der Sicherheitsgrenze von 0,01 der Tabelle VII bei FISHER & YATES (1957) entnommen.

Die Untersuchung der Felle aus Südafrika und Südwestafrika brachte folgendes Ergebnis: Fellfarbe hell und fahl, variierend von graugelb bis rötlich-ockergelb, auf dem Rücken intensiver ausgefärbt, fahl graugelbweiße Unterseitenfarbe ziemlich weit an den Flanken heraufreichend; Durchmesser der Flankenrosetten im Mittel ca. 3 bis 5 cm, Rosettenkerne von schwach bis sehr viel dunkler als die Grundfarbe variierend, in braunen Tönungen. Fellbeschaffenheit nicht einheitlich: bei einem fahl graugelben Leoparden aus Gambos, Mossamedes/Süd-Angola (Mus. Leiden) Fell sehr dicht, Haarlängen am Bauch caudal 4 cm, am Rücken 1,5 cm, am Schwanz 1,5, gegen sein Ende zu 2–2,5 cm; bei einem fahl rötlichgelben Leoparden aus Südwestafrika (Mus. Bonn) Fell rauh, Haarlänge am Rücken ca. 1 cm.

Die Merkmale der Leoparden aus dem südlichsten Afrika (sämtlich Mus. Leiden) lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Fellfarbe der Kapleoparden fahl rötlichgelb, am Rücken intensiver und dunkler gefärbt, unten an den Flanken allmählich in das Weiß der Unterseite übergehend; ein ♀ aus dem Oranje-Freistaat aber heller, fahl weißlichgelb bis rötlichgelb auf dem Rücken. Durchmesser der Fleckenrosetten im Mittel ca. 3 bis 5 cm, Rosettenkerne deutlich dunkler als die Grundfarbe, bräunlich. Fleckenzahl bei dem ♀ aus dem Oranje-Freistaat etwas größer, Rosettendurchmesser etwas geringer (ca. 2–4 cm), Abstände dazwischen kleiner ( $1/2$ –1 cm) als bei den Kapleoparden (3–6, 1–1,5 cm). Haarlänge am Rücken ca. 1 cm, Fellbeschaffenheit sonst nicht einheitlich, rauh (♂, Kapland) oder glatt (Tier aus Zoo Rotterdam, Herkunft: südlichstes Afrika).

Ein Vergleich der untersuchten süd- und südwestafrikanischen Leoparden zeigt, daß Rosettenzahl, -Größe und -Form sich in beiden Gebieten gleichen bzw. in gleicher Weise variieren und die Rosettenkerne hier wie dort dunkler als die Grundfarbe erscheinen. Die Fellbeschaffenheit ist nicht einheitlich; kurzes rauhes Haar wurde sowohl bei Kapleoparden als auch bei einem Tier aus Südwestafrika gefunden. In der Fellfärbung erscheinen die südwestafrikanischen Leoparden und das Exemplar aus dem Oranje-Freistaat fahler und heller als die Kapleoparden, die etwas intensiver rötlichgelb sind. Der Vergleich mit den Literaturbefunden zeigt, daß für den Kapleoparden das DOBRORUKASche Merkmal der Fellbeschaffenheit kein Unterartenkriterium darstellen kann, da zu häufig Abweichungen auftreten: Der Verfasser fand sowohl rauhes wie glattes Haar, das Fell des Typusexemplars von *melanotica* ist nach POCOCK (1932) ebenfalls glatt. Kurzhaarigkeit könnte dagegen zutreffen. Der hier beschriebene Leopard aus dem Oranje-Freistaat entspricht der DOBRORUKASchen Darstellung der Krugerpark-Leoparden (Transvaal), die ebenfalls sehr hell gefärbt und ziemlich kleinfleckig sein sollen.

Kleinfleckung, die für die Festlandvertreter von *adersi* kennzeichnend sein soll, kann aber nach POCOCK (1932) auch bei südwestafrikanischen Leoparden vorkommen: „rosettes of average or rather small size“; desgleichen könnte ein vom Verfasser untersuchtes Fell aus Südafrika (Mus. Leiden) eher als kleinflechtig bezeichnet werden. Zur Nachprüfung von Häufigkeitsverhältnissen reicht das bisher beschriebene Material nicht aus, so daß die 75-%-Regel als Unterartkriterium kaum in Anspruch genommen werden kann.

Das von POCOCK für *shortridgei* beschriebene dichte Fell wurde vom Verfasser bei dem Südafrika-Exemplar ebenfalls gefunden, nicht aber bei färbungsähnlichen anderen südwestafrikanischen Stücken. Die von DOBRORUKA mit Recht zu *shortridgei* gestellte Form *puella* soll sich nach POCOCK demgegenüber auch wieder durch kurzes, glattes Fell auszeichnen. Auch hier scheidet die Fellbeschaffenheit als diagnostisches Kriterium aus.

Für die Färbung kann die allgemein vertretene Ansicht, die südwestafrikanischen Leoparden seien in der Regel heller und fahler, mehr graugelb als die intensiver gefärbten, mehr rötlichgelben Kapleoparden, bestätigt werden. Die Variationsbreiten überschneiden sich jedoch deutlich. Sehr helle Leoparden kommen aber im Oranje-Freistaat und nach DOBRORUKA in Transvaal ebenfalls vor. In der Übergangzone (Nord- und Südrhodesien bis Transvaal) war den Bearbeitern auch eine klare Unterscheidung von *shortridgei* oder *adersi* von *suahelica* nicht möglich (vgl. ROBERTS 1951, WEIGEL 1961, DOBRORUKA 1966).

DOBRORUKA (1966) trennt *suahelica* von *shortridgei* nach Fellmerkmalen durch ihre mehr rötliche Grundfarbe und immer dunkle Rosettenkerne. Ein derartiger Unterschied trifft sicher nicht zu. Einerseits besitzen alle hier beschriebenen süd- und südwestafrikanischen Leoparden ebenfalls deutlich gegenüber der Grundfarbe dunklere Rosettenkerne, andererseits brauchen nach Untersuchung POCOCKs (1932) diese Kerne bei *suahelica* überhaupt nicht immer dunkler als die Grundfarbe zu sein; DOBRORUKA (1962) bildet sogar selbst einen ostafrikanischen Leoparden als *suahelica* ab (S. 208, Abb. 9), dem eine klare Verdunkelung der Zentren fehlt!

Von den Festlandsvertretern von *adersi* soll sich *suahelica* hauptsächlich durch deren kleinere, fast völlig in Tupfen zerfallene Rosetten unterscheiden (DOBRORUKA 1962). Auch hier lassen die Abbildungen, die der Autor selbst gibt (DOBRORUKA l. c. S. 208, Abb. 8 = nach DOBRORUKA 1965 *adersi*, desgl. Abb. 3 und 4 in DOBRORUKA 1966 gegenüber *suahelica*, Abb. 9 von DOBRORUKA 1962), die im Text behaupteten Unterschiede nicht im geringsten erkennen. Kleinfleckige Leoparden kommen eben in allen Gebieten Ost-, Südwest- und Südafrikas neben der etwas größerfleckigen Normalform vor und berechtigen keineswegs zur Unterartentrennung.

Schädel: Als Grundlage der allometrischen Untersuchung von Schädelserien verschiedener Herkunft diente die von DOBRORUKA (1962, Tab. 3–4) publizierte *suahelica*-Serie. Dadurch können eventuell auf verschiedener Meßtechnik beruhende Unterschiede weitgehend beseitigt werden, wenn die teilweise ebenfalls von DOBRORUKA (1966, Tab. 1–3) selbst vermessenen Serien von *melanotica*, *shortridgei* und *adersi* zum Vergleich kommen.

Da DOBRORUKA (1966) Unterschiede zwischen den verschiedenen Unterarten in der relativen Jochbogenbreite in bezug auf die Condylbasallänge und in der relativen Basallänge behauptet, wurden die Allometrien Jochbogenbreite (= Zyg. Br.) / Condylbasallänge, Gesamtlänge/Basallänge und Gesamtlänge/Condylbasallänge berechnet (Tab. 2).

a. Zyg. Br./Condylbasallänge (Abb. 1–3): Abbildung 1 zeigt die Streubreite der *suahelica*-Serie (♂♂ bzw. ♀♀) um die intrasexuellen Allometriegeraden und deren Standardabweichung (strichlierte Geraden). In Abbildung 2 sind die Werte für die in den Tabellen DOBRORUKAS (1966) aufgeführten Schädel von *melanotica*, *shortridgei*

Tabelle 1

Schädelmaße von Leoparden aus Angola und Südwestafrika

Herkunft	Museum	Geschlecht	1	2	3	4	5	6
Südangola	Leiden	♂	182	169	156	116	44	124
Chimbassi, Angola	Hamburg	♂	231	213	200	134	35	154
Rio Luati, Angola	Hamburg	♂	228	203	190	140	40	148
Rio Luati, Angola	Hamburg	♂	218	198	184	132	42	142
Südwestafrika	Hamburg	♂	220	—	192	—	43	—
Südwestafrika	Hamburg	♀	192	175	166	115	39	125
Südwestafrika	Hamburg	♀	197	179	169	126	45,5	130
Rio Luati, Angola	Hamburg	♀	188	170	160	115	40,5	124
Piri/Dembos, Angola	Hamburg	♀ juv.	195	178	168	121	43	127
Libola, Angola	Hamburg	♀	208	183	172	124	36	133
Südwestafrika	Bremen	♀	185	—	161	—	40,5	123
Südwestafrika	Wiesbaden	♀	195	176	166	123	—	128

1 = Gesamtlänge, 2 = Condylbasallänge, 3 = Basallänge, 4 = Jochbogenbreite, 5 = Postorbitalbreite, 6 = Unterkieferlänge.

Tabelle 2

Allometrien verschiedener Leoparden-Schädelserien

D = Maße nach DOBRORUKA

	n	a	r	zw (P=0,01)
<b>Zyg. Breite/Condylbasallänge</b>				
<i>suabelica</i> ♂ (D)	27	1,22 ± 0,11	0,88	0,49
<i>suabelica</i> ♀ (D)	20	1,19 ± 0,18	0,77	0,56
<i>shortridgei</i> ♂ (D)	10	1,82 ± 0,44	0,73	0,76
<i>shortridgei</i> ♀ (D)	5	0,74 ± 0,25	0,81	0,96
<i>adersi</i> ♂ (D)	7	1,34 ± 0,46	0,64	0,87
<i>melanotica</i> ♂ (D)	5	0,65 ± 0,30	0,59	0,96
<i>shortridgei</i> ♂ (D + eigene Maße)	14	1,16 ± 0,17	0,87	0,66
<i>shortridgei</i> ♀	11	0,87 ± 0,20	0,74	0,73
<b>Gesamtlänge/Basallänge</b>				
<i>suabelica</i> ♂ (D)	12	0,94 ± 0,12	0,91	0,71
<i>suabelica</i> ♀ (D)	8	1,06 ± 0,24	0,84	0,83
<i>shortridgei</i> ♂ (D + eigene Maße)	7	1,06 ± 0,12	0,97	0,87
<i>shortridgei</i> ♀	12	1,12 ± 0,11	0,95	0,71
<b>Gesamtlänge/Condylbasallänge</b>				
<i>suabelica</i> ♂ (D)	27	1,06 ± 0,06	0,96	0,49
<i>suabelica</i> ♀ (D)	19	1,03 ± 0,10	0,92	0,58
<i>shortridgei</i> ♂ (D + eigene Maße)	14	1,12 ± 0,08	0,97	0,66
<i>shortridgei</i> ♀	11	1,12 ± 0,15	0,92	0,71

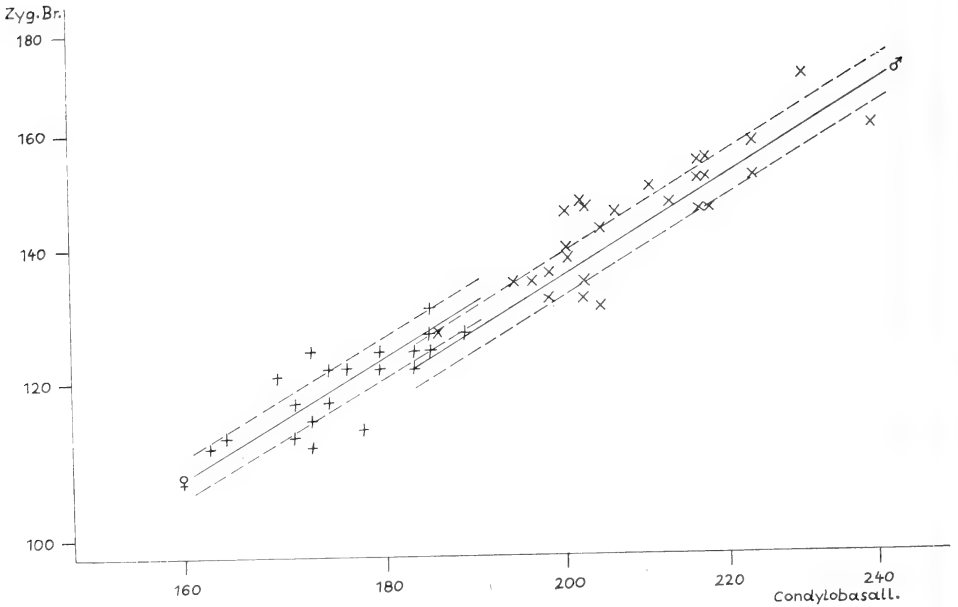


Abb. 1. Allometriediagramm Jochbogenbreite/Condylbasallänge für *Panthera pardus suabellica* (Werte nach DOBRORUKA, 1962).  $\times = \text{♂}$ ,  $+$  =  $\text{♀}$ , unterbrochene Geraden parallel den Allometrieggeraden = s-Grenzen

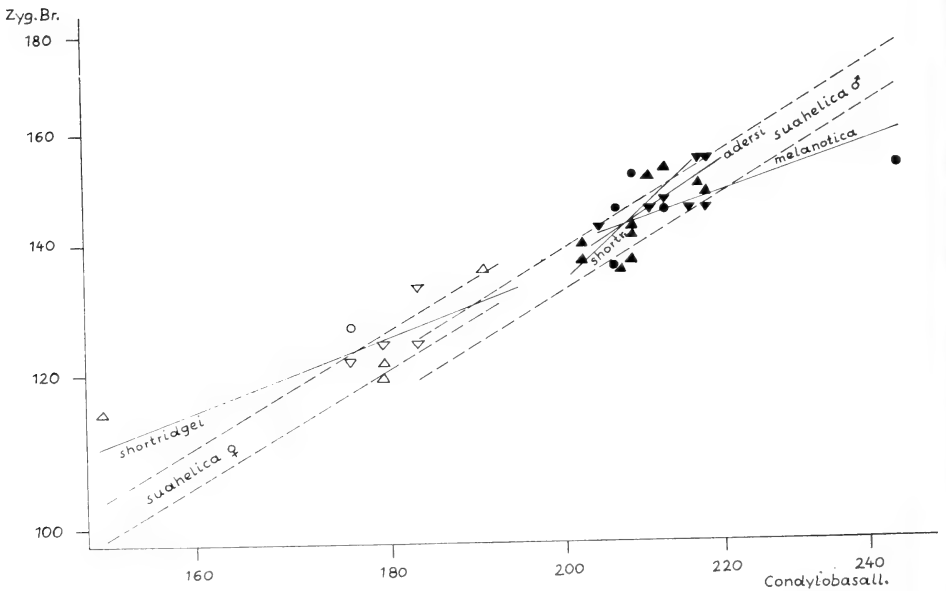


Abb. 2. Allometriediagramm Jochbogenbreite/Condylbasallänge für *P. p. shorthridgei*  $\blacktriangle = \text{♂}$ ,  $\triangle = \text{♀}$ ; *P. p. adersi*  $\blacktriangledown = \text{♂}$ ,  $\triangledown = \text{♀}$ ; *P. p. melanotica*  $\bullet = \text{♂}$ ,  $\circ = \text{♀}$  (Werte nach DOBRORUKA, 1966). Gestrichelte s-Grenzen von *P. p. suabellica* nach Abb. 1

und *adersi* eingetragen, sowie daraus berechnete Allometrie-geraden für die einzelnen Gruppen, deren Korrelationen allerdings in keinem Fall auf dem 1-%-Niveau zu sichern sind ( $zw > r$ ). Unterschiede dieser verschiedenen Gruppen von *suahelica*, deren *s*-Grenzen vergleichsweise für diese Darstellung herangezogen wurden, sind in diesem Merkmal nicht signifikant, vielmehr streuen alle Einzelwerte um den *s*-Bereich von *suahelica*. Um das Material von *shortridgei* zu vergrößern, wurden zusätzlich zu den von DOBRORUKA zusammengestellten Maßen die Maße der vom Verfasser selbst untersuchten Schädel (Tab. 1) zu einer Gesamtserie zusammengefaßt (Abb. 3), deren Korrelation nunmehr signifikant ist. Eine Abweichung der somit erhaltenen Allometrie-geraden von *shortridgei* ist weder in der Lage noch in der Steigung von den entsprechenden Geraden von *suahelica* zu sichern, beide Serien erscheinen in diesem Merkmal als gleich.

b. *Gesamtlänge/Basallänge* (Abb. 4 und 5): In diesem Merkmal sollen sich *suahelica* und *shortridgei* unterscheiden. So wurden wiederum die Allometrien für *suahelica* berechnet und die DOBRORUKASCHEN *shortridgei*-Werte in das Diagramm eingetragen (Abb. 4). Eine Zusammenfassung mit den eigenen Meßwerten führt zu größeren Serien, für welche signifikante Allometrie-geraden bestimmt werden können (Abb. 5). Auch hier erweisen sich die beiden Gruppen, da keine Unterschiede zu sichern sind, als allometrisch gleich.

c. *Gesamtlänge/Condylobasallänge* (Abb. 6): Die *shortridgei*-Werte (nach DOBRORUKA + eigene) streuen wiederum um die *suahelica*-Allometrie-geraden; Unterschiede der Geraden beider Gruppen sind nicht zu sichern.

Als Ergebnis der Allometrieuntersuchung ist festzustellen, daß die von DOBRORUKA beschriebenen Proportionsunterschiede am Schädel verschiedener Leopardengruppen teils allometrisch auf verschiedener absoluter Größe beruhen, teils statistisch einfach ungesichert sind. Somit können die Schädel von *suahelica*, *adersi*, *shortridgei* und *melanotica* als in den untersuchten Merkmalen gleich angesehen werden.

Insgesamt ist nach den vorgelegten Befunden zu folgern, daß von allen Merkmalen,

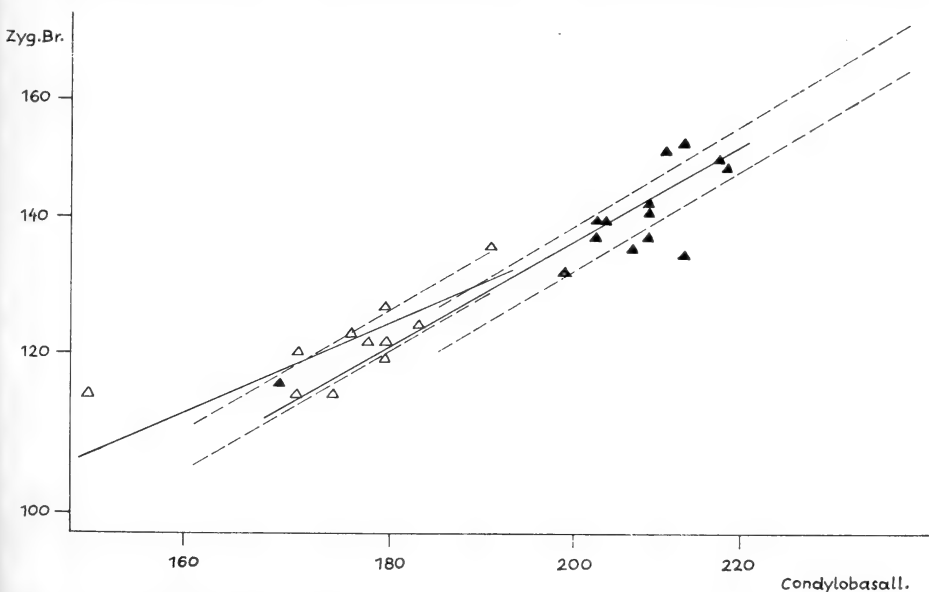


Abb. 3. Allometriediagramm Jochbogenbreite/Condylobasallänge für *P. p. shortridgei*. Werte nach DOBRORUKA (1966) und eigenen Messungen des Verfassers. Gestrichelte *s*-Grenzen von *P. p. suahelica* nach Abb. 1

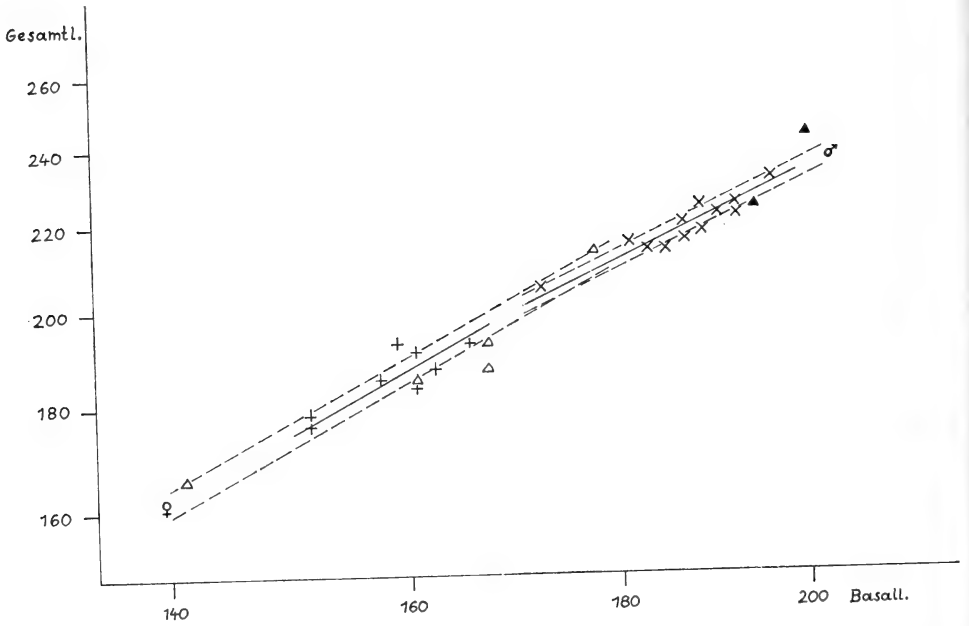


Abb. 4. Allometriediagramm Gesamtlänge/Basallänge für *P. p. suabelica*. ▲ = ♂, △ = ♀ von *P. p. shortridgei*. Werte nach DOBRORUKA 1962 und 1966

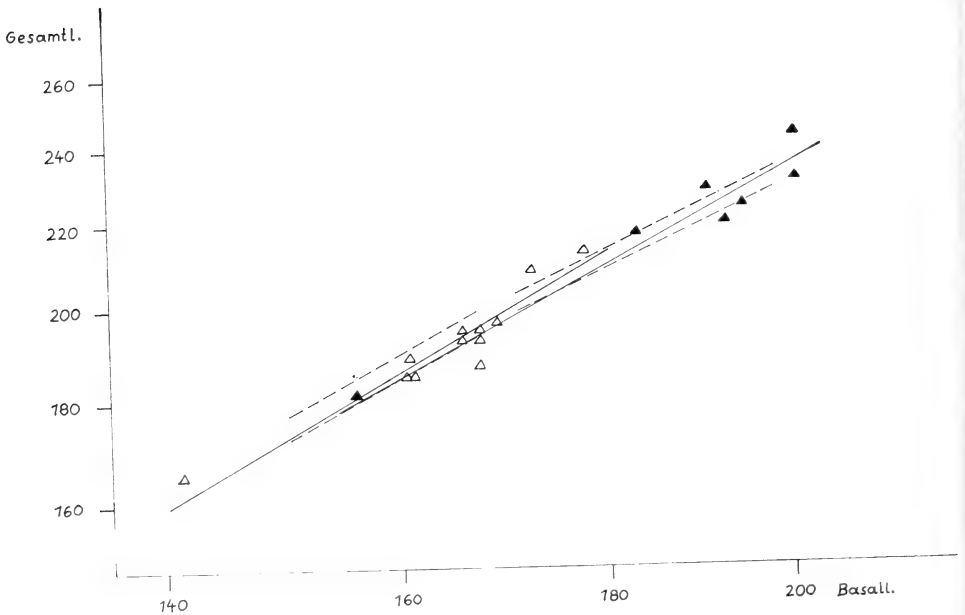


Abb. 5. Allometriediagramm Gesamtlänge/Basallänge für *P. p. shortridgei*. Werte nach DOBRORUKA (1966) und eigenen Untersuchungen. Gestrichelt s-Grenzen von *P. p. suabelica* nach Abb. 4



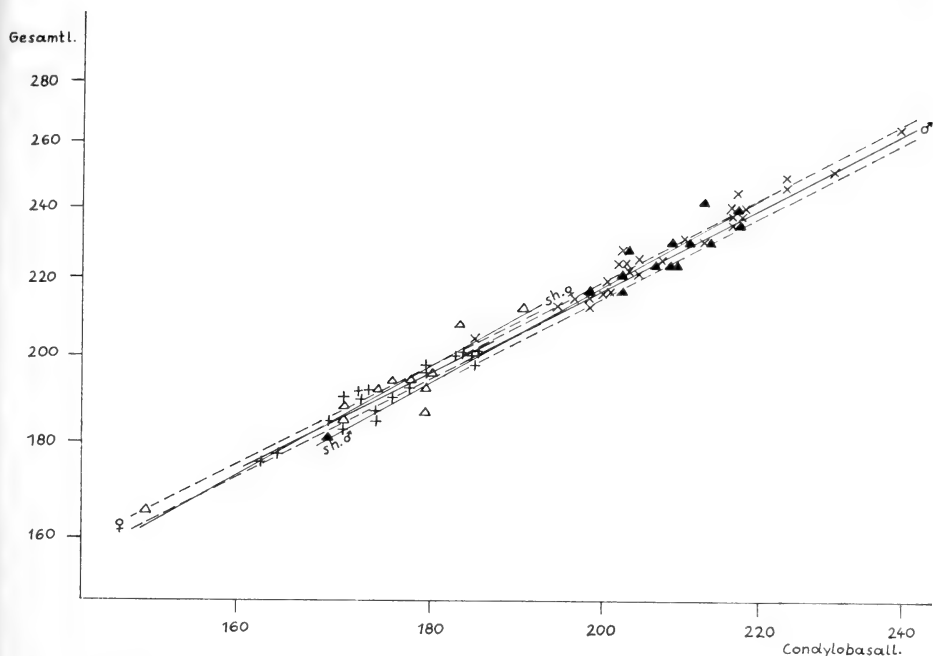


Abb. 6. Allometriediagramm Gesamtlänge/Condylobasallänge für *P. p. suahelica* (Allometriegeraden mit s-Grenzen),  $\times$  = ♂, + = ♀, und *P. p. shorridgei* (sh.),  $\blacktriangle$  = ♂,  $\triangle$  = ♀. Werte für *suahelica* nach DOBRORUKA 1962, für *shorridgei* nach DOBRORUKA 1966 und eigenen Untersuchungen

die als unterarttrennend für die Leoparden Ost-, Südwest- und Südafrikas beschrieben worden waren, lediglich die Fellfärbung mit einiger Sicherheit geographische Schwerpunkte besitzt. Der in bezug auf die Variationsbreite des Leoparden geübte Beobachter ist dadurch in der Lage, zumindest südwestafrikanische Tiere ihrer Herkunft nach richtig anzusprechen. Dies besagt aber nicht, daß dieses Merkmal der Fellfärbung allein eine Unterartentrennung rechtfertigen würde. Es empfiehlt sich vielmehr, lediglich, wie es auch in der menschlichen Rassenkunde geschieht, von verschiedenen Typen innerhalb der gleichen Subspezies zu sprechen. Unterscheidbar wären dabei neben der Normalform (cf. *suahelica*) ein Trockenlandtyp mit fahler, hell graugelber Färbung, wie er in Südwestafrika besonders gehäuft auftritt, ein intensiver rötlichgelb gefärbter Feuchlandtyp und ein Kleinflecktyp mit vermehrter Rosettenzahl und stärker zu kleinen Tupfen aufgelösten Rosettenrändern und hellen Zentren. Daneben finden wir stärkere Variation auch in der Fellstruktur.

Über die genaue Verteilung und eventuelle Häufung dieser Typen in geographischer Hinsicht werden uns nach dem beschränkten Material in europäischen Museen keine Aussagen möglich sein; hier werden nur Populationsstudien an Ort und Stelle weiterhelfen können.

Die nomenklatorische Behandlung dieser weit verbreiteten Subspezies von *Panthera pardus* muß noch solange offen bleiben, bis die vorgesehene Revision der an *suahelica* geographisch im Norden und Westen anschließenden Leoparden eine Abgrenzung gegenüber anderen Unterarten gezeigt haben wird.

## Zusammenfassung

Mehrere Felle und Schädel südwest- und südafrikanischer Leoparden (*Panthera pardus*) wurden studiert und die in der Literatur als Unterartkriterien gebrauchten Merkmale diskutiert. Eine Aufspaltung der Leoparden Ost-, Südwest- und Südafrikas in verschiedene Unterarten erscheint nicht gerechtfertigt.

## Summary

There were studied several skins and skulls of southwest and south african leopards (*Panthera pardus*). Some features said to be useful for subspecific distinction were discussed. It seems hardly to justify splitting up the leopards of eastern, southwestern and southern Africa in several subspecies.

## Literatur

- BÄHRENS, D. (1959): Zur Methodik allometrischer Untersuchungen nach Studien an Musteliden. Zool. Anz. **162**, 30—37.
- (1961): Zur Bedeutung allometrischer Untersuchungen für das Studium innerartlicher Variabilität des Schädels von Musteliden. Z. Säugetierkunde **26**, 154—157.
- BOHLKEN, H. (1961): Allometrische Untersuchungen an den Schädeln asiatischer Wildrinder. Z. Säugetierkunde **26**, 147—154.
- BRODY, S. (1945): Bioenergetics and growth. New York.
- DOBRORUKA, L. J. (1962): Ein Beitrag zur Systematik und Verbreitung von *Panthera pardus chui* (Heller, 1913). Z. Säugetierkunde **27**, 204—211.
- (1965): Zur Verbreitung des „Sansibar-Leoparden“, *Panthera pardus adersi* Pocock, 1932. Z. Säugetierkunde **30**, 144—146.
- (1966): Ein Beitrag zur Kenntnis südafrikanischer Leoparden, *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758). Säugetierkundl. Mitt. **14**, 317—324.
- FISHER, R. A. & YATES, F. (1957): Statistical tables for biological, agricultural and medical research. London.
- GILES, E. (1956): Cranial allometry in the great apes. Human Biology **28**, 43—58.
- GÜNTHER, A. (1885): Note on a supposed melanotic variety of the leopard, from South Africa. Proc. Zool. Soc. London **1885**, 243—245.
- HÜCKINGHAUS, F. (1961): Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Rodentia. Z. Säugetierkunde **26**, 142—146.
- KERMACK, K. A. & HALDANE, J. B. S. (1950): Organic correlation and allometry. Biometrika **37**, 30—41.
- POCOCK, R. I. (1932): The leopards of Africa. Proc. Zool. Soc. London **1932**, 543—591.
- REICHSTEIN, H. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacépède, 1799. Z. f. zool. Syst. u. Evol. forsch. **1**, 155—204.
- ROBERTS, A. (1951): The mammals of South Africa. Johannesburg.
- RÖHRS, M. (1958): Allometrische Studien in ihrer Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik. Zool. Anz. **160**, 277—294.
- (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zoologie Abt. A **162**, 1—95.
- (1961a): Allometrie und Systematik. Z. Säugetierkunde **26**, 130—137.
- (1961b): Allometrieforschung und biologische Formanalyse. Z. Morph. Anthrop. **51**, 289—321.
- SHORTRIDGE, G. C. (1934): The mammals of south west Africa. London.
- WEIGEL, I. (1961): Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. Säugetierkundl. Mitt., **9**, Sonderheft.
- ZUKOWSKY, L. (1924): Beitrag zur Kenntnis der Säugetiere der nördlichen Teile Deutsch-Südwestafrikas unter besonderer Berücksichtigung des Großwildes. Arch. f. Naturgesch. **90**, Abt. A, **1**, 29—164.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. Dr. HELMUT HEMMER, 65 Mainz, Universität, Institut für physiologische Zoologie

## Geographic Variation in the Black Rhinoceros

### *Diceros bicornis* (L., 1758)

By COLIN P. GROVES

*Eingang des Ms. 6. 1. 1967*

The systematics of the Rhinoceroses have been badly neglected in the present century as a whole. There has been no revision of the family Rhinocerotidae, although the interrelationships of living and fossil forms are in constant dispute. Nor has there been much infrageneric taxonomy; only in the past few years has interest seemed to revive in the group. The present author (in press) has attempted a revision of the South-east Asian species *Rhinoceros sondaicus* and *Didermocerus sumatrensis*, although with the rather small amount of material available this must of necessity be tentative. The only really major work has been that of ZUKOWSKY (1964) on the African species *Diceros bicornis*, the Black Rhinoceros. This has certain drawbacks, but these concern interpretation rather than fact, and as a reference work on aspects of nomenclature, observed variability, distribution etc. it will stand as the source-book on the species for years to come.

Having said this, however, one must proceed to criticise the taxonomic philosophy involved. From a wealth of photographs of living animals and skulls, and from the measurements of 79 skulls, the author felt able to recognise no fewer than sixteen subspecies, as well as a "variety", of which eight were described for the first time. Taking the skull measurements — undeniably the most important line of evidence, if only because subjectivity is absolutely ruled out — this gives an average of just under five skulls per subspecies. When closely examined, the skull measurements do not discriminate between the different forms in many cases, and one is left dependant upon the much more subjective assessment of the photographs to substantiate the forms described.

MERTENS (1966) has already pointed out that three of the names given by ZUKOWSKY have no nomenclatorial status as they were proposed by implication and thus invalid according to the International Code of Zoological Nomenclature, XV congress. Two of these names were based on one skull each; and the third was based on two photographs of freshly-shot specimens. One must always regret the erection of new races on such insecure evidence.

It is for two reasons that the present study is offered: first, for the reason that the taxonomic ideas of ZUKOWSKY will not find ready acceptance among the majority of modern workers; and secondly because a number of specimens not seen by ZUKOWSKY have been studied by the present author. These specimens are from the Powell-Cotton Museum (Birchington, Kent, England), the Copenhagen Zoological Museum, the Royal College of Surgeons, the Cambridge Zoology Museum, the American Museum of Natural History and the Smithsonian Institution (U.S. National Museum). Also, many of the specimens in ZUKOWSKY's list have been seen by the present author, and the technique of measurement checked; and some additional specimens in London, Munich and Vienna have been seen which were not mentioned in the list. (The London specimens in his table are from measurements by HOPWOOD and SCHWARZ, and the Munich and Vienna ones by TRUMLER; in the first case, the museum has received

Table 1

Means and standard deviations for population groupings of *Diceros bicornis*.

Means only are given where the figure is based on under four specimens. Figures in parenthesis indicate that only one specimen could be measured.

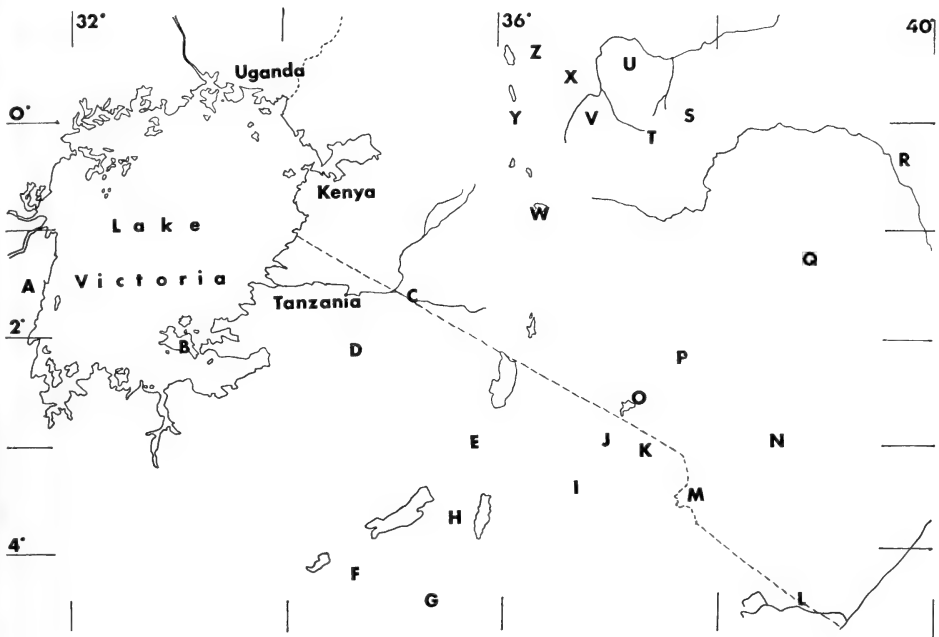
	Greatest length	Basal length	Zygomatic breadth	Toothrow length	Occiput breadth
<i>1. East African area</i>					
Karagwe (4)	586.7 ± 22.5	534.7 ± 8.3	329.8 ± 11.6	252.5 ± 10.7	181.8 ± 16.3
Serengeti (3)	566.7	546.3	329.0	263.5	183.0
Eyasi area (12)	557.2 ± 22.7	525.8 ± 14.8	327.0 ± 12.8	256.9 ± 9.0	187.7 ± 12.6
"Arusha" (3)	570.5	547.0	332.0	254.0	201.7
Kilimanjaro (3)	559.5	518.5	332.7	245.3	191.3
Tsavo (6)	542.8 ± 15.7	527.5 ± 15.3	332.2 ± 9.0	264.0 ± 13.8	190.5 ± 4.9
Kiboko (4)	546.3 ± 14.9	521.0 ± 5.8	326.8 ± 7.9	244.5 ± 8.8	187.3 ± 9.8
Tana river (3)	523.3	507.7	319.7	243.0	179.0
Lakiundu R. (3)	557.0	534.3	327.3	252.3	183.0
Aberdares (4)	567.5 ± 12.6	546.7 ± 6.2	335.8 ± 6.8	268.7 ± 4.5	179.5 ± 4.3
Baringo (2)	594.5	(542.0)	347.5	256.0	206.0
N. Guaso Nyiro (6)	578.8 ± 16.5	550.3 ± 9.7	334.8 ± 10.4	249.5 ± 11.3	198.2 ± 19.4
S. Guaso Nyiro (3)	557.7	553.3	328.7	256.0	201.0
<i>2. Other areas</i>					
Cape (5)	667.0 ± 37.7	606.3 ± 25.3	372.5 ± 13.4	315.3 ± 17.6	218.8 ± 23.6
S. E. Africa (6)	575.2 ± 8.1	541.7 ± 13.6	330.4 ± 8.5	259.2 ± 11.3	191.3 ± 5.8
Chobe (4)	615.0 ± 15.6	560.0 ± 8.4	352.0 ± 9.9	282.3 ± 7.4	197.5 ± 6.3
Zambesi (8)	567.4 ± 21.8	553.8 ± 20.4	331.1 ± 17.2	249.9 ± 14.4	186.6 ± 12.8
W. Africa (4)	541.3 ± 17.5	522.7 ± 10.8	324.3 ± 3.8	257.5 ± 3.5	191.0 ± 5.5

additional specimens since the two authors wrote, while in the second case it is likely that only the most important skulls were measured).

With the additional material, a more detailed study becomes possible of the populations of East Africa. Table 1 shows the parameters of thirteen East African "populations", while Fig. 1 indicates their geographical placement. (In some cases, individual skulls were available from other localities; these are marked on the map but not given in the table). The first noticeable thing is that there is a clinal size decrease from west to east, from Karagwe to the Tana river. The two skulls from near Lake Baringo are the largest of all, and the Aberdares and Lakiundu populations are also intermediate. There is much less variation in Basal length than in the Greatest length (Occipitonasal), while fluctuations in the other three measurements seem to be more random. Certain populations stand out in one or two features: the Baringo skulls in their broad zygomata and occiput, and the Tana river ones in their narrowness. The five measurements were the most significant of those from ZUKOWSKY'S table; most of the others were only given in a few cases, but some, such as occipital height, though given in the majority of cases, did not add anything.

Concerning the localities "Arusha" and "Kilimanjaro", it must be supposed that these are general areas rather than exact collecting localities. Also the two Guaso Nyiro series, from the Smithsonian Institution, are labelled respectively "Northern Guaso Nyiro, Sotik" and "Southern Guaso Nyiro, Sotik". This is confusing, as the town of Sotik lies considerably west of the Southern Guaso Nyiro, and is nowhere near the Northern Guaso Nyiro. Both indications must remain uncertain for the time being.

Applying the "75% rule"<sup>1</sup>, one finds that the Kiboko, Tsavo and Tana populations are indistinguishable, and that the Karagwe and Serengeti groups are also indistinguishable, but perfectly distinguishable from the first three. We thus have two groups in East Africa, a small and a large one, with the Eyasi, Arusha and Kilimanjaro groups being intermediate. The Baringo skulls are beyond the limits of variability of either of the two groups, and the Lakiundu and Aberdares series are intermediate between Baringo and the Tana group. Turning now to populations outside the East African area, we find that, rather surprisingly, the S.E. African skulls (Natal and Caffraria, indistinguishable on ZUKOWSKY'S figures) are not significantly different from the large East African type (Karagwe and Serengeti). The Zambesi skulls show a higher variability than those from other areas; and this is indeed a somewhat heterogeneous category, formed from a series of skulls with no better locality than "Mashonaland" or "Mozambique". The West African skulls are very close to the small East African type, while both the Cape and Chobe skulls are perfectly distinct from all others.



- |  |                         |  |
|--|-------------------------|--|
| A Karagwe  | I Arusha                | S Meru                                   |
| B Ukerewe  | J Ngare Rongai          | T Mt. Kenya                              |
| C Loita plains; Usao Marra                           | K Mt. Kilimanjaro       | U Lakiundu river; Isiola river           |
| D Ikoma; Serengeti                                   | L Uмба steppe           | V Kasorongai river; Nyeri; Aberdare Mts. |
| E Between Engaruka and Serengeti; Longovata; Olamoti | M Taveta                | W L. Naivasha                            |
| F Mkalamo  | N Tsavo                 | X Guasinarock                            |
| G L. Balangda  | O Amboseli; Njiri swamp | Y Between Solai and L. Hannington        |
| H Engotiek; Mtarangire; Iraqw; Manyara               | P Kiboko; Simba         | Z East of L. Baringo                     |
|  | Q Lolgorien             |  |
|  | R Garissa; Tana river   |  |

Fig. 1. *Diceros bicornis* localities in East Africa, referred to in text. Not listed on map: Cherangangi Hills; Archers Post; Longaya water. These localities are a little further north than the limits of the map, the first being near the Uganda border, the other two approximately due north of Mt. Kenya.

<sup>1</sup> See MAYR, LINSLEY & USINGER, 1953, *Methods & Principles of Systematic Zoology*, p. 146.

Clearly, we have here the basis of a taxonomic grouping. A single widespread race is indicated, distributed from Transkei in the south to Lake Victoria in the north, with a very large race at the Cape, another rather large one on the Chobe river, two smaller ones respectively in East Africa to the east of the Rift Valley and in West Africa, and a large broad-skulled one to the northwest of the Kenya distribution.

Turning now to ZUKOWSKY's table, one must look for evidence that the other "races" fall into one of these major types, or else form a further type. They may be dealt with one by one.

*keitloa*. — The single skull attributed to this race is smaller than most of the Cape skulls but considerably larger than the so-called *D. b. keitloa* var. *minor*. Its toothrow length, however, comes nearer the latter. Unless it is merely a small-toothed variant of the Cape form, it would seem to make a good intermediate between the Cape and the large Eastern and South-eastern type.

*occidentalis*. — Apart from a very large zygomatic breadth, the single skull of this form would belong easily with the Eastern and South-eastern type.

*angolensis*. — These skulls show no difference from the Eastern and South-eastern race. This makes it all the more likely that the broad zygomata of the geographically intervening *occidentalis* are attributable to individual variation.

*rovumae*. — This is one of the invalid "Eventualnamen" pointed out by MERTENS. In addition to the type in Berlin, there is also a skull labelled "Rovuma river" in the British Museum. Neither of the two shows any difference from the Eastern and South-eastern race.

*michaeli*. — The Holotype of this subspecies is from "between Engaruka and Serengeti", i. e. in the intergrade zone between the small and large East African races. The type itself, however, agrees on a purely typological basis with the small race.

*rendilis*. — The two Northern Guaso Nyiro specimens agree better with the small East African race, while the Jubaland skull which is attributed to *rendilis* is of the large type.

*ladoensis*. — The Holotype, from Shambe, and a skull in the Smithsonian Institution from Gondokoro, both are strikingly reminiscent, in their broad zygomata and occiput, of the Baringo skulls in Kenya.

*somaliensis*. — The single skull attributed to this race does not fit clearly into any of the other forms, being especially unique in its very narrow zygomatic breadth. Two subadult skulls in Vienna, from Mersi in Ogaden, agree well with the Somali skull, being (size for size) only a little broader at the zygomata.

*brucii* and *atbarensis*. — These two races must be re-shuffled. The two skulls listed as *atbarensis* are both decidedly subadult; on the other hand some of the skulls listed under *brucii* from "Abyssinia" have a more exact locality. Number 74. 11. 2. 2. is from Cachir Setit, and thus a virtual topotype of *brucii*; while no. 69. 2. 2. 14 is from Bejuk, Anseba valley, no. 76. 9. 26. 6 is from Atbara river, and no. 79. 11. 29. 4 from Bogos. A further skull from Bogos is in the Cambridge museum. All these last would belong to *atbarensis* rather than to *brucii*, and they are indeed — those that are fully adult — a little smaller, but not very markedly, and a size variation covering both supposed races can be found within either of the East African forms. In general, the skulls from Ethiopia are not unlike the Somali and Ogaden skulls, but slightly broader.

Before compiling synonymies and calculating subspecies parameters, one must look at the photographs of rhinoceroses in the flesh, to determine whether any external features seem to characterise one race or another. It is felt by the present author that in characterising the subspecies externally, ZUKOWSKY did not sufficiently take age factors into account, and that such things as depth of skin-folds and costal grooving would be very dependant upon age. None the less three habitus-types do appear distinguishable:

1. The general East, South-east and South-west African type, with a short, compact body, well-marked skin-folds and large head.
2. The *brucii-atbarensis* type, also the photograph identified as *rendilis* on page 120, with a much longer, more slender body, small head and comparative lack of skin-folds.
3. The West-African type, *D. b. longipes*, with its long legs, smooth skin, short body and characteristic thickened base to the anterior horn.

It may be noted that the external appearance of the Cape and Chobe races is unknown.

The subspecies of *Diceros bicornis* may now be allotted and defined. In the calculation of the parameters (Table 2), all single-specimen localities were allotted on the basis of geography, and it was found that, e. g. the skulls from Taveta and Amboseli were morphologically also of the Kiboko-Tsavo-Tana type. In some cases, however, where a delimitation of range was involved, skulls had to be allotted typologically, e. g. the large size of the skull from Umba steppe was taken to mean that the large East African race encircles the small one to the south.

The subspecies may now be listed as follows, with full synonymy:

1. *Diceros bicornis bicornis* (Linnaeus, 1758). Cape black rhinoceros.  
1758: *Rhinoceros bicornis* Linnaeus, Syst. Nat. ed. 10, 1:56. "India" (= Cape of Good Hope according to THOMAS).  
1803: *Rhinoceros africanus* Blumenbach, Man. H. N. 1:156. Cape of Good Hope.

Table 2

Subspecies of *Diceros bicornis*: Means and Standard deviations

Measurements of intergrade specimens and populations are given in Table 1

	Greatest length	Basal length	Zygomatic breadth	Toothrow length	Occiput breadth
<i>1. Adult: third molars in wear, sutures closed</i>					
<i>bicornis</i> (5)	667.0 ± 37.7	606.3 ± 25.3	372.5 ± 13.4	315.3 ± 17.6	218.8 ± 23.6
<i>chobiensis</i> (4)	615.0 ± 15.6	560.0 ± 8.4	352.0 ± 9.9	282.3 ± 7.4	197.5 ± 6.3
<i>minor</i> (23)	576.0 ± 17.0	545.5 ± 16.9	330.4 ± 10.5	254.1 ± 13.0	188.2 ± 12.1
<i>michaeli</i> (22)	532.6 ± 20.9	514.2 ± 14.2	326.8 ± 9.8	251.2 ± 13.1	186.2 ± 10.1
<i>ladoensis</i> (6)	597.8 ± 20.9	557.5 ± 14.2	347.7 ± 11.2	253.7 ± 13.9	210.2 ± 6.3
<i>brucii</i> (10)	570.3 ± 18.9	531.8 ± 13.7	315.4 ± 9.3	251.4 ± 13.6	182.5 ± 10.6
<i>longipes</i> (4)	541.3 ± 17.5	522.7 ± 10.8	324.3 ± 3.8	257.5 ± 3.5	191.0 ± 5.5
<i>2. Junadult: third molars just erupted, sutures open</i>					
<i>bicornis</i> (2)	577.5	542.0	335.0		196.0
<i>minor</i> (2)	541.5	521.5	313.5		179.0
<i>michaeli</i> (1)	519	503	316		170
<i>ladoensis</i> (2)	537.5	516.5	324.0		(182)
<i>brucii</i> (1)	523	502	292		166
<i>3. Late juvenile: third molars unerupted</i>					
<i>minor</i> (5)	489.4	503.4	291.8		167.8
<i>michaeli</i> (2)	476.0	465.0	298.0		(166)
<i>ladoensis</i> (2)	501.0	503.5	320.0		—
<i>brucii</i> (4)	489.3	462.3	279.8		164.5
<i>longipes</i> (3)	490.0	492.3	294.3		169.7

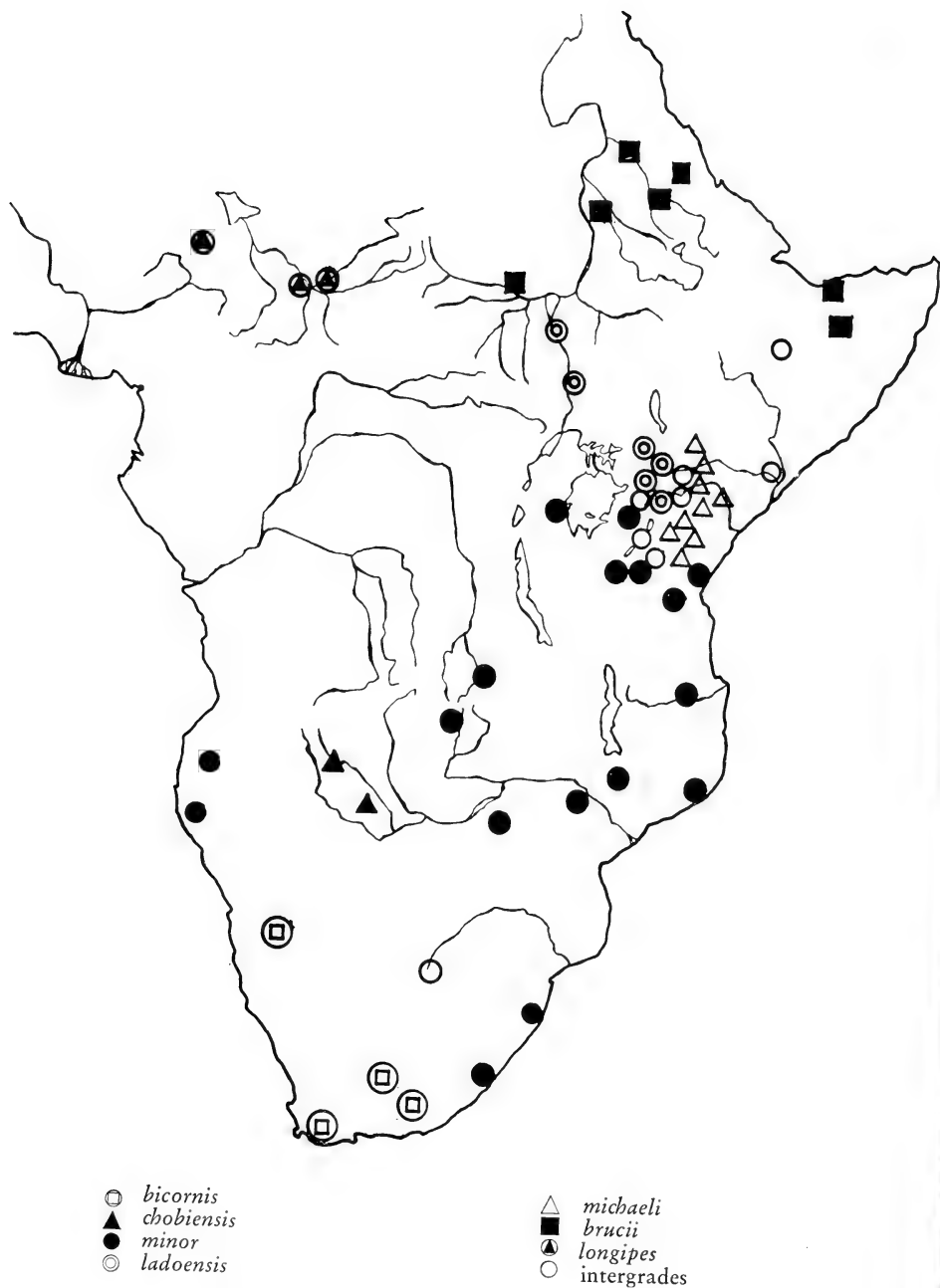


Fig. 2. Distribution of subspecies of *Dicerus bicornis*

1836: *Rhinoceros keitloa* A. Smith, Rep. Exped. Expl. C. Africa, 44. "Country north and south of Kurrichaine" (Marico district, W. Transvaal). Although probably an intergrade between this race and *D. b. minor*, this name may be fixed as a synonym of the present race.



- 1837: *Rhinoceros keitloa* A. Smith, Cat. S. Afr. Mus. 7. 180 miles N. E. of Lattakoo (Kuruman).
- 1842: *Rhinoceros bicornis* var. B. *Rhinoceros gordonii* Lesson, Nouv. Tabl. Règne Anim. Mamm., 159. Based on BLAINVILLE's "Rhinoceros de Gordon", from environs of the Cape.
- 1845: *Rhinoceros niger* Schinz, Synops. Mamm. 2:335. Chuntop (see ZUKOWSKY, p. 50). The specimen quoted by ZUKOWSKY, from near the type locality, has a mandibular length of 520 mm., as big as any Cape specimen.
- 1845: *Rhinoceros camperi* Schinz, loc. cit. Cape of Good Hope.
- 1898: *Rhinoceros bicornis capensis* Trouessart, Cat. Mamm. Viv. Foss. 757. Cape.

Distribution: Fish River, Cape of Good Hope, Hottentots River (Beaufort West: an incomplete "pick-up" skull in British Museum), to middle latitudes in Southwest Africa.

2. *Diceros bicornis chobiensis* Zukowsky, 1964.

- 1964: *Diceros bicornis chobiensis* Zukowsky, Zool. Garten (N. F.) 30:79. Konsumbia, parent-streams of the Loma, tributary of the Cuando, Angola.

3. *Diceros bicornis minor* (Drummond, 1876). Large East and South-East African rhinoceros.

- 1876: *Rhinoceros bicornis major* & *minor* Drummond, P. Z. S. 109. *R. b. minor* ("all country south-east of Zambesi", Zululand selected by ZUKOWSKY) has priority because of selection by ZUKOWSKY as first reviser. *R. b. major*, from Black Umfolosi to Limpopo.
- 1876: *Rhinoceros keitloa* Drummond, loc. cit. Black Umfolosi to Limpopo.
- 1893: *Rhinoceros holmwoodi* Sclater, P. Z. S. 517. Udulia, 50 miles S. of Speke Gulf.
- 1922: *Opsiceros occidentalis* Zukowsky, Arch. Naturgesch. 88 A, 7:162. Kaokoveld-Kunene region.
- 1947: *Diceros bicornis punyana* Potter, Field, 190:385. Hluhluwe Game Reserve.
- 1964: *Diceros bicornis angolensis* Zukowsky, Zool. Garten 30:73. Virui waterhole, Mossamedes, Angola.
- 1964: *Diceros bicornis nyasae* Zukowsky, loc. cit. 93. North end of L. Nyasa, Karonga, and Niam-niam land, east of L. Rukwa. Invalid; proposed by implication.
- 1964: *Diceros bicornis rowumae* Zukowsky, loc. cit. 94. Inland from Mikindani. Invalid; proposed by implication.

*Note.* The theory that two forms of Black Rhinoceros coexist in Southeast Africa is discussed by ZUKOWSKY (pp. 41–5), who recognises a large *D. b. keitloa* (synonym *major* Drummond) and a small *D. b. keitloa* var. *minor* (synonym *punyana* Potter). If two forms do exist side by side, they cannot be conspecific. However Miss ADRIENNE ZIHLMAN was kind enough to make enquiries while in South Africa on my behalf; game wardens, who knew the relevant literature, were unanimous in agreeing that only one form existed. Perhaps there was confusion with pairing of subadult animals; FOSTER (1965) indicates that the probable breeding population starts with animals with third molars only slightly worn, i. e. not full-sized. Accordingly, all three of DRUMMOND's names will refer to this race; which ranges from Transkei and northern S. W. Africa to L. Victoria.

4. *Diceros bicornis michaeli* Zukowsky, 1964. Small East African black rhinoceros.

- 1964: *Diceros bicornis michaeli* Zukowsky, Zool. Garten 30:115. Between Engaruka and Serengeti. Although the type locality is in the intergrade zone between

this race and the last, the skull is typical for the small race; and it is felt apt to continue to honour MICHAEL GRZIMEK, for whom the race is named.

1964: *Diceros bicornis rendilis* Zukowsky, loc. cit. 122. Northern Guaso Nyiro.

Distribution: Kenya, east of the Rift valley, into extreme northern Tanzania.

5. *Diceros bicornis brucii* (Lesson, 1842). Somali black rhinoceros.

1842: *Rhinoceros bicornis* var. A, *R. brucii* Lesson, Nouv. Tabl. Regne Anim. Mamm. 159. Based on Blainville's "Rhinoceros de Bruce" from Tscherkin, between Bahr Salaam and Atbara rivers.

1870: *Rhinoceros keitloa* Blanford, Geol. Zool. Abyssinia, 243. Not of A. Smith, 1836.

1897: *Rhinoceros bicornis somaliensis* Potocki, Notatki Mysliwskie z Afryki, 82. Somaliland.

1947: *Diceros bicornis palustris* Benzon, Field, 189:529. Near Aweng, north of Lol river, Bahr-el-Ghazal. Not mentioned by ZUKOWSKY. Measurements fit well with present race.

1964: *Diceros bicornis atbarensis* Zukowsky, Zool. Garten 30:141. Anseba valley, Eritrea.

Distribution: northern Somalia and Ogaden to Sennaar and Bahr-el-Ghazal district.

6. *Diceros bicornis ladoensis* Zukowsky, 1964.<sup>2</sup>

1914: *Diceros bicornis somaliensis* J. Allen, Bull. Amer. Mus. N. H. 33:340. Cherangani Hills, Kenya, Not of POTOCKI, 1897.

1964: *Diceros bicornis ladoensis* Zukowsky, Zool. Garten, 30:124. Shambe, upper Nile, near Lado. Proposed by implication; invalid (MERTENS, 1966).

Diagnosis: a large race, larger than *minor* but smaller than *chobiensis*, with very broad zygomatic arches and occiput. See Table 2.

Distribution: Shambe and Gondokoro to Baringo district, thence to L. Naivasha.

7. *Diceros bicornis longipes* Zukowsky, 1949.

1949: *Diceros bicornis longipes* Zukowsky, Arche Noah, 1:16. Mogrum (Chad Republic).

It must be admitted that there is considerable uncertainty in trying to fit clines into a taxonomic scheme. The three-way clinal variation in East Africa between *minor*, *michaeli* and *ladoensis* does, nonetheless, satisfactorily permit the breaking-up of the specimens into three groups — subspecies as above — and their intergrades.

Fig. 1 breaks down taxonomically as follows:

*D. b. minor*: A, B, C, D, F, L.

*minor* — *michaeli* intergrades: E, G, H, I, K.

*D. b. michaeli*: J, M, N, O, P, Q, R, S, T.

*michaeli* — *ladoensis* intergrades: U, V.

*D. b. ladoensis*: W, X, Y, Z.

In addition to those shown on the map, Archers Post and Longaya water are localities for subspecies *michaeli*, and Cherangani Hills (and Lado and Gondokoro) for *ladoensis*. A skull labelled "Nairobi" — probably a collecting centre rather than

<sup>2</sup> The name *Diceros bicornis somaliensis* J. Allen, 1914, is of course much earlier than *ladoensis* Zukowsky, 1964; but it is preoccupied by *somaliensis* Potocki, 1897 — synonym of *D. b. brucii* according to me, so that *ladoensis* must remain as the valid name.

an actual locality — is also typical for *ladoensis*. Finally, skulls from Jubaland and from Lamu in Ogaden are intergrades between *michaeli* and *brucii*.

Information on the index-cards of the Powell-Cotton collection gives the shoulder-height of a rhinoceros from East of Lake Baringo as 150 cm. If this is taken by a comparable technique as the measurements for various races given by ZUKOWSKY, this would indicate a small bodily size for a large skulled-animal. From ZUKOWSKY's data it would seem that shoulder heights for other races are as follows:

<i>D. b. bicornis</i>	202—224 cm	(2)
<i>D. b. chobiensis</i>	170—173 cm	(2)
<i>D. b. minor</i>	137—179 cm	(16)
<i>D. b. michaeli</i>	132—153 cm	(7)
<i>D. b. brucii</i>	137—142 cm	(2)
<i>D. b. longipes</i>	146—147 cm	(2) (Powell-Cotton).

### Summary

The classification of the subspecies of the Black Rhinoceros, *Diceros bicornis*, is reviewed in the light of a re-interpretation of ZUKOWSKY's (1964) data, with additional data collected by the author. It is concluded that in East Africa there is a size-increase cline from east to west in southern Kenya and northern Tanzania, and another size-increase cline together with marked increase in skull breadth from south-eastern to north-western Kenya. The three extremes are given subspecific rank; one of the three is indistinguishable from specimens in Zambia, Mashonaland, Zululand and Angola. There are two additional subspecies in southern Africa, recognisable by skull characters; while two others, not so easily distinguishable by their skulls but easily characterised externally, inhabit respectively the Somalia-north Sudan region and the Lake Chad area. Synonymy and skull measurements are given; one of ZUKOWSKY's invalid names, *Diceros bicornis ladoensis*, is here used for the first time as the name of a definite race, and so obtains validity.

### Zusammenfassung

Die Klassifikation der Unterarten des Schwarzen Nashorns, *Diceros bicornis*, wird nach den Daten von ZUKOWSKY (1964) und zusätzlichen, vom jetzigen Autor gesammelten neu interpretiert. Es ergibt sich, daß in Ostafrika die Größe von Osten nach Westen zunimmt vom südlichen Kenya zum nördlichen Tanzania, und daß sich eine weitere Größenzunahme findet — gleichzeitig mit merklicher Breitenzunahme des Schädels — vom südöstlichen nach dem nordwestlichen Kenya. Den drei Extremformen wird subspezifischer Rang zugesprochen. Eine dieser drei Formen ist nicht zu unterscheiden von Exemplaren aus Zambia, Mashonaland, Zululand und Angola. Zwei weitere Subspecies im südlichen Afrika sind durch Schädelmerkmale zu diagnostizieren. Zwei andere, die nach dem Schädel nur schwer, aber nach der äußeren Erscheinung leicht zu unterscheiden sind, bewohnen resp. die Somali-Nordsudan-Region und das Tschadsee-Gebiet. Synonyme und Schädelmessungen werden gegeben. Einer von ZUKOWSKY's invaliden Namen, nämlich *Diceros bicornis ladoensis*, wird hier zum ersten Mal als Name einer definierbaren Rasse benutzt und wird dadurch valide.

### Acknowledgements

The author is greatly indebted to Miss J. H. KING of the Osteology Dept., British Museum (Natural History); Mr. R. D. NORMAN of the Cambridge University Museum, Zoology; Prof. A. E. W. MILES of the Odontology Museum, Royal College of Surgeons; Mr. L. R. BARTON of the Powell-Cotton Museum, Birchington, Kent, England; Dr. Th. HALTENORTH and Herr E. TRUMLER of the Zoologische Staatssammlung, Munich; Dr. KURT BAUER of the Naturhistorisches Museum, Vienna; Dr. F. W. BRAESTRUP of the Universitets Zoologisk Museet, Copenhagen; Dr. R. VAN GELDER and Dr. SIDNEY F. ANDERSON of the Mammalogy Department, American Museum of Natural History, New York; and Dr. C. O. HANDLEY of the Mammal Division, Smithsonian Institution, Washington, D. C.

## References

- FOSTER, J. B. (1965): Mortality and aging of black rhinoceros in East Tsavo Park, Kenya. *E. Afr. Wildlife Journal*, **3**, 118—9.
- MERTENS, R. (1966): Zur Typenterminologie und Nomenklatur einiger Nashörner der Gattung *Diceros*. *Zool. Garten (N. F.)* **32**, 3, 116—7.
- ZUKOWSKY, L. (1964): Die Systematik der Gattung *Diceros* Gray, 1821. *Zool. Garten (N. F.)* **30**, 1—2, 1—178.

*Author's address:* COLIN P. GROVES, Anthropology Department, University of California, Berkeley, Calif. 94720, USA.

## Die Entwicklung des Brustbeinkammes bei den Fledermäusen

Von MILAN KLÍMA

*Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität Frankfurt am Main*

*Direktor: Professor Dr. D. Starck*

*und aus dem Institut für Wirbeltierforschung der ČSAV in Brno*

*Direktor: Professor Dr. J. Kratochvíl*

*Eingang des Ms. 6. 2. 1967*

Die Fledermäuse besitzen, als die einzigen Säugetiere, einen ausgeprägten Brustbeinkamm, der dem der Vögel ähnelt (Abb. 1). Die Ausbildung des Brustbeinkammes hängt zweifellos mit dem Fliegen zusammen, denn er dient als Ursprungsfläche für die mächtigen Flugmuskeln der *Musculus-pectoralis*-Gruppe. Über die Entstehung und

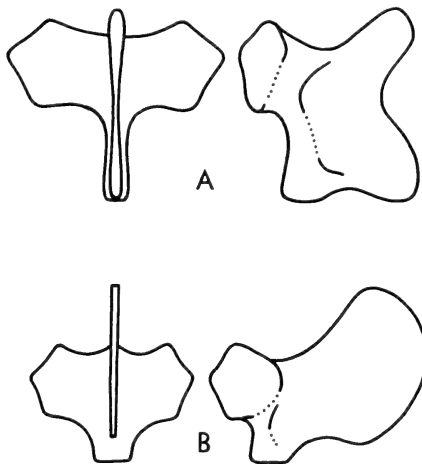


Abb. 1. Manubrium sterni mit Brustbeinkamm bei *Rousettus angolensis* (A) und *Miniopterus schreibersi* (B). Links ist die Ventralansicht, rechts die Lateralansicht dargestellt

Formung dieses funktions-, und wie man sehen wird, auch evolutionswichtigen Organs bei den Fledermäusen, ist bisher noch nichts bekannt. Wir hatten die Möglichkeit, die Embryogenese des Brustbeins meist bei fortlaufenden Embryonenserien an zahlreichem Material zu untersuchen. Die vergleichend-anatomischen und embryologischen Untersuchungen der Fledermäuse sind nicht nur von morphologischem, sondern auch von evolutionstheoretischem Interesse, wie dies einige ausführliche Arbeiten klar demonstrieren (SITT, 1943; STARCK, 1943; FRICK, 1954; SCHNEIDER, 1957). Die vorliegende kurze Mitteilung will diese außerordentliche Bedeutung der Chiroptera unterstreichen und auf einige neue, unbekanntere Entwicklungsvorgänge des Säugetiersternums hinweisen, denn diese sind immer noch unzureichend bekannt, wie aus verschiedenen Arbeiten hervorgeht (GEGENBAUR, 1864; RUGE, 1880; GOETTE, 1887; CARWARDINE, 1893; EGGE-

LING, 1904; MÜLLER, 1906; ÖHNGREN, 1919; DAWSON, 1925; GLADSTONE und WAKELEY, 1932; COBB, 1937; REITER, 1942; CHEN, 1952a, 1952b, 1953; SENO, 1961).

Für meine Untersuchungen in dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut erhielt ich eine Unterstützung des Deutschen Akademischen Austauschdienstes, für die ich an dieser Stelle bestens danke.

## Material und Methode

Das untersuchte Material der Fledermausembryonen stammt aus der Sammlung des Dr. Senckenbergischen Anatomischen Instituts in Frankfurt am Main und aus der Sammlung des Instituts für Wirbeltierforschung der ČSAV in Brno. Für die Beschaffung und Überlassung des Materials danke ich den Herren Prof. Dr. D. STARCK und Dr. H. FELTEN. Die Embryonen wurden mit den üblichen histologischen Methoden in Schnittserien, meistens in Querrichtung, bearbeitet. Die Färbung erfolgte entweder mit Haematoxylin-Eosin oder mit Azan. Es wurden Schnittserien folgender Embryonen untersucht:

### Megachiroptera

#### Pteropodidae

*Rousettus leschenaulti* (Desmarest, 1820), Embr. 20 mm? (Material: Anat. Inst. Frankfurt/M.)

*Casinycteris argynnis* Thomas, 1910, Embr. 35 mm? (Material: Anat. Inst. Frankfurt/M.)

### Microchiroptera

#### Rhinolophidae

*Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800), Embr. 7, 7, 7, 9, 10, 15, 17 mm (Material: Anat. Inst. Frankfurt/M.) und 6, 7, 7, 8, 9, 9, 10, 12 mm (Material Inst. Wirbeltierforsch. Brno).

#### Phyllostomidae

*Glossophaga soricina* (Pallas, 1766), Embr. 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 19 mm (Material: Anat. Inst. Frankfurt/M.).

*Phyllostomus discolor* (Wagner, 1843), Embr. 30 mm (Material: Anat. Inst. Frankfurt/M.).

#### Desmodontidae

*Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810), Embr. 12, 14, 16, 18, 21, 30, 34 mm (Material: Anat. Inst. Frankfurt/M.).

#### Vespertilionidae

*Myotis myotis* (Borkhausen, 1797), Embr. 6.5, 8, 9, 9, 10, 11, 12, 12, 13, 13, 14, 15, 16, 18.3, 19 mm (Material: Anat. Inst. Frankfurt/M.) und 4, 6, 9, 11, 11, 12.5, 13, 14, 16, 17, 19 mm (Material: Inst. Wirbeltierforsch. Brno).

*Myotis capaccini* (Bonaparte, 1837), Embr. 9, 10 mm (Material: Anat. Inst. Frankfurt/M.).

*Plecotus austriacus* (Fischer, 1829), Embr. 4.5, 5.5, 6, 7, 7.5, 8, 9, 10 mm (Material: Inst. Wirbeltierforsch. Brno).

*Miniopterus schreibersi* (Kuhl, 1819), Embr. 7.5, 9 mm (Material: Anat. Inst. Frankfurt/M.), und 8, 9, 12, 13.5, 15 mm (Material: Inst. Wirbeltierforsch. Brno).

## Befunde

Das Brustbein aller untersuchten Fledermäuse entsteht embryonal aus zwei Mesenchymalleisten ventral der Rippenanlagen. Die Leisten schieben sich im weiteren Entwick-

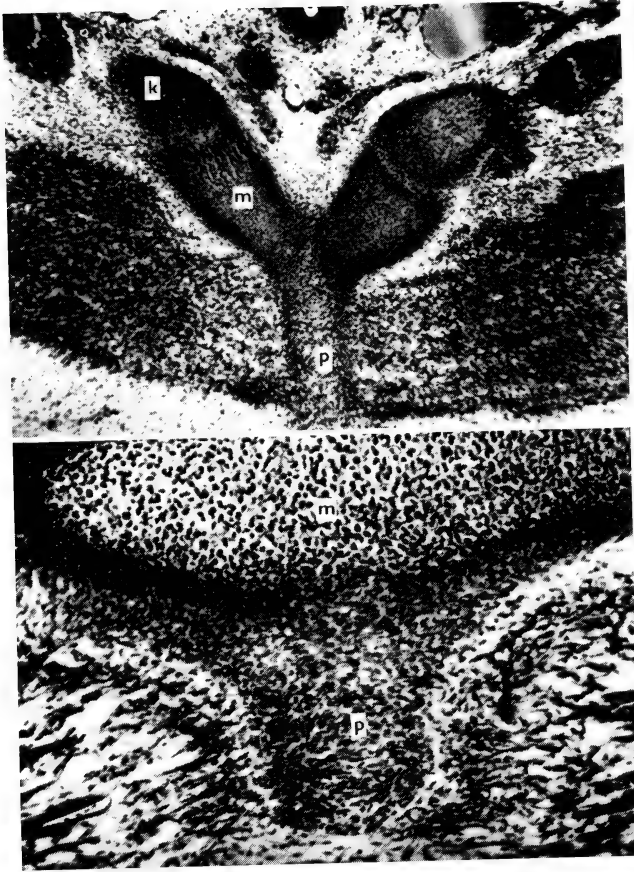


Abb. 2 (oben). *Plecotus austriacus*, Embryo 8 mm (75x). Querschnitt durch die paarige Anlage des Manubriums sterni (m) und die primäre unpaare Ventralanlage des Brustbeinkammes (p). Lateral sieht man die an das Sternum angeschlossenen Schlüsselbeine (k). — Abb. 3 (unten). *Myotis myotis*, Embryo 13 mm (200x). Querschnitt durch das Manubrium sterni (m) mit der primären Anlage (p) des Brustbeinkammes

lungsverlauf medioventralwärts, bis es zu ihrer Verschmelzung kommt, und zwar zuerst im kranialen Bereich, wo sich das Manubrium differenziert. An der Entwicklung des Manubriums beteiligen sich Blasteme aus drei verschiedenen Ursprüngen: 1. Die paarige Anlage der Sternalleisten, 2. die paarige Anlage ventral der Schlüsselbeine und 3. die unpaarige Ventralanlage. Das letztgenannte Gebilde stellt die Anlage des künftigen Brustbeinkammes vor. Der Entwicklungsverlauf kann aber bei verschiedenen Fledermausarten verschieden sein. Es wurden folgende fünf Modifikationen festgestellt:

1. Der Brustbeinkamm entsteht ausschließlich aus dem prochondralen Blastem der Ventralanlage (Vespertilionidae: *Myotis myotis*, Embryonen 10–17 mm, *Myotis capaccini*, Embryonen 9–10 mm, *Plecotus austriacus*, Embryonen 8–10 mm, *Miniopterus schreibersi*, Embryonen 8–15 mm).

Bei den erwachsenen Formen ist der Brustbeinkamm als großes knorpelartiges Gebilde entwickelt. Abb. 2 und 3.

2. An die prochondrale Ventralanlage schließt sich noch am äußeren Rand ein breites bindegewebiges Septum an (Pteropidae: *Rousettus leschenaulti*, Embryo 20 mm, *Casinycteris argynnis*, Embryo 35 mm?). Bei den erwachsenen Formen ist der Brustbeinkamm als großes flaches knorpelartiges Gebilde entwickelt. Abb. 4 und 5.
3. Die prochondrale Ventralanlage ist zwar noch deutlich erhalten, der Hauptteil des Brustbeinkammes besteht aber aus dem bindegewebigen Septum (Desmodontidae: *Desmodus rotundus*, Embryonen 12–21 mm). Die erwachsenen Formen besitzen einen schmalen knorpelartigen Brustbeinkamm, wobei die Hauptaufgabe der Ursprungsfläche für die Muskeln das bindegewebige Septum übernimmt. Abb. 6 und 7.
4. Die ursprüngliche prochondrale Ventralanlage ist kaum noch nachweisbar. Der

Brustbeinkamm entsteht größtenteils aus dem sekundären Septum, welches sich sehr bald als selbständiges prochondrales Gewebe differenziert (Phyllostomidae: *Glossophaga soricina*, Embryonen 8–15 mm). Die erwachsenen Formen besitzen einen langen stabförmigen knorpeligen Brustbeinkamm, sonst bedeutet aber das bindegewebige Septum die wichtigste Ursprungsfläche für die Muskeln. Abb. 8 und 9.

5. Die ursprüngliche prochondrale Ventralanlage ist zu einem winzigen Rest des verdickten Mesenchyms reduziert, wobei das bindegewebige Septum die Aufgabe des Brustbeinkammes ganz übernimmt (Rhinolophidae: *Rhinolophus hipposideros*, Embryonen 8–15 mm). Den erwachsenen Tieren fehlt ein knorpeliger Brustbeinkamm, der nur als winziger Knorren erhalten ist. Als Ursprungsfläche dient das bindegewebige Septum.

Diese Folgenreihe ist nach dem Anteil zusammengestellt, den die verschiedenen Anlagen an dem Aufbau des Brustbeinkammes nehmen. Sie soll keineswegs als Evolutionsreihe betrachtet werden. Auch die hier erwähnten Familienbezeichnungen sind nur als Sammelbegriff für die untersuchten Arten zu verstehen und man kann ihnen keine allgemein geltende Bedeutung zuschreiben.

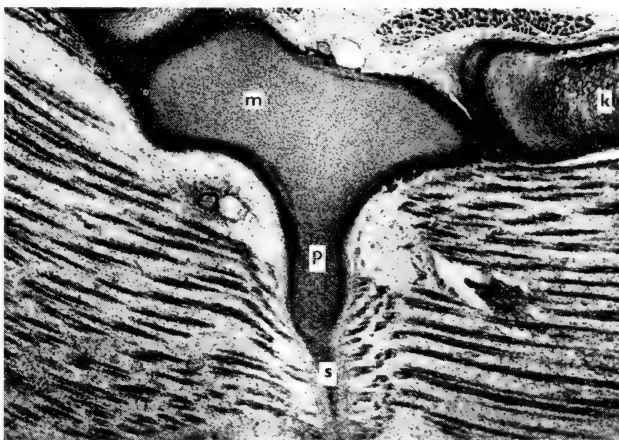


Abb. 4. *Rousettus leschenaulti*, Embryo 20 mm? (45x). Querschnitt durch das Manubrium sterni (m) mit der primären (p) und sekundären (s) Anlage des Brustbeinkammes. Lateral sieht man die Schlüsselbeine (k)

### Diskussion

An dem Aufbau des Brustbeinkammes kann sich also einerseits die primäre prochondrale Ventralanlage, andererseits die sekundäre, meist bindegewebige äußere Anlage beteiligen. Der Anteil dieser beiden Anlagen kann bei verschiedenen Fledermausarten bzw. Familien ganz verschieden sein (Abb. 10). Eine klare Abhängigkeit von der Funktion läßt sich dabei nicht erkennen (siehe verschiedene Arbeiten über die Flugmechanik und Lebensweise der untersuchten Fledermausarten oder -gattungen, wie REVILLIOD, 1916; SPILLMANN, 1925; EISENTRAUT, 1936; FELTEN, 1956a, 1956b; GAISLER, 1959; VAUGHAN, 1959; KLÍMA, 1966). Z. B. kann bei zum dauernden Flug vorzüglich angepaßten, bzw. mit einer außerordentlich mächtigen Flugmuskulatur ausgestatteten Arten (*Glossophaga soricina*, *Miniopterus schreibersi*), welche aber verwandtschaftlich ganz entfernt sind, der Brustbeinkamm auf ganz verschiedene Weise entstehen. Andererseits kann sich bei den nah verwandten Arten (*Plecotus austriacus*, *Miniopterus schreibersi*) mit einer ganz verschiedenen Flugmechanik, bzw. mit proportionsverschieden gebauter Flugmuskulatur, der Brustbeinkamm auf die gleiche Weise entwickeln. Das weist darauf hin, daß sich der Entwicklungsmodus des Brustbeinkammes während der Evolution der einzelnen systematischen Gruppen der Fledermäuse auf eine arteigene Weise stabilisiert hat. Um denselben Funktionseffekt zu erreichen, können dabei die beiden Grundbauelemente in verschiedenen Modifikationen zusammengefügt sein.

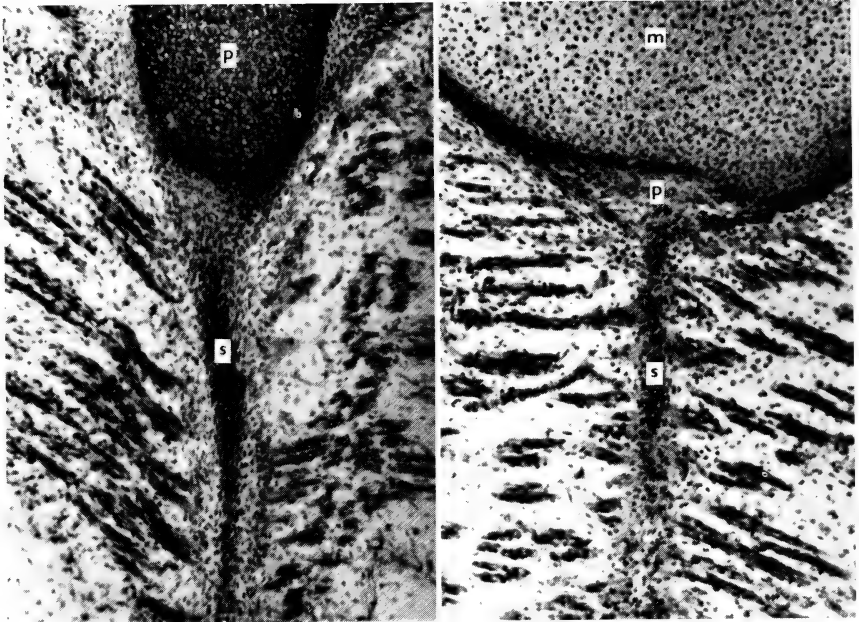


Abb. 5 (links). *Rousettus leschenaulti*, Embryo 20 mm? (180x). Querschnitt durch die primäre (p) und sekundäre (s) Anlage des Brustbeinkammes. — Abb. 6 (rechts). *Desmodus rotundus*, Embryo 14 mm (180x). Querschnitt durch das Manubrium sterni (m) mit einem Rudiment der primären Anlage (p) und mit der sekundären Anlage (s) des Brustbeinkammes

In analoger Weise bildet sich der Brustbeinkamm bei den Vögeln, und zwar aus einer unpaaren prochondralen Ventralanlage aus. Diese entspricht topographisch und im Entwicklungsgang der primären prochondralen Ventralanlage des Brustbeinkammes bei den Fledermäusen. Ob diese beiden Elemente homolog sind, kann man vorläufig noch nicht beurteilen. Eine sekundäre bindegewebige Anlage wurde bei den Vögeln nicht festgestellt (FELL, 1939; KLÍMA, 1962, 1964).



Abb. 7. *Desmodus rotundus*, Embryo 14 mm (720x). Detailansicht der sekundären Anlage des Brustbeinkammes

Dagegen kann man aber die primäre Ventralanlage des Brustbeinkammes bei den Fledermäusen dem ventralen Gebilde gleichsetzen, das während der Embryogenese bei manchen Säugetieren vorkommt.

Wie schon oben gesagt wurde, beteiligen sich an der Entwicklung des Manubriums der Säugetiere außer den paarigen Sternalleisten noch weitere Blasteme im medianen Bereich. Obwohl es sich eigentlich um zwei verschiedene Blasteme han-



delt, bilden sich diese in einem so engen Zusammenhang, daß sie manchmal für ein einziges Gebilde gehalten und komplex als Suprasternalstücke (RUGE, 1880) oder Episternalgebilde (MÜLLER, 1906) bezeichnet wurden. In gewissen Entwicklungsstadien kann man aber erkennen, daß die Mediananlage sich aus zwei verschiedenen Anteilen zusammensetzt. In diesem Fall wird die Bezeichnung supraster-nale Gebilde nur für den ersten verwendet, und zwar für die paarige Anlage ventral der Schlüsselbeine (EGGELING, 1904; REITER, 1942). Diese suprasternalen Gebilde treten regelmäßig als gewissermaßen selbständig nur während der Frühentwicklung auf. Später verschmelzen sie ganz mit den Kranialrändern des Manubriums zu einem einzigen Knorpelstück. Nur ausnahmsweise sind sie auch bei den erwachsenen Formen als rudimentäre Ossa supraster-nalia vorhanden, wie es beim Menschen und bei einigen anderen Primaten

festgestellt wurde (COBB, 1937; SCHULTZ, 1944; ASHLEY, 1955).

Der zweite Teil der medianen Blastemverdichtung ist die unpaare Ventralanlage, welche manchmal als der praecostale Fortsatz bezeichnet wird (EGGELING, 1904; REITER, 1942). Eben diese Ventralanlage bildet den primären Anteil des Brustbeinkammes der Fledermäuse. Bei den anderen Säugetieren verschmilzt später dieses Gebilde, falls es überhaupt embryonal entwickelt ist, ganz mit den Sternalleisten. Bei erwachsenen Tieren ist es nicht einmal in rudimentärer Form nachweisbar. Es wurde bis jetzt bei folgenden Säugerordnungen festgestellt: Marsupialia (EGGELING, 1906; ÖHNGREN, 1919) Insectivora (ÖHNGREN, 1919, eigene Befunde), Dermoptera (eigene Befunde) Primates-Homo (RUGE, 1880; EGGELING, 1904; REITER, 1942, eigene Befunde<sup>1</sup>)

<sup>1</sup> Diese unpaare selbständige Ventralanlage wurde in einer ausgeprägten, bisher noch nicht beschriebenen Form, bei menschlichen Embryonen von 17, 21 und 27 mm Sch.-St.-L. festgestellt (Material aus der Sammlung des Dr. Senckenbergischen Anatomischen Instituts in Frankfurt/M.).

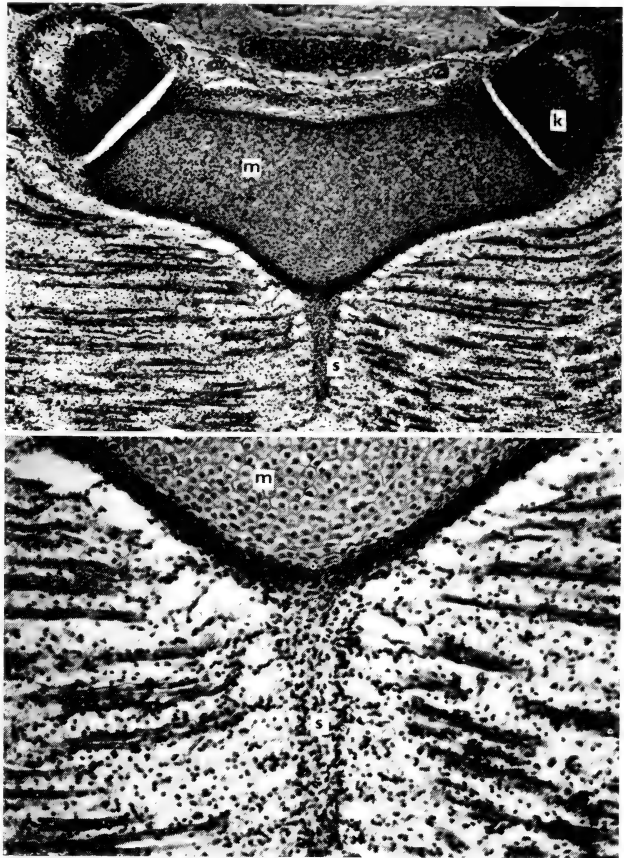


Abb. 8 (oben). *Glossophaga soricina*, Embryo 11 mm (75x). Querschnitt durch das Manubrium sterni (m). Die primäre Ventralanlage ist mit dem Gewebe des Manubriums vollkommen verschmolzen, und nur die sekundäre (s) Anlage des Brustbeinkammes ist sichtbar. Lateral sieht man die Schlüsselbeine (k). — Abb. 9 (unten). *Glossophaga soricina*, Embryo 11 mm (200x). Querschnitt durch das Manubrium sterni (m) und durch die sekundäre (s) Anlage des Brustbeinkammes

und Rodentia? (ÖHNGREN, 1919; GLADSTONE und WAKELEY, 1932). Zwar wurde es nicht immer als selbständige Anlage erkannt und beschrieben, sondern manchmal zu den suprasternalen Gebilden gezählt. Sehr wahrscheinlich kommt dieses Gebilde auch während der Frühentwicklung anderer Säugetiere vor. Die bisherigen Kenntnisse in dieser Richtung sind leider unzureichend. Feststeht, daß dieses Gebilde bei den primitiven Marsupialiern und weiterhin bei den Ordnungen Insectivora, Dermoptera, Chiroptera und Primates vorhanden ist, die einander nach den heutigen Ansichten verwandtschaftlich nahe stehen. Das weist darauf hin, daß es sich um homologe Gebilde handelt, die einerseits bei erwachsenen Formen vorhanden und zu einer Funktion notwendig (Chiroptera) andererseits aber nur während der Ontogenese kurze Zeit nachzuweisen sind (Insectivora, Primates).

Offen bleibt die Frage nach der Homologisierung dieses Ventralgebildes mit entsprechenden Strukturen bei den niederen Wirbeltieren. Am häufigsten wurde dieses Gebilde zusammen mit den suprasternalen Gebilden für einen Rest des Episternums gehalten (GEGENBAUR, 1864; RUGE, 1880; MÜLLER, 1906), oder aus der Clavicula abgeleitet (GOETTE, 1887; DAWSON, 1925). Das Episternum der Amphibien und der Reptilien und auch die Clavicula sind aber dermale Elemente, die in der Embryonalentwicklung nicht erst knorpelig angelegt werden. Deshalb wurde später eine andere Ableitung gefordert, und zwar die von den verschiedenen Coracoiden, besonders vom Procoracoid (CARWARDINE, 1893; REITER, 1942), oder Epicoracoid (ÖHNGREN, 1919; COBB, 1937). Diese Ansichten sind schon eher begründet, können aber nur den Ursprung der paarigen suprasternalen Gebilde und nicht der unpaaren Ventralanlage erklären. Über diese Frage spricht sich nur REITER (1942) aus, der die Ventralanlage „mit dem primordialen Prosterneum niederer Tierklassen“ verglich. Es ist leider bis heute noch nicht ganz klar, in welcher Entwicklungsbeziehung das Prosterneum der Reptilien zum Manubrium der Säugetiere steht. Besonders die Verhältnisse bei den fossilen Therapsiden, von welchen wir den Ursprung der Säugetiere ableiten, sind praktisch unbekannt.

Unserer Meinung nach, kann man die Frage nach der Homologie der unpaaren Ven-

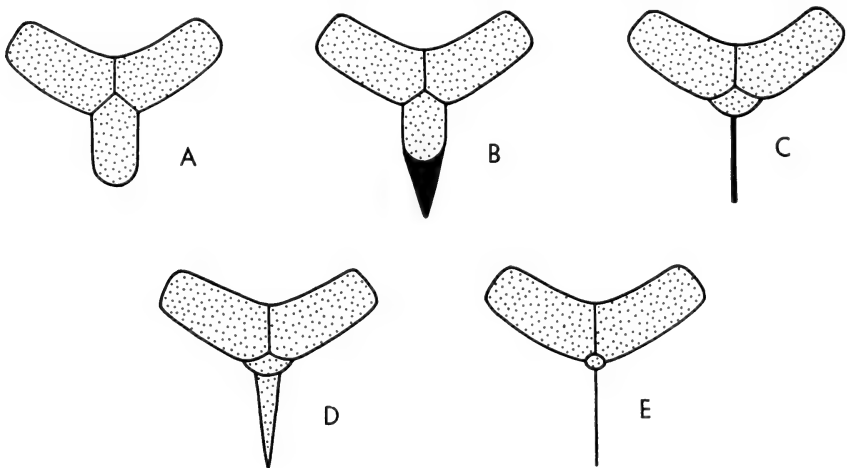


Abb. 10. Schematische Darstellung der Entwicklung des Brustbeinkammes bei Vespertilionidae: *Myotis myotis* (A), Pteropidae: *Rousettus leschenaulti* (B), Desmodontidae: *Desmodus rotundus* (C), Phyllostomidae: *Glossophaga soricina* (D) und Rhinolophidae: *Rhinolophus hipposideros* (E). Querschnitt durch die paarige Anlage des Manubriums sterni (m), unpaare primäre Ventralanlage (p) und unpaare sekundäre Anlage (s) des Brustbeinkammes. Punktiert sind die knorpeligen, schwarz die bindegewebigen Teile dargestellt

tralanlage nicht ganz einwandfrei beantworten. Man muß sich mit der Feststellung bescheiden, daß in dem medialen Blastem, welches zum Aufbau des Manubriums bei den Säugetieren ausgenützt wird, wahrscheinlich die Materialreste der ursprünglichen Coracoidelemente und des Prosternums der niederen Wirbeltiere enthalten sind. Es kann sich dabei um ein neues Gebilde handeln, ähnlich, wie sich das mannigfaltige Omosternum der spezialisierten Anuren entwickelt hat, zu welchem auch keine Homologie zu finden ist. Wie dieses Gebilde bei den unmittelbaren Säugervorfahren aussah und ob es eine gewisse Funktion hatte, kann man heute nicht sagen. Das Vorkommen dieses Gebildes mußte aber nicht funktionsbedingt sein, wie z. B. sein verschiedenes Vorkommen, entweder Vollentwicklung, oder nur rudimentäre Entwicklung, bei den rezenten Fledermäusen zeigt.

### Zusammenfassung

Es wurde erstmals die Entstehung und Entwicklung des Brustbeinkammes bei den Fledermäusen (Chiroptera) beschrieben. An dem Aufbau des Brustbeinkammes beteiligt sich einerseits die primäre prochondrale Ventralanlage, andererseits die sekundäre, meist bindegewebige äußere Anlage. Um denselben Funktionseffekt zu erreichen, können dabei die beiden Grundbauelemente in verschiedenen Modifikationen zusammengefügt sein. Der Entwicklungsmodus des Brustbeinkammes stabilisierte sich während der Evolution der einzelnen systematischen Gruppen der Fledermäuse auf eine arteigene Weise. Die primäre prochondrale Ventralanlage ist aus der Embryogenese einiger anderer Säugetiere (z. B. Marsupialia, Insectivora, Dermoptera, Primates) als Rudiment bekannt. Es handelt sich bei den Säugetieren zweifellos um eine homologe Bildung, obwohl sich keine Abhängigkeit von der Funktion erkennen läßt. Die Frage nach der Homologie der Ventralanlage bei den niederen Wirbeltierformen bleibt aber bisher unklar.

### Summary

The origin and development of crista sterni in bats (Chiroptera) is described here for the first time. In the formation of crista sterni participate both a primary unpaired chondroblastematous rudiment and a secondary, usually ligamentous rudiment. In different species, the participation of both these rudiments may be different, without there being any functional correlation. To achieve the same functional effect, both elements may be utilized in various modifications. Therein, the origin and development of crista sterni became stabilized, during evolution, in certain ways proper to different systematic groups of the order. The primary chondroblastematous rudiment is known in vestigial form from the embryogenesis of certain other mammals (Marsupialia, Insectivora, Dermoptera, Primates). Beyond doubt, it is a structure homologous in mammals. The problem of a homologous structure in lower vertebrates remains open to discussion for the time being.

### Literatur

- ASHLEY, G. T. (1955): Supra-sternal ossicles in primates other than man: some isolated cases in gorilla and chimpanzee. *Nature* 176, 608—609.
- CARWADINE, T. (1893): *J. Anat. Physiol.* 27, 232 (nach Ashley).
- CHEN, J. M. (1952a): Studies on the morphogenesis of the mouse sternum. I. Normal embryonic development. *J. Anat.* 86, 373—386.
- (1952b): Studies on the morphogenesis of the mouse sternum. II. Experiments on the origin of the sternum and its capacity for self-differentiation in vitro. *J. Anat.* 86, 387—401.
- (1953): Studies on the morphogenesis of the mouse sternum. III. Experiments on the closure and segmentation of the sternal bands. *J. Anat.* 87, 130—149.
- COBB, W. M. (1937): The ossa suprasternalia in whites and American negroes and the form of the superior border of the manubrium sterni. *J. Anat.* 71, 245—291.
- DAWSON, A. B. (1925): The ossicle at the sternal end of the clavicle in the albino rat; the homologue of the sternal epiphysis of the clavicle in man. *Anat. Record* 30, 205—210.
- EGGELING, H. (1904): Zur Morphologie des Manubrium sterni. *Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena* 11, (Festschr. f. HAECKEL), 59—114.
- (1906): Clavicula, Praeclavium, Halsrippen und Manubrium sterni. *Berichtigung und Zusammenfassung. Anat. Anz.* 29, 99—110.
- EISENTRAUT, M. (1936): Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges. *Zeitschr. wiss. Zoologie* 148, 159—188.

- FELL, H. B. (1939): The origin and developmental mechanics of the avian sternum. *Phil. Trans. Roy Soc. London* **229**, 407—463.
- FELTEN, H. (1965 a): Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador. Teil 3. *Senckenberg. biol.* **37**, 179—212.
- (1965 b): Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador. Teil 4. *Senckenberg. biol.* **37**, 341—367.
- FRICK, H. (1954): Die Entwicklung und die Morphologie des Chondrokraniums von *Myotis* Kaup. G. Thieme Verlag, Stuttgart, 1—102.
- GAISLER, J. (1959): Beitrag zum vergleichenden Studium des Flugapparates der Fledermäuse (Microchiroptera). *Folia zool.* **8**, 37—62.
- GEGENBAUR, C. (1846): Über die episternalen Skeletteile und ihr Vorkommen bei den Säugtieren und beim Menschen. *Jenaische Zeitschr. Med. u. Naturw.* Bd. 1.
- GLADSTONE, R. J., and WAKELEY, C. P. G. (1932): The morphology of the sternum and its relation to the ribs. *J. Anat. Physiol.* **66**, 508—564.
- GOETTE, A. (1887): Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. I. Über Brustbein und den Schultergürtel. *Arch. mikr. Anat.* **14**.
- KLÍMA, M. (1962): The morphogenesis of the avian sternum. *Acta Acad. sc. Českoslov. bas. Brunensis* **34**, 151—194.
- (1964): Die Entstehung und Formung der Crista sterni bei Vögeln. *Zool. Anz.* **172**, 395 bis 402.
- (1966): Certain analogies in the formation of flying organs in birds and bats. *Lynx* **6**, 99—105.
- MÜLLER, CH. (1906): Zur Entwicklung des menschlichen Brustkorbes. *Gegenbaur's Morphol. Jb.* **35**, 591—696.
- ÖHNGREN, S. (1919): Über die sog. Episternalbildungen bei den Säugetieren. *Anat. Anz.* **52**, 161—187.
- REITER, A. (1942): Die Frühentwicklung des Brustkorbes und des Brustbeins beim Menschen. *Z. Anat.* **111**, 672—722.
- REVILLIOD, P. (1916): A propos de l'adaptation au vol chez les Microchiroptères. *Verhandl. d. Naturforsch. Ges. Basel* **27**, 156—183.
- RUGE, G. (1880): Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbein und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. *Gegenbaur's Morphol. Jb.* **6**, 362—414.
- SCHNEIDER, R. (1957): Morphologische Untersuchungen am Gehirn der Chiroptera (Mammalia). *Abh. Senckenberg. naturf. Ges.* **495**, 1—92.
- SCHULTZ, A. H. (1944): Age changes and variability in gibbons. A morphological study on a population sample of a man-like ape. *Amer. J. Phys. Anthropol.* n. s. **2**, 1—129.
- SENO, T. (1961): The origin and evolution of the sternum. *Anat. Anz.* **110**, 97—101.
- SITT, W. (1943): Zur Morphologie des Primordialcraniums und des Osteocraniums eines Embryos von *Rhinolophus rouxii* von 15 mm Scheitel-Steiß-Länge. *Morph. Jb.* **88**, 268 bis 342.
- SPILLMANN, F. (1925): Beiträge zur Kenntnis des Fluges der Fledermäuse und der ontogenetischen Entwicklung ihrer Flugapparate. *Acta zool., Stockholm*, **6**, 217—222.
- STARCK, D. (1943): Das Chondrocranium von *Pteropus semindus*. *Z. Anat.* **112**, 588—633.
- VAUGHAN, T. A. (1959): Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. *Univ. of Kansas Publications, Mus. Nat. Hist.* **12**, 1—153.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. MILAN KLÍMA CSc., Institut für Wirbeltierforschung der ČSAV, Drobného 28, Brno, Tschechoslowakei.

# Chromosomes of some Species of *Meriones* (Mammalia: Rodentia)<sup>1</sup>

By CHARLES F. NADLER and DOUGLAS M. LAY

Eingang des Ms. 17. 1. 1967

The fourteen species of jirds currently recognized to comprise the rodent genus *Meriones* (Gerbillinae) occupy the Great Palearctic Desert from Mongolia to North Africa. Numerous investigators have dealt with the taxonomic relationships among the species of this interesting and widespread genus. HEPTNER (1940) reported on the species of *Meriones* inhabiting Iran. ELLERMAN (1941) recognized three subgenera: *Parameriones*, containing three species, *Meriones*, with 14 species, and *Cheliones*, with one species. The classification proposed by CHAWORTH-MUSTERS and ELLERMAN (1947) though somewhat modified by more recent work provides the basis for current classification of the genus. These authors recognized five subgenera and 13 species as follows:

Subgenus *Sekeetamys*

*Meriones calurus*

Subgenus *Parameriones*

*M. persicus*

*M. rex*

Subgenus *Cheliones*

*M. hurrianae*

Subgenus *Meriones*

*M. tamariscinus*

*M. blackleri*

Subgenus *Pallasiomys*

*M. unguiculatus*

*M. meridianus*

*M. shawi*

*M. libycus*

*M. arimalius*

*M. crassus*

*Meriones vinogradovi*, though recognized specifically, was not placed in any subgenus. ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) using the system proposed by CHAWORTH-MUSTERS and ELLERMAN (op. cit.) placed *M. vinogradovi* in the subgenus *Meriones*. ZAHAVI and WAHRMAN (1957) in a study of the gerbils and jirds of Israel showed that *Meriones sacramenti* constitutes a species distinct from *M. crassus* with which CHAWORTH-MUSTERS and ELLERMAN (op. cit.) had synonymized it. MATTHEY (1957) and BALTAZARD et al. (1960) have presented evidence that *M. blackleri* should be recognized as a junior synonym of *M. tristrami* and that *tristrami* must be given specific rank and not that of a subspecies of *shawi* as proposed by CHAWORTH-MUSTERS and ELLERMAN (op. cit.). SETZER (1961:88) in his review of the jirds of Egypt suggests that it is "doubtful that *shawii* exists as a species." All the *Meriones* species occurring in the fauna of the USSR have been treated by BOBRINSKY et al. (1944, 2nd ed. 1965) and by GROMOV et al. (1963). These works are identical in recognizing eight species. Both use the name *blackleri* for the species *tristrami* and the latter work in contrast to the former employs *erythrouros* for the species *libycus*. Both recognize *M. zarudnyi* as a distinct species whereas CHAWORTH-MUSTERS and ELLERMAN (op. cit.) synonymized this form with *M. crassus*. GROMOV et al. (op. cit.) employ two subgenera for the species treated, but provide no rationale for this use. Their categories are:

<sup>1</sup> Financial support for this work was received from the National Science Foundation (Grants GB 3251, GB 5676X), U. S. Public Health Service (Grant AI 07384-01) and the WALLACE C. and CLARA A. ABBOTT Memorial Fund of the University of Chicago.

Subgenus <i>Meriones</i>	<i>M. blackleri</i>
<i>M. persicus</i>	<i>M. unguiculatus</i>
<i>M. vinogradovi</i>	Subgenus <i>Pallasiomys</i>
<i>M. tamariscinus</i>	<i>M. erythrourus</i>
<i>M. zarudnyi</i>	<i>M. meridianus</i>

PETTER (1956) has distinguished *Sekeetamys* as a genus. In summarizing the above taxonomic views the following classification incorporates findings since 1947 into CHAWORTH-MUSTERS and ELLERMAN's (op. cit.) revision of the genus.

Genus <i>Meriones</i>	Subgenus <i>Pallasiomys</i>
Subgenus <i>Parameriones</i>	<i>M. unguiculatus</i>
<i>M. persicus</i>	<i>M. meridianus</i>
<i>M. rex</i>	<i>M. shawi</i>
Subgenus <i>Cheliones</i>	<i>M. libycus</i>
<i>M. hurrianae</i>	<i>M. arimalius</i>
Subgenus <i>Meriones</i>	<i>M. crassus</i>
<i>M. tamariscinus</i>	<i>M. sacramenti</i>
<i>M. tristrami</i>	
<i>M. zarudnyi</i>	
<i>M. vinogradovi</i>	

Chromosomes have been analyzed from the following species: *Meriones persicus*, *M. vinogradovi*, *M. tristrami*, *M. shawi*, *M. libycus*, *M. crassus* (MATTHEY 1953, 1954, 1957), *M. sacramenti* (ZAHAVI and WAHRMAN 1957), *M. unguiculatus* (AWA et al. 1959). According to these reports diploid chromosome numbers ranged from 42 to 72 and all species possessed 74 chromosome arms, designated the fundamental number (FN), except *tristrami* which showed 76. This suggested that a series of Robertsonian centric fusions may have been responsible for evolution of the seemingly diverse karyotypes (MATTHEY 1957). Because *M. sacramenti* ( $2n = 46$ ) and *M. crassus* ( $2n = 60$ ) possess distinctive chromosome complements, the conclusion of ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) that both of these forms represent *M. crassus* has been rejected (ZAHAVI and WAHRMAN 1957; MATTHEY 1957). While ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) make *M. tristrami* ( $2n = 72$ ) a subspecies of *M. shawi* ( $2n = 44$ ), MATTHEY's (1953, 1957) chromosome studies present cogent evidence for specific recognition of *M. tristrami*. The studies of several independent investigators have all yielded similar chromosomal data among the species studied except in the case of *M. crassus* where MATTHEY (1957) reported a FN of 74 and ZAHAVI and WAHRMAN (1957) described a lesser but unspecified number of chromosome arms.

Our purpose is to describe for the first time the chromosomes of the species *Meriones hurrianae* representing the monotypic subgenus *Cheliones*. Chromosomes were also analyzed from *Meriones crassus* obtained from Egypt and Iran in order to clarify the problem concerning the karyotype and FN of this species. Specimens of *M. shawi*, *M. unguiculatus* and *M. vinogradovi* were studied to obtain more detailed karyotypic data than available in the literature by employing newer cytogenetic methodology than was available to earlier investigators.

### Materials and Methods

The following specimens were studied: (1) *Meriones hurrianae* Jerdon, 1867, West Pakistan: Gizri (2 mi. E Karachi), 2 males and 1 female; (2) *Meriones shawi* Duvernoy, 1842, Egypt: MATRUH GOVERNATE; Bahig, Burg el Arab, one female born

March 11, 1966, in Chicago of parents caught wild at the above locality (age 8 months); (3) *M. unguiculatus* Milne-Edwards, 1867, Laboratory stock of unknown history, one male and one female; (4) *M. vinogradovi* Heptner, 1931, Iran: unspecified locality, one female; (5) *M. crassus* Sundevall, 1842, Iran: ISFAHAN PROVINCE; Mahallat, one male born April 22, 1966, in Chicago of parental stock obtained wild from the above locality (age 3 months); Egypt: exact locality unknown, 2 males.

Specimens used in this study were identified using cranial and pelage characters (ELLERMAN 1948, PETTER 1961) and by comparison with specimens in the collections of the Field Museum of Natural History, Chicago. These specimens are preserved in the collection of the junior author at the Department of Anatomy of the University of Chicago. This study analyzes chromosomes obtained from femoral bone marrow cells. Animals were injected intraperitoneally with one cc of a 0.05% colcemide solution and sacrificed after a lapse of two hours. Marrow clumps washed from the femur with 1% sodium citrate and subsequently aspirated gently through a 21 gauge needle provided a suspension of cells. After exposure in this hypotonic solution at room temperature for 15 minutes followed by centrifugation the supernatant was removed and the cells fixed in acetic-alcohol (1:3) for 30 minutes. The fixative was changed twice by centrifugation, 15 minutes per change and each time the cells were resuspended in 1 cc of fresh fixative. A drop of the final suspension was dried on a microscope slide by gentle blowing and the chromosomes were stained 12 hours later with acetic orcein. Chromosome counts were obtained from well spread metaphase cells. Karyotypes were constructed from photomicrographs and the chromosomes were arranged in seemingly homologous pairs according to size and centromere position (acrocentric, submetacentric or metacentric). Definite assignment of certain chromosome pairs to either metacentric or submetacentric groups is difficult without obtaining arm length ratios from a large number of specimens. Therefore, in this paper classification of some of these pairs is arbitrary. For the purpose of comparing different taxa (Table 1) we have included metacentric and submetacentric autosomes in the same

Table 1

Chromosome characteristics of some species of *Meriones*

Species	Subgenus	2n	Autosomes			Sex Chromosom.		Reference
			FN	M & S	A	X	Y	
<i>M. hurrianae</i>	<i>Cheliones</i>	40	76	36	2	S	S	Present paper
<i>M. persicus</i>	<i>Parameriones</i>	42	74	32	10	*		MATTHEY, 1957
<i>M. unguiculatus</i>	<i>Pallasiomys</i>	44				S	A	AWA ET AL., 1959
<i>M. unguiculatus</i>	<i>Pallasiomys</i>	44	78	32	10	S	S	Present paper
<i>M. shawi</i>	<i>Pallasiomys</i>	44	74	30	14	*		MATTHEY, 1953, 1957
<i>M. shawi</i>	<i>Pallasiomys</i>	44	78	34	10	*		Present paper
<i>M. libycus</i>	<i>Pallasiomys</i>	44	74	30	14	*		MATTHEY, 1953, 1957
<i>M. sacramenti</i>	<i>Pallasiomys</i>	46						ZAHAVI and WAHRMAN, 1957
<i>M. crassus</i>	<i>Pallasiomys</i>	60	74	14	46	*		MATTHEY, 1957
<i>M. crassus</i>	<i>Pallasiomys</i>	60	72	10	48	S	S	Present paper
<i>M. tristrami</i>	<i>Meriones</i>	72	74	2	70	*		MATTHEY, 1957
<i>M. vinogradovi</i>	<i>Meriones</i>	44	74	30	14	*		MATTHEY, 1954
<i>M. vinogradovi</i>	<i>Meriones</i>	44	78	34	10	*		Present paper

FN = total number of chromosome arms including the sex chromosomes, M = meta-centric, S = submetacentric, A = acrocentric chromosomes.  
\* Sex chromosomes unidentified and included with autosomes.

morphologic category and have not utilized differences in these chromosomes in formulating conclusions. Acrocentrics, however, are readily distinguished in these species of *Meriones* and can be utilized as taxonomic characters with much greater confidence. The fundamental number (FN) is usually computed by counting the number of autosome arms in the karyotype. Each metacentric and submetacentric possesses two arms and each acrocentric possesses one. However, in this report the FN is computed in a different manner in order to facilitate comparison with previously published material; all chromosome arms including the sex chromosomes are totaled to arrive at the FN.

## Results

The diploid chromosome number ( $2n$ ) of *Meriones burrianae* is 40. The karyotype contains 26 metacentric, 10 submetacentric, and 2 acrocentric autosomes. Cells from the males show a large submetacentric X and a smaller submetacentric Y chromosome, whereas cells from the female possess two submetacentric X chromosomes (Fig. 1). The FN is 76.

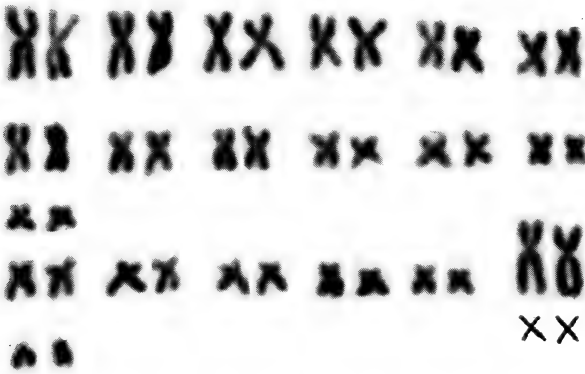


Fig. 1. Chromosomes of *Meriones burrianae*



Fig. 2. Chromosomes of *Meriones unguiculatus*

*M. unguiculatus* possesses a  $2n$  of 44 and a karyotype containing 22 metacentric, 10 submetacentric and 10 acrocentric autosomes, a large submetacentric X and a smaller submetacentric Y chromosome. The FN is 78 (Fig. 2).

*M. shawi* has a  $2n$  of 44. The karyotype displays 22 metacentric, 12 submetacentric and 10 acrocentric autosomes. Two large metacentric chromosomes observed in the single female examined may likely represent the X chromosomes because the X chromosomes of all species of *Meriones* reported in the literature are of this morphological type. (Note, however, inclusion of this large pair with the metacentric group above). The FN is 78 (Fig. 3).

*M. vinogradovi* has a  $2n$  of 44 and karyotype that cannot be differentiated from *M. shawi*. Because only females were analyzed the sex



chromosomes cannot be identified with certainty. The FN is 78 (Fig. 4).

Specimens of *M. crassus* from Egypt and Iran have a  $2n$  of 60 and the karyotypes of the representatives of two widely separated populations are indistinguishable. The male karyotype shows two metacentric, eight submetacentric including a minute pair, and 48 acrocentric autosomes.

The X chromosome is a submetacentric larger than any of the autosomes. — The Y is a submetacentric equal in size to the third largest pair of submetacentric autosomes but possesses a more terminal centromere. The FN is 72 (Fig. 5).



Fig. 3. Chromosomes of *Meriones shawi*

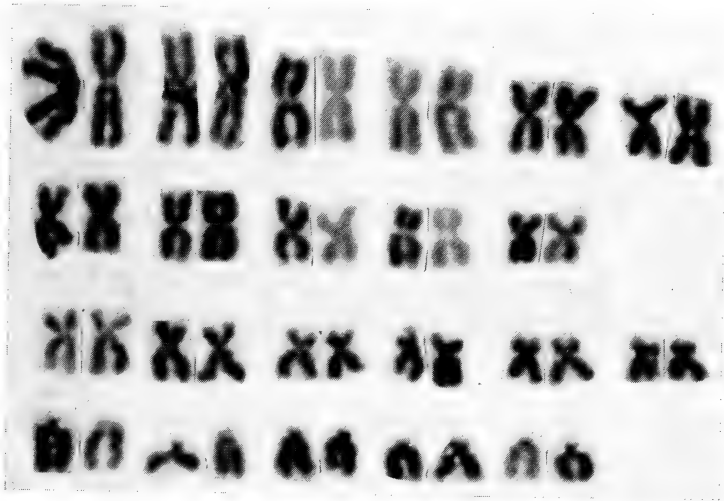


Fig. 4. Chromosomes of *Meriones vinogradovi*

### Discussion

Comparison of the chromosomal characters of nine species of *Meriones* in Table 1 shows a number of differences between our data and that reported earlier by other investigators. MATTHEY (1953, 1954, 1957) reports data derived from testicular preparations prior to the advent of the newer cytological methods that employ hypotonic solutions and colchicine to enhance chromosome spreading and hence study of chromosome morphology. Because of the less accurate older methodology for determination of chromosome morphology it seems likely that the discrepancies are due to these differences in technique. ZAHAVI and WAHRMAN (1957) did not describe their method of chromosomal analysis but because they do not report karyotypic information other than the statement that *M. crassus* possesses a lower FN than other

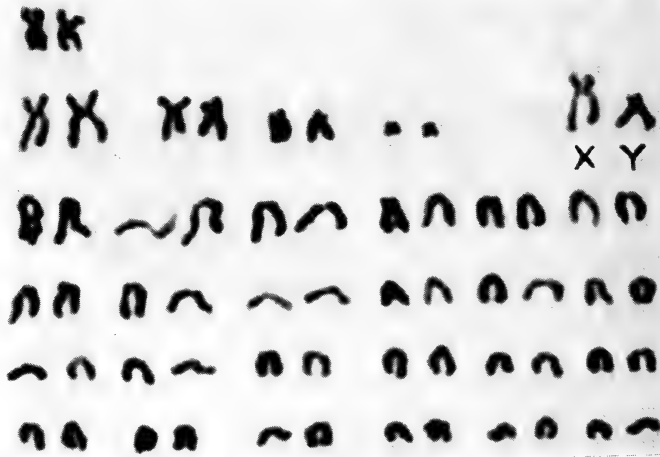


Fig. 5. Chromosomes of *Meriones crassus*

species of *Meriones* this neglect seems inconsequential. Finally, AWA et al. (1959) using tissue culture and hypotonic saline report 44 chromosomes for *M. unguiculatus* but fail to specifically enumerate the number of chromosomes in each morphologic type and the FN. That no disagreement exists in the diploid number reported for any of the species and only slight disagreement in features of chromosome morphology between our results and those of previous studies certainly reflects credit to the virtuosity of these earlier investigators.

The earlier observations of a similar FN (74–76) in the studied species of *Meriones* suggested a continuous sequence of karyotype evolution from high to low diploid number by a series of Robertsonian centric fusions (MATTHEY 1957). Our observation of several different FNs within the genus suggests karyotype evolution due to rearrangements in addition to centric fusion, such as pericentric inversions. It seems important to correlate chromosomal data with present views concerning the taxonomy of *Meriones*.

The sequence of the diploid chromosome numbers of species of the genus *Meriones* spans 40 to 72 (cf. Table 1). Excluding the monotypic subgenus *Cheliones* and the subgenus *Parameriones* for which karyotype analysis has been made for only one of the two constituent species, neither of the other two recognized subgenera, *Meriones* or *Pallasiomys*, represents a distinctive group on the basis of chromosome complement. The species of these subgenera differ, 44 and 72 in the former and 44, 46, and 60 in the latter for those component species studied karyotypically to date. Evidence of chromosome numbers for species of the subgenera *Meriones* and *Pallasiomys* thus suggests that these may not represent natural groupings. The data of diploid chromosome numbers known for *Meriones* imply that at least six groups corresponding to the diploid numbers 40, 42, 44, 46, 60 and 72 (cf. Table 1) may be recognized in the genus. Karyotypes with higher diploid number, many acrocentrics and few metacentrics have been considered more primitive than those with a lower diploid number, few acrocentrics and many metacentrics (BENDER and CHU 1963). In this respect *M. tristrami* and *M. crassus* with diploid numbers of 72 and 60 respectively may be regarded as chromosomally more primitive than any of the seven remaining species studied to date, which range in diploid number from 40–46 (cf. Table 1).

The problem of whether mammalian karyotypes may evolve from low to high

diploid numbers by dissociation of metacentric chromosomes remains unresolved. When other lines of evolutionary evidence are analyzed, *Meriones* may offer a promising model for assailing this important question.

### Summary

All previous chromosomal data concerning the genus *Meriones* is reviewed. The previously unpublished karyotype, diploid and fundamental numbers of *Meriones hurrianae* are presented for the first time. The fundamental number of *M. unguiculatus* is published for the initial time. Evidence is presented to show that the fundamental number of *M. shawi* and *M. vinogradovi* is 78 and not 74 as previously indicated by MATTHEY (1953, 1954, 1957). The fundamental number of *M. crassus* is shown to be 72 and not 74 as stated by MATTHEY (1957). Karyotypes are presented for *M. unguiculatus*, *M. shawi*, *M. crassus* and *M. vinogradovi*. It is suggested on the evidence of chromosome numbers that the subgenera *Meriones* and *Pallasiomys* sensu CHAWORTH-MUSTERS and ELLERMAN (1957) represent unnatural groupings and that at least six groups may be recognized in the genus.

### Acknowledgements

We wish to express our gratitude to the following persons who provided us with the animals used in this study: Dr. HARRY HOOGSTRAAL, Dr. MAHMOUD BAHMANYAR, and Dr. GEORGE E. RABB.

We thank Dr. JOSEPH C. MOORE for reading the manuscript and offering his helpful suggestions.

### Literature

- AWA, A., SASAKI, M., and TAKAYAMA, D. (1959): An in vitro study of the somatic chromosomes in several mammals. Japanese J. of Zool. 12 (3): 257—265, 1 pl.
- BALTAZARD, M., BAHMANYAR, M., MOSTACHEFI, P., EFTEKHARI, M., et MOFIDI, Ch. (1960): Recherches sur la peste en Iran. Bull. World Health Org., 23: 141—155.
- BENDER, M. A., and CHU, E. H. Y. (1963): The chromosomes of primates in Evolutionary and Genetic biology of Primates, Vol. I, ed. by J. BEUTTNER-JANUSCH. New York Academic Press, pp. 261—310.
- BOBRINSKII, N. A., KUZNETZOV, B. A., and KUZYAKIN, A. P. (1965): Opredelitel Mlekopitayushahikh SSSR (2nd ed.) Izd. "Prosveshchenie" Moskva 382 pp., 129 fig., 111 maps.
- CHAWORTH-MUSTERS, J. L., and ELLERMAN, J. R. (1947—1948): A revision of the genus *Meriones*. Proc. Zool. Soc. London, 117: 478—504.
- ELLERMAN, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. British Museum (Natural History), Vol. 2, xii plus 690, 50 figs.
- (1947): Key to the rodents of southwest Asia in the British Museum collection. Proc. Zool. Soc. London, 118: 765—816.
- ELLERMAN, J. R., and MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals. British Museum (Natural History) 810 pp.
- FORD, C. E., and HAMERTON, J. L. (1956): Chromosomes of five rodent species. Nature 117: 140—141.
- GROMOV, I. M., GUREEV, A. A., NOVIKOV, G. A., SOKOLOV, I. I., STRELKOV, P. P., and CHAPSKII, K. K. under the general direction of I. I. SOKOLOV (1963): Mlekopitayushchie fauny SSSR. 2 vols., 2000 pp., 540 figs., Izd. Akad. Nauk Moscow-Leningrad.
- HEPTNER, V. G. (1940): Fauna peschanok (Mammalia, Gliris) Irana. Nov. Mem. Mosk. Obsh. Isp. Prirody 20: 1—71, 71 figs.
- MATTHEY, R. (1953): Les chromosomes des Muridae. Rev. Suisse de Zool. 60: 225—283.
- (1954): Rescherches sur les chromosomes des Muridae. Caryologia Pisa 6: 1—44.
- (1957): Cytologie et taxonomie du genre *Meriones*, Illiger. Säugetierk. Mitt. 5: 145—150.
- PETTER, F. (1956): Evolution du dessin de la surface d'usure des molaires de *Gerbillus*, *Meriones*, *Pachyuromys* et *Sekeetamys*. Mammalia 20 (4): 419—426.
- (1961): Repartition géographique et ecologie des rongeurs desertiques de la region palearctique. Mammalia supplement 222 pp., 92 figs.
- SETZER, H. (1961): The Jirds (Mammalia: Rodentia) of Egypt. J. Egypt Pub. Health Assoc. 36 (3): 81—92.
- ZAHAVI, A., and WAHRMAN, J. (1957): The cytotaxonomy, ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (Rodentia: Gerbillidae). Mammalia 21 (4): 341—380.

Author's address: CHARLES F. NADLER and DOUGLAS M. LAY, Division of Mammals, Field Museum of Natural History, Chicago, USA

# Brachyostismus, eine neuartige Skelettwachstums-Mutation

VON FRITZ FRANK<sup>1</sup>

Aus dem Institut für Grünlandschädlinge der Biologischen Bundesanstalt  
für Land- und Forstwirtschaft, Oldenburg i. O.

Eingang des Ms. 17. 4. 1967

## Herkunft und Benennung

Am 7. 11. 1962 wurde im Ipweger Moor (NE der Stadt Oldenburg i. O.) eine Feldmaus (*Microtus arvalis* Pall.) mit weißer Haarbasis gefangen, die sich als homozygoten Exemplar der schon von der Hausmaus (*Mus musculus* L.) bekannten Mutation Light (Lt) erwies und in Zucht genommen wurde. Nach starker Inzucht und Einkreuzung eines ebenfalls ingezüchteten Black(a)-Stammes trat in der 4. Generation erbliche Kurzbeinigkeit in Erscheinung. Da die neue Mutation im Gegensatz zum Brachypodismus (bp) der Hausmaus (LANDAUER 1952) aber nicht nur die Extremitäten-Knochen, sondern sämtliche Skelett-Elemente verkürzt, wird sie als Brachyostismus bezeichnet und das Symbol „bo“ vorgeschlagen. Interessenten können fixiertes Material und — solange noch verfügbar — auch lebende Brachyostismus-Feldmäuse beim Autor anfordern.

## Erbgang

Der Brachyostismus ist mit keiner der Färbungs-Mutationen, in deren Stämmen er auftrat, gekoppelt und vererbt sich rezessiv mit einer Merkmalsmanifestation von 27,1% in F<sub>2</sub>, 49,1% in R und 100% in P (s. Tab.). Während der ebenfalls rezessive Brachypodismus der Hausmaus offensichtlich monomer durch ein Gen der Linkage Group V vererbt wird (RUNNER 1959), ist angesichts der viel weiterreichenden und komplexeren Wirkung des Brachyostismus wohl eher ein polymerer Erbgang zu vermuten, wobei ein frühzeitig und zentral auf das Skelettwachstum einwirkendes „Proportions-Gen“ bestimmend sein dürfte.

Erbgang des Brachyostismus (Symbol bo) von *Microtus arvalis* (Pallas)

Generation	Genotyp der Eltern	n	Phaenotyp		Manifestierung
			normal	brachyost	
F <sub>1</sub>	bo/bo × +/+	278	278	—	0,0%
F <sub>2</sub>	bo/+ × bo/+	387	282	105	27,1%
Backcross	bo/bo × bo/+	411	209	202	49,1%
P	bo/bo × bo/bo	658	—	658	100,0%
		1734			

<sup>1</sup> Für die Anfertigung der Röntgenaufnahme dankt der Verfasser Frl. BEUMELBURG, für die Erlaubnis dazu Herrn Med. Dir. Dr. BRAT vom Peter-Friedrich-Ludwigs-Hospital in Oldenburg i. O.

## Geschlechtsverhältnis

Während der Männchenanteil bei den Heterozygoten und (homozygot) Normalen 47,7% betrug, was ziemlich genau dem Normalwert der Oldenburger Feldmaus-Zucht entspricht, erreichte er bei den Homozygoten 56,4% (Werte in F<sub>1</sub> 47,6%, in P 56%). Da Rückkreuzung und F<sub>2</sub> kein Fehl an Homozygoten ergaben, beruht diese signifikante Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses beim Brachyostismus offensichtlich nicht auf höherer pränataler Mortalität der homozygoten Weibchen. Unter den Homozygoten befand sich ein Halbseiten-Zwitter.

## Beschreibung

### Äußere Merkmale und Vitalität

Die Heterozygoten lassen weder morphologisch noch im Wachstum Abweichungen von normalen Feldmäusen erkennen. Die Homozygoten fallen dagegen auf den ersten Blick durch drastische Kurzbeinigkeit, Kurzschwänzigkeit und gedrungenen Körperbau auf. Sie wachsen erheblich langsamer als die Heterozygoten, so daß sie in Rückkreuzungs-Würfen stets sichtlich kleiner sind. Mit zunehmendem Alter erreichen sie aber ähnliche Körpergewichte wie die Heterozygoten bzw. normale Feldmäuse und lassen auch keine merkliche Vitalitäts- und Fertilitätsminderung erkennen. Säuglings- und Jugendsterblichkeit sind nicht höher, Lebenserwartung und Wurfstärke nicht geringer als bei normalen Feldmäusen, während die meisten bei Haustieren beobachteten Arten von Kurzbeinigkeit im homozygoten Zustand letal sind (KOCH, FISCHER, SCHUMANN 1957).

### Extremitäten-Skelett

Wie die Röntgen-Bilder (Abb. 1) zeigen, beruht die äußerlich in Erscheinung tretende Kurzbeinigkeit auf einer gleichmäßigen Verkürzung sämtlicher Extremitäten-Knochen von den Phalangen bis zum Humerus bzw. Femur, deren Form, Stellung und Zahl jedoch unverändert bleibt. Demgegenüber sind bei Kurzbein-Schafen bestimmte Extremitäten-Knochen stärker betroffen als andere (KOCH, FISCHER, SCHUMANN 1957). Auch beim Brachypodismus von *Mus musculus* sind die proximalen (Humerus, Femur) und terminalen (Phalangen, Metacarpalia und -tarsalia) Elemente stärker verkürzt als die medialen (Ulna, Tibia). Ferner bewirkt das bp-Gen eine Verminderung der Phalangen-Zahl um jeweils 1 und das Auftreten zusätzlicher Metacarpalia und -tarsalia, während brachyoste Feldmäuse die normale Zahl von Phalangen, Metacarpalien und Metatarsalien besitzen.

### Gürtel- und Achsen-Skelett

Der auffallendste Unterschied zwischen dem Brachypodismus der Hausmaus und dem Brachyostismus der Feldmaus besteht aber darin, daß ersterer ausschließlich das Skelett der freien Extremitäten beeinflusst, letzterer aber auch alle übrigen Skelettelemente. Die Röntgenbilder zeigen eine deutliche Verkürzung des Beckengürtels (Ilium und Ischium) etwa im gleichen Ausmaß wie der freien Extremitäten-Knochen, weniger deutlich allerdings der Scapula. Auch die Wirbelsäule ist in ganzer Länge betroffen, indem die einzelnen Wirbel im Hals-, Rumpf- und Schwanzteil deutlich verkürzt und verbreitert sind. Äußerlich manifestiert sich dies darin, daß die Homozygoten (anders als beim Brachypodismus) nicht nur kurzbeiniger, sondern auch kurzschwänziger sind und in der Rumpf- und Halspartie gedrungener und breiter wirken als die Heterozygoten und normale Feldmäuse.

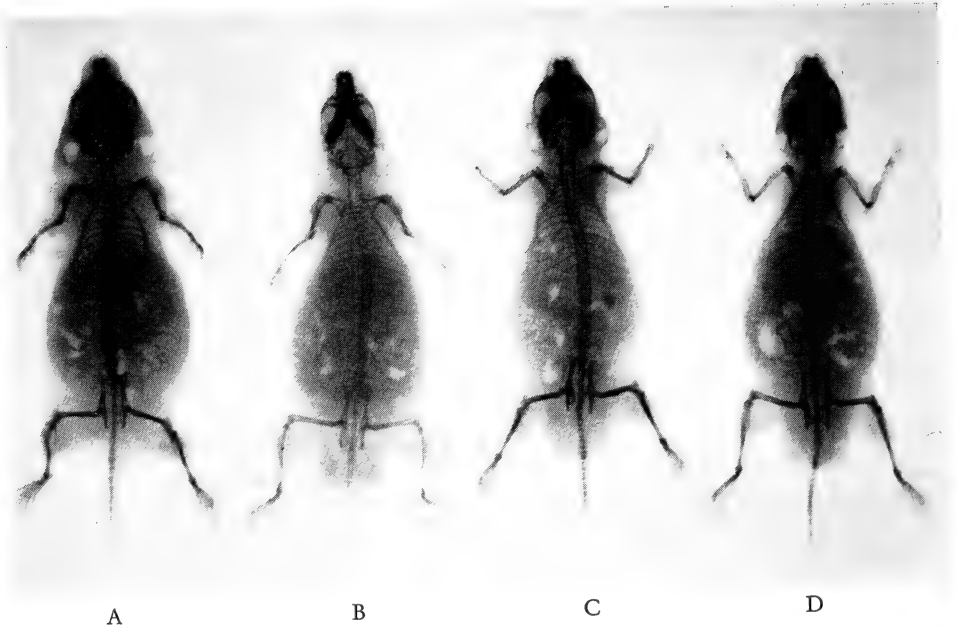


Abb. 1. *Microtus arvalis*: Röntgenbilder brachyoster (A + C) und normaler (B + D) Alttiere in Rückenlage (A + B) und Bauchlage (C + D). Weitere Erklärungen im Text

### Schädel

Die hier erkennbar werdende Tendenz, das Skelett in der Körperlängsachse zu verkürzen und in der Querachse zu verbreitern, tritt auch am Schädel sehr ausgeprägt in Erscheinung. Abb. 2 zeigt ihn zwischen zwei normalen Feldmausschädeln so angeordnet, daß die Verkürzung gegenüber einem etwa gleichaltrigen Stück (links) und die starke Proportionsveränderung gegenüber einem gleichgroßen, aber wesentlich jüngeren Exemplar (rechts) deutlich wird. Diese Proportionsunterschiede kommen auch metrisch eindeutig und überschneidungsfrei zum Ausdruck. Bei der normalen Feldmaus erreicht die Jochbogenbreite 58 bis 62% der Condylolbasallänge, bei der

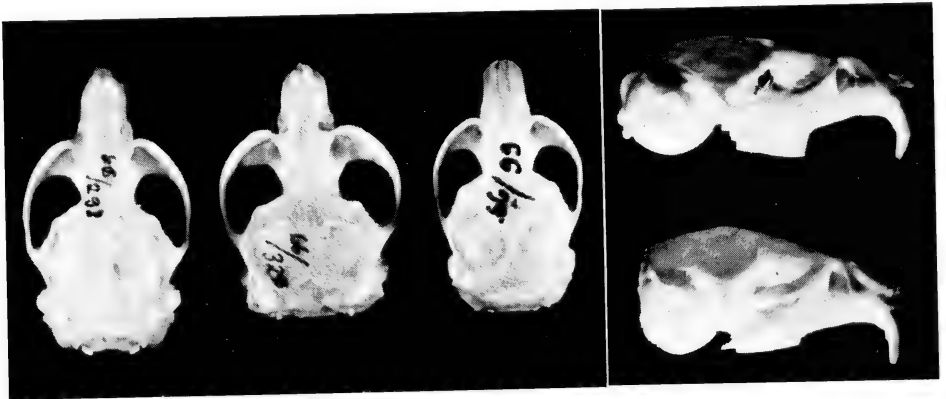


Abb. 2 (links). *Microtus arvalis*: Mitte brachyoster, links und rechts normale Schädel. Weitere Erklärungen im Text. — Abb. 3 (rechts). *Microtus arvalis*: Oben normaler, unten brachyoster Schädel mit Knickung. Weitere Erklärungen im Text

neuen Mutation aber 68 bis 73%. Bei der normalen Feldmaus ist die Hirnkapsel (gemessen vom Foramen magnum bis zum Beginn der interorbitalen Einschnürung sowie zwischen den hinteren Jochbogenansätzen) stets eindeutig länger als breit (Breite = 80 bis 91% der Länge), bei der neuen Mutation dagegen mindestens ebenso breit wie lang (Breite = 100 bis 110% der Länge).

Entsprechende Unterschiede finden sich aber auch in der Vertikalen (Abb. 3). Während die Höhe der Hirnkapsel (gemessen zwischen Scheitelpunkt und der Einsenkung zwischen den Bullae tympanicae) bei normalen Feldmäusen 29 bis 35% der Condylasallänge ausmacht, erreicht sie bei der neuen Mutation 38 bis 43%. Daß tatsächlich eine absolute und nicht nur eine relative Breiten- und Höhenzunahme vorliegt, beweist am besten der Vergleich der Hirnkapselmaße gleichlanger Schädel. Condylasallänge z. B. 23,0 mm, Hirnkapselmaße (Länge/Breite/Höhe) beim mutierten Schädel Nr. 66/433: 11,4/12,9/9,3 mm, beim normalen Schädel Nr. 66/307 aber: 12,8/11,1/7,7 mm und selbst beim 25,2 mm langen normalen Schädel Nr. 66/298 nur 13,1/11,5/8,3 mm. Diese Werte zeigen, daß die Verkürzung der Hirnkapsel durch deren Verbreiterung und Erhöhung mindestens kompensiert wird und keine Reduzierung des Hirnvolumens zur Folge hat (vergl. auch Abb. 4). Immerhin machen die äußeren Proportionsänderungen entsprechende Veränderungen in der Hirnstruktur wahrscheinlich.

Mit der größeren Schädelhöhe hängt möglicherweise ein weiteres Charakteristikum der neuen Mutation zusammen. Während das Schädeldach der adulten normalen Feldmaus bei seitlicher Betrachtung eine sehr schwache und vor allem gleichmäßige Wölbung zeigt (Abb. 3 oben), weist es bei der neuen Mutation eine markante Knickung auf (Abb. 3 unten). Frontalia — Nasalia auf der einen und Parietalia auf der anderen Seite bilden auffallend gerade Scheitellinien, die mit einem ziemlich konstanten Winkel von ca. 150° (also um ca. 30° gegeneinander versetzt) aufeinanderstoßen.

### Gebiß

Erwähnenswert ist, daß die dritten oberen Molaren der bisher untersuchten Brachyostimus-Schädel nicht nur zu 90% dem (durch Fehlen der vierten inneren Schlinge gekennzeichneten) Simplex-Typ angehören, sondern diesen auch in ungewöhnlich starker Expressivität manifestieren (42% den normalerweise in einzelnen Prozenten vorkommenden Drei-Schlingen-Typ mit verkürztem bis stummelförmigem Endfeld und nahezu 15% den bei *Microtus arvalis* überaus seltenen Drei-Schlingen-Typ mit ganz fehlendem Endfeld). Dem verkürzten Schädel entspricht also überwiegend ein stark vereinfachter und verkürzter  $m^3$ . Da die Manifestierung des (dem normalen Vier-Schlingen-Typus gegenüber rezessiven) Simplex-Merkmals einer selbständigen genetischen Steuerung unterliegt (ZIMMERMANN 1952), ist eine unmittelbare Koppelung beider Merkmale auszuschließen. Die durch den Brachyostismus bewirkte Schädelverkürzung könnte aber u. U. die nach ZIMMERMANN ohnehin von genetischen Modifikatoren abhängige Manifestierung des Simplex-Merkmals begünstigen.

### Deutung der Befunde

Wie vorstehend demonstriert, bewirkt bei der *Microtus arvalis* aufgetretene Brachyostismus eine Verkürzung des gesamten Skelettes in der Longitudinalachse bei gleich-

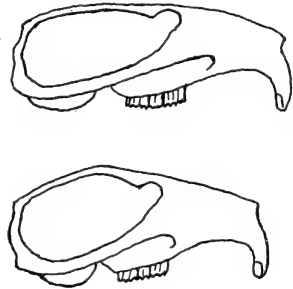


Abb. 4. *Microtus arvalis*: Längsschnitt durch normalen (oben) und brachyostoten (unten) Schädel zur Demonstration der Hirnkapselproportionen (nach Photographie gezeichnet). Weitere Erklärungen im Text

zeitiger Verbreiterung in der Transversal- und Vertikalachse, also eine durchgreifende Proportionsveränderung bei offensichtlich gleichem Materialaufwand. Besondere Beachtung verdienen die Proportionsverhältnisse des Schädels und speziell die markante Knickung des Schädeldaches, die völlig vom normalen Altersschädel abweichen und außerordentlich an den ähnlich proportionierten und ebenfalls stark gewölbten frühjuvenilen Schädel der Feldmaus erinnern. Dies legt ebenso wie die Proportionsverhältnisse der übrigen Skelett-Elemente die Vermutung nahe, daß die dem Brachyostismus zugrundeliegende Gen-Kombination sehr frühzeitig und zentral auf das Skelettwachstum einwirkt, die in einem allgemeinen Streckungsprozeß bestehende Umformung zur normalen Altersgestalt weitgehend unterbindet und das Skelett im wesentlichen in den frühjuvenilen Proportionen weiterwachsen läßt. Weitergehende genetische und vergleichend-ontogenetische Untersuchungen, welche dies klären und über den speziellen Fall hinaus sicher wertvolle Aufschlüsse über die genetische Steuerung des Skelettwachstums bringen könnten, sind dem Verfasser wegen anderweitigen Engagements leider nicht möglich.

### Summary

The author describes a new mutation of *Microtus arvalis* which causes considerable proportional variations in all parts of the skeleton. It appeared in an inbred laboratory stock, originating from a wild male of the mutation Light (Lt.) While the heterozygotes do not deviate from normal voles in any way, the homozygotes show retarded growth. Their external appearance is determined by a striking brachypody and a stumpy structure of the whole body. The X-ray photographs (Fig. 1) show that all bones of the extremities are equally shortened, but unchanged in respect of their form and number, whereas brachypodism (bp) of *Mus musculus* shortens certain bones more than others, reduces the number of phalanges and forms supernumerary metacarpals and metatarsals (LANDAUER 1952).

While brachypodism affects only the free extremities, the new mutation affects the whole skeleton. The ilia and ischia are shortened as well as the extremity bones, the scapulae less distinctly. All vertebrae are shortened and broadened, causing a stumper exterior and a shorter tail (as compared to both normal voles and heterozygotes). The skull is also markedly shortened and broadened (Fig. 2), the zygomatic width reaching 68—73% of the condylobasal length in contrast to 58—62% in normal voles. The brain case is just as broad as long at least (its width 100—110% of its length), whereas it is always definitely longer than broad in normal animals (width 80—91% of the length). It is also higher than in normal voles (38—43% of the condylobasal length in contrast to 29—35%). The vault of the cranium shows a marked bend between the parietals and the frontalsnasals whereas it is equably and gently arched in normal animals (Fig. 3 and 4).

Thus the general tendency of this mutation is obviously towards shortening the bones in the longitudinal axis and towards broadening them in the transversal and vertical axis of the body. This tendency must come into force on a very early stage of ontogenesis and keeps the skeleton (first of all the skull) in some way in early-juvenile proportions. Perhaps this mutation is caused by a gene combination which generally obstructs the extension of the skeleton into adult proportions.

The new mutation is called Brachyostismus (symbol "bo"). It shows a recessive mode of inheritance (Table). Sex ratio is significantly shifted in the homozygotes (56,4% males), whereas it shows the normal proportion in the heterozygotes and (homozygoteous) normals (47,7% males). Fixed and (as long as available) live brachyosteous voles may be obtained from the author on request.

### Literatur

- KOCH, FISCHER, SCHUMANN (1957): Erbpathologie der landwirtschaftlichen Haustiere. Parey-Verlag, Berlin.
- LANDAUER, W. (1952): Brachypodism. A Recessive Mutation of House-Mice. *J. Heredity* **43**, 293—298.
- RUNNER, M. N. (1959): Linkage of Brachypodism. A New Member of Linkage Group V of the House-Mouse. *J. Heredity* **50**, 81—84.
- ZIMMERMANN, K. (1952): Die simplex-Zahnform der Feldmaus, *Microtus arvalis* Pallas. *Verh. Dtsch. Zool.-Ges. Freiburg, Zool. Anz.* **17**, Supl.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. F. FRANK, 29 Oldenburg, Philosophenweg 16



# Age determination of land mammals from annuli

By D. E. SERGEANT

*Eingang des Ms. 13. 2. 1967*

LAWs (1962) in this Journal has reviewed thoroughly the use of growth layers in the teeth as well as other methods for determining the age of seals. To quote him, "the best methods . . . are based on variations in the rate of deposition of tooth material which are visible as external annuli on the root and/or as distinct growth layers seen in sections of the dentine and cementum". These methods have been applied also to Odontocete whales, while in Mysticeti a layered structure, the earplug of the external auditory meatus, was discovered as an indicator of age.

LAWs (1953), in his preliminary study of the methods, made a rapid external examination of the teeth of a number of vertebrates (other than sea mammals), living and extinct, and found growth ridges on the root of the teeth in the following: canine of Carnivora (*Hyaena*, *Felis*, *Ursus*), incisor of Proboscidea (*Mastodon*, *Elephas*), molar of *Rhinoceros*, canine of *Sus*, canine and incisor of *Hippopotamus*, molar of *Bison*, and teeth of fossil reptiles (*Ichthyosaurus*, *Pliosaurus*, *Mosasaurus*, *Dacosaurus*).

Workers on land mammals have been slow to explore the methods, and no thorough study has yet been made of a range of mammals and reptiles, tropical and temperate by origin, living and extinct, which would make possible a wide review of the subject of periodic layering in skeletal tissues and its possible causes. The purpose of this preliminary review is rather to draw attention to the methods.

More than half the studies so far published have dealt with Cervidae of the northern hemisphere. These are listed in the table. Some general conclusions may be stated.

## Studies of age determination in Ungulates from cemental layers in the teeth

Species		Tooth	Authors
<i>Alces americanus</i>	Moose	I <sub>1</sub>	SERGEANT and PIMLOTT, 1959
<i>Cervus elaphus</i>	Red Deer	M <sub>1</sub>	MITCHELL, 1963
<i>Odocoileus hemionus</i>	Black-tailed deer	I <sup>1</sup>	LOW and COWAN, 1963
<i>Odocoileus virginianus</i>	White-tailed deer	M <sub>1</sub>	GILBERT, 1966
<i>Odocoileus virginianus</i>	White-tailed deer	M <sub>1</sub>	RANSON, 1966
<i>Rangifer tarandus</i>	Caribou	I <sub>1</sub>	MCEWAN, 1963

1. Clear zonation is found in the cementum, but not in the dentine, of both incisors and molars. Workers have usually selected the first permanent tooth to erupt e. g. I<sup>1</sup> in *Odocoileus hemionus*, M<sub>1</sub> in *Cervus elaphus* C. The method of preparation has been to section longitudinally the root of the tooth, and either to examine the surface of the cut cementum under reflected light, or to cut thin sections and usually to decalcify and stain them. While the former method is rapid, the latter gives more detail. Since cementum deposits unevenly, it is important to examine the thickest part with maximum number of layers. With this proviso the number of layers is found to be consistent in paired teeth, and is greater in teeth that erupt earlier.
2. Each layer consists of a zone of wide, opaque, well-calcified tissue which takes up

little haematoxylin, and a narrow, translucent zone in which the more frequent bio-lamellae take up the stain.

3. From studies made through the year, it has been established that the opaque zone is laid down in the summer months and the fibrous zone in the winter months. Sometimes the fibrous zone is double, a narrow zone of well-calcified growth being enclosed by a growth-check in autumn and one in late winter (LOW and COWAN, 1964).
4. From known-age animals, the number of layers is equal to the age in years, after addition of the period of early life before calcification of the particular tooth begins.

BERGERUD and RUSSELL (1966) report that in caribou (*Rangifer*) the small second or third incisor may be removed from the living animal for age determination, without injury resulting.

Among the Carnivora, four studies have been published on Ursidae and one on Canidae. In the black bear *Ursus americanus* RAUSCH (1961) noted ridges on the root of the canine, which he attributed to seasonal growth of the dentine, and correlated with age. However, MARKS and ERICKSON (1966) with known-age material did not find this method reliable. They found clear layering in the cementum of canines of black bears, and found this to be the most reliable of several aging methods which they studied. Cemental layering had previously been found in  $M_3$  of grizzly bear *Ursus arctos* subsp. by MUNDY and FULLER (1964), and STONEBERG and JONKEL (1966) have confirmed the method in this species, having known-age material and using canine teeth. In these bears the zonation is similar to that found in Cervidae, a wide zone of non-staining cementum being laid down in summer, a narrow fibrous zone of deeply-staining cementum in winter. The layering is clearer than in most Cervidae, which fact has been correlated with the contrast between the periods of the bears' activity and hibernation. However, STONEBERG and JONKEL noted that deposition of winter-type cementum begins before hibernation begins. I have observed clear layering in the cementum of canine teeth of polar bear *Ursus maritimus*.

In the arctic fox (*Alopex lagopus*), cemental layering is found in molars and canines, and known-age animals from fox farms have shown that the layers are annual (KLEINENBERG and KLEVEZAL', 1966).

Among Rodentia, KLEINENBERG and KLEVEZAL' (1966) show clear layering in molars of beaver (*Castor fiber*) with the same pattern of layering as noted in other northern animals.

Even in such a short-lived animal as a shrew, *Sorex araneus*, these authors find that the root of the molar shows a check in growth associated with wintering.

As well as in teeth, layering is found in the outer periosteal zone of bones. Such layering was first described in the mandible of seals (CHAPSKII, 1952) and of toothed whales (LAWS, 1960, NISHIWAKI, OHSUMI and KASUYA, 1961), and in the auditory bulla of seals (LAWS, 1953b). The number of bone layers usually corresponds with the number of layers in tooth dentine, although in *Delphinus delphis* KLEINENBERG and KLEVEZAL' (1963) found twice as many dentinal layers as bone layers. In beaver, KLEINENBERG and KLEVEZAL' (1966) find bone layers and cemental layers in the teeth to be equal in number. At higher ages (about 10–15 layers in seals and sperm whales, *Physeter*), the inner bone layers are absorbed as fast as new ones are formed and the indicated age attains a plateau.

A wide survey of layering in the periosteal zone of limb bones of mammals has been made by KLEVANOVA and KLEVEZAL' (1966) who state that "in most rodents, Lagomorpha, carnivores, some marsupials, Edentata, Chiroptera and primates distinct layers separated by cement lines are recorded in the periosteal zone of tubular bones. The numbers of layers found in the animals belonging to different species did not

exceed the maximal possible age of the species expressed in years . . ." "The formation of layers in the periosteal zone can be regarded as a manifestation of seasonal changes in the bone growth that seem to be intrinsic to the majority of mammals."

As has long been known, alternating slow and rapid growth occurs in the horns of northern sheep (*Ovis canadensis*, *O. dalli*) and goat-antelopes (*Oreamnos americanus*) resulting in the formation of annual ridges on the surface (MOSBY, 1963). These may be compared with growth ridges in the claws of seals (see LAWS, 1962). According to MOSBY, in Bighorn sheep COWAN (1940) suggested that the checks represented cessation of growth during the breeding season, although other authors suggested a direct effect of nutrition.

### Significance of Layering

Since many species of land mammals may be reared in captivity the opportunities for determining the physiological basis of layering are much greater than in sea mammals.

WOOD, COWAN and NORDAN (1962) studied the detailed annual cycle of body growth in individual deer *Odocoileus hemionus*. Growth of captive animals reared at a constant high ration showed a seasonal pattern. Body growth ceased at 5–6 months, as a result of voluntary reduction of food intake, the change being associated with onset of rutting behaviour and thus indicating attainment of puberty. However, growth continued and maturity was delayed if the animals were kept at a low ration. After the first year of life, weight changes were more regular, a phase of rapid growth in spring invariably slowing in summer and being followed by weight loss in winter. This pattern was found in both sexes, though the seasonal weight fluctuation was less in females, which underwent less marked physiological changes at the rut. An appreciable part of the annual spring and summer weight-gain represented an accumulation of adipose tissue, while the winter weight loss was largely accounted for by the disappearance of these fat deposits. The fundamental mechanisms underlying the profound alterations in the growth curve, and hence probably in metabolism, were considered to be associated with reproduction. MCEWAN and WOOD (1966) showed a very similar growth cycle in captive caribou *Rangifer tarandus*; again the seasonal cycle of food intake and growth persisted even in well-fed animals.

In Cervidae, therefore, the period of rapid body growth is contemporary with the deposition of wide zones of well-calcified cementum. Thus, the type of cemental growth is dependent upon nutritional state. Since body growth of captive Cervidae fed a high ration declines at the rutting season, sex hormones reduce food intake and presumably cemental growth also. This conclusion is supported by the observation of LOW and COWAN that in the wild two growth checks may occur, the first associated with the rut and the second with late winter conditions. As several authors have pointed out, study of species from different environments (e. g. deer from grassland with summer drought) may help to disentangle the direct effects of environment from intrinsic rhythms. It is clear also that further experimental, including endocrinological, work will be profitable.

### Summary

Growth layers have been found in the cementum, but not in the dentine, of a number of species of northern Cervidae (deer), Carnivora (bears, fox) and one rodent (beaver), hitherto examined. They have allowed age to be determined to within one year. Layers in the periosteal zone of bones are widespread in mammals and in at least one instance (beaver) correspond in number with cemental growth layers. In at least two species of deer, cemental deposition is closely linked to the seasonal sequence of body growth which persists at a constant high ration of food and is therefore intrinsic, controlled by sex and perhaps other hormones.

## Zusammenfassung

Wachstums-Ringe wurden gefunden — soweit danach gesucht wurde — im Zement, jedoch nicht im Dentin einer Anzahl Arten nordischer Cerviden (Hirsche), Carnivoren (Bären, Füchse) und Rodentiern (Biber). Diese Ringe im Zement erlaubten, das Alter bis zu einem Jahr genau zu bestimmen. Wachstumsringe in der periostalen Zone von Knochen sind bei Säugetieren weit verbreitet, und in wenigstens einem Fall (Biber) stimmen sie mit den Ringbildungen im Zement überein. Bei wenigstens 2 Hirsch-Arten hängt die Ablagerung von Ringen im Zement eng zusammen mit dem jahreszeitlichen Ablauf des Körperzustandes, der auch durch innere Faktoren mit beeinflußt und durch Geschlechts- und wahrscheinlich noch weitere Hormone gesteuert wird.

## References

- BERGERUD, A. T., and RUSSELL, H. L. (1966): Extraction of incisors of Newfoundland caribou. *J. Wildl. Mgmt.* **30** (4); 843—845.
- COWAN, I. McT. (1940): Distribution and variation in the native sheep of North America. *Am. Midland Nat.* **24**, 505—80.
- GILBERT, F. F. (1966): Aging white-tailed deer by annuli in the cementum of the first incisor. *J. Wildl. Mgmt.* **30**, (1), 200—2.
- KLEINENBERG, S. E., and KLEVEZAL', G. A. (1962): K metodike opredeleniya vozrasta zubatykh kitoobraznykh. *Doklady Akad. Nauk. SSSR* **145**, (2), 460—2.
- (1966): Opredelenie vozrasta mlekopitayushchikh po strukture tsementa zubov. *Zool. Zh.* **45** (5), 717—23.
- KLEVANOVA, E. A., and KLEVEZAL' G. A. (1966): Sloistost' periostal'noi zony trubatykh kostei konechnostei kak kriterii dlya opredeleniya vozrasta mlekopitayushchikh. *Zool. Zh.* **45**, (3), 406—13.
- LAW, R. M. (1953a): A new method of age determination in mammals with special reference to the elephant seal (*Mirounga leonina*, Linn.). Falkland Is. Dependencies Survey, *Sci. Repts.* **2**, 11 pp.
- (1953): The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.) I. Growth and Ang. Falkland Is. Dependencies Survey, *Sci. Repts.* **8**, 62 pp.
- (1960): Laminated structure of bones from some marine mammals *Nature*, Lond. **187**, 338—9.
- (1962): Age determination of pinnipeds with special reference to growth layers in the teeth. *Z. Säugetierkde.* **27**, 129—146.
- LOW, WILLIAM, A., and COWAN, I. McT. (1963): Age determination of deer by annular structure of dental cementum. *J. Wildl. Mgmt.* **27**, (3); 466—471.
- MARKS, S. A., and ERICKSON, A. W. (1966): Age determination in the black bear. *J. Wildl. Mgmt.* **30** (2); 389—410.
- MC EWAN, E. H. (1963): Seasonal annuli in the cementum of the teeth of barren ground caribou. *Can. J. Zool.* **41** (1), 111—3.
- MC EWAN, E. H., and WOOD, A. J. (1966): Growth and development of the barren ground caribou. *I. Can. J. Zool.* **44**, 401—411.
- MITCHELL, B. (1963): Determination of age in Scottish red deer from growth layers in dental cement. *Nature*, London, **198**, 350—351.
- MOSBY, H. S. (Ed.) (1963): *Wildlife Investigational Techniques*. Second Edition: Revised. The Wildlife Society, Washington, D. C.
- NISHIWAKI, M. S. OHSUMI, and KASUYA, T. (1961): Age characteristics of sperm whale mandible. *Norsk Hvalf. Tid.* 1961, (12), 499—507.
- RANSON, A. B. (1966): Determining age of white-tailed deer from layers in cementum of molars. *J. Wildl. Mgmt.* **30** (1), 197—9.
- RAUSCH, R. L. (1961): Notes on the black bear *Ursus americanus* Pallas in Alaska, with particular reference to dentition and growth. *Z. Säugetierkde.* **26** (2), 65—128.
- SERGEANT, D. E., and PIMLOTT, D. H. (1959): Age determination in moose from sectioned incisor teeth. *J. Wildl. Mgmt.* **23** (3), 315—321.
- STONEBERG, R. P., and JONKEL, C. J. (1966): Age determination of black bears by cementum layers. *J. Wildl. Mgmt.* **30**, (2), 411—414.
- WOOD, A. J., COWAN, T. McT., and NORDAN, H. C. (1962): Periodicity of growth in ungulates as shown by deer of the genus *Odocoileus*. *Can. J. Zool.* **40** (4), 593—604.

*Author's address:* Dr. DAVID E. SERGEANT, Fisheries Research Board of Canada, Arctic Biological Station, P. O. Box 400, Ste Anne de Bellevue, P. Q., Canada

# Beobachtungen an gekäfigten Knirpsspitzmäusen, *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780

Von ASKO KAIKUSALO

Aus der Biologischen Station Kilpisjärvi der Universität Helsinki

Direktor: Prof. Dr. Olavi Kalela

Eingang des Ms. 18. 4. 1967

Die Knirpsspitzmaus, *Sorex minutissimus* Zimmermann (= *Sorex hawkeri* Thomas), dürfte neben der mediterranen Etruskerspitzmaus, *Suncus etruscus* (Savi), die kleinste Säugetierart der Welt sein. Sie ist weit verbreitet in den nördlichen Teilen der paläarktischen Region bis zur Tundrazone, zur Küste des Stillen Ozeans und Südostchina. Die westlichsten Fundorte liegen in Finnland, wo diese Art an einigen Stellen vom Polarkreis bis nach Südfinnland (61° N) angetroffen worden ist.

Im Herbst 1966 ist es mir gelungen, in Sotkamo in Ostfinnland mit einer im Boden eingegrabenen Blechdose fünf junge Individuen von *Sorex minutissimus* einzufangen. Drei davon bekam ich lebend und konnte sie eine Zeitlang im Käfig halten (Temperatur +10 bis +11° C) und beobachten. Aus unbekanntenen Gründen gingen alle meine Pfleglinge trotz meinen Anstrengungen binnen Kurzem ein; das standhafteste Exemplar lebte noch 15 Tage. Zu systematischen Beobachtungen bot sich daher keine Möglichkeit.

Beobachtungen an lebenden Knirpsspitzmäusen hat früher BLAGOSKLONOV (1957) veröffentlicht, der ein altes Weibchen im Käfig gehalten hatte, sowie ferner SKARÉN, der zwei Wochen lang ein in Kuhmo in Ostfinnland gefangenes, überwintertes Männchen beobachtete (SKARÉN und KAIKUSALO, 1966).

## Biotop

Vier von meinen Knirpsspitzmäusen bekam ich an der gleichen Stelle mit einer auf dem Pfad eingegrabenen Dose in dichtem Fichtenbestand. Der obere Teil des Pfades war unvermoort (*Myrtillus*-Typus), der untere Teil leicht vermoort.

Im dicken Moosteppich des Fundorts liefen außer den Gängen der Wühlmause auch ganz schwache (im Durchmesser 1–2 cm) Pfade von Spitzmäusen, ähnlich wie meine Pfleglinge sie später im Käfig in das Moos eintraten. In die mit Käse und Wühlmausfleisch beköderten Mausefallen, die ich auf diesen Pfaden stellte, ging jedoch keine einzige Knirpsspitzmaus, wahrscheinlich weil das minimale Körpergewicht der Tiere nicht zum Auslösen der Fallen genügte.

Das fünfte Individuum kam aus dem gleichen Wald, 300 m weit von der ersten Stelle entfernt, ebenfalls mit einer auf dem Pfad eingegrabenen Dose. Hier stand eine Fichtendickung vom *Myrtillus*-Typus, wo die Moosdecke stellenweise sehr dicht war.

## Körpermaße und Haarkleid

Aus der folgenden Zusammenstellung sind die Körpermaße der eingefangenen *Sorex minutissimus*-Individuen ersichtlich (Zahlen, Gramm und Millimeter):

	Datum	Gewicht	Kopf- Rumpf-L.	Schwanz	Hinter- fuß	Ohr	Ober- kiefer	Unter- kiefer
Nr. 1 ♂, lebendig	4. X.	1,5						
tot	14. X.	1,8	39	23	8,2	5,3	5,6	5,3
Nr. 2 ♀, tot	5. X.	1,7	42	25	8,4	4,0	5,8	5,6
Nr. 3 ♂, lebendig	16. X.	2,0						
tot	31. X.	1,8	37	24	8,6	5,0	5,7	5,4
Nr. 4 ♂, lebendig	23. X.	1,6						
tot	30. X.	2,1	33	25	8,3	4,4	5,9	5,6
Nr. 5 ♀, tot	7. XI.	1,4	37	25	8,0	4,6	6,0	5,5

Alle fünf Individuen waren jung, also im vergangenen Sommer geboren. Alle waren im Winterkleid mit abgeschlossener Mauser. Auffallend war die Kürze der Haare. Hinten am Rücken, wo die Haare der Spitzmäuse am längsten sind, war deren durchschnittliche Länge bei allen fünf Individuen nur 2,5–3 mm. Ein Vergleich ergab, daß die anderen, in der gleichen Gegend und zur gleichen Zeit gefangenen, das Winterkleid tragenden *Sorex*-Arten auch relativ viel längere Haare hatten. Bei der Waldspitzmaus (*S. araneus*) z. B. betrug die Länge der Haare am Hinterrücken 7–9 mm (10 Ind.) und bei der Maskenspitzmaus (*S. caecutiens*) 6–7 mm (5 Ind.). Daß die von mir untersuchten Knirpsspitzmäuse tatsächlich schon das Winterkleid trugen, kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, denn bei zwei in Kuhmo in Ostfinnland am 6. VIII. 1957 und 18. VIII. 1961 gefangenen Individuen, die das Sommerkleid trugen, hatten die Haare hinten am Rücken nur eine Länge von 1–1,5 mm, und außerdem ist das Sommerfell etwas bräunlicher gefärbt.

Bemerkenswert war ferner, daß das Winterfell meiner Pfleglinge sehr dünn war. Man muß sich wundern, wie diese zarten Geschöpfe in einem solchen Fell den strengen Winter überstehen.

### Tagesrhythmik

Die folgenden Beobachtungen über die Tagesrhythmik von *Sorex minutissimus* sind direkt, also ohne Registrierapparate, an den Pfleglingen im Käfig gemacht worden.

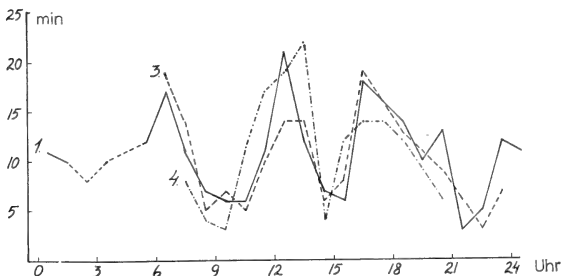


Abb. 1. Gesamte Länge der Aktivitätszeiten der Pfleglinge in Minuten in den verschiedenen Stunden des Tages. Die Werte sind an verschiedenen Tagen in Beobachtungsperioden von 3 bis 5 Stunden erhalten worden. Bei Nr. 1 gibt die ausgezogene Linie den Mittelwert von drei verschiedenen Beobachtungstagen an, während die gestrichelt angegebene Zeitspanne sowie die Nr. 3 und Nr. 4 betreffenden Beobachtungen sich auf nur eine Beobachtungsperiode beziehen.

Weitaus der größte Teil der Beobachtungen betrifft das erste von mir gefangene Individuum (Nr. 1); aber außerdem habe ich auch noch den Tagesrhythmus zweier anderer (Nr. 3 und 4) beobachtet.

Aus Abb. 1 ist ersichtlich, daß die Spitzmäuse Tag und Nacht in Bewegung waren. Perioden lebhafterer und geringerer Aktivität wechselten jedoch deutlich miteinander ab. Die Tiere schienen drei oder vier, auf bestimmte Tageszeiten (9–10, 14–15, 20–22 und vielleicht 2 Uhr) fallende Perioden geringer Aktivität zu haben. Charakteristisch für diese Pe-

rioden waren Ruhepausen von sogar 50 Minuten, während die Tiere in den Zeitspannen reger Aktivität nur etwa 10 Minuten lang in einem fort ausruhten. (Die von CROWCROFT [1954] in England im Käfig gehaltenen *Sorex araneus*- und *S. minutus*-Individuen hatten im Lauf von 24 Stunden nur zwei Perioden reger Aktivität; hierbei muß freilich in Betracht gezogen werden, daß die Verschiedenheit der Untersuchungsgebiete mitspielen kann.)

In Abb. 2 sind eingehender die Aktivitätszeiten eines *S. minutissimus*-Individuums im Lauf von 12 Stunden dargestellt und diese mit den Aktivitätszeiten der in benachbarten Käfigen gehaltenen *S. caecutiens* und *S. araneus* verglichen. Alle drei Individuen waren jung. Man sieht, daß *S. minutissimus* viel öfter unterwegs war als die beiden größeren Arten, was der mit anderen Spitzmausarten verschiedener Größe gemachten Erfahrung entspricht (SAINT GIRONS, 1966). Im Lauf der fraglichen 12 Stunden war *S. minutissimus* insgesamt 2 Stunden 3 Minuten in Bewegung, *S. caecutiens* 56 Minuten und *S. araneus* 52 Minuten.

Von ihrer Aktivitätszeit benutzen die Spitzmäuse natürlich nur einen Teil zum Fressen. Die von mir untersuchten jungen Knirpspitzmäuse fraßen im Lauf von 24 Stunden fast genau 2 Stunden.

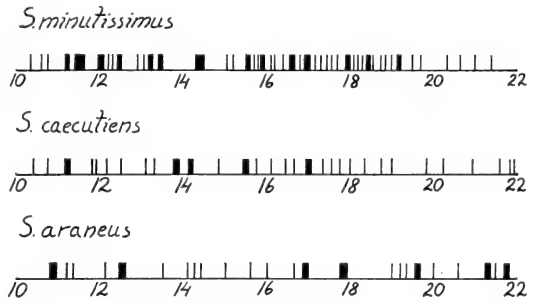


Abb. 2. Aktivitätszeiten von *Sorex minutissimus* (Ind. Nr. 1), *S. caecutiens* und *S. araneus* bei Tage. Jeder Querschnitt gibt eine Aktivitätsspanne (Dauer höchstens 1 Min.) des Tieres an, der einheitlich schwarze Bereich ständige Aktivität.

### Nahrung

BLAGOSKLONOV'S 2,4 g schweres adultes Individuum konsumierte 10,1 g Nahrung pro Tag. Meine drei jungen Tiere kamen alle mit weniger aus: In den insgesamt 32 „Pfleglingstagen“ betrug der durchschnittliche Nahrungskonsum (frisches Wühlmausfleisch oder Insekten) eines Individuums 5,9 g pro Tag. Dabei behielten die Tiere ihr früheres Gewicht mit einer Genauigkeit von  $\pm 0,3$  g. Eine Ausnahme machte am Anfang Nr. 1, das im Laufe der ersten 5 Tage durchschnittlich 8,2 g/Tag Futter verschlang und dabei



Abb. 3. *Sorex minutissimus* in Gefangenschaft (Aufnahme: U. SKARÉN)

von 1,5 g auf 2,5 g zunahm. Danach ließ die Gefräßigkeit des Tierchens nach; es begnügte sich von nun an mit 4–6 g Fleisch pro Tag, und sein Gewicht ging allmählich wieder auf die normalen zwei Gramm zurück.

In der Hauptsache fütterte ich meine Pfleglinge mit frischem Wühlmausfleisch. Aus den fertig aufgeschnittenen Rümpfen fraßen die Spitzmäuse zuerst die Leber, die Lungen und die Nieren heraus. Wenn ich in den Käfig eine ganze intakte Wühlmaus legte (z. B. eine mittelgroße Waldwühlmaus, *Clethrionomys glareolus*), dauerte es gewöhnlich 3–5 Minuten, bis die Spitzmaus mit ihren feinen Zähnen ein Loch in die Haut gerissen hatte und sich über das Fleisch hermachen konnte. In der Haut der größeren Wühlmäuse (z. B. der ca. 100 g schweren Ostschermaus, *Arvicola terrestris*) brachte *S. minutissimus* kein Loch mehr zustande.

Um Abwechslung in die Diät meiner Pfleglinge zu bringen, sammelte ich draußen die Insekten und sonstigen Kleintiere, die ich in dieser späten Jahreszeit noch fand.

Alle drei Pfleglinge fraßen mit Vorliebe gewöhnliche Waldameisen (*Formica rufa*). Im Verhalten zu diesen Insekten zeigten sie jedoch deutliche individuelle Unterschiede. Nr. 1 stürzte, sobald es die Ameise in der Nähe wahrgenommen hatte, blitzschnell her-



Abb. 4. Zwei Knirpsspitzmäuse an einem Kadaver von *Clethrionomys glareolus*  
(Aufnahme: A. KAIKUSALO)

zu und biß stets auf Anhieb seinem Opfer den Kopf ab, wonach es in aller Ruhe seine Beute verzehrte. Wenn mehrere Ameisen zu Gebote standen, brachte die Spitzmaus sie systematisch alle um und machte sich erst dann ans Fressen oder trug sie in ihre Gänge. Aus dem ersten Zusammentreffen zwischen der Spitzmaus und den Ameisen zog ich den Schluß, daß mein Pflegling schon früher in der Natur mit diesen Insekten umzugehen gelernt hatte. Fast ebenso geschickt verfuhr auch Nr. 4 mit den Ameisen. Dahingegen hatte Nr. 3 anscheinend schlechte Erfahrungen mit diesen böartigen Insekten gemacht. Sobald es nur eine Ameise in der Nähe merkte, begann es gewissermaßen ängstlich herumzulaufen, versuchte von möglichst Weitem nach der Beute zu schnap-



pen, traf aber meistens daneben, wonach es wiederum die Flucht ergriff. Allmählich lernte es aber doch die richtige Taktik.

Mit Vorliebe verzehrten meine Pfleglinge Puppen der Blattwespe *Diprion* sowie Larven und Puppen mancher Spanner. Die großen, 6 cm langen Larven des Brombeer-spinners (*Maerotherylacia rubi*) dagegen ließen sie in Ruhe, wenn sie lebendig waren, verspeisten sie aber getötet. Ziemlich gern nahmen die Spitzmäuse auch lebende Weberknechte (*Phalangida*) und Leuchtkäfer (*Lampycis noctiluca*) sowie viele andere kleinere Käferarten. Der große Hain-Laufkäfer (*Carabus nemoralis*) dagegen konnte ganz unbehelligt im Käfig herumlaufen.

Die Spitzmäuse tranken äußerst selten, anscheinend deckten sie ihren Wasserbedarf an den frischen, blutigen Wühlmäusen. Im ganzen habe ich die Knirpse nur fünfmal am Wassernapf gesehen. Das Tierchen schlürfte ein paar kleine Schlückchen und hielt dabei das Schnäuzchen aufwärts gebogen, wobei kein Wasser in die Nasenlöcher lief.

### Ortsbewegung und Lautäußerungen

Im Klettern ist *Sorex minutissimus* ein wahrer Künstler. Nicht nur, daß meine Pfleglinge äußerst flink auf den Zweigen und Reisern herumliefen, die ich im Käfig angebracht hatte, es gelang ihnen außerdem sogar, dank ihrer Leichtigkeit, mühelos an der ganz glatten, fugenlos aus Glasplatten gefügten Ecke des Käfigs hinaufzuklettern. Ich habe bisher alle Spitzmausarten und Kleinnager Finnlands gezogen, aber keine von ihnen ist zu dieser Leistung fähig gewesen.

Wenn sie in Bewegung sind, geben die Knirpsspitzmäuse ziemlich viel Lautäußerungen von sich. Gewöhnlich sieht man dies aber nur daran, daß das Tier ständig „mümmelt“, man hört aber nichts. Das Stimmbereich des Tieres liegt offenbar fast ganz oberhalb der Aufnahmefähigkeit des menschlichen Ohres, und nur die tiefsten Laute werden dann und wann als ein äußerst zartes Zirpen wahrgenommen.

Entsprechend reagierten meine Pfleglinge überhaupt nicht auf die gewöhnlichen menschlichen Laute, die hinwider von der Waldspitzmaus ganz zweifellos perzipiert werden. *Sorex minutissimus* vernahm nur meine allerhöchsten Pfeiftöne, mit denen ich dann einen „bedingten Reflex“ bei dem Tier hervorrufen konnte. Jedesmal, wenn ich Futter in den Käfig legte, piff ich leise eine möglichst hohe Melodie. Allmählich lernte das Tier, diese Laute mit dem Nahrungsangebot in Verbindung zu bringen, und danach ließ es sich leicht durch das Pfeifen aus seinem Versteck hervorlocken.

### Verhalten zu Artgenossen

Nachdem ich das am 16. X. gefangene junge Männchen eine Woche lang im Käfig gehalten hatte, bekam ich mit der Dose noch ein zweites junges Männchen. Ich setzte den neuen Ankömmling in den Käfig, wo der bisherige Bewohner seit einer Woche Alleinherrscher gewesen war.

Wenn die Tiere auf dem Pfad, am Eingang ihres Baus oder an einem Fleischstückchen einander begegneten, blieben sie voreinander stehen und zirpten hitzig aufeinander ein. Meistens endigte der Auftritt damit, daß der bisher alleinige Käfiginhaber eine schnelle Angriffsbewegung auf den Ankömmling machte, worauf der letztere schleunigst die Flucht ergriff. Regelrechte Raufereien zwischen den beiden habe ich aber nie gesehen, und nur selten nahm der Angreifer die Verfolgung auf. — Ganz ähnliche Beobachtungen hat CROWCROFT (1955) über das Verhalten von gekäfigten Waldspitzmäusen gemacht.

Obwohl also der Käfiginhaber seinen Bereich sehr souverän beherrschte, besaß der

Ankömmling dort auch etwas Eigenes, nämlich die tote Wühlmaus, die auf dem Transport nach Hause als Wegzehrung gedient hatte. Zusammen mit dem Neuling hatte ich diesen Kadaver in den Käfig gelegt, und ganz offenbar hatte die Knirpspitzmaus — wahrscheinlich durch den Geruch — im Lauf einer Stunde davon „Besitz ergriffen“. Hier war der Neuankömmling Alleinherrscher, er schmauste in aller Ruhe und ließ sich von dem in der Nähe zirpenden Hausherrn nicht im Geringsten stören. Wenn der letztere aufdringlich wurde und etwa hinterrücks zu nahe kam, wurde ihm blitzschnell ein Tritt mit dem Hinterfuß versetzt, und obwohl der Tritt meistens vorbeitraf, machte der Angreifer sich spätestens dann davon.

So war das Verhalten der Tiere am ersten Tag. In der Folgezeit kümmerten sie sich immer weniger umeinander.

### Zusammenfassung

Fünf junge, im Oktober und November in Mittelfinnland gefangene Individuen von *Sorex minutissimus* wurden einige Zeit im Käfig gehalten. Die Tiere trugen das (auffallend kurzhaarige) Winterkleid und hatten ein Gewicht von 1,4 bis 2,0 g. In ihrer Tagesrhythmik zeigten sie 3 oder 4 Aktivitätsperioden. Sie waren deutlich mehr in Bewegung als gleichzeitig beobachtete junge Individuen von *Sorex caecutiens* und *S. araneus*. Täglich nahmen die Knirpspitzmäuse 5,9 g frisches Fleisch (hauptsächlich Eingeweide von Wühlmäusen) zu sich. Von lebendigen Tieren fraßen sie kleinere Arthropoden (z. B. Ameisen), ließen aber die größeren Arten unberührt. Die Tiere erwiesen sich als ausgezeichnete Kletterer. Das intraspezifische aggressive Verhalten wird beschrieben.

### Summary

Five young Finnish specimens of *Sorex minutissimus* caught in October and November were observed in captivity. They weighed 1.4 to 2 grams and were in winter pelage. In their daily activity the animals showed 3 or 4 peaks. They were clearly more active than young specimens of *Sorex caecutiens* and *S. araneus* observed at the same time. The average daily consumption of fresh food (mainly viscera of voles) was 5.9 g. Small arthropods (e. g. ants) were eagerly eaten, whereas big specimens remained untouched. *S. minutissimus* is an excellent climber. Intraspecific aggression is described.

### Literatur

- BLAGOSKLONOV, K. N. (1957): On the feeding habits and character of daily activity of *Sorex tsherskii* Ognev.; Zool. Zurn. 36:3, 465—467.  
 CROWCROFT, P. (1954): The daily cycle of activity in British shrews; Proc. zool. Soc. Lond. 123, 715—729.  
 — (1955): Notes on the behaviour of shrews; Behaviour 8, 63—80.  
 SAINT GIRONS, M.-C. (1966): Le rythme circadien de l'activité chez les mammifères holarctiques; Mém. Mus. National d'Hist. Nat., N. S. A XL 3, 101—187.  
 SKARÉN, U., & KAIKUSALO, A. (1966): Suomen pikkunisäkkäät (Die Kleinsäugetiere Finnlands); Helsinki.

Anschrift des Verfassers: A. KAIKUSALO, Biologische Station Kilpisjärvi, Helsinki, Pohjois-Rautatiekatu 13, Finnland

# A collection of mammals from El-Jafr, southern Jordan

By SANA ISA ATALLAH

Eingang des Ms. 7. 1. 1967

Through the courtesy of Mr. *Taber Qalyoubi*, the manager of the Beduin Settlement — Pilot Project in Jordan, I was able to spend five days at El-Jafr Experimental Farm Station to survey the mammalian fauna of the area.

Trapping and night-hunting were done on the experimental station grounds and the immediately surrounding area over the whole period, except for one night where trapping was carried out at 50 kilometers west of El-Jafr, at the intersection of the El-Jafr dirt road with the Ma'an — Al-Hasa desert highway. 75 specimens were collected, 55 of which were prepared as study skins. These specimens represented eleven species. Another species, *Lepus arabis*, is also incorporated on the bases of sight records, making a total of twelve species recorded from this area.

The following are the three main habitats found within the studied area:

- a. Hamada or flint desert lacking or with very sparse vegetation.
- b. Wadi systems heavily vegetated with various shrubs.
- c. Human habitations including houses, storage compartments, and gardens.

## Systematic Notes

### Insectivora

*Paraechinus aethiopicus pectoralis* Heuglin, 1861. — Very little is known about this Ethiopian Hedgehog originally described from Petra, Jordan. HARRISON (1964) mentioned that the original description of this race was not very complete, and that it seems to be very close to the race *dorsalis*, suggesting that it could prove to be a prior name for the latter race inhabiting southern and central Arabia.

The specimen from El-Jafr is definitely different from *P. a. dorsalis*, in that the whole carapace is of a uniform dark color lacking the dorsal median dark stripe of *dorsalis*.

### Carnivora

*Vulpes vulpes arabica* Thomas, 1902. — One Red Fox was caught alive after being run down by a beduin employed on the farm. Several others were seen at night around the station and along the highway between Ma'an and Al-Hasa, where they were found feeding on dead birds and jerboas killed by passing vehicles.

Three dens were located in two different wadi systems. One of the dens had a single entrance, while the other two had two entrances each, placed about one half a meter apart horizontally. This form can be easily separated from *V. v. palaestina*, the latter being appreciably larger and darker with a slightly shorter tail.

*Hyaena hyaena syriaca* Matschie, 1900. — One Striped Hyaena was found dead after being run over by a car, half way between Ma'an and Al-Hasa. According to the beduins inhabiting the area, hyaenas are common and are occasionally seen in numbers ranging between two and five feeding on dead horses or camels.

## Lagomorpha

*Lepus arabicus arabicus* Ehrenberg, 1833. — Arabian Hares seem to hide under the shrubs within wadi systems during the day time and feed at night. Though none were collected, two were scared from their hiding places during the late afternoon while setting traps in the large wadi south of the station.

## Rodentia

*Jaculus jaculus vocator* Thomas, 1921. — Three-toed Jerboas were found to be very common all over the flint desert surrounding the station and on the farm itself. Twenty-two specimens were collected by three young beduins. Their technique was very simple, but it involved a good understanding of the jerboa's habits. The jerboa burrow system usually has two entrances, one is used for going in and out of the burrow, while the other entrance is used to throw out the soil resulting from the enlarging of the burrow system, thus this last opening is always surrounded by a pile of excavated soil. During the day time jerboas keep both of these entrances closed by packing a thin layer of soil at the opening as a protection against predators and heat. When these young beduins locate a burrow system, one of them starts digging at the entrance with the excavated soil around it. The jerboa feeling insecure will dash out immediately using the other entrance to find himself within the bag of the other beduin. To the beduins jerboas seem to be the favourite evening dish.

*Allactaga euphratica* Thomas, 1881. — One mummified Euphrates Jerboa was found, 50 kilometers west of El-Jafr, in a hole dug to retain water during the winter months. Judging from the fact that none were seen while night hunting it may be safe to say that this is a very rare species in this area.

*Mus musculus* Linnaeus, 1758. — A total of five House Mice were collected on the station, four of which came from the buildings used for storage or living. The fifth specimen came from around a barley field, where it was found sharing the habitat with *Gerbillus henleyi*, *G. dasyurus*, and *Meriones libycus*.

Surely these house mice must have been introduced in this area after the establishment of the experimental station, and probably in later years they will be found more common around the cultivated land.

*Gerbillus dasyurus dasyurus* (Wagner, 1842). — Two adults and one immature were collected around the cultivated fields on the farm. Wagner's Gerbils were found to share the same habitat with the more common gerbil on the farm, *G. henleyi*.

*Gerbillus henleyi* de Winton, 1903. — A total of ten Pypmy Gerbils were collected, seven of which came from the dykes surrounding the barley fields. Their burrow entrances were extremely small being not more than  $1\frac{1}{2}$ –2 cm. in diameter. The other three specimens were trapped at large burrow entrances belonging to either *Meriones libycus* or *Psammomys obesus*, within a large wadi three kilometers south of El-Jafr.

*Meriones libycus syrius* Thomas, 1919. — The Libyan Jird was found to be the commonest rodent within wadi systems and along the irrigation ditches on the farm. More than thirty specimens were collected, but only twenty were prepared for study. About half of those collected were found to be either subadults or immature, while none of the adults was found in breeding condition. This suggests that the breeding season ends from late May to mid June. In wadis where a good plant cover is available, these rodents construct elaborate burrow systems with numerous entrances hidden under various shrubs. A huge pile of excavated soil and dried up plants surrounding each entrance is characteristic of these jirds. They also seem to be active in the early morning and late afternoon as well as at night.

*Meriones crassus crassus* Sundevall, 1842. — Five specimens of Sundevall's Jirds were collected, three of them came from the same habitats as *M. libycus*. The other two specimens were trapped on the bare hammada, 50 kilometers west of El-Jafr. On the hammada their burrows could be seen from a long distance. As a result of their digging the black hammada is interrupted with mounds of red sand pushed out by these rodents.

*Psammomys obesus obesus* Cretzschmar, 1828. — Fat Sand Rats were found to be very common in wadi systems and shared the same habitat with *Meriones libycus*. Six specimens, three adults and three immatures were trapped. These rodents were very active during the day as well as the night and could be seen at any time of the day sitting at the entrances of their burrows sun-bathing or feeding. They are voracious feeders as well as being active diggers.

#### References

ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758—1946. London, British Museum (Nat. Hist.), 810 pp., 1 map.

HARRISON, D. L. (1964): The Mammals of Arabia, Volume I, London, Ernest Benn Limited.

Authors's address: SANA ISA ATALLAH, Departement of Zoology, University of Connecticut Storrs, Conn. 06268, USA

## Populationsstudien an steppenbewohnenden Nagetieren Ostafrikas<sup>1</sup>

### 1. Mitteilung

Von HANS REICHSTEIN

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität

Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Eingang des Ms. 10. 4. 1967

Die Säugetierforschung hat über Jahrzehnte hinweg bis weit in unser Jahrhundert hinein ihr Interesse vorwiegend großen Formen gegenüber bekundet. Den kleinen und kleinsten Arten — unter ihnen vor allem die großen Schar ratten- bis mäusegroßer Nagetiere — wurde nur mehr gelegentlich Aufmerksamkeit geschenkt, nicht zuletzt wohl auch deshalb, weil sie nicht nur in hohem Maße unscheinbar sind, sondern auch eine versteckte und vorwiegend nächtliche Lebensweise führen. Erst als man erkannte, welche Bedeutung gerade sie für den Menschen erlangen können, trat hier ein Wandel ein: Es wurde die Erforschung vieler Arten zu einem dringenden Anliegen der Praxis, weil sich herausstellte, daß eine ganze Reihe von ihnen in die Rolle land- und forstwirtschaftlich wichtiger Formen hineinzuwachsen vermochte, andere wiederum als Träger von Infektionskrankheiten den Menschen und seine Haustiere zumindest mit-

<sup>1</sup> Der Fritz-Thyssen-Stiftung bin ich für großzügige finanzielle Unterstützung zu Dank verbunden.

telbar gefährdeten. So ist schließlich die Kleinsäugerforschung in den vergangenen beiden Jahrzehnten in einem Maße vorangetrieben worden, daß gegenwärtig auch eines der Zentralprobleme — das der zyklischen Populationsdichteschwankungen, die in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen zu den schon lange bekannten Massenvermehrungen führen — wenigstens in seinen Grundzügen überschaubar ist. Es nimmt unter diesen Umständen nicht Wunder, daß Vertreter der wirtschaftlich besonders bedeutsamen Wühlmäuse (Microtinae) im Augenblick mit zu den am besten bekannten wildlebenden Säugetieren überhaupt zählen.

Nun muß an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß unsere gesamten Kenntnisse und Erkenntnisse auf dem Gebiete der Populationsdynamik von Kleinsäugetern, insbesondere von Nagetieren, auf Untersuchungen basieren, die an Arten der gemäßigten und nördlichen Breiten durchgeführt worden sind. Kleinsäuger tropischer und subtropischer Gebiete haben bislang nur als Objekte taxonomischer Studien Beachtung gefunden. Über ihre Biologie und Ökologie sind wir erst in Ansätzen unterrichtet (OLIFF 1953, ALLANSON 1958, CHAPMAN, CHAPMAN & ROBERTSON 1959, DELANY 1964, DIETERLEN 1966 u. 1967); populationsanalytische Untersuchungen stehen fast noch völlig aus (DIETERLEN 1967). Daß man gerade dieser Seite nagetierkundlicher Forschung in Afrika wird künftig besondere Aufmerksamkeit schenken müssen, haben Erfahrungen gelehrt, die in landwirtschaftlich hochentwickelten Ländern Eurasiens und Nordamerikas mit zahlreichen Arten gemacht werden konnten. Denn nur auf dem Wege über eine sorgfältige Analyse aller möglichen biologischen und ökologischen Fragestellungen ist es möglich, Voraussetzungen zu schaffen, die es erlauben, den von Nagetieren ausgehenden Gefahren rechtzeitig zu begegnen.

Verhältnismäßig frühzeitig wurde erkannt, daß eine Reihe der steppenbewohnenden afrikanischen Nager als Träger von Krankheitserregern für Mensch und Säugetier Bedeutung erlangen kann (GEAR & DAVIS 1942, WEINBREN & MASON 1957, SCOTT & HEISCH 1959, ZUMPT 1959, PITCHFORD & VISSER 1962, DAVIS 1963). Davon soll hier nicht weiter die Rede sein. Zur Erörterung steht vielmehr ein Problem, das sich daraus ergibt, daß die Nagetiere als Pflanzenfresser potentielle Nahrungskonkurrenten nicht nur der wildlebenden, sondern auch der in den Hausstand überführten Huftiere sind. Hinzu kommt ferner, daß viele Nager im Verlaufe der ackerbaulichen Erschließung eines Landes in ihrer Ernährung immer mehr auf die Kulturpflanzen ausweichen, stehen ihnen diese doch in qualitativ hochwertiger Form in oft großen Mengen zur Verfügung. Welche Rolle sie in dieser Hinsicht in Ländern mit hochentwickelter Landwirtschaft zu spielen vermögen, ist hinreichend bekannt und bedarf keiner weiteren Erörterung. In welchem Ausmaße sie als Schädlinge in einem landwirtschaftlich immer stärker zu erschließenden tropischen Afrika in Erscheinung treten werden, ist noch gar nicht abzuschätzen. Denn eine bloße Übertragung der in den gemäßigten Breiten gewonnenen Erfahrungen und Erkenntnisse hinsichtlich der Populationsdynamik kleiner Nagetiere auf das tropische Afrika verbietet sich von selbst. Erstens wird das Gros der in den Tropen und Subtropen Afrikas lebenden Muriden von echten Mäusen (Murinae) gestellt, einer Gruppe von Nagetieren, die ernährungsökologisch wesentlich von den auf die Holarktis (Eurasiens und Nordamerika) beschränkten und wegen ihrer Massenvermehrungen berüchtigten Wühlmäusen (Microtinae) abweichen, zum anderen liegen schließlich in Afrika klimatische Bedingungen vor, die grundlegend von denen der gemäßigten Breiten verschieden sind. So haben wir in vielen Teilen dieses Kontinents einen ständigen Wechsel von Regen- und Trockenperioden; andererseits fehlen zumindest in den äquatorialen Bereichen die für die nördlichen und südlichen Breiten charakteristischen jahreszeitlich bedingten Tageslängenschwankungen.

Eine der Aufgaben meiner Sammel- und Studienreise nach Tanzania bestand darin, in viehwirtschaftlich und ackerbaulich bereits genutzten Steppengebieten im Norden des Landes mit biologisch-ökologisch ausgerichteten Untersuchungen an dort

einheimischen Nagetieren zu beginnen. Es waren also Daten über Ernährung, Fortpflanzung, Lebensweise usw. zusammenzutragen; denn die Analyse der einzelnen Fakten ist notwendig, um ein Bild vom Lebenslauf der einzelnen Arten in seiner Gesamtheit zu erhalten.

Soweit sich heute schon übersehen läßt, liegen Anzeichen dafür vor, daß die Bestandesdichte steppenbewohnender Arten erheblichen Schwankungen unterliegt bzw. unterliegen kann, wobei der mehr oder weniger regelmäßigen Alternation von Regen- und Trockenzeit regulierende Bedeutung zukommt: hohe Populationsdichten sind jeweils am Ende einer Regenperiode, die niedrigen am Ende einer Trockenzeit zu erwarten. Die Steuerung erfolgt über das Fortpflanzungsgeschehen, letzten Endes wohl über das Nahrungsangebot, das während und kurz nach einer Niederschlagsperiode naturgemäß optimal ist, am Ende einer Trockenperiode dagegen pessimal. In welchem Maße solche Dichteveränderungen im Verlaufe eines Jahres bei den ostafrikanischen Nagetieren tatsächlich auftreten, mögen ein paar Zahlen belegen, die in Zusammenarbeit mit Dr. DIETERLEN gewonnen werden konnten.

Während meines Aufenthaltes in Tanzania vom Mai bis Juli 1964<sup>2</sup> konnten im Bereiche der nordwestlichen Massai-steppe im ostafrikanischen Graben mit handelsüblichen Schlagfallen im Verlaufe einer 10wöchigen Fangperiode 488 Individuen in 12 verschiedenen Arten erbeutet werden. Die Vegetation war zu diesem Zeitpunkt — am Ende einer Regenperiode — sehr üppig. Die im gleichen Gebiete von DIETERLEN ein halbes Jahr später durchgeführten Fangaktionen (im Januar 1965 am Ende einer langen Trockenzeit mit entsprechend spärlichem Pflanzenbewuchs) zeitigten dagegen folgende bemerkenswerte Ergebnisse: Bei Einsatz etwa gleicher Fallenzahl wurden innerhalb 3 Wochen nur 29 Individuen in lediglich 5 verschiedenen Arten erbeutet! Zu diesen frappanten Unterschieden in der Kleinsäugerhäufigkeit im gleichen Gebiete zu verschiedenen Jahreszeiten treten ebensolche Abweichungen in der Fortpflanzungsintensität. Während in meinem Material rund 44% aller Weibchen ( $n = 224$ ) trächtig waren, ließ in der Aufsammlung von DIETERLEN keines der Weibchen irgendwelche Zeichen geschlechtlicher Aktivität erkennen.

Aus diesen wenigen Daten — die zunächst einmal nur orientierenden Charakter haben und wegen des Ausfalls der kleinen Regenperiode im Herbst 1964 im Untersuchungsgebiet vielleicht sehr extreme Verhältnisse widerspiegeln — wird man mit aller gebotenen Zurückhaltung den Schluß ziehen können, daß in den ostafrikanischen Steppengebieten die Populationsentwicklung von Kleinsäufern, insbesondere von Nagetieren, durch jahreszeitlich bedingte Dichteschwankungen gekennzeichnet ist. Über das Ausmaß solcher Schwankungen bestehen gegenwärtig natürlich noch gar keine gesicherten Vorstellungen. Wahrscheinlich ist nur, daß die einzelnen Arten recht unterschiedlich hohe Siedlungsdichten erreichen können. Das geht aus Angaben von DELANY (1964) für Nagetiere des Queen Elizabeth Park, Uganda, hervor, wird aber auch deutlich nach Analyse der eigenen Fangergebnisse in Tanganyika. Nach Abschluß der Untersuchungen zeigte sich, daß eine einzige Art, *Mastomys natalensis*, mit rund 48% fast die Hälfte der Gesamtausbeute ausmacht; erst in weitem Abstand folgen die Grasmaus, *Arvicanthis abyssinicus* (14,9%) und ein Vertreter der Rennmäuse, *Tatera robusta* (10,4%). Der restliche Teil der Ausbeute wird von den übrigen 9 Arten gestellt.

Dieses Zahlenverhältnis ist natürlich nur für den Untersuchungszeitraum von Mai bis Juli 1964 verbindlich und auch nur für dieses Untersuchungsgebiet. Zu anderen Jahreszeiten und in anderen Gebieten können ganz andere Verhältnisse vorliegen. Immerhin wird deutlich, daß in der afrikanischen Steppe offensichtlich nur ganz bestimmte, wenige Arten zahlenmäßig dominieren. Allein ihnen kommt Bedeutung zu,

<sup>2</sup> Herrn GEORG DAMM schulde ich für großzügige Aufnahme auf seiner Farm, der Manyara Ranch, etwa 10 km östlich des Manyara Sees gelegen, meinen tief empfundenen Dank.

wenn es darum geht, Nagetierforschung unter Aspekten angewandter Wissenschaft zu betreiben. Schließlich stellen die Nagetiere ja nicht in ihrer Gesamtheit eine Bedrohung für den Menschen und seine Haustiere dar, sie geht nur von denjenigen Arten aus, die in der Lage sind, zu Massenvermehrungen zu gelangen, die also von Zeit zu Zeit in außerordentlich hoher Individuenzahl auftreten.

Wie nun die jahrelangen Untersuchungen an holarktischen Wühlmäusen gezeigt haben, ist für das Zustandekommen hoher Siedlungsdichten in erster Linie die Fortpflanzungsleistung, das Reproduktionspotential einer Art verantwortlich zu machen. Hierunter ist nicht nur die Wurfgröße zu verstehen (also die Zahl der Nachkommen je Wurf), sondern eine Reihe weiterer Faktoren wie Eintritt der Sexualreife, Dauer der Vermehrungsperiode, Tragzeit, Wurfzahl und Wurffolgen im Verlauf einer Fortpflanzungsperiode. Daß zum Beispiel eine frühe Geschlechtsreife ganz wesentlich zum raschen Populationsaufbau beiträgt, liegt auf der Hand, da nur auf diesem Wege eine schnelle Generationsfolge gewährleistet ist.

Afrikanische Nager haben nach dieser Seite hin bisher kaum Beachtung gefunden. Erst in jüngster Zeit hat DIETERLEN im Kivu-Seegebiet (Congo) an umfangreichen Serien zahlreicher wald- und kulturlandschaftbewohnender Arten dieses Problem einer eingehenden Analyse unterzogen (DIETERLEN 1967). Von den mehr die Steppengebiete bewohnenden Arten war es vor allem die schon erwähnte Vielzitzenratte, *Mastomys natalensis*, der wegen ihrer hohen Fortpflanzungsleistung Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Es rangiert diese Art — soweit sich heute übersehen läßt — hinsichtlich der Wurfgröße an der Spitze aller Nagetiere (und wohl aller Säuger überhaupt): unter 34 Weibchen meiner Aufsammlung aus der Massaisteppe hatte keines weniger als 7 Embryonen; der Durchschnitt betrug 13,4, der Höchstwert 19 Föten! Dies ist die überhaupt höchste Embryonenzahl, die jemals für *Mastomys natalensis* nachgewiesen werden konnte, denn BRAMBELL & DAVIS (1941) geben als Maximum 17, CHAPMAN u. a. (1959) nur 16 an.

Ganz zweifellos steht diese hohe Fortpflanzungsleistung in einem ursächlichen Zusammenhang mit dem starken Auftreten dieser Art im Untersuchungsgebiet im Frühsommer 1964. Wenn so hohe Siedlungsdichten von einer fruchtbaren Art nicht immer und überall erreicht werden, so liegt das eben daran, daß eine hohe Reproduktionskapazität nur dann voll ausgeschöpft werden kann, wenn eine Reihe weiterer Voraussetzungen erfüllt ist, für die die Begriffe des „Raumpotentials“ und „Verdichtungspotentials“ (FRANK, 1954) geprägt worden sind. Hinter dem ersten Terminus verbergen sich zahlreiche Außenfaktoren wie Nahrungsangebot, Sonneneinstrahlung, Deckungsmöglichkeit; es wird hierunter aber auch die Landschaftsstruktur und der Einfluß menschlicher Kultivierungsmaßnahmen verstanden. Unter dem Begriff des Verdichtungspotentials haben wir in erster Linie die Fähigkeit einer Art zu verstehen, sich auf Grund bestimmter Verhaltensweisen zu engen Verbänden zusammenzuschließen, eine wichtige Voraussetzung, um auf einer Flächeneinheit zu einer möglichst hohen Individuenzahl zu gelangen. Es wurden diese Zusammenhänge bei europäischen Wühlmäusen gefunden; das schließt nicht aus, daß entsprechendes Verhalten auch bei afrikanischen Muriden auftritt. Und so wird man auch der Ethologie beim Studium tropischer Formen ein gebührendes Maß an Aufmerksamkeit zu zollen haben.

Es sollen diese wenigen Angaben über erste Versuche populationsanalytischer Studien an afrikanischen Nagetieren der Steppe nicht ohne den Hinweis abgeschlossen werden, daß zu den biologisch-ökologisch ausgerichteten Untersuchungen auch solche systematisch-taxonomischer Natur zu treten haben, denn erst aus der Vielfalt aller Lebensäußerungen (zu denen schließlich auch gestaltliche Merkmale zählen) läßt sich ein abgerundetes Bild von der Art gewinnen.



## Zusammenfassung

Vorgelegt wird eine erste Übersicht über Ergebnisse dreimonatiger Untersuchungen zur Biologie und Ökologie afrikanischer Nagetiere aus dem Steppengebiet östlich des Manyara-Sees (Tanzania).

## Summary

A preliminary report is given on the results of field investigations on African rodents living in the wooded grassland area east of Lake Manyara (Tanzania).

## Literatur

- ALLANSON, M. (1958): Growth and reproduction in the males of two species of gerbil, *Tatera brantsii* (A. SMITH) and *Tatera afra* (GRAY). Proc. Zool. Soc. Lond. **130**, 373—396.
- BRAMBELL, F. W. and DAVIS, D. H. S. (1941): Reproduction of the multimammate mouse (*Mastomys erythroleucusus* Temm.) of Sierra Leone. Proc. Zool. Soc. Lond. (B) **111**, 1—11.
- CHAPMAN, B. M. u. a. (1959): The growth and breeding of the multimammate Rat, *Rattus (Mastomys) natalensis* (SMITH) in Tanganyika Territory. Proc. Zool. Soc. Lond. **133**, 1—9.
- DAVIS, D. H. S. (1953): Plague in South Africa: A study of the epizootic cycle in gerbils (*Tatera brantsii*) in the Northern Orange Free State. The Journ. of Hygiene **51**, 427—449.
- (1963): Wild rodents as laboratory animals and their contribution to medical research in South Africa. S. Afr. J. med. Sci. **28**, 53—69.
- DELANY, M. J. (1964): An ecological study of the small mammals in the Queen Elizabeth Park, Uganda. Rev. Zool. Bot. Afr. **70**, 129—147.
- DIETERLEN, F. (1966): Periodicité de la reproduction chez les rongeurs de la region de Lwiro. Chronique de l'IRSAC **1**, 24—30.
- (1967): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivúsee-Gebietes (Congo). Z. Säugetierkd. **32**, 1—44.
- FRANK, F. (1954): Die Kausalität der Nagetierzyklen im Lichte neuer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, **43**, 321—356.
- GEAR, J., and DAVIS, D. H. S. (1942): The susceptibility of the South African gerbils (Genus *Tatera*) to rickettsial diseases and their use in the preparation of anti-typhus vaccine. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., **36**, 1—7.
- OLIFF, W. D. (1953): The mortality, fecundity and intrinsic rate of natural increase of the multimammate mouse, *Rattus (Mastomys) natalensis* (SMITH) in the laboratory. Journ. Anim. Ecology, **22**, 217—226.
- PITCHFORD, R. J., and VISSER, P. S. (1962): The role of naturally infected wild rodents in the epidemiology of schistosomiasis in the Eastern Transvaal. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., **56**, 126—135.
- SCOTT, G. R., and HEISCH, R. B. (1959): Rift Valley fever and Rift Valley rodents. E. Afr. med. J. **36**, 665—667.
- WEINBREN, P. M., and MASON, P. J. (1957): Rift Valley fever in a wild field rat (*Arvicanthis abyssinicus*): a possible natural host. S. Afr. med. J., **31**, 427—430.
- ZUMPT, F. (1959): Is the multimammate rat a natural reservoir of *Borrelia duttoni*. Nature, Lond., **184**, 793—794.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. REICHSTEIN, Kiel, Neue Universität, Institut für Haustierkunde

## Klaus Zimmermann in memoriam

Im Alter von 72 Jahren starb am 5. Februar 1967 der langjährige Mitherausgeber dieser Zeitschrift, das Ehrenmitglied der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde und der American Society of Mammalogists, Professor Dr. KLAUS ZIMMERMANN.



Klaus Zimmermann

ZIMMERMANN wurde am 7. Juli 1894 in Berlin geboren und absolvierte dort das humanistische Bismarck-Gymnasium. Nach dem 1913 bestandenen Abitur wurde er nach väterlichem Willen und gegen seine eigene Neigung Holzkaufmann, um dereinst die seit mehreren Generationen im Familienbesitz befindliche Firma zu übernehmen. Nach vierjähriger Unterbrechung durch den ersten Weltkrieg, aus dem er als Reserveoffizier heimkehrte, setzte er diese Tätigkeit mit wachsender Unlust fort und begann schließlich im Alter von 32 Jahren mit dem Studium der Zoologie an der Universität Berlin.

1929 promovierte er in Rostock mit einer (vom damaligen Berliner Ordinarius nicht angenommenen!) Arbeit über die Systematik und geographische Variabilität der palaearktischen Wespen-Gattung *Polistes*, die von TIMOFEEFF-RESSOWSKY angeregt war und ihn dann zu dessen Mitarbeiter in der Genetischen Abteilung des Kaiser-Wilhelm-Institutes für Hirnforschung in Berlin-Buch prädestinierte. Hier wurde an der damals noch höchst problematischen Synthese von Genetik und Systematik gearbeitet, und

zwar, von *Drosophila* ausgehend, vorwiegend an Insekten, denen auch ZIMMERMANN mit der Bearbeitung des Coccinelliden *Epilachna chrysomelia* zunächst noch treu blieb. Dann aber wandte er sich endgültig den bis dahin von der deutschen Zoologie höchst stiefmütterlich behandelten Kleinsäugetern zu, die er schon frühzeitig durch seinen Jugendfreund HAUCHECORNE kennengelernt hatte. Den entscheidenden Anstoß gab allerdings OTTO VON WETTSTEIN, dessen „Beiträge zur Säugetierkunde Europas“ ZIMMERMANN nachhaltig beeindruckten und ihm zeigten, wie sehr sich gerade die kleinen Säugetiere für seine Arbeitsrichtung eigneten. Mehr und mehr fesselte ihn dann auch die Fülle der sonstigen Probleme, welche hier noch der Untersuchung harreten. Wie schnell er sich zum anerkannten Kleinsäuger-Experten entwickelte, beweist sein Auftreten in WALTER VON SANDEN's unvergessenem Birkenmaus-Büchlein „Alles um eine Maus“.

In diese Zeit fallen Populationsanalysen und monographische Darstellungen palaearktischer Muriden, die leider keine Fortsetzung fanden, denn 1939 wurde ZIMMER-

MANN wieder zum Militärdienst eingezogen, konnte aber 1942 wenigstens an der unter Leitung von STUBBE durchgeführten Kreta-Expedition teilnehmen, deren Säugetier-Ausbeute später unter seiner Federführung bearbeitet wurde. Das Kriegsende erlebte er als Führer einer Hunde-Ersatzstaffel im Raume München. Das Angebot, als Kustos in die dortige Zoologische Staatssammlung einzutreten, schlug er aus und kehrte nach Berlin zurück, wo er unter den veränderten Verhältnissen aber nur ein Unterkommen in der Tierversuchsabteilung der Anstalt für Vitaminforschung in Potsdam-Rehbrücke fand. Hier gelang ihm der Nachweis der Vitamin-Synthese im Blinddarm von Kaninchen und Kleinnagern.

1951 wurde ZIMMERMANN zum Kustos der Säugetier-Abteilung des Berliner Naturkundemuseums berufen und in dieser Eigenschaft später zum Professor ernannt. Es war wohl das erste Mal in der ehrwürdigen Geschichte dieses Hauses, daß lebende Säugetiere in diese Abteilung einziehen und sich in zahllosen Terrarien vermehren und kreuzen durften. Aber es waren ausschließlich Kleinsäuger, und wie ihr Gebieter gestand, schritt er nur schlechten Gewissens durch die endlosen Schrankfronten mit ausgestopften Großsäugern und begegnete „den vorwurfsvollen Blicken der Affen“ mit dem verlegenen Gemurmel: „Entschuldigen Sie, meine Herrschaften, daß ich mich nur für Kleinsäuger interessiere!“ Kurzum, ZIMMERMANN war alles andere als ein idealer Museumskustos, aber er hat dafür von seiner zwischen Ost und West gelegenen Berliner Position aus enorm anregend auf die Kleinsäugerforschung in aller Welt gewirkt und auch größere Sammelreisen unternehmen können, darunter 1956 ins nördliche China und noch 1963 in den Thien-Chan. 1964 schied er mit Vollendung des 70. Lebensjahres aus dem Amt. Seine Lebenskraft, ja sein Lebenswille war schon damals gebrochen und erlosch vollends mit dem unter widrigsten Umständen erfolgten Fortzug aus dem geliebten Berlin.

Ungeachtet der starken persönlichen, ja liebevollen Beziehung zu seinen Forschungsobjekten hat ZIMMERMANN diese niemals um ihrer selbst willen untersucht, sondern ausnahmslos um der biologischen Problematik willen, die er mit untrüglichem Instinkt und einer ausgeprägten Fähigkeit zu synthetischem Denken in großen Zusammenhängen erfaßte, wobei der phylogenetisch-evolutive Aspekt im Vordergrund und eine gedankliche Vorwegnahme des Ergebnisses der Wahrheitsfindung mitunter im Wege stand. Von keinerlei Karriere-Ehrgeiz geplagt, faßte er seine Arbeit mehr als Vergnügen auf denn als Pflicht oder gar selbstauferlegte Fron und so sehr ihm die Sammlung des Materials Freude machte, so wenig behagte ihm die disziplinierte Ausarbeitung der Ergebnisse, deren Darbietung allerdings ausnahmslos durch ihre stilistische Eleganz besticht. So ist nur ein Teil seines Lebenswerkes publiziert worden und auch dies mit zunehmendem Alter in immer aphoristischerer Form. Es bleibt zu hoffen, daß manches noch aus den Protokollen gehoben werden kann, aber den größeren Teil seines Wissens hat KLAUS ZIMMERMANN unwiederbringlich mit ins Grab genommen.

Daß er dennoch unter die Großen der Säugetierforschung einzureihen ist, beruht auf dem Umstand, daß seine relativ bescheidene literarische Produktivität durch ein ganz ungewöhnliches Ausmaß an Inspiration kompensiert wird. Obwohl ZIMMERMANN niemals eine Vorlesung gehalten und nur wenige Doktoranden gehabt hat, ist sein Einfluß auf die Säugetierforschung und deren enge Verflechtung mit moderner biologischer Problemforschung kaum zu überschätzen. Zahlreiche junge Zoologen hat er für die Arbeit mit Kleinsäufern begeistert, andere, die schon mit ihnen vertraut waren, erfolgreich auf die wichtigsten Probleme und Wissenslücken gelenkt und angehende wie arrivierte Problemforscher bis zu den Ordinarien hinauf davon zu überzeugen gewußt, daß Kleinsäuger für ihre Fragestellungen besonders günstige Untersuchungsobjekte sind. Er machte sich auch die Mühe, Sonderdrucksendungen nicht nur zu bestätigen, sondern deren Autoren auf die starken und schwachen Seiten ihrer Arbeiten hinzuweisen. Wer bereit war, ihm seine Manuskripte vor dem Druck vorzulegen und seine

bis zum letzten stilistischen Detail erbarmungslose, aber immer fundierte und gerechte Kritik zu ertragen, hatte in ihm einen großartigen Mentor und uneigennützigem Anreger. Auf diese Weise reichte ZIMMERMANN'S Einfluß weit über den europäischen Bereich hinaus bis nach Amerika und in den Fernen Osten.

Um die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde hat sich das langjährige Vorstandsmitglied ZIMMERMANN entscheidend und bleibend verdient gemacht, indem er mit aller Energie darauf hinwirkte, daß sie nach dem zweiten Weltkrieg aus provinzieller und fachlicher Enge herausgeführt wurde und ihren Mitgliederkreis vor allem in den Bereich der nationalen und internationalen Forschung hinein erweiterte. Wohl als erster hat er auch die in der (im Vergleich zu den Nachbarländern) relativ großen Mitgliederzahl und der zentralen geographischen Position liegende Chance erkannt, die Jahresversammlungen der deutschen Gesellschaft mehr und mehr zum alljährlichen Treffpunkt der europäischen Mammalogen werden zu lassen. Dabei hat er persönlich in Ost und West manche psychologischen Hemmnisse zu überwinden vermocht. Als langjähriger Mitherausgeber hat er schließlich mit anderen entscheidend darauf hingewirkt, daß auch die Zeitschrift für Säugetierkunde dieser Entwicklung angepaßt und auf das entsprechende äußere und inhaltliche Niveau gebracht wurde.

KLAUS ZIMMERMANN war eine ungemein eigenwillige und farbige, ganz und gar vom Berliner Milieu geprägte Persönlichkeit. In mancher Beziehung bedürfnislos bis zur Kargheit, auf der anderen Seite allen Lebensfreuden (mit Ausnahme des Gesanges) zugetan. Ungemein schlagfertig und geschickt, ein glänzender Causeur und stimulierender Gesprächspartner mit weitem Bildungs- und Interessenspektrum, aber in seiner Einstellung zu andern durchaus subjektiv, hier einfühlend und von bezwingendem männlichen Charme, dort aggressiv und von sarkastischem Witz. Respektlos und stets direkt und daher nicht nur mit Freunden gesegnet, aber immer mit offenem Visier kämpfend. Ein liebevoller Blumen-, Hunde- und Kleinsäugerzüchter ebenso wie ein Liebhaber schöner Literatur, ein Verfasser tiefsinniger oder skurriler Verse und ein flotter Zeichner und Aquarellist. Mit ihm ist eines der letzten großen Originale der deutschen Säugetierkunde dahingegangen.

Fritz Frank, Oldenburg

## SCHRIFTENSCHAU

WALTHER, F.: **Mit Horn und Huf**. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg 1966. 171 S., 51 Strichätzungen und 28 Photos. 19,60 DM.

Daß der Autor, von dessen Hand schon viele Veröffentlichungen über die Ethologie der Huftiere erschienen, nun verschiedene Aspekte seines Spezialgebietes auch für einen größeren Leserkreis zusammengestellt hat in einem kurzgefaßten, ausgezeichnet geschriebenen und vortrefflich illustrierten Büchlein, ist von Herzen zu begrüßen. So wird ein Kapitel gewidmet an: Waffen und Kämpfe; Sexualverhalten; die Phylogenie des Verhaltens; das Territorium; Mutter-Kind-Verhalten, sowie die Unterschiede in der Ethologie, die durch den Biotop bestimmt werden. Am wenigsten geglückt ist das Kapitel über die Systematik, das Nichteingeweihte zu falschen Schlußfolgerungen verleiten kann. Die Übersicht der Cavicornier, die zur Orientierung eingefügt ist, ist in ihren einzelnen Teilen recht ungleichmäßig. In einigen Fällen sind Reihen von Unterarten aufgeführt; bei den Rindern sind sie dagegen ganz weggelassen, und selbst eine so auffallende Form wie der Tamarau wird nicht genannt. Auch der vielen Tiergartenbesuchern wohlbekannte Gayal hätte Vollständigkeit halber eine Erwähnung verdient. Diese kleinen Unvollkommenheiten hindern jedoch nicht, daß wir WALTHER für dies Büchlein aufrichtig dankbar sind. Auch Fachbiologen werden es mit Vorteil zu Rate ziehen.

A. C. V. VAN BEMMEL, Rotterdam

PETZSCH, HANS: **Säugetiere**. Urania Tierreich Bd. 6. Urania-Verlag Leipzig, Jena, Berlin 1966. 487 S., viele Schwarzweiß- und 99 Farbphotos. Gzln. 33,- DM.

Es war schon eine harte Aufgabe, die gesamten Säugetiere in einem einzigen Band derart abzuhandeln, daß nicht nur eine breite interessierte Leserschaft Nutzen und Genuß bei der Lektüre hat, sondern auch der Säugetierkundler es für schnelle Orientierung nützlich finden muß, selbst wenn dieser für das ihm besonders naheliegende Spezialgebiet — selbstverständlich — gern eine eingehendere Betrachtung gewünscht hätte. Es ist dem Verfasser aber gelungen, und wie er in seinem Geleitwort sagt, lag ihm daran, „ein vielseitiges Bild vom Leben der Wild- und der von ihnen abstammenden Haussäugetiere, ferner von ihren mannigfachen Körperformen und Daseinsäußerungen zu geben. Die äußere und damit offensichtliche Darstellung in einem solchen Buch erschien ihm wesentlicher als die ihrer Einzelteile . . . Verzichtet wurde auf ein längeres Verweilen bei dem inneren Bauplan und Organen und den sich daraus ergebenden Problemen der Physiologie und Phylogenie“. Nach diesem Plan wurde eine durchaus erfreuliche Lektüre geschaffen, die überall aufgelockert wird durch Erinnerungen aus der langjährigen Zoopraxis des Verfassers und durch sorgfältig ausgewählte Abbildungen, von denen auch der Kenner weitaus die meisten als neu begrüßen muß. Allerdings sind die drei untereinanderstehenden Halbesel-Photos durcheinandergeraten und folglich jetzt falsch beschriftet. Das oberste Bild ist nicht der mongolische Kulan, sondern ganz unverkennbar der Prager Kianghengst; die beiden anderen sind turkmenische Onager.

Eine Schwierigkeit, die aber nicht dem Verfasser angelastet werden kann, ist der Verzicht auf Beigabe der bisher üblichen zu einigen der hier benutzten Ortsangaben. Es wäre zu wünschen, daß in einer späteren Auflage der früher übliche Name wenigstens in Klammern beigegeben würde, wie es bei „Pszczyna (Pleß)“ schon geschehen ist. Aber es hat sich noch keineswegs schon überall eingebürgert, statt Borneo Kilimantan und für Celebes Sulawesi zu kennen. Dagegen hat man es bei Djava = Java und Sumatera = Sumatra, die man sich notfalls allein „übersetzen“ kann, bei den alteingebürgerten Namen belassen. Das läßt sich aber beheben, denn die 1. Auflage ist bereits vergriffen, so daß eine Neuauflage des nützlichen und ansprechenden Buches nicht lange auf sich warten lassen wird.

ERNA MOHR, Hamburg

FEWSON, D., GRAVERT, H. O., HINRICHSEN, J. K., LAUPRECHT, E., und WALTER, E.: **Die wichtigsten genetisch-statistischen Fachausdrücke in der Tierzucht**. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart 1966. 40 S. Kart. 6,- DM.

Jede wissenschaftliche Disziplin benötigt Fachausdrücke, um bestimmte Vorgänge oder Dinge genau zu beschreiben, ohne sie ständig von neuem beschreiben zu müssen. Jedoch geraten solche Begriffe, wenn sie nicht ständig benutzt werden, in Vergessenheit, oder sie erhalten eine engere oder andersartige Bedeutung. Neue, früher nicht gebräuchliche Ausdrücke finden Eingang in das Schrifttum. So ist es oft schwierig, mit irgendwelchen Namen konkrete Vorstellungen zu verbinden. Es ist daher sehr zu begrüßen, daß sich mehrere Tierzüchter zusammenfanden, um von ihnen benutzte nicht allgemein bekannte Ausdrücke der Genetik und Statistik zu sammeln und zu erläutern. Sicherlich wird dieses Wörterbuch auch dem Zoologen die Lektüre tierzüchterischer Arbeiten erleichtern. Deshalb wird man auch den kleinen Schönheitsfehler verzeihen, daß die Autoren bei der Definition zoologischer Begriffe, wie denen der Art, Unterart, Rasse und Population, eigene Wege gingen und von den konkreten Definitionen abwichen, die von einem Zoologen im Handbuch für Tierzüchtung gegeben wurden.

UDO REMPE, Kiel

BUBENIK, A. B.: **Das Geweih**. Entwicklung, Aufbau und Ausformung der Geweihe und Gehörne. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 1966. 214 S., 215 Abb., 11 Tab. Gzln. 42,- DM.

Wenn der gegenwärtig beste Kenner des Hirschgeweihs eine Monographie von mehr als 200 Seiten über den Gegenstand vorlegt, so kann man Außerordentliches erwarten. Diese Erwartung trügt nicht. Erstmalig liegt hier ein Werk vor, das allen Gesichtspunkten der Geweihforschung Rechnung trägt, unentbehrlich jedem, dem Zoologen wie dem Jäger, der über Geweihe urteilen will. In sieben Kapiteln werden die stammesgeschichtliche Herkunft der Cerviden, die Anatomie, Physiologie und Pathologie des Geweihs, die Geweihetrophik, die spezielle Entwicklungsmechanik, die Architektonik und die biologische Deutung dieser spektakulären Organe in knapp formulierter, aber tiefgehender und oft erschöpfender Form abge-

handelt. Dabei wurde die umfangreiche und weit verstreute Literatur so sorgfältig herangezogen, daß der Leser stets über alle verschiedenen Auffassungen des jeweiligen Problems unterrichtet wird. Die eigenen Ansichten des Verfassers sind immer gut begründet, oft durch die eigenen experimentellen Untersuchungen belegt, die in mancher Hinsicht Neuland erschlossen haben. Einige Einzelheiten mögen hier Erwähnung finden.

Der Verfasser ist der von mehreren Autoren bestrittenen Auffassung, daß das Geweih als eine Apophyse des Stirnbeins nicht dem *Os cornu* der Boviden homolog sei. (In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß der Untertitel des Buches inkonsequent erscheint, da sich Gehörn hierin offenbar auf den Kopfschmuck des Rehes bezieht, während im Text unter dem Namen „Gehörnträger“ die Gabelantilope als eigene systematische Gruppe den „Geweihträgern“ [Cerviden] und „Hornträgern“ [Boviden] gegenübergestellt wird.) Besonderes Interesse beansprucht die Hypothese des Verfassers über das Vorhandensein von Zentren der Geweih-trophik (separat für jede Geweihhälfte) im Zentralnervensystem, wahrscheinlich im Zwischenhirn, bzw. im Hypothalamus. Die hierfür gegebene Begründung zeigt, daß damit manche sonst schwer verständlichen Tatsachen gedeckt werden können. Die Ergebnisse der Arbeiten über Geweihallometrie lassen deutlich erkennen, daß hier allerlei Unklarheiten herrschen, die z. T. im heterogenen Material, z. T. aber auch in der Unvergleichbarkeit der angewendeten Methoden liegen. Hier dürfte ein schwieriges, aber lohnendes Objekt weiterer Forschung harren. Bezüglich der Entwicklungsmechanik und der biologischen Deutung der Geweihe bemüht sich der Verfasser, die Fülle der Tatsachen mit dem herrschenden Theoriensystem in Einklang zu bringen. Mit Recht weist er auf die Unhaltbarkeit mancher Hypothesen über die Bedeutung der Geweihe hin. Seine eigene Deutung — ursprünglich Kolbengeweih als Duftmarkierungsorgan, späterhin optische Bedeutung des exzessiven Geweihes als Blickfang (Signal) und schließlich als Imponierorgan —, die also einen evolutionären Bedeutungswandel einschließt, macht vielerlei Beobachtungstatsachen in interessanter Weise verständlich. Leise klingt aber auch die Unzulänglichkeit unserer theoretischen Vorstellungen über die Evolutionsfaktoren an, wenn es sich um die funktionelle Erklärung der arttypischen speziellen Formbildung handelt. Die Versuche des Verfassers durch Beigabe radioaktiven Phosphors stärken seine Auffassung über die spezielle Formbildung während des Kolbenwachstums. Nicht ganz zustimmen kann man nach Ansicht des Referenten, wenn der Verfasser das vielberufene Konstruktionsprinzip der kompensatorischen Krümmung bei bestimmten Geweihformen, das allerdings manchmal mißverständlich angewendet wurde, ganz verwirft. Was die stammesgeschichtliche Stellung der einzelnen Cervidengruppen anlangt, so ist von besonderem Interesse, daß der Verfasser die Mazamahirsche für eine primitive und nicht für eine sekundär verzweigte Gruppe hält, wie von anderen Autoren für möglich gehalten wird. Innerhalb des Formenkreises des Rothirsches hält er den Wapiti-Typ für die fortgeschrittenste Form, wüßte man aber wohl verschiedener Meinung sein kann. In einem Schlußkapitel wird die Bedeutung des Geweihes für die Bewirtschaftung der Cervidenbestände behandelt. Die neuartigen Gedanken zu einer biologisch begründeten Hege sind auch für den Zoologen von Interesse, besonders auf populationsdynamischem Gebiet (Theorie außenweltunabhängiger genetisch bedingter Populationszyklen). — Das Buch ist mit zahlreichen graphischen Darstellungen und instruktiven Strichzeichnungen des Verfassers ausgestattet, die manches besser zeigen dürften als Photos. Das Literaturverzeichnis von etwa 300 Titeln stellt nur einen Bruchteil der vom Verfasser verarbeiteten Literatur dar. Sollte es nicht möglich sein, eine vollständige Bibliographie des Hirschgeweihes, die der Verfasser bieten könnte, in einer zoologischen Zeitschrift zu veröffentlichen? Die Möglichkeit wird nicht so leicht wiederkommen. K. MEUNIER, Kiel

MILLER, GERRIT S.: *Catalogue of the Mammals of Western Europe*. British Museum (Nat. Hist.) London, 1912. Johnson Reprint Co., New York — London 1966. 1019 S., 213 Abb., zahlreiche Tab. 40 \$.

In der Reproduktion wichtiger Werke und Serien aus allen Gebieten der Wissenschaft, unter anderem der Säugetierkunde, spezialisiert sich die amerikanische Firma „Johnson Reprint Corporation“. Unter den zoologischen Büchern, die für Säugetierforscher interessant sind, erschienen im Jahre 1966 u. a. Monographien die erstmals durch das British Museum (Nat. Hist.) herausgegeben wurden: K. CH. ANDERSEN — *Catalogue of the Chiroptera* . . . London, 1912; R. LYDEKER — *Catalogue of the Ungulate Mammals* . . . London, 1913—16. Erhältlich sind ebenfalls wichtige Serien von Zeitschriften wie z. B. *Zoological Record*, Vols. 1—40 (1864 bis 1903); *Biological Abstracts*, Vols. 12—23 u. 33, *Journal of Mammalogy* (1919—20 — 1959) und *Zoologische Jahrbücher* — alle Bände und Serien vom Jahre 1886—1964. In Vorbereitung ist ein vollständiger Neudruck des *Zoologischen Anzeigers*, Vols. 1—144.

Eine zweifelsohne sehr wichtige Stellung nimmt die Reproduktion des grundlegenden Wer-

kes aus der Säugetierkunde — des Katalogs der Säugetiere von G. S. MILLER ein. Der Wert dieses Werkes, aus dem weiterhin Säugetierforscher-Systematiker schöpfen, ist unvergänglich und erfordert keine spezielle Begründung. Die hier enthaltenen Messungen einzelner Individuen, morphologischen Beschreibungen, Abbildungen werden noch für weitere Jahrzehnte nichts an Aktualität einbüßen. Dieses Werk wird dauernd gesucht und bei gegenwärtigen taxonomischen Arbeiten ausgewertet. Diese Momente gerade waren ausschlaggebend für die Bestrebungen zur vorliegenden Neuauflage.

MILLERS Katalog ist sorgfältig, auf gutem Krempapier mit hochwertiger Gramatur, reproduziert. Sein Leineneinband mit Goldverzierungen erhöht noch die Schönheit dieses hochgeschätzten Werkes.

Die Anwendung der Photooffsettechnik bei derartigen Reproduktionen ergibt bei einer entsprechenden Präzision überhaupt sehr gute Effekte. Die erhaltenen Kopien, die z. B. des MILLERschen Katalogs, unterscheiden sich eigentlich von den Originalen recht wenig. Leider gibt es hier auch eine Schattenseite, nämlich, den hohen Preis. Obwohl diese Technik verhältnismäßig billig ist, so verursacht die Berechnung von Ausgaben mit niedrigen Auflagen, daß diese Werke nur für Bibliotheken zu erstehen sind, und gewiß nicht alle Zoologen werden in der Lage sein, ihre private Büchersammlung auf solche Weise zu bereichern. ZDZISŁAW PUCEK, Białowieża

**MAZAK, VRATISLAV: Der Tiger, *Panthera tigris* Linnaeus, 1758.** Die Neue Brehm-Bücherei Nr. 356. Ziemsen Verlag, Wittenberg/Lutherstadt 1965. 1–162, 75 Abb. 7,80 MDN.

Wenn der Definition nach die Beiträge in der Neuen Brehm-Bücherei dem interessierten Laien Arten oder Artengruppen in klarer, wissenschaftlicher Weise Kenntnisse vermitteln sollen, so entspricht dieses Heft von MAZAK der Definition vollkommen, doch ist es viel mehr, nämlich auch ein Handbuch für den Fachmann. Nach dem Lesen und nochmaligen Lesen merkt man, wie grundgelehrt der Autor seine Aufgabe gelöst hat. Das Buch ist logisch aufgebaut und enthält einen Schatz von Tatsachen, teils der Literatur entnommen, teils aus seinen eigenen Untersuchungen stammend. In Anbetracht der Qualität des Papiers sind die vielen Abbildungen sehr gut und sehr instruktiv.

Durch die Sprachschranke war in Westeuropa nur wenig bekannt über Biotop, Biologie und Systematik der nördlichen Unterarten des Tigers. Dank der Arbeit von MAZAK ist es nun möglich, sich hierüber ein Urteil zu bilden. Auch die nüchterne Besprechung des Bali-Tigers ist sehr schätzbar.

Nach einer Einleitung und einer allgemeinen Übersicht über das System der Feliden und den Platz des Tigers im System, behandelt der Autor nacheinander die Anatomie und die äußere Erscheinung des Tigers, Verbreitung, Biotop und Territorium, die Biologie (sehr eingehend), die Beziehung zwischen Mensch und Tiger, die Unterarten von *Panthera tigris* mit deutlichen Diagnosen, Maßen und weiteren Daten, die Abstammung des Tigers und zum Schluß Tiger in Tiergärten. Das Buch schließt mit einem ausführlichen Literatur-Verzeichnis.

Es ist dem Ref. nur ein einziger Schönheitsfehler aufgefallen, nämlich der Nichtgebrauch von Klammern bei den technischen Namen, wo solche nötig sind. Zusammenfassend kann man die Anschaffung des Büchleins sehr empfehlen. P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

**PIECHOCKI, RUDOLF: Makroskopische Präparationstechnik** (Leitfaden für das Sammeln, Präparieren und Konservieren). Teil II — Wirbellose. Akad. Verlagsgesellschaft Geest & Portig K. G., Leipzig 1966. I—XII, 1–339, 115 Abb. 32.— MDN.

Vollständigkeitshalber (siehe Besprechung von Teil I — Wirbeltiere, 1963, Zt. Säugetierkde 28, 126) müssen wir auch den 2. Teil dieses Werkes bekanntgeben. Abgesehen davon, daß es in die Bücherei jedes Zoologischen Instituts gehört, kann es auch für Säugetierspezialisten wichtig sein bei der Untersuchung von Parasiten, Beutetieren usw. Sehr klar geschrieben und reichlich mit instruktiven Abbildungen versehen, behandelt der Autor das Sammeln, Präparieren und Konservieren der Wirbellosen von einer Ordnung zur anderen, nachdem er erst eine allgemeine Einleitung gegeben hat. Jedes Kapitel schließt mit einem ausführlichen Literaturverzeichnis, was dem Leser ermöglicht, sich über sehr spezielle Gegenstände und Methoden zu unterrichten.

Jetzt, wo die Ausbildung von Hilfskräften bei wissenschaftlichen Untersuchungen besser und gesetzlich geregelt ist, sollte man das Studium beider Teile von PIECHOCKIS Handbuch zur Pflichtlektüre für die Prüflinge erklären. Aber daneben ist die Lektüre beider Teile auch für ältere Zoologen sehr nützlich, damit sie neben den bisher benutzten Methoden andere kennenlernen und ihre (inzwischen etwas verstaubten) eigenen auffrischen.

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

**Handbuch der Zoologie.** Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Hrsg. von J.-G. HELMCKE, H. v. LENGERKEN, D. STARCK und H. WERMUTH. Verlag Walter De Gruyter, Berlin. Band 8.

36. Lieferung: F. STRAUSS: **Weibliche Geschlechtsorgane.** 96 S., 55 Abb., 1964, 54 DM.

40. Lieferung: F. STRAUSS: **Weibliche Geschlechtsorgane, II. Teil.** 106 S., 112 Abb., 1966, 64,— DM.

Im ersten Teil seines Beitrages (Lief. 36) gibt F. STRAUSS einen gründlichen Überblick über den anatomischen Bauplan der weiblichen Fortpflanzungsorgane der Säugetiere. Vorangestellt sind kurze Ausführungen über Spermien- und Ei-Transport sowie über die geschlechtliche Differenzierung der Keimdrüsen. Der folgende Hauptteil ist in drei Kapitel gegliedert: Ovarium, Gangsystem sowie äußere Genitalien und Kopulationsorgane. Der Verfasser ist dabei stets bemüht, nicht nur die anatomischen Besonderheiten, sondern auch die funktionellen Zusammenhänge aufzuzeigen. Auf offene Probleme wird hingewiesen. Im zweiten Teil dieses Beitrages (Lief. 40) werden die Besonderheiten der weiblichen Geschlechtsorgane für die einzelnen Säugetierordnungen dargestellt. Nicht behandelt werden — wohl aus Mangel an entsprechenden Untersuchungen — die Dermoptera, Pholidota, Tubulidentata und Sirenia. Immer weist der Verfasser darauf hin, an welchen Arten aus der jeweiligen Ordnung die Befunde gewonnen wurden. Dabei wird, wie auch im ersten Teil, die umfangreiche Literatur herangezogen. Ein Verzeichnis der im Text verwendeten wissenschaftlichen Namen (leider ohne Seitenangaben) und ein umfangreiches Literaturverzeichnis (1332 Titel) beschließen den Beitrag. An den Verlag hat der Referent die Bitte, so umfangreiche Beiträge mit Inhaltsverzeichnis und Sachregister zu versehen, was die Benutzung sehr erleichtern würde.

H. BOHLKEN, Kiel

DÜCKER, GERTI: **Das Verhalten der Schleichkatzen.** Handbuch der Zoologie. Hrsg. von HELMCKE, LENGERKEN, STARCK und WERMUTH. 8 Bd., 38. Lieferung, Beitrag 20a, Teil 10, 48 S. 27,— DM.

Die Viverriden sind eine vielfältige, stammesgeschichtlich alte Gruppe. Das Verhalten der einzelnen Formen dieser artenreichen Familie ist aber weitgehend unbekannt, vor allem liegen exakte Beobachtungen erst für wenige Arten vor. Ebenso fehlen eingehende Beobachtungen über das Verhalten von Schleichkatzen in freier Wildbahn, was sicher auch mit der Lebensweise dieser Tiere zusammenhängt. DÜCKER hat die bisher bekannten Tatsachen übersichtlich zusammengetragen und berichtet dabei besonders über ihre eigenen, in den letzten Jahren durchgeführten Verhaltensanalysen an Viverriden. Im einzelnen werden folgende Fragenkreise behandelt: Biotop, Aktivität und Ruhe, Bewegungsweisen, Nahrung und Nahrungserwerb (hier besonders die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten), Körperpflege, Lautäußerungen, Angriffs-, Droh- und Abwehrverhalten, Markierungsverhalten, Fortpflanzungsverhalten (ausführlich), Jugendentwicklung und Ontogenese des Verhaltens, Spiel (eingehend behandelt), Sinnesleistungen, höhere psychische Fähigkeiten.

M. RÖHRS, Hannover

SCHOMBER, H. W.: **Giraffengazelle und Lamagazelle.** Die Neue Brehmbücherei 358, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt (Vertriebsorganisation Kosmos) 1966. 104 S., 62 Abb. 9,20 DM.

Bis vor kurzem war über beide Antilopenarten, die in diesem kleinen Werk behandelt werden, besonders wenig bekannt. Für den Dibatag gilt das eigentlich noch heute. Der Gerenuk ist durch einige erfolgreiche Zuchtgruppen, besonders in Frankfurt, eine etwas vertrautere Tierfigur geworden. SCHOMBER hat nun alles, was über diese beiden Arten bekannt ist, sehr sorgfältig gesammelt und übersichtlich lesbar dargeboten. Außerdem ist eine umfassende Literatur-Übersicht beigegeben.

Bei den Abbildungen muß auf ein Versehen hingewiesen werden. Abb. 11 ist keine Kopie der vortrefflichen Zeichnung bei BROOKE 1878 in P. Z. S. L. pl. LVI, und Abb. 47a keine Kopie der Zeichnung bei THOMAS 1891 in P. Z. S. L. pl. XXII. Bei näherem Hinsehen stellt sich heraus, daß diese beiden Druckstöcke verwechselt wurden. SCHOMBER hat mit diesem nützlichen Büchlein der Säugetierkunde sicher einen Dienst erwiesen.

A. C. V. VAN BEMMEL, Rotterdam



*Soeben erschien:*

# Riesen und Zwerge im Tierreich

Von Dr. EVERHARD JOHANNES SLIJPER

o. Professor der allgem. Zoologie an der Universität von Amsterdam

Aus dem Niederländischen übertragen

VON RUTH BARTELS

1967 / 199 Seiten mit 106 Abbildungen im Text und auf 8 Tafeln und 4 Tabellen  
In Ganzleinen 24,— DM

## INHALTSÜBERSICHT

Die Kraft der Kleinen — Der Sturz des Ikarus — Sprinter und Steher — Der Irrtum der Liliputaner — Das Gehirn — Leben und Sterben — Das Geheimnis der Zwerge — Das Geheimnis der Riesen — Das Geheimnis der Riesen und Zwerge — Literatur — Quellenangaben zu den Tafeln

Ein Zuckerkäfer mit einem Eigengewicht von 1,9 g ist imstande, ein beladenes, 175 g schweres Spielzeugauto zu ziehen. Auf menschliche Verhältnisse übertragen hieße das: Wir müßten in der Lage sein, einen 7000 kg schweren vollbeladenen Lastzug mit Anhänger ganz allein fortzuziehen. Ein Floh springt 20 cm hoch. Das bedeutet umgerechnet, daß wir mit einem Satz über die höchsten Kirchtürme gelangen müßten. Ist nun der Mensch so schwach? Oder sind die Insekten durch geheimnisvolle Kräfte besonders stark?

Weder das eine noch das andere stimmt. Denn die Berechnung, bei der die Leistungen ohne weiteres auf die Körpermaße bezogen werden, ist irreführend. Das ist eines der Themen, die dieses Buch von den Riesen und Zwergen im Tierreich behandelt. Andererseits hängt das, was ein Tier ziehen und tragen kann, oder ob es fliegen, springen oder galoppieren kann, in hohem Maße von seinen Körperabmessungen ab. Ein fliegender Vogel von mehr als 30 kg ist schwer vorstellbar, ein erwachsenes Säugetier unter 1 g noch viel weniger.

Es ist äußerst faszinierend zu erfahren, wie viele Merkmale der Tiere wie des Menschen in erster Linie durch ihre Größe bestimmt werden. Der Bau des Gehirns, die Sehschärfe, die Hörgrenzen, die Fortpflanzung, das Lebensalter, das alles hängt im wesentlichen von den Abmessungen ab. Man darf deshalb behaupten, daß die menschliche Kultur niemals den heutigen Stand hätte erreichen können, wenn wir so klein wie eine Maus wären. Hätte Jonathan Swift gewußt, was dieses Buch uns lehrt, so hätte er wohl den Irrtum vermieden, Gulliver durch die Liliputaner derart große Mengen an Nahrungsmitteln vorsetzen zu lassen.

Dies alles wird in „Riesen und Zwerge“ auf eine für jedermann verständliche Weise auseinandergesetzt, so daß nicht nur der Student und der Naturwissenschaftler, sondern auch ein größerer Leserkreis dieses Buch mit großem Genuß lesen wird.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

*Soeben erschien:*

# Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier

Ein Lehrbuch der Tierenergetik

Von Prof. Dr. MAX KLEIBER

University of California, Davis, California, USA

Vom Verfasser ins Deutsche übertragen

unter Mitwirkung von Univ.-Doz. Dr. J. O. GÜTTE, Göttingen

1967/7. 358 Seiten mit 78 Abbildungen und 94 Tabellen / In Ganzleinen 78,— DM

Das Buch dürfte durch den wissenschaftlichen Rang des Verfassers wie durch die Methode seiner Darstellung auf dem Gebiete des biologischen Energieumsatzes das bedeutendste sein, das in den letzten fünfzig Jahren erschienen ist. In unerhört lebendiger Form findet die gesamte klassische Energetik, einschließlich ihrer Entwicklung und Problematik, eine faszinierend temperamentvolle und einsichtige Darstellung.

Niemals werden Grundbegriffe und Ideen dogmatisch vorgetragen. Vielmehr wird dargelegt, wie ein Begriff, eine Beziehung oder eine Verallgemeinerung durch logisches Denken aus der empirischen Beobachtung entwickelt wurde. Auch die beiden sogenannten Kleiberschen Gesetze über Körpergröße und Grundumsatz und Körpergröße und energetische Futterverwertung werden in dieser Art behandelt. Ferner wird gezeigt, wie unter einfacher Anwendung von analytischer Geometrie, Differential- und Integralrechnung Verallgemeinerungen, Hypothesen und Theorien durch die mathematische Behandlung von Messungsergebnissen erarbeitet werden. 100 Übungsaufgaben vermitteln die Möglichkeit der Anwendung auf die Praxis.

Weil das Buch sich nicht darauf beschränkt, allein die Tatsachen der Bioenergetik zu übermitteln, sondern besonderen Nachdruck auf deren Entwicklung und ihre Erarbeitung legt, weil es kritisch Stellung zu Streitfragen und widersprechenden Ansichten nimmt und, wo erforderlich, unter Umständen selbst allgemein als richtig geltende Theorien, wie z. B. das Oberflächengesetz der Stoffwechselrate, angreift, führt es stets zu unmittelbar aktiver Teilnahme an der geistigen Arbeit, vertieft und klärt es das Verstehen.

Jedem Tierphysiologen und Fachmann der Tierernährung sowie jedem Ernährungsphysiologen auch auf humanem Gebiet sowie dem Biologen wird das Buch zu einer unschätzbaren Hilfe werden.

VERLAG PAUL PAREY HAMBURG UND BERLIN

S-ES-B [erlin]

C 22209 F

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

MUS. COMP. ZOOL.  
LIBRARY

JAN 25 1968

HARVARD  
UNIVERSITY

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — H. DATHE, Berlin —  
W. HERRE, Kiel — K. HERTER, Berlin — J. KÄLIN †, Frei-  
burg/Schweiz — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZA, Flo-  
renz — H. NACHTSHEIM, Berlin — T. C. S. MORRISON-  
SCOTT, London — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THE-  
NIUS, Wien — W. VERHEYEN, Antwerpen — K. ZIMMER-  
MANN †, Ellenberg

Schriftleitung

E. MOHR, Hamburg — M. RÖHRS, Hannover

32. BAND · HEFT 6

Dezember 1967



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

## Inhalt

On some taxonomic problems of Asiatic wild asses; with the description of a new subspecies ( <i>Perissodactyla</i> ; Equidae). By C. P. GROVES and V. MAZÁK .. .. .	321
Zum Vorkommen von Hauseseln zur Römerzeit nördlich der Alpen.	
Von J. LÜTTSCHWAGER .. .. .	355
Stereotypy and Teat Selection in Pigs. By F. WESLEY .. .. .	362
Einige alte Bilder und Plastiken vom Biber, <i>Castor fiber</i> L. Von C. O. WANCKEL .. .. .	367
Über eine prähistorische Tonplastik von <i>Trichechus cf. inunguis</i> (Sirenia) vom oberen Amazonas. Von H. FERIZ .. .. .	373
Vor- und Nachgeburtsphasen bei drei Flughundgeburten, <i>Pteropus giganteus</i> (Brunnich, 1782). Von D. FÖLSCH .. .. .	375
OTTO WETTSTEIN VON WESTERSHEIM †. Von G. NIETHAMMER .. .. .	378
Schriftenschau .. .. .	381
Bekanntmachungen .. .. .	383

Dieses Heft enthält 3 Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

**Herausgeberschaft und Schriftleitung:** Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchröde, Bünteweg 17.

**Manuskripte:** Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

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

**Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks und der photomechanischen Wiedergabe, sind vorbehalten.** Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für Photokopiergebühren beim Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V., Frankfurt/Main, Gr. Hirschgraben 17/19, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von 0,30 DM zu verwenden.

**Erscheinungsweise und Bezugspreis:** Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 82,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. 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: 17,10 DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

S ES-8

# On some taxonomic problems of Asiatic wild asses; with the description of a new subspecies (*Perissodactyla*; Equidae)

By COLIN P. GROVES and VRATISLAV MAZÁK

Eingang des Ms. 29. 4. 1967

Since writing their earlier papers on Asiatic wild asses (GROVES, 1963; MAZÁK, 1963) the present authors have been able, between them, to study a far greater amount of material than before; perhaps much more than any other students of these animals. This larger amount of material (from all the large collections of Europe and America) enables the authors to make a more accurate assessment of the status and inter-relationships of the forms of Asiatic wild asses than has hitherto been possible.

In recent years attention has been redirected to this group of Equids by the work of TRUMLER (1959, 1961), who has insisted on the necessity for a rethinking of the points of view advanced years ago by such workers as LYDEKKER (1905), SCHWARZ (1929) and ANTONIUS (1932) and still currently accepted (e. g. ELLERMAN & MORRISON-SCOTT, 1951; HALTENORTH & TRENSE, 1956; HEPTNER, NASOMOVITCH & BANNIKOV, 1961). It must be stated, however, that TRUMLER's work, valuable and challenging though it is, is unlikely to find ready acceptance among the majority of mammalogists because of the fineness and multiplicity of the taxa recognised. There is therefore a need for a comprehensive revision based on modern population systematics, which is likely to respect both morphological and biological concepts of species and subspecies.

## 1. Generic division of recent Equids

The question of the number of genera of recent *Equidae* is in dispute. Most authors still recognise but a single genus *Equus*; HARPER (1945) separates the asses — Asiatic and African — as genus *Asinus* Gray, 1824; while both TRUMLER (1961) and QUINN (1957) recognise no fewer than four genera, the Asiatic wild asses and their fossil relatives being placed in a separate genus, for which QUINN uses the invalid name *Onager* Brisson, 1762, and TRUMLER the more correct name *Hemionus* Stehlin & Grazioli, 1935.

In the present paper it is proposed to recognise a threefold generic division, in which the true horses would stand alone in the genus *Equus* Linnaeus, 1758 (i. e. *Equus s. str.*), the zebras would fall naturally into a second genus *Hippotigris* H. Smith, 1841, and the African as well as Asiatic asses would belong together in the genus *Asinus* Gray, 1824.

The reasons for placing the Asiatic wild asses in the genus *Asinus* are as follows:

The skulls of both African and Asiatic wild asses are very similar and contrast with both *Equus* and *Hippotigris*. FLEROV (1931) gives a "key" to the skull-characters of the Equidae; not all his findings are entirely reliable, but certain distinctions between *Equus* and *Asinus* (FLEROV includes Asiatic wild asses in the latter genus) may be noted, viz. that in the latter the Meatus acusticus projects beyond the Squama temporalis, and is therefore easily visible from above, whereas in *Equus* it is little if at all visible, being much shorter. In addition to the characters mentioned by FLEROV another difference may be observed: in *Equus* the occiput tends to be rounded in shape

LIBRARY

JAN 25 1968

HARVARD  
UNIVERSITY

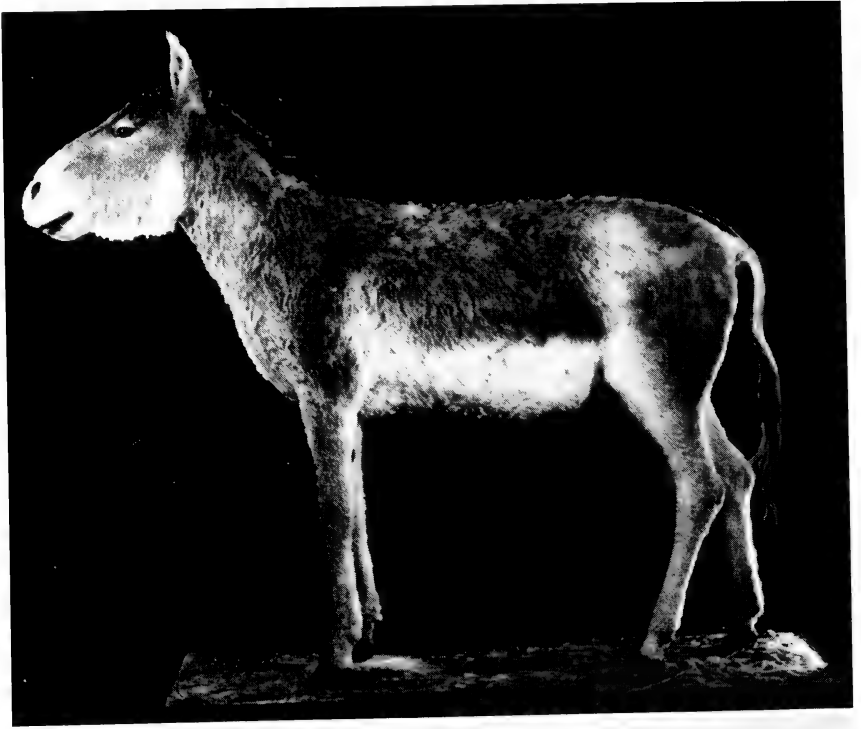


Fig. 1. Above: Holotype of *Asinus hemionus kulan* subsp. nov.; National Museum Prague No. 10698. Winter coat (Photo: Dr. IVAN HERÁN, National Museum Prague), Below: Two males of *Asinus hemionus kulan* subsp. nov. fighting. A clear shoulder stripe may be seen on the specimen on the left (Photo: V. RASHEK, Barsa Kelmes Island)

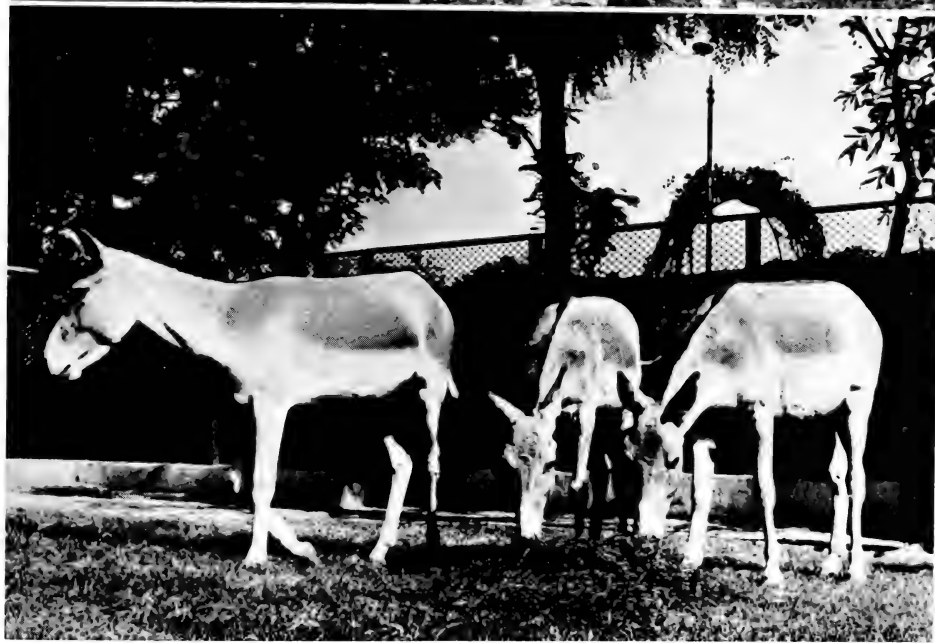


Fig. 2. Above: *Asinus hemionus kulan* subsp. nov. in summer coat. Zoological Garden Prague. All three specimens came from Badkhyz Reserve, Turkmenia (Photo: the authors), Below: *Asinus hemionus khur* from Cutch, in Ahmedabad Zoo. By permission of the Zoological Society, London

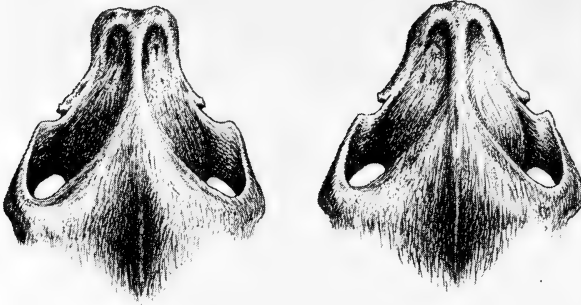


Fig. 3. Form of occiput in the genus *Asinus* (left) and *Equus* (right)

without the square, parallel-sided shape seen in *Asinus* and *Hippotigris* (fig. 3); further the horse skull may be distinguished by its general elongated form, long molar row and broad incisor region. By contrast the only reliable feature of the skull differentiating the African from the Asiatic wild asses is the more elongated cranial portion of the skull in the former.

By the skull shape, the genus *Hippotigris* (including all zebras and quaggas) may likewise be distinguished from both *Equus* and *Asinus*. In particular the high, convex neurocranium is noticeable; the orbits are low-placed when viewed in norma lateralis; the lateral parts of the frontal bones slope strongly to the orbital margins; and the greatest skull breadth is in the region of the Crista facialis instead of at the hind orbital margins.

The tooth differences said to exist between the asses (Asiatic and African) and horses are summarised by CLUTTON BROCK (1962). The differences are, however, in many cases inconstant; certainly the impression generally given in the palaeontological literature, that teeth are consistently diagnostic in their pattern and can be used to identify species and genera without exceptions, needs to be revised. On the basis of the material in the British Museum and of more casual observations on other specimens, the authors have gained the impression that the following tooth characters more constantly distinguish among different forms of *Equus* and *Asinus*:

#### A. Upper teeth

1. The edges of the pre- and postfossettes are much more folded and intricate in the horses, less so in the asses; among the latter group, the folding is rather more pronounced in *A. hemionus* than in *A. africanus* or *A. kiang*.
2. The interstylar faces are more angular in the horse, and more evenly curved with slight convexities in the asses.
3. The styles are thinner in asses than in the horse.
4. Horse teeth tend to be more square, especially the molars.
5. In *Asinus kiang* and *A. hemionus* the protocone is generally elongated, especially in a backward direction. But it is sometimes as short as in the horse, which may also have an elongated protocone; *Asinus africanus* usually has a very short protocone, but the adult male *A. a. africanus* skull in the British Museum has a long one. In view of the fact that this feature is the one most commonly used to identify „Hemione“ remains in fossil and prehistoric sites, the amount of variability is worth noting.
6. On P<sup>3</sup> and P<sup>4</sup>, the Kiang has a fold at the root of the protocone; this fold is sometimes only slightly indicated — a condition often seen in other forms.



## B. Lower teeth

1. In the horse, the metaconid-metastylid valley penetrates more deeply than it does in the asses; the same is true for the protoconid-hypoconid valley. In the kiang the metaconid-metastylid valley is slightly more penetrating than in *A. hemionus* or *A. africanus*, and so assumes a V shape reminiscent of the type seen in the horse, rather than the U shape of other asses. The *A. hemionus hemionus* skull in the British Museum, from Ebi Nor, has a kiang-like arrangement.
2. The hypoconulid is larger and more marked in the horse and kiang, but often hardly visible in *A. hemionus* and *A. africanus*.

The other characters mentioned by CLUTTON BROCK appear to have no very great validity as far as can be judged from the variability they show in even a relatively limited sample such as that in the British Museum. It will be noticed from the above list that the three groups given generic level by QUINN and TRUMLER do not seem to be alone in having distinguishing dental characters: thus, among the three species of *Asinus* here recognised — *A. kiang*, *A. hemionus*, *A. africanus* — the dental differences seem to be about equivalent, while the horse is better distinguished. It would probably always be possible to identify a horse tooth on the combination of characters; but to distinguish the three species of *Asinus* on a single tooth would be distinctly more difficult.

Two other dental features may here be conveniently introduced. One of these, the metaconid-metastylid „bridge“ on the cheekteeth of *Asinus africanus somaliensis* (the Somali wild ass), has already been described and figured by one of us (GROVES, 1966). Most remarkably, such a „bridge“ may be seen on the teeth of the only other Equid found in northern Somalia, namely *Hippotigris grevyi berberensis* (the Somali Grevy's zebra), as represented by three specimens in the British Museum from Ogardain, former British Somaliland. In these the „bridge“ is less marked than in the Somali wild ass, but present nonetheless, on M<sup>1</sup> and M<sup>2</sup>. Such a „bridge“ is not present in Grevy's zebra from Jubaland (southern Somalia) or Kenya. This suggests very strongly that the environment of northern Somalia may place this feature at a selective advantage — precisely what advantage will appear when the mechanics of tooth wear in the *Equidae* are more fully studied.

The second dental feature of interest is the retention of the rudimentary P<sup>1</sup>, the so-called Wolf Tooth. This was thought to be characteristic of the Kiang by HODGSON (1847), but is now known to occur with varying frequencies in most other adult Equids. The adult skulls of Equidae in the British Museum show the following frequencies of retention in the adult stage (i. e. with all permanent teeth in place):

<i>Equus spp.</i>	Domestic, Przewalski . . . . .	0 in 15
<i>Asinus kiang</i>	Tibet, Ladakh . . . . .	8 in 11
<i>Asinus hemionus</i>	Ebi Nor; Kutch; Syria . . . . .	1 in 9
<i>Asinus africanus</i>	Nubia . . . . .	1 in 2
	Sokotra (feral?) . . . . .	2 in 2
	Buraimi (feral?); domestic . . . . .	0 in 6
<i>Hippotigris zebra</i>	Cape Province; Southwest Africa . . . . .	5 in 9
<i>Hippotigris burchelli</i>	South of Zambesi . . . . .	9 in 21
	Zambia; Tanzania; southern Kenya . . . . .	13 in 23
	Northern Kenya; Jubaland; Sudan . . . . .	9 in 11
<i>Hippotigris quagga</i>	Cape Province . . . . .	0 in 1
<i>Hippotigris grevyi</i>	Somalia . . . . .	1 in 4

The form of the Wolf tooth also varies. In *H. zebra* it is a very small tooth, peg-like, fitting into a notch in the antero-lingual corner of P<sup>2</sup>. In *A. kiang* and *A. hemionus* it is also peg-like and fits into a notch, but the tooth is larger. In young horses, as well as in *A. africanus* and the remaining zebras, there is no notch as the Wolf Tooth is more elongate and flatter, and can nestle against the flattened surface of P<sup>2</sup>.

The conclusion of the study of dental characters in the Equidae is that one is as liable to find subspecies showing constant dental differences as one is to find species or genera (the dental distinctions of the Somali wild ass and Grevy's zebra); and, within the non-striped Equids, the horse differs from the three species of asses more than these three differ among themselves. Tooth characters are more variable than has usually been thought; ORLOV (1961) found strong differences even within a single population, the onagers of Badkhyz Reserve.

*Externally* the similarities between the African and Asiatic wild asses, and their differences from horses, are quite clear. In the horse, the chestnuts occur on both fore and hind limbs, while in all asses they are restricted to the forelimbs (the same is the case with zebras). In asses, both African and Asiatic, the hairs forming the mane are shorter and softer than in horses, never being stiff as in the latter. In all asses the tail is more or less tufted, while in the horse (i. e. in the living wild horse *Equus przewalskii* Poliakov, 1881) the form is quite different: it is true that the proximal part of the tail lacks, on its dorsal side, the long „horsehair“ and the character of the hair of this part of the tail is similar to the hair of the body; but the lateral sides of the proximal part of the tail are covered with somewhat stiffer and longer hairs and the true long „horsehairs“ are present on the distal part of the tail only. Nothing similar to this can be observed in asses, with the exception of the Kiang which, especially in winter coat, shows a hair distribution on the tail which somewhat resembles that of the wild horse; never, however, are the hairs on the lateral parts of the tail anywhere near as long and stiff as in a wild or domestic horse.

The colour pattern of the Asiatic asses shows similarities to that of the African asses, and corresponding differences from that of the horse. In all forms the underside, lips and circumocular region are light-coloured to white (this character being least expressed in the wild horse), but in asses this light colouration extends to the legs, which in the horse it does not; instead in the Przewalski horse the shanks are darkened. Likewise the underside of the neck and the hind aspect of the thighs and buttocks are lightened in the asses, which they are not in the horse. Many of the Asiatic wild asses have developed this type of colour-pattern into a marked disruptive colouration, but in the African asses and some Asiatic forms (most markedly in the subspecies from the Gobi desert and from Syria) there is more of an intergradation between the light and dark areas, especially in summer coat. In all forms of asses and wild horses there is a more or less developed dorsal stripe, and at least a tendency to develop a shoulder stripe. Transverse leg-stripes are always present in the Przewalski wild horse and commonly (according to subspecies) in African wild asses, while in Asiatic wild asses they have also been recorded occasionally (GOODWIN, 1940; MOHR, 1961, p. 165). Thus the same markings may be present, though differently expressed, in both horses and asses; but the distribution of dark and light areas on the body is essentially different, and clearly separates them.

Consequently there is good evidence to suppose that the Asiatic wild asses are closer to the African wild asses than to the horses. A classification such as that of TRÜMLER (1961) or QUINN (1957) does not do justice to this fact. It may be, however, that some students of the problem will prefer to include both the Asiatic and African wild asses in the genus *Equus* and keep only subgeneric status for them, instead of the full genus proposed here. The reason for, somewhat tentatively, supporting generic

status in this paper are to allow for the possible recognition of subgenera. These are most likely to arise in the case of fossil material, although some may yet prefer to allot a separate subgenus to the Asiatic wild asses within the genus *Asinus*. Meanwhile it must be emphasised again that the two groups of asses are closer one to another than either is to the horses in the strict sense. The characteristics said to distinguish *Asinus* from *Hemionus* are too variable to be valid, except for the slenderness of the metapodials in *Hemionus* (Table 3) and the comparative elongation of the postorbital part of the skull in *Asinus*. As far as the teeth are concerned, the average differences which exist tend to separate the three species *A. kiang*, *A. hemionus* and *A. africanus* about equally.

## 2. Material

Measurements and observations were made on 154 skulls of Asiatic wild asses which were suitable for taxonomic evaluation in being adult or nearly so (the latter category including just a few specimens); all but 23 of these were of securely known locality. Numerous young specimens were seen but have not been included in this total. The number of skins studied was 67 including mounted specimens; between sixty and seventy living animals of known origin were seen by one or other of the present authors. Finally it must be mentioned that certain photos and illustrations have been very useful in increasing the amount of information on some otherwise poorly documented forms.

The skulls and skins were seen in the Natural History or Zoological Museums of the following cities or Universities: Basel, Berlin, Cambridge (England), Chicago, Frankfurt/M., Harvard, Leiden, Leningrad, London (British Museum of Natural History and Royal College of Surgeons), Moscow, Munich, New York, Paris, Philadelphia, Prague, Stockholm, Tring, Washington (D. C.) and Yale. The living specimens were observed in the following zoos: Antwerp, Berlin (both West and East), Catskill, Hamburg, Leningrad, London, Munich, Paris (Jardin des Plantes), Prague, Rome, Rotterdam and Whipnade.

## 3. The concept of species in the genus *Asinus*

It has previously been urged by one of the authors of this paper (MAZÁK, 1963) that one of the Asiatic wild asses, currently known as *Equus hemionus kiang* Moorcroft, 1841, should on grounds of morphology and biology be recognised as a *bona species*. The morphological grounds for this distinction include colour pattern, form of chestnuts, and form of hair covering of mane and tail. ANTONIUS (1922, p. 251; 1932, p. 266) emphasises also a different form of the rump. There are also differences in reproductive biology and pattern of spring moult (cf. MAZÁK, 1962 and 1963).<sup>1</sup>

In addition to the above-mentioned differences, study of skull material has shown that in the kiang the lower jaw is generally more massive than in *A. hemionus*, with a convex lower border and the upper incisors are more vertically implanted (fig. 4). The teeth show average differences (see above).

<sup>1</sup> As already stated, the tail of a kiang, especially in winter coat, is covered on its lateral surfaces with somewhat longer hairs from the very base of the tail, resembling thus to a certain degree the tail of Przewalski's wild horse. This character is typical for kiangs alone among the asses, and it is necessary to add to a previous paper (MAZÁK, 1963) that this form of tail does occur regularly in adult animals, whereas this is not the case with adults of other wild asses. The authors wish to emphasise this fact again in view of the fact that foals (approximately up to 2 years of age) of other Asiatic wild asses may show a more or less similar type of hair-covering on the tail from time to time.

Table 1  
 Mean values of skull measurements in *Asinus hemionus* (Pallas, 1775)  
 (adult wild shot specimens)

	<i>Asinus hemionus hemionus</i>	<i>Asinus hemionus luteus</i>	<i>Asinus hemionus kulian</i>	<i>Asinus hemionus onager</i>	<i>Asinus hemionus kbur</i>	<i>Asinus hemionus hemippus</i>				
	n	n	n	n	n	n				
<i>Males</i>										
Greatest length	—	518.2 ± 10.8	4	496.0 ± 9.3	4	489.0 ± 7.1	3	505.3 ± 13.1	1	419
Basal length	—	458.0 ± 10.7	5	430.6 ± 9.2	4	429.0 ± 10.1	3	445.3 ± 6.0	1	362
Palatal length	—	238.5 ± 7.2	5	214.6 ± 7.3	4	227.3 ± 5.3	3	228.7 ± 3.1	1	189
Diastema length	—	79.8 ± 4.3	5	77.0 ± 4.7	4	69.5 ± 5.6	3	86.3 ± 5.1	1	53
Length of tooth row	—	166.2 ± 4.2	5	154.8 ± 4.8	4	165.8 ± 6.2	3	149.3 ± 8.3	1	140
Diastema breadth	—	45.9 ± 2.8	5	49.8 ± 2.2	4	43.8 ± 1.7	3	49.0 ± 1.7	1	34
Incisor breadth	—	66.3 ± 1.9	5	62.8 ± 2.2	4	64.0 ± 4.2	3	63.3 ± 0.6	1	53
Palatal breadth	—	58.2 ± 4.5	5	61.2 ± 3.8	4	53.3 ± 1.9	3	49.3 ± 5.1	1	43
Orbital breadth	—	201.5 ± 6.9	5	203.6 ± 5.1	4	192.0 ± 12.7	3	198.3 ± 2.9	1	164
Occipital breadth	—	53.8 ± 1.9	4	50.8 ± 2.9	4	62.0 ± 3.5	3	60.0 ± 2.6	1	49
Opisthion toinion	—	58.7 ± 3.3	4	65.0 ± 0.8	4	58.5 ± 2.6	3	58.7 ± 5.7	1	48
Nasal length	—	215.9 ± 6.3	2	198.5	4	194.3 ± 5.9	3	189.3 ± 5.1	1	174
<i>Females</i>										
Greatest length	2	509.5	10	493.3 ± 9.2	2	483.5	2	489.5	3	424.0 ± 13.1
Basal length	2	451.5	10	449.8 ± 9.3	10	429.8 ± 5.8	2	436.0	2	371.0
Palatal length	3	236.3 ± 7.7	10	233.3 ± 8.8	10	215.7 ± 5.5	2	220.5	2	190.0
Diastema length	3	77.1 ± 8.5	10	83.1 ± 7.7	10	79.2 ± 6.1	2	61.5	2	57.0 ± 5.0
Length of tooth row	3	168.8 ± 3.8	10	165.1 ± 4.7	10	162.0 ± 8.2	2	166.0	2	148.0 ± 1.0
Diastema breadth	3	45.3 ± 3.3	10	40.9 ± 1.7	10	42.4 ± 2.5	2	39.5	2	38.3 ± 2.1
Incisor breadth	3	65.5 ± 0.9	10	62.5 ± 2.7	10	57.2 ± 3.0	2	60.5	2	53.0 ± 1.0
Palatal breadth	3	61.6 ± 4.2	10	56.9 ± 4.7	10	59.6 ± 4.2	2	52.5	2	49.0
Orbital breadth	3	199.7 ± 4.7	10	203.2 ± 9.8	10	196.2 ± 3.1	2	187.0	2	170.0 ± 5.6
Occipital breadth	2	58.3	10	53.9 ± 5.1	9	49.0 ± 3.1	2	57.0	2	46.7 ± 2.5
Opisthion toinion	2	62.0	10	59.8 ± 6.3	10	62.3 ± 2.3	2	57.2	2	48.7 ± 3.2
Nasal length	2	216.5	10	214.7 ± 11.0	6	197.5 ± 4.9	2	194.0	2	192.0 ± 4.6

Table 2

Mean values of skull measurements in *Asinus kiang* (Moorcroft, 1841)  
(adult wild shot specimens)

	n	<i>Asinus kiang holdereri</i>	n	<i>Asinus kiang kiang</i>	n	<i>Asinus kiang polyodon</i>
<i>Males</i>						
Greatest length	7	527.7 ± 12.6	10	518.4 ± 12.0	2	473.0
Basal length	7	463.1 ± 9.4	10	461.2 ± 12.9	2	426.0
Palatal length	7	238.4 ± 6.6	10	235.0 ± 10.7	2	226.5
Diastema length	7	87.0 ± 6.7	10	81.5 ± 6.3	2	75.0
Length of tooth row	5	168.2 ± 3.3	5	159.8 ± 4.0	3	156.0 ± 2.6
Diastema breadth	7	47.3 ± 3.5	10	45.9 ± 2.0	2	40.0
Incisor breadth	7	69.1 ± 4.0	10	69.8 ± 3.0	2	66.0
Palatal breadth	7	60.6 ± 4.3	10	55.4 ± 6.5	3	45.7 ± 2.1
Orbital breadth	7	207.4 ± 6.8	10	211.8 ± 8.3	3	201.3 ± 5.1
Occipital breadth	7	58.9 ± 2.9	10	55.2 ± 4.0	2	53.5
Opisthion to inion	7	61.3 ± 2.5	10	60.3 ± 2.9	2	55.0
Nasal length	6	220.2 ± 6.1	9	203.2 ± 6.8	3	195.0 ± 3.5
<i>Females</i>						
Greatest length	7	519.3 ± 14.7	5	514.2 ± 9.0	3	481.0 ± 11.3
Basal length	7	458.1 ± 11.5	5	456.4 ± 7.5	2	436.5
Palatal length	7	240.7 ± 8.3	5	238.3 ± 3.2	3	226.0 ± 4.7
Diastema length	7	86.0 ± 6.5	5	88.6 ± 6.5	3	79.0 ± 2.2
Length of tooth row	7	165.0 ± 4.3	2	154.0	4	156.0 ± 3.7
Diastema breadth	7	46.2 ± 3.4	5	44.0 ± 2.2	3	45.0 ± 3.9
Incisor breadth	7	68.7 ± 1.4	5	64.0 ± 3.6	3	66.3 ± 3.3
Palatal breadth	7	59.7 ± 3.6	5	54.8 ± 3.1	4	47.0 ± 3.6
Orbital breadth	7	210.6 ± 6.7	5	205.6 ± 6.4	4	207.3 ± 3.2
Occipital breadth	7	57.1 ± 3.9	5	57.7 ± 2.2	3	52.7 ± 3.8
Opisthion to inion	7	63.4 ± 2.4	5	62.3 ± 4.1	2	59.5
Nasal length	3	223.0 ± 11.0	3	203.6 ± 4.0	3	198.3 ± 5.3

Some differences in skull proportions between kiangs and other Asiatic wild asses can be found in mean values (Tables 1, 2) indeed, but when these are plotted on graphs considerable overlap is found (figs. 5—7). This, however, is no indication of conspecificity, though some authors do suppose so (e. g. ORLOV, in press; HEPTNER, pers. comm. to V. M.).

Equids represent a group of *Perissodactyla* which is very homogeneous morphologically but on the other hand very well differentiated in biology and ecology of different forms and most probably in physiology as well. The closest similarity in skull structure of Equids is seen in the example of African and Asiatic wild asses: when the skull-measurements of *Asinus africanus* are compared with those of Asiatic wild asses no essential differences may be found (see figs. 5—7), though there is absolutely no doubt the African and Asiatic wild asses represent at least two quite different species. Hence, the very close skull structure in *A. hemionus* and *A. kiang* cannot be cited as evidence against holding them for separate species.



Fig. 4. Position of incisors in *Asinus hemionus* (left) and in *Asinus kiang* (right)

The above-mentioned finding on the similarity in skull structure between the two main groups of Asiatic wild asses comes as no surprise. Having consideration for the great morphological homogeneity of all *Equidae* (the differences between the three major groups being so comparatively slight, as mentioned under section [1]) we could only expect this result. So the differences which are so very evident in external appearance, reproductive biology, ecology and obviously in physiology as well, between kiangs and other Asiatic wild asses assume an even greater importance.

Since it is clear that some external differences, as well as less important skull differences, do occur within the framework of the *hemionus* group as well as the *kiang* group, and knowing that these differences are limited geographically, the authors of the present paper hold these two groups of Asiatic wild asses for two distinct species, viz. *Asinus hemionus* (Pallas, 1775), and *Asinus kiang* (Moorcroft, 1841). The fact that the two major groups are more or less separated geographically, i. e. that they are allopatric, cannot be used as evidence one way or the other (cf. general conclusions on the species concept in MAYR, 1963, pp. 496–515; SIMPSON, 1961, pp. 150–1 and 160).

As for the geographical races, or subspecies, of *kiang* and *hemionus*, it can be stated that there are numerous differences on average in skull measurements (see Tables 1, 2) but when the individual figures are plotted on graphs a rather great overlap is found for most of the comparisons (see figs. 5–9). There is, however, one very conspicuous exception, namely the Syrian race of *A. hemionus* (*A. h. hemippus*), which is characterised by a markedly smaller size. Among kiangs the race *polyodon* shows also rather small skull measurements, but when compared with other forms of the species *kiang* the differences are not so important as is the case with *hemippus* and the other forms of *hemionus*.

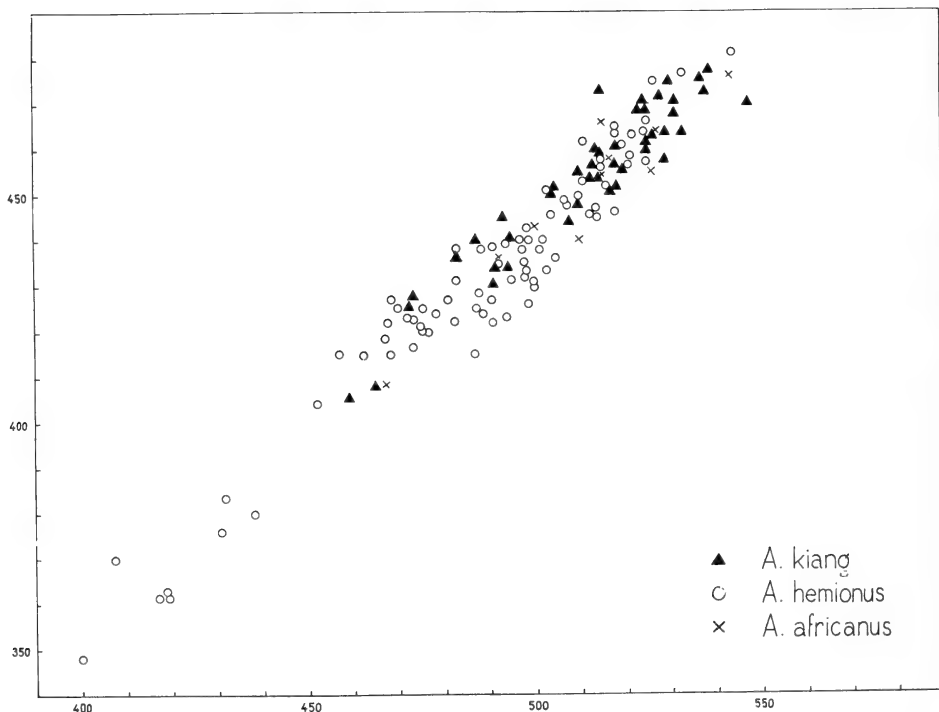


Fig. 5. Skull measurements of African and Asiatic Wild Asses. Ordinate — basal length; Abscissa — greatest length

Table 3

Mean values of different measurement ratios (in %) of postcranial material of *Asinus hemionus*, *Asinus kiang*, and *Asinus africanus*

	metacarpal breadth		metacarpal length		humerus length	
	metacarpal length		radius length		cranium length	
	n		n		n	
<i>Asinus kiang</i>	3	19.46 (18.9 — 20.0)	2	77.00 (75.2 — 78.8)	3	51.73 (50.0 — 52.8)
<i>A. hemionus kulan</i>		—	1	76.7	1	50.9
<i>A. hemionus onager</i>	3	18.60 (17.1 — 19.6)	3	74.40 (72.9 — 75.9)	4	48.87 (46.8 — 50.2)
<i>A. hemionus kbur</i>	2	21.60 (21.0 — 22.2)	2	71.50 (68.4 — 75.1)	2	49.95 (48.6 — 51.3)
<i>A. hemionus hemippus</i>	3	19.06 (18.3 — 19.7)	3	76.43 (75.7 — 77.1)	4	52.42 (51.6 — 53.0)
<i>A. africanus africanus</i>	2	24.05 (23.8 — 24.3)	5	66.56 (65.4 — 70.0)	5	49.26 (46.6 — 51.8)
<i>A. africanus somaliensis</i>	1	21.5	1	67.2	1	47.4

The authors had at their disposal a few measurements of postcranial skeleton (see Table 3). These data, though not too numerous, indicate that there are no important differences among individual races of both species<sup>2</sup>, nor are there any considerable differences between the species themselves.

#### 4. *Asinus hemionus*: the Onagers

When discussing wild asses of the species *hemionus*, it is convenient to recognise three size-groups, which form a *de facto* size cline in the Southwest — Northeast direction.

The smallest form of the species is the most Southwesterly form, the subspecies *hemippus*, or Syrian wild ass, which reaches a shoulder height of 1,000 mm. (39.37 ins.) as observed by ANTONIUS (1928, p. 21) on a living male. The same author gives a shoulder height of 970 mm. for a mounted skeleton of a female (the actual height of the specimen when alive would have been somewhat greater, about 1,000 to 1,020 mm.).

The medium-sized group of *Asinus hemionus* represents the type most commonly exhibited in captivity under the name „Onagers“ (see below): the Indo-Iranian and Transcaspian forms. All of these wild asses reach approximately the same size, being rather close to one another in other characters also. In an earlier paper (MAZÁK, 1963, Table 1) the shoulder heights of five living adult specimens of the Transcaspian wild ass or Kulan from the Prague zoo were given as follows: males 1,080 mm. (old adult) and 1,100 mm.; females 1,175 mm., 1,160 mm. and 1,150 mm. Another male of the

<sup>2</sup> On the contrary there is a certain difference between the African and Asiatic wild asses in the ratio Metacarpal Breadth to Length, indicating that the Asiatic forms have longer, more slender metapodials. This was, however, already shown by ANTONIUS (1922) and QUINN (1957). It is not a clear-cut difference; rather, there is a certain gradation from *kiang* through *kbur* and *somaliensis* to *africanus*.

Transcaspian wild ass which came to Prague from the Badkhyz Reserve stands 1,110 mm. at the shoulder (43.75 ins.). One of the authors (C. P. G.) was kindly informed by Herr TRÜMLER that the female Transcaspian wild ass „Kitty“, which died in Munich zoo in 1963, stood 1,270 mm. at the shoulder, and that the male „Kalif“, still living, was of approximately the same height.

As for the Persian (Iranian) wild ass, SCHWARZ (1929, p. 87) gives for a living female a shoulder height of 1,200 mm. (47<sup>1</sup>/<sub>4</sub> ins.). HARPER (1945) quotes HABLIZL's data, on which the name *Equus onager* Boddaert, 1785, was based, for a male and female wild ass from the stables of the Shah of Qazvin (and therefore probably from Persia), giving the shoulder height of the male as 50 ins. (1,269 mm.) and of the female as 44 ins. (1,127 mm.). These two specimens seem therefore to have been near the upper and lower extremes of the range of variation in the medium-sized races.

The Indian wild ass or Ghor-khar reaches about the same shoulder height as the Persian onager: males 1,168 mm. (3 ft. 10 ins.) (LYDEKKER, 1905 [i]; a specimen mistakenly attributed to the Persian race), 1,193 mm. (47 ins.) (JERDON, 1874, pp. 236–237); female 1,168 mm (46 ins.) (BLANFORD, 1891, p. 470).

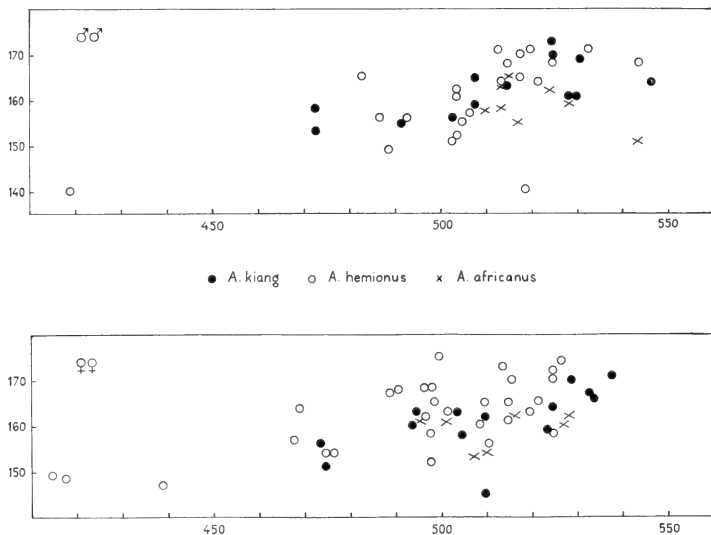


Fig. 6. Skull measurements of Afrikan and Asiatic Wild Asses. Ordinate — toothrow length; Abscissa — greatest length

There is no doubt that the biggest forms of the species are the wild asses of Mongolia and Siberia, to which the name Dziggetai is applied. PALLAS (1781, quoted by HARPER, 1945, p. 354) gives for a dziggetai the shoulder height of 3 ft. 10 ins. (1,168 mm.). It is quite evident, however, that Dziggetais can be much bigger. CARRUTHERS (1916) says that wild asses in West Mongolia stand 50 to 53 ins. at the shoulder (1,269 to 1,379 mm.). BANNIKOV (1954, p. 159) writes that the maximum shoulder height in the Mongolian Dziggetai is 1,300 mm. (51 ins.). Some years ago (1951–1953) there was a stallion of the Dziggetai in Prague zoo which came most probably from West Mongolia. This specimen was remarkably bigger than any Transcaspian (Turkmenian) wild asses reared in the zoo now. Unfortunately no exact measurements of this animal are available.

According to the material which is at the disposal of the authors of this paper, it seems that, as far as body size and skull measurements are concerned, there is no



difference between dziggetais from South Siberia and northern Mongolia and those from the more-southerly parts of Mongolia, i. e. Gobi dziggetais.

As already stated, the Syrian wild ass is characterised by very small size. Nevertheless, the size difference between this and the other forms of the species *hemionus* is not as great as usually believed: compare, for example, the shoulder height of 1,000 mm. in ANTONIUS's male *hemippus* with 1,080 mm. in the male Transcaspian kulan from the Prague zoo.

In the literature (e. g. SOKOLOV, 1959, HEPTNER et al., 1961, LANGKAVEL, 1897) there are, of course, numerous other body measurements, but in most of their data there is no indication as to how the measurements were taken. ALLEN (1940, p. 1282) for example gives measurements of three Gobi dziggetais in which the shoulder height varies from 1,333 to 1,372 mm. It is difficult, however, to compare ALLEN's data with the above mentioned ones, for they were taken on dead animals and so cannot express the shoulder height of a living animal when it stands.

Before proceeding to a sub-specific analysis for the available data, it will be useful to examine the question of vernacular names for animals of this species. A number of

names — Onager, Kulan, Ghor-khar etc. — are used to refer to one or another subspecies, without however inquiring as to what linguistic areas of the world employ what name. The name Kulan, for example, is used commonly to indicate the Mongolian races of the wild ass; but it appears that Kulan is a Kirghiz and Turkoman name, and thus applicable to the Transcaspian race, while the Mongols refer to their local form as Dziggetai. In Kutch the Indian wild ass is called Khur; while the Persian-derived term (BLANFORD, 1891, p. 470) is Ghor-khar, which will therefore be used to refer to the Persian race in Iran, and the Indian race in Pakistan. The Syrian wild ass, according to TRUMLER (1961) is locally known as Achdari.

There is a general impression, because of the manner in which local common names are used as the popular-scientific terms for different races, that Onager is a Persian word for wild ass. This is mistaken; it is a classical Greek word, *ὄναγρος*, a contraction of *ὄνος ἄγριος*, literally "Wild Ass". In Latin this became *Onagrus* or *Onager*, according to the common rules for Latinisation of Greek spellings, and was used to refer to the wild ass with which the Romans and Greeks were most familiar, namely the North African wild ass; it also had the meaning of a military engine for discharging large stones — perhaps from the kick of the machine. The Asiatic wild ass was referred to as *ἡμιονος* and mentioned as living in Anatolia by HOMER and in Persia by ARISTOTLE. (The literal meaning of this word is „Demi-Ass“, and it primarily signified a mule). The Vulgate refers to Syrian wild asses as *Onagri*, but it is not clear that the Greeks or Romans used the term for anything but African wild asses.

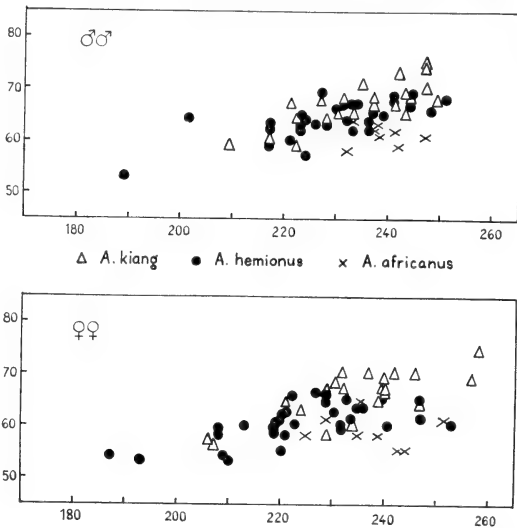


Fig. 7. Skull measurements of African and Asiatic Wild Asses. Ordinate — incisor breadth; Abscissa — palatal length

#### 4.1. The large sized subspecies of *Asinus hemionus*

All the wild asses of Mongolia are currently classified as a single subspecies, usually given as *Equus hemionus hemionus*. There is however good evidence to suppose that there are two subspecies living in Mongolia, one in the Gobi desert (or rather semi-desert), the other in the more fertile, less arid areas in the shadow of the mountains from Lake Balkash to beyond Lake Baikal.

The only publication of recent years to suggest that two subspecies inhabit Mongolia is HARPER (1940), who however thought of them as being eastern and western rather than northern and southern. ALLEN (1940) mentions that LYDEKKER (1905 [ii]) had described a race *Equus onager castaneus* and Matschie another as *Asinus hemionus luteus*, and ascribed their description to a familiarity with the animals in one season only: summer for *castaneus*, winter for *luteus*. However, examination of the original descriptions shows that both the authors mentioned — particularly LYDEKKER — were perfectly familiar with the changes in colour involved in the change of coat.

The differences between what may be called the North- and South Mongolian dziggetai are at once apparent from examination of LYDEKKER's plates, 1905 (i) pl. 27

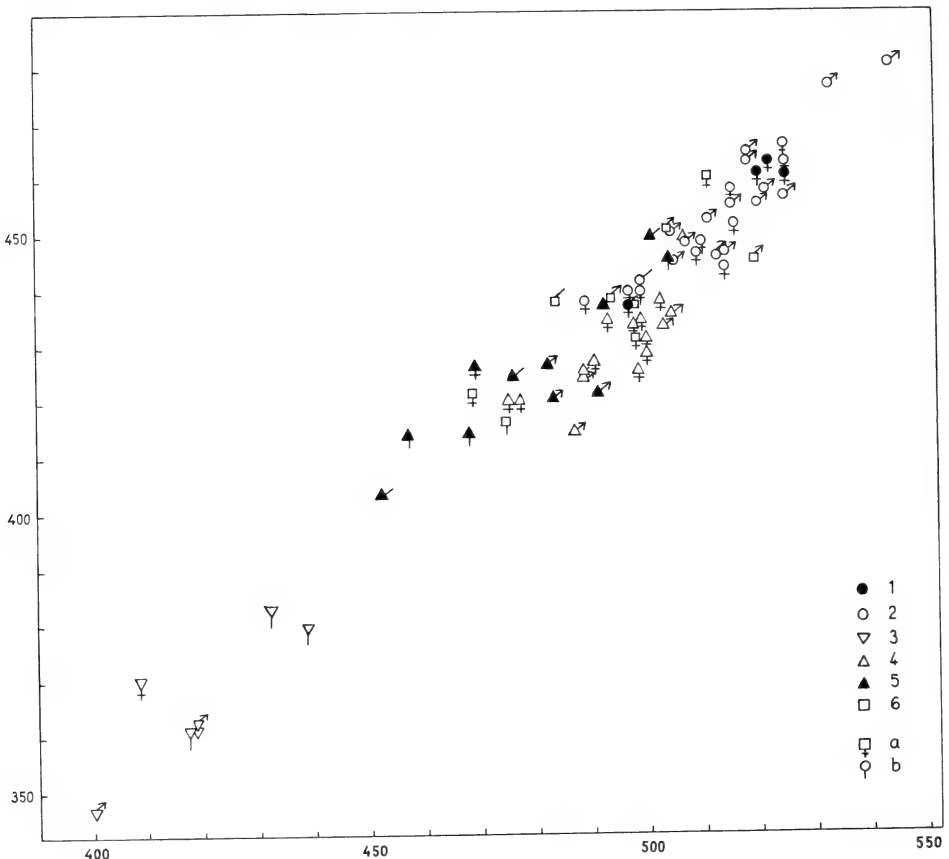


Fig. 8. Skull measurements of *Asinus hemionus*. Ordinate — basal length; Abscissa — greatest length. 1 = *A. hemionus hemionus*, 2 = *A. hemionus luteus*, 3 = *A. hemionus hemippus*, 4 = *A. hemionus kulan* ssp. n., 5 = *A. hemionus onager*, 6 = *A. hemionus kbur*, a = Wild shot specimens, b = Zoo specimens

and 1905 (ii) pl. 18. These plates are labelled respectively *Equus hemionus* and *Equus onager castaneus*; according as to whether one felt the one or the other to represent the true *Equus hemionus* of PALLAS, so one would give a new name to the remaining one. LYDEKKER considered that his 1905 (i) plate was PALLAS's form, so described his 1905 (ii) plate as depicting the new form. It will be shown below that this interpretation was in error; but the differences between the animals depicted in the two plates are at once obvious. The Gobi, or South Mongolian form (1905 [i] pl. 27) has an intergrading pattern, a very pale buff on the upper side passing insensibly into the distinctly buff-toned colouration of the underside. As mentioned by LYDEKKER, this is true desert colouration. On the other hand the North Mongolian form (1905 [ii] pl. 18) shows a strongly disruptive colouration,

with the white of underside and buttocks clearly demarcated from the chestnut coloured upper side. Unfortunately neither of the specimens (living specimens brought back by a HAGENBECK expedition) on which the plates were founded had any closer locality than Kobdo, obviously a collecting centre rather than an actual locality of capture. It may be noted that a little later MATSCHIE (1911, p. 24), disagreeing with LYDEKKER's interpretation of PALLAS's *Equus hemionus*, rescribed the 1905 (i) pl. 27

type (here identified with the Gobi race) as *Asinus hemionus bedfordi*, as the animal was living on the estate of the Duke of Bedford.

Beyond the differences visible at a glance from the plates, further differences between the two Mongolian races may be mentioned. In the North Mongolian form there is a clear border on either side of the dorsal stripe; as in other races of *A. hemionus* which have a light-bordered dorsal stripe, this border becomes narrower with age and may even disappear (TRUMLER, pers. comm. to C. P. G.). On the other hand this border appears never to occur in the Gobi race, not even in young animals. The colour of the dorsal stripe varies in both from nearly black to pale chestnut brown, being lighter in young animals. Its width is usually about 55–70 mm. In no specimen examined by the present authors was a true shoulder-stripe observed, although in some specimens there is a little darker colouration on the shoulders which could hardly be called a „shoulder stripe“.

Of a great many skulls from the Gobi examined by the present authors, most have the orbit placed low on the skull profile. However, in the only five skulls of the North Mongolian race which are available, the orbit is relatively high-placed — as it is in all other *A. hemionus*. It would therefore appear that in several features the Gobi dziggetai is unique within the framework of *A. hemionus*: low-placed orbit, total lack of disruptive colouration, absence at all ages of any light colouration bordering

Table 4

Skull measurements of the type and paratype of *Asinus hemionus kulan* ssp. n.

	Type National Museum Prague no. 10699 male	Paratype Zool. Museum of the Zool. Institute of Acad. Sci. U. S. S. R. Leningrad no. 19046 female
Greatest length	489	490.5
Basal length	425	427.3
Palatal length	227	220.5
Diastema length	80	77
Length of tooth row	159	167.5
Diastema breadth	50	44
Incisor breadth	69	62
Palatal breadth	57	65
Orbital breadth	192	200.5
Occipital breadth	50	49
Opisthion to inion	59	61
Nasal length	202	197.5

the dorsal stripe. An approach to the desert type of colouration is seen in the Syrian and Trukmenian wild asses.

In spite of the absence of locality records in LYDEKKER's two crucial plates and descriptions, there are sufficient exact records of specimens agreeing with the respective types to show that we are here dealing with two geographically replacing subspecies — i. e. neither mere colour-phases nor a case of sympatric species. All the Gobi locality records are from the desertic areas of southern Mongolia, extending into the

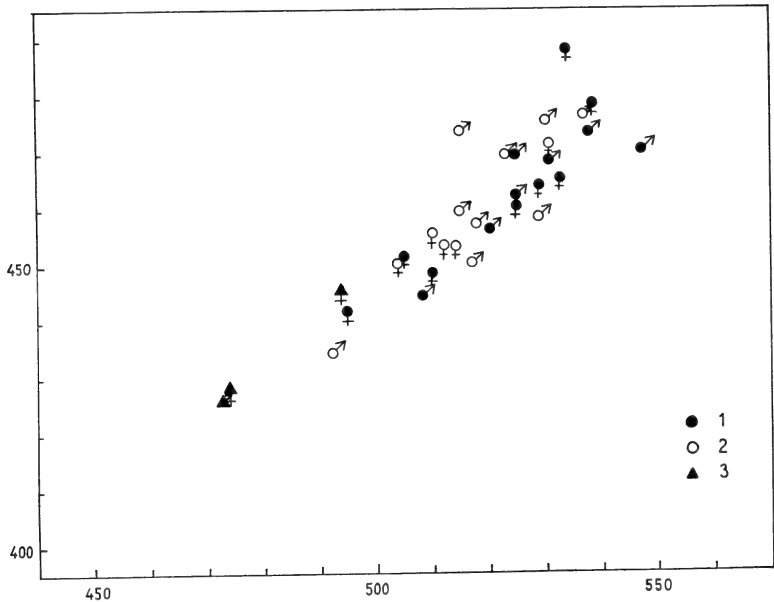


Fig. 9. Skull measurements of *Asinus kiang*. Ordinate — basal length; Abscissa — greatest length. 1 = *A. kiang holdereri*, 2 = *A. kiang kiang*, 3 = *A. kiang polyodon* — Only wild shot specimens

Chinese provinces of Sinkiang (Kichik-Ulan-Ussu) and Kansu (Surin-Gol); good descriptions of the external appearance are given by ANDREWS (1924) and MOTOHASHI (1931), the latter describing skins of all ages. The specimens from which these two writers made their descriptions have been examined by one of the present authors (C.P.G.) in the American Museum of Natural History, New York.

The records of the North Mongolian race, being fewer and more widely scattered, must be mentioned individually:

1. Abagaitui (eastern Transbaikalia): one mounted skin in Leningrad. (Two other mounted skins, also of this race, bear the label „Southwestern Siberia“).
2. Dauriya („Daourie“): one mounted skin in Leiden.
3. „Transbaikalia“: a mounted skin in Leiden, with skull.
4. „Dzungaria, near the Mongolian border“: a photograph taken by Professor BANNIKOV of a living animal, and kindly given to one of us (V.M.).
5. Ebi Nor: a juvenile skull in the British Museum, and a photograph of the same specimen, lying dead, in CARRUTHERS (1916).
6. Yandzhikhai, near Shi-Kho: a photograph in CARRUTHERS (1916).
7. Maiterek steppe, north of Zaisan Nor: a juvenile skin in Berlin, paratype of *Equus (Asinus) hemionus finschi* Matschie, 1911.
8. Northeast of Zaisan Nor: a skin in Berlin, holotype of *finschi*.

9. Ektag Mts., Dzungaria (250–300 km. southwest of Kobdo, i. e. about 45°35'N, 89°–90° E): NOACK (1902, p. 141) gives an exact description of a dziggetai „aus der Heimat der Wildperde“ which agrees excellently with the appearance of the North Mongolian race.

Other specimens almost certainly referable to this race are two female skulls in Leningrad labelled only „Dzungaria“, a juvenile skull (probably female) in Leningrad labelled „Desert Kirgisorum“, and a photograph in ANTONIUS (1932) of a zoobred animal whose parents were said to have come from the Irtysh lowlands, Semipalatinsk. Finally the type description of *Equus hemionus* Pallas, 1775, corresponds well with the appearance of this race, so that the type locality, Tarei Nor (Transbaikalia) can be safely added to the list of localities above.

It thus appears that the North Mongolian subspecies of *Asinus hemionus* is the nominate race, *A. h. hemionus*, with both *castaneus* Lydekker, 1905, and *finshi* Matschie, 1911, as synonyms. The race thus extends into the USSR at both ends of its distribution, as well as inhabiting northern Mongolia and part of Dzungaria (northernmost Sinkiang). All specimens examined are very similar: in summer the colour is darker and redder than any other race, with more contrast between light and dark areas than most others; while in Winter the coat is long, almost „shaggy“, with the red tones fading into a greyish colour towards the end of winter and in spring before moulting.

There is at present in the West Berlin zoo a wild ass stallion, caged with a female of the Turkmenian race, which is much larger than its mate and distinctly darker and redder in colour. This is the exact appearance of the nominate race; it would be interesting to know whether the specimen is really *A. h. hemionus* or an extreme specimen of the Turkmenian race. Both it and the female were reported to be from USSR territory; otherwise nothing is known of them.

For the Gobi race, two names are available: *bedfordi* and *luteus*, both of MATSCHIE, 1911. The first of these was based on LYDEKKER's (1905 [i]) plate of „*Equus hemionus*“ as explained above. Although showing the colour well, this specimen has no exact locality, and the fate of the animal's remains after death is unknown. The second name is based on two specimens of known locality (Surin-Gol) which are still in the Berlin Museum. Although they were shot on the 20th. and 23rd. of May respectively, during the spring moult, and the skins have therefore a rather nondescript appearance, the present authors have no hesitation in selecting the name *luteus* as valid name for the Gobi race in their capacity as First Revisers (following the suggestion of TRUMLER, pers. comm. to C.P.G.). It may be noted that SCHWARZ used the name *bedfordi*, but chose a type locality which is certainly incorrect and, in effect, used the name for the Turkmenian race. Although there are, as shown above, certain similarities between the Gobi and Turkmenian races, LYDEKKER's plate could not by any stretch of the imagination apply to the latter.

Therefore the Gobi dziggetai must stand under the name *Asinus hemionus luteus* (Matschie, 1911).

#### 4.2. The medium-sized subspecies of *Asinus hemionus*

The wild asses of the Indo-Iranian and Transcaspian territories represent the most difficult question in the taxonomy of the species. Not less than five different forms have been described from these parts of Asia. Currently, however, only one or two subspecies are usually recognised (cf. ELLERMAN & MORRISON-SCOTT, 1951, HALTENORTH & TRENSE, 1956; HEPTNER et al., 1961; MAZÁK, 1963, and others).

Some years ago, one of the present authors (MAZÁK, 1963) had accepted the one-

subspecies concept of the Indo-Iranian and Transcaspian wild ass populations. Nonetheless, a detailed study of the greater amount of material now available has shown that the problem is much more complicated.

As already stated above, all the wild asses of the territories in question are of about the same size, standing approximately 46–47 ins. at the shoulder. The detailed study of a series of skins (or living animals) and skulls from various localities has shown that three quite distinct groups may be distinguished according to their colouration, dark marking and skull structure: the first group includes the onagers of the Transcaspian semi-deserts, the second is formed of wild asses of the Iranian arid plateau, and the third consists of asses inhabiting (or having inhabited) the Thar semi-desert area, from the Rann of Kutch to the arid zone of north-west India and West Pakistan (Baluchistan).

With regard to the ground colouration, it can be stated that in all three above-mentioned groups it is rather light, representing a more or less expressed desert colouration; the material the present authors had at their disposal shows that this desert colouration is most advanced in the Transcaspian wild ass (Kulan); the other two races having a more disruptive pattern. The summer coat of the Kulan is very pale buff or sandy yellow, grading nearly insensibly into the white or slightly creamy colouration of the ventral area. On the contrary, the Iranian wild ass (Ghor-khar) shows more reddish shades in the ground colouration that might be determined as reddish buff or pinky-brownish-yellow. The colouration of the dorsal parts of the body grades into the whitish-buff or whitish pink-buff colouration of the underside; the transition of colours is, however, more conspicuous than in the Kulan. The extent of whitish areas seems to be somewhat larger than in the Kulan, in which the ground colouration reaches a little further down; however the Kulan has distinctly more white on the angles of the jaw.

There is a certain amount of variation in the above-mentioned features. For example, a young female Ghor-Khar in the Jardin des Plantes, Paris shows an insensible colour gradation in summer coat strongly reminiscent of a Transcaspian ass.

The wild ass of India and Baluchistan (Khur) is characterised by a somewhat darker colouration which presents distinct grey shades and varies from reddish yellow-grey to greyish fawn. The ventral area is white, sometimes with light greyish or cream tones. The transition of colours is the most abrupt of the three medium-sized forms, being very near to the disruptive pattern of *A. h. hemionus*. The extent of the white is rather great; the white wedges separating the ground colouration of the flanks from that of the thighs and shoulders are much broader than in the Iranian and Transcaspian forms; while the shape of the coloured area on the flanks is quite rectangular, instead of the more nearly square form seen in the other two medium-sized forms.

The longer winter coat of all three of these races is much darker in colour than the summer one, and in general it may be said that the colour differences are not so expressed as when the animals are in their bright and glossy summer hair, though the main distinctions are still observable. The colour of the winter coat varies from yellowish brown in Transcaspian kulans through reddish dark buff in Iranian Ghor-khars to the greyish pale chestnut of the Indian Khur. In all three the winter colour is much more disruptive in pattern than the summer one. The length of winter coat also varies: it is thickest in the Transcaspian, less thick but more curled in the Iranian, and hardly longer than the summer coat in the Indian.

The above mentioned colouration data are in full accordance with older descriptions of wild asses from the respective distribution areas (cf. the data summarised by HARPER, 1945, pp. 360 and 364, and the data given by Russian authors such as SOLOV, 1959, HEPTNER et al. 1961).

The dorsal stripe is rather broad in the three medium-sized forms; its width varies

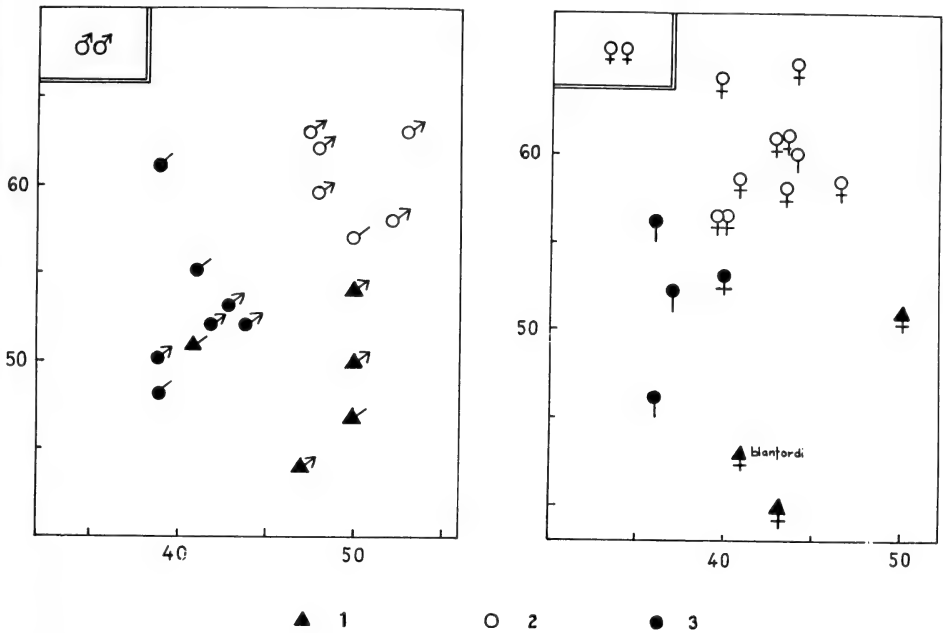


Fig. 10. Skull measurements of *Asinus hemionus*. Ordinate — palatal breadth; Abscissa — diastema breadth. 1 = *A. hemionus khur*, 2 = *A. hemionus kulan* ssp. n., 3 = *hemionus onager*

from about 60 mm. to about 90 mm., being usually broader in winter hair (70–90 mm.) than in summer (60–80 mm.). The colour of the dorsal stripe varies from very dark brownish black to pale chestnut, being often almost a light golden in the juvenile coat. In the Indian race the dorsal stripe does not extend down the tail to the tuft, unlike the Iranian and Transcaspians; instead it ends on the tail-root or sometimes continues indistinctly to fade out half-way down the tail. This character seems to be very typical, and there were no exceptions in the material studied by the present authors.

In all three forms there is a somewhat lighter colouration bordering the dorsal stripe on either side, recalling the white one commonly seen in *A. b. hemionus*. This „light border“ is commonly clearer and broader in juveniles, becoming narrower and more obfuscated in adults; in some adults it disappears altogether.

The shoulder-stripe is an irregular and rather rare phenomenon which can appear in any of the Asiatic wild asses (as well as the African). Records of its occurrence are discussed by MOHR, 1961, p. 172, and MAZÁK, 1963, p. 283. Nevertheless, the Transcaspians and Indo-Iranian types seem to have a shoulder-stripe more frequently than the other races. The authors must make it clear that they have in mind the true, sharply outlined shoulder-stripe (see Fig. 1) since practically all of the wild asses preserve a certain degree of darker colouration on the shoulder.

The literature shows a degree of uncertainty as far as the presence or absence of the blackish ring just above the hoofs is concerned. The material available to the present authors shows that the Transcaspians and Iranian animals always have a more or less distinct ring above the hoofs, while it could not be found in any Indian specimens. The skins at the American Museum of Natural History show that in *A. b. luteus* the development of the hoof-ring is a character of maturity; so it would seem that in this respect, as in some others (especially skull structure) the Indian race shows the phenomenon of neoteny.

In skull features, as in external characters, the Indian race is well separated from the other two, which show less conspicuous but equally constant differences. In the Indian race the upper profile of the skull is very characteristic, with a convex neurocranium and concave nasal root area, while the nasals themselves are raised in their free portion. The highest point on the skull, when placed in the horizontal toothrow plane, is situated on the crown, well behind the orbits, whereas in the Iranian and Transcaspien specimens the crown is flatter, the upper profile less sinuous, and the highest point is situated just behind the orbits, on the level of their posterior margins. The skull of the Indian wild ass thus preserves juvenile features.

Comparing the Transcaspien and Iranian wild asses, there is a good difference in the shape of the occiput, which is more elongated in the former. This character is quite typical and can be very well shown by the ratio of Occiput breadth to Distance from opisthion to inion (Fig. 11). In addition the orbit is rather low-placed in the Kulan, recalling (less markedly) the Gobi dziggetai, while in Iranian Ghor-khars it is placed relatively high as it is in the Indian Khur. Finally the skulls of Kulans average larger than those of the Ghor-khar.

All the above differences in colour and marking as well as in skull structure indicate quite clearly that the above described wild asses represent three distinct subspecies of *Asinus hemionus*.

Some twenty years ago Pocock (1947, p. 143) described two new forms of Asiatic wild asses from Persia and Baluchistan respectively: *Microhippus hemionus bahram* (type locality Yezd, Central Persia, 32°N, 55°E) and *Microhippus hemionus blandfordi* (type locality Sham Plains, 29°20'N, 69°40'E). When examining Pocock's type specimens the present authors found that the type and referred skins of *bahram* show all the typical features of other Iranian specimens, being perhaps somewhat darker in colouration than usual. The type specimen of *blandfordi* is, however, not entirely identical to any previously described forms. It is nearest to the skins from Kutch, showing the typical Indian race's distribution of colours, and a dorsal stripe which fails to reach to the tail tuft. Unfortunately, the legs are cut in this specimen and it is therefore not possible to see whether there is a hoof-ring or not. The most marked differences from the Indian wild ass are in the skull, which is low-crowned with a straight profile.

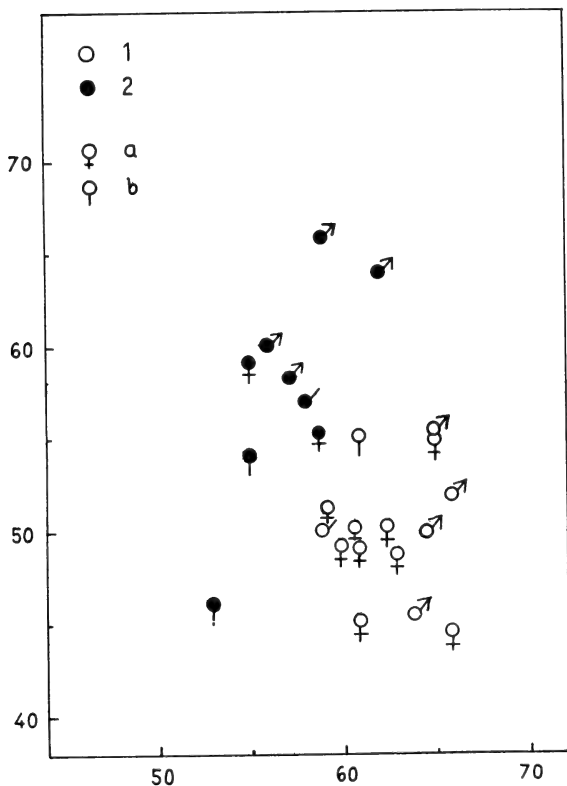


Fig. 11. Skull measurements of *Asinus hemionus*. Ordinate — occipital breadth; abscissa — opisthion to inion. 1 = *A. hemionus kulan* ssp. n., 2 = *A. hemionus onager*, a = Wild shot specimens, b = Zoo specimens



In a previous paper, one of the present authors (GROVES, 1963, pp. 335—336) suggested that *M. b. blanfordi* represents a hybrid between a kiang and the Indian wild ass. It is now known that the altitudes at which kiangs are found, and have always been found, are too great for them ever to have come into contact with herds of *A. hemionus*, at any rate in Baluchistan; and that the skull features of the BLANFORD specimen are not reminiscent of the kiang alone, but of the Iranian wild ass as well (at the time of writing his 1963 paper, GROVES had seen no wild-shot Iranian skulls, only the pathological zoo specimens in the Paris Museum). It is therefore here suggested that the type of *M. b. blanfordi* represents, not a hybrid but rather an intergrade, and it is pointed out that the Sham Plains are at the foot of the Iranian Plateau, where it extends into Pakistan, and that the edge of the plateau would doubtless form no great barrier to interbreeding. In order to fix the name, it is here proposed that the name *blanfordi* be placed in the synonymy of the Indian race, not the Iranian, as it is rather nearer to the Indian form.

In examining the question of nomenclature, it is found that there are five valid names given by various authors to wild asses in the medium-sized group: *Equus onager* Zimmermann, 1780, or *Equus onager* Boddaert, 1785 respectively; *Equus khur* Lesson, 1827; *Asinus hamar* H. Smith, 1841; and POCCOCK's two names discussed above (there are also certain names which can be placed as objective synonyms for one or the other of *onager* or *khur*).

HARPER (1940, pp. 198—199) concludes that the name *onager* should date from BODDAERT (1785) since „Zimmermann (1780:80) merely cites a polynomial from BRISSON“. HERSHKOVITZ (1948, p. 277) and currently LAY (1967) are, however, of the opinion that ZIMMERMANN's name can be used as a valid one. LAY (1.c.) writes: „... ZIMMERMANN ... cites BRISSON (1762:62) which is not binomial but modifies BRISSON's word order to fit his own consistently binomial scheme.“ The present authors checked the question of the name *onager* Zimmermann again and have studied the respective relevant literature. They found that ZIMMERMANN's name can really be interpreted as a binomial, though not quite explicitly. ZIMMERMANN (1780, p. 80) states: „*Der Esel. Asinus / Equus (Onager) auriculis longis, iuba brevi, pelle tuberculis parvis scabra. Brisson, Regn. Anim. p. 104, n. 5.*“ This quotation shows that the name could be interpreted as a binomial only if we accept as the generic name the word *Equus* and not *Asinus*, the latter being a part of the heading of the respective paragraph. Nonetheless, when accepting the word „*Equus*“ as the generic name, there is another problem: ZIMMERMANN's description is good enough for any form of both African and Asiatic Wild Asses and there is nothing which could make the question clearer, except the quotation of BRISSON's work. BRISSON (1762, p. 62) describing the wild ass, gives also no more detailed data, and it is true that ZIMMERMANN (1.c.) really only quotes BRISSON's words. Brisson gives, however, some references, the first of them being 6th edition of LINNAEUS's „*Systema Naturae*“ (1748, p. 11), which means that BRISSON refers to LINNAEUS's *Equus asinus*. Among other sources given by BRISSON, there is also RAY's (1693) „*Synopsis Methodica Animalium Quadrupedum et Serpentinum Generis*“, which is quoted also by LINNAEUS and is, in fact, his only source. RAY (1693, p. 63) writes: „*Hunc ab Asino domestico non alter differre existinasset, quam ut ferum & sylvestrem a cicuri & mansueto, ni Clarissimi Viri Petrus Bellonius in Observationibus & Leonh. Rauwolfus in Hodoeporico, qui eum viderunt, pro diversa specie habuissent. Quorum hic in Syria circum Halepum & Apamiam frequentes esse scribit, eorumque pelles robustas & durabiles, nec attritu faciles esse; exterius, prout ibi a coriariis, parantur, superficie tuberculis parvis scabra, Fragi fere ad instar; iisque uti Artifices ad ensium vaginas & cultrorum thecas. Chagrin vocant.*“ Now, it is obvious that RAY refers to asses living in Syria but again, it is not quite clear which form of ass he is writing about. All these facts show that there is a great deal

of uncertainty as far as ZIMMERMANN's name is concerned. It would seem that ZIMMERMANN's name, in fact, refers, via BRISSON, LINNAEUS and RAY, not to the Iranian wild ass, but to the Syrian. This interpretation, however, is very speculative; considering that ZIMMERMANN uses in his description a heading „*Der Esel. Asinus*“, applying thus a common German as well as Latin name, we can presume he meant the Ordinary ass.

On the contrary, there is no difficulty connected with the name by BODDAERT. BODDAERT's (1785) *Equus onager* was founded on the basis of PALLAS's work which, as shown below, refers quite clearly to the Persian (Iranian) wild asses.

All the above mentioned reasons lead the authors of this paper to the conclusion that, in the interests of nomenclatorial stability as well as fact-probability, ZIMMERMANN's name can not be used as a valid one and it is here looked upon as a *nomen nudum*. Then, the only available name is that of BODDAERT.

BODDAERT (1785, p. 160) used the name *Equus onager* on the basis of PALLAS's (1780) description of two living captives, male and female, from the stables of the Khan of Qasvin. HARPER (1940, pp. 198–199) restricted the type locality to the Mountains about Kasbin (= Qasvin). TRUMLER (1691, p. 118) however disagrees, stating that these mountains are not suitable country for wild asses; that the informants who gave this locality to the European inquirer (HABLIZL) were probably giving a positive answer only because of Persian standards of politeness; and that in the 1780's the rulers of Qasvin were politically rivals to other Persian rulers, but had trade links with the Turkoman peoples. He therefore suggests (Trumler, l.c.; and pers. comm. to C.P.G.) that the animals used as basis for the name *onager* are rather more likely to have come from Turkmenia than from Iran (Persia). There is, however, as shown on large-scale maps of Iran, an arm of the desert (i. e. good wild ass country) which extends into Qasvin province, approaching the city itself. The proximity of wild ass country would make it seem, *a priori*, that the specimens in question were, in fact, of the Persian race. Besides which the description given by HARPER (mainly from HABLIZL) agree rather better with the Iranian subspecies. This interpretation of the type locality is in agreement with that of LAY (1967) who visited Qasvin three times and says: „The city lies in flat basin, which is a northeastern extension of the Dasht-i-Kavir basin, about 13 Kilometers south of the Elburz mountain escarpment. The surrounding area is densely inhabited by man, and wild ass no longer occur in the

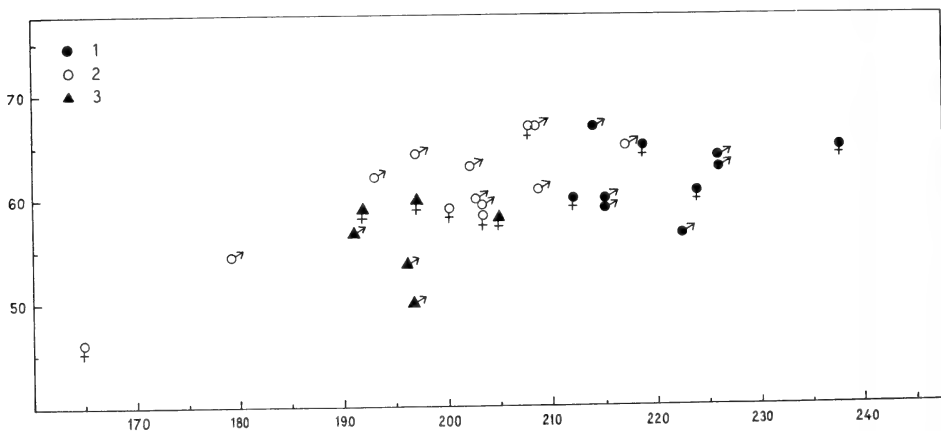


Fig. 12. Skull measurements of *Asinus kiang*. Ordinate — nasal breadth; Abscissa — nasal length. 1 = *A. kiang holdereri*, 2 = *A. kiang kiang*, 3 = *A. kiang polyodon* — Only wild shot specimens

vicinity, however, according to PALLAS (1780, 259–273) these animals doubtlessly did in the past. Their habits of taking refuge in the rougher higher country bordering basins is probably the basis of HABLIZL's observations of herds in the Qazvin mountain valleys. The physical structure of the Elburz system is such that 'valleys' — water courses would provide a more appropriate description — open directly onto the plain north of Qazvin. It is these erosions that wild ass likely inhabited though it is doubtful that they ever will again."

There is thus no doubt that the name *onager* should continue to be used for the Iranian wild ass.

As far as the name *hamar* is concerned, it is quite clear that HAMILTON SMITH's description refers equally to the Iranian race. The problem of this form was discussed extensively by HARPER (1940, pp. 199–200) and MAZÁK (1963, pp. 289–291), the former restricting the locality to the northern part of the province of Fars, „between Yezdikhast and Shulgastan“.

LESSON's name *khur* is always taken to refer to the Indian wild ass, and this is probably correct. He says it is „nomée KHUR par les Persans“, and „son pelage est d'un gris cendre au dessus, passant au gris sale en dessous“, both of which statements at once indicate the Indian race. No locality is given beyond „les deserts de l'Asie du nord“<sup>3</sup>; and curiously DUVAUCEL's specimens from Industan are mentioned not under *Equus khur* but *E. hemionus*.

Although there are thus some synonyms for both Iranian and Indian races, there is no name available for the Transcaspian form, though this is by now well known to mammalogists and is usually referred to under the name *onager* (though HARPER, 1945, referred to all wild asses from Russian Central Asia as *Asinus hemionus finschi*). Since the present authors have found that the Transcaspian wild ass represents a distinct subspecies, it is necessary to give it a name.

*Asinus hemionus kulan* subsp. nov. Transcaspian wild ass or Kulan

*Type locality*: Badkhyz Reserve, Turkmenia, USSR (ca. 35°50'N, 61°40'E).

*Type specimen*: Adult male, mounted skin, and skull; died in Prague zoo on January 28th., 1962. National Museum in Praha (Prague); Nos. 10698 (skin) and 10699 (skull). Purchased from Prague zoo.

*Paratype*: Adult female, skin and skull; Turkmenia, valley of the Er-Oilak-Duz Lake, Serakhsk-Kushka distr., 26. X. 1935; coll. ROZANOV; Zoological Museum of the Zoological Institute of Academy of Sciences of USSR in Leningrad, no. 19046. External measurements: head & body (over curves) 2,270 mm.; tail 410 mm.; ear 185 (205) mm.; hind foot 470 mm.

*Derivation of name*: „Kulan“ is a vernacular name of Kazakh and Turkoman origin commonly used by Russian zoologists for the Transcaspian wild ass.

*Specimens examined*: 17 skulls (6 male, 11 female), 6 skins, 19 living specimens. Skins and skulls are preserved in following institutions: Zoological Museum, Moscow; Zoological Museum, Leningrad; National Museum, Prague; Zoologische Staatssammlung, Munich.

*Skull measurements*: See tables 1 and 4.

*Description*: *Asinus hemionus kulan* is of medium size, shoulder height being from 1,080 mm. to 1270 mm. In the type specimen, when alive, the height was about 1,120 mm. (3 ft., 8 ins.).

<sup>3</sup> We presume that „nun“ (as it is printed in italics) is an attempt to write the English word „noon“ without knowing that „noon“ does not have the same meaning of South that „midi“ has.

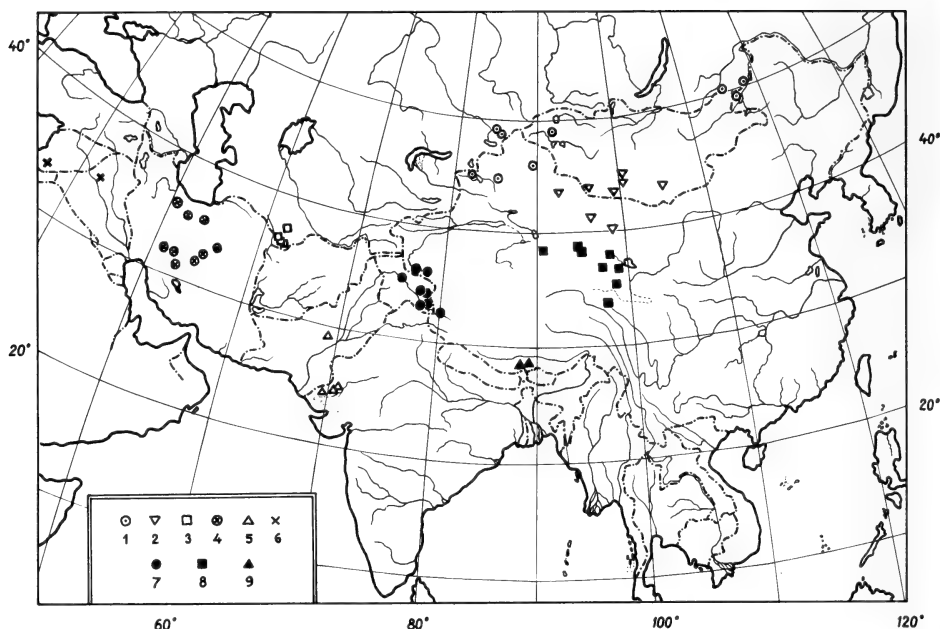


Fig. 13. Distribution of individual subspecies of *Asinus hemionus* and *Asinus kiang*. 1 = *A. hemionus hemionus*, 2 = *A. hemionus luteus*, 3 = *A. hemionus kulan* ssp. n., 4 = *A. hemionus onager*, 5 = *A. hemionus khur*, 6 = *A. hemionus hemippus*, 7 = *A. kiang kiang*, 8 = *A. kiang holdereri*, 9 = *A. kiang polyodon* — Only precisely known localities are marked on the map

The type specimen is in winter hair which is about 25 mm. in length. The general character of colouration is rather disruptive. Upper parts of body yellowish brown, the colour being most intensive on the flanks. Ventral body nearly white, with a light cream shade. Mane, tail tuft and dorsal stripe are deep chestnut brown and latter runs from caudal part of mane up to the very tail tuft, being in lumbosacral region about 80 mm. broad. Above the hoofs is a distinct, narrow blackish ring. No shoulder stripe is present, in type specimen.

Summer colour of this race is much paler, being pale buff or pale sandy yellow and lacking the sharp contrast between light and dark areas seen in winter coat. The ground colouration grades nearly insensibly into the white or light creamy-white colouration of the underparts.

For the general distribution of colours, see figs. 1 and 2.

The skull of *A. b. kulan* is characterised by the elongate occipital region (see fig. 11) and relatively low-placed orbit. The highest point of the skull is situated just behind the orbits on level of their aboral edge.

*Distribution:* All specimens examined came from the southern parts of Turkmenia (Badkhyz reserve, Er-Oylak-Duz, Kasha Ganga). The older literature (ANTONIUS, 1932, SOKOLOV, 1959, and others) and some photos which the present authors had at their disposal indicate, however, that this race inhabits (or inhabited) all the desartic area of Turkmenia and former Bokhara and apparently also the northwesternmost parts of Afghanistan where it is separated from the Iranian onagers by the westernmost chains of the Hindu Kush. Along the Irano-Turkmenian border undoubtedly there is intergradation, as the Elburz range in that area is low and would act as a poor barrier to gene-flow. LYDEKKER's (1904 [ii]) plate 19, of an animal from Meshed (p. 589), is recognisably of the present race, though referred to as *Equus onager indicus*.

The most important references for the new race are as follows: ANTONIUS, 1932; HEPTNER et al., 1961; MAZÁK, 1963; SOKOLOV, 1959.

#### 4.3. The small sized subspecies of *Asinus hemionus*

The small sized group of *A. hemionus* includes only one race, the well-known Syrian wild ass or Achdari, *A. b. hemippus* I. Geoffroy, 1855, of which the mounted skeleton of the type specimen is on public exhibition in the Galerie d'Anatomie Comparée in Paris. It cannot possibly be confused with any other race, being relatively well separate by its small size alone: the largest known skull, in Harvard, measures 439 mm. in greatest length, while the smallest wild-shot skull of any other race is 468 mm. long (*A. b. kbur*, in British Museum).

In colour this race somewhat resembles *A. b. luteus*, having an intergrading desert colouration which is more extreme in summer. RAWLINSON (1862, quoted by KEIMER, 1949) gives the colour of this race as grey-white in winter to bright bay, approaching pink, in summer. The winter coat, to judge from a mounted skin in Paris, is little longer than the summer coat: it is a light reddish colour, the summer skin in London being more tawny-olive, i. e. not as bright as described by RAWLINSON; but since the skin is stiff and untanned there may well have been some deterioration. Characteristic of this race, as seen by the Paris skin, the two London skins (one is that of a foal) and the pictures published by ANTONIUS (1928), is that the dark areas on the flanks extend further down than in any other race, so that the light (but not white) ventral colour is almost restricted to the belly itself.

It appears possible — from very few skulls — that in this race alone among the races of *A. hemionus* the females may show a larger size than the males. The only wild-shot male skull seen by either of the present authors measures 419 mm. in greatest length, while two wild-shot females measure 418 and 439 mm.; two males from Schönbrunn zoo, Vienna, measure 400 and 419 mm., while three females from captivity (two from Schönbrunn, and one, the type, from Paris) measure 409, 415 and 432 mm. In both wild and captive cases, therefore, the females average larger than the males.

This race is thought to be extinct. Though persistent reports of its continued existence cannot entirely be discounted, there has been no proof of living specimens since 1927 (TALBOT, 1960). The listing of a pair in the Wellington zoo, New Zealand, in the first volume of the International Zoo Yearbook would seem to be an error.

The distribution of this subspecies is said to extend from Palestine to the Zagros range, Iran (the traditionally defined border between this race and the Iranian onager); but actually locality records are very few. It is definitely known from Damascus (type locality of *Equus hemionus* var. *syriacus* Milne-Edwards, 1869) and other parts of Syria, Assyria (RAWLINSON), and Mesopotamia (British Museum skin).

#### 4.4. List of subspecies of *Asinus hemionus* (Pallas, 1775)

The six subspecies of *Asinus hemionus* may be characterised as follows:

1. *Asinus hemionus hemionus* (Pallas, 1775). PALLAS's or North Mongolian dziggetai  
1775: *Equus hemionus* Pallas, Nov. Comm. Ac. Sci. Petrop. 19, p. 397. Tarei Nor, Transbaikalia (50°N, 115°E).  
1904: *Equus onager castaneus* Lydekker, Novit. Zool. 11, p. 590. Supposedly from Kirghis Nor, Kobdo, Mongolia.

1911: *Equus (Asinus) hemionus finschi* Matschie, in FUTTERER: *Durch Asien*, 3, Zool. Nachtrag, p. 24. Northeast of Zaisan Nor.

*Distribution*: Southwestern Siberia, valley of Lake Balkash, valley of Lake Zaisan, Dzungaria, more westerly parts of Mongolia, northern Mongolia, Transbaikalia and (apparently) northwesternmost parts of Manchuria.

*Localities*: Transbaikalia (includes Abagaitui and Tarei Nor), Dauriya, Kobdo (?), Dzungaria, Ebi Nor, Zaisan Nor and Maiterek steppe, southwestern Siberia (includes Irtysh lowlands in the Semipalatinsk area).

*Description*: a large race of rather dark yellow-brown colouration of typical disruptive character especially in winter; dorsal stripe bordered on either side with white (disappearing with age); orbit placed high.

#### 2. *Asinus hemionus luteus* (Matschie, 1911). Gobi dziggetai

1911: *Equus (Asinus) hemionus luteus* Matschie, in FUTTERER: *Durch Asien*, 3, Zool. Nachtrag, p. 24. Surin Gol, Kansu, China.

1911: *Equus (Asinus) hemionus bedfordi* Matschie, loc. cit., p. 23. Supposedly from Kobdo, Mongolia.

*Distribution*: Desert areas of southern Mongolia (Gobi) and parts of the Chinese provinces of Sinkiang and Kansu.

*Localities*: Tsagan Nor, Gobi Altai, Loh, Artsa Bogdo, Ikhe Bogdo, Kichik-Ulan-Ussu, Surin-Gol.

*Description*: a large race of about the same size as the nominate race; colour pale sandy of an advanced desert character, grading into the lighter colour below; no light border to dorsal stripe; orbit tends to be low-placed on skull.

#### 3. *Asinus hemionus onager* (Boddaert, 1785). Iranian (Persian) wild ass; Ghor-khar

1780: *Equus onager* Zimmermann, *Geographische Geschichte d. Menschen u. d. vierfüßigen Thiere*, Bd. 2, p. 80, *nomen nudum*.

1785: *Equus onager* Boddaert, *Elenchus Animalum*, 1, p. 160. "Mountains about Kasbin": more likely the desert south of Kasbin (Qasvin).

1841: *Asinus hamar* H. Smith, *Jardine's Naturalist's Libr.*, Mamm., 31, p. 351. Persia, Province of Fars, between Yazd-i-khvast and Shurjestan (Shulgastan).

1879: *Asinus dzigguetai* Wood, *Natural History*, London, p. 138. Persia.

1947: *Microhippus hemionus bahram* Pocock, *J. Bombay N. H. Soc.*, 47, p. 143. Yezd, central Persia.

*Distribution*: plateau of Iran, on west up to Zagros range, on northeast to western Afghanistan south of Siah Koh range, on southeast probably into Pakistan.

*Localities*: Abaguh, Siah Parde near Teheran, Siah Kuh (west of Teheran), Yezd, Chabeiky, Marvast, Dasht-i-Kavir, environs of Semnan, Chah Ali Khan (Damghan Prov.).

*Description*: a medium sized race of rather pale yellow-brown colouration with light reddish or pink shades; blackish hoof-rings present; dorsal stripe extends to tail-tuft; highest point of skull placed just behind orbits; occipital region of skull short; orbit placed high.

#### 4. *Asinus hemionus kulan* ssp. nov. Transcaspian wild ass; Kulan

*Distribution*: Transcaspia (includes Turkmenia and former Bokhara) and apparently the northwesternmost parts of Afghanistan (north of Siah Koh range). Introduced also on Barsa Kelmes I., Aral Sea.

*Localities:* Badkhyz Reserve, Er-Oylak-Duz and Kasha Ganga (both in Serakhsk-Kushka district), Merw, Meshed.

*Description:* A medium-sized race of pale sandy-yellow colour, darker in winter; summer coat shows typical desert-type intergrading of colours; blackish hoof-rings present; dorsal stripe extends to tail-tuft; highest point of skull placed just behind orbits; occipital region strongly elongated; orbit rather low-placed.

#### 5. *Asinus hemionus khur* (Lesson, 1827). Indian wild ass; Khur

1827: *Equus khur* Lesson, Manuel de Mammalogie, p. 347. Little Rann of Kutch, India.

1862: *Asinus indicus* Sclater, P.Z.S. London, p. 163. *nom. nud.*

1869: *Equus indicus* George, Ann. Sci. Nat. Zool. 12, p. 35.

1947: *Microhippus hemionus blanfordi* Pocock, J. Bombay N. H. Soc., 47, p. 144. Sham Plains, Baluchistan. (Actually an intergrade with *A. h. onager*).

*Distribution:* the Rann of Kutch and parts of the desert zone of northwest India and West Pakistan.

*Localities:* the Rann of Kutch; Thar Parkur, Sind; Sham plains, Baluchistan (intergrade with *A. h. onager*).

*Description:* A medium-sized race of greyish-fawn or reddish yellow-grey colour, winter hair darker and very little longer than summer; colour of underside extends rather high on flanks; no hoof-rings at any time in life; dorsal stripe ends at base of tail or halfway down it; highest point of skull placed far behind orbits, due to rounded crown; orbit high-placed; profile sinuous, with raised nasal ends.

#### 6. *Asinus hemionus hemippus* (I. Geoffroy, 1855). Syrian wild ass or Achdari

1855: *Equus hemippus* I. Geoffroy, C. R. Acad. Sci. Paris, 41, p. 1214. Syria.

1869: *Equus hemionus var. syriacus* Milne-Edwards, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, 5, Bull., p. 40, pl. 4. Damascus, Syria.

*Distribution:* Desert parts of Syria and Iraq. Extinct (?).

*Localities:* Damascus, Aleppo, „Mesopotamia.“

*Description:* Small race with intergrading desert colouration which is light tawny-olive in summer and reddish pale sandy-yellow in winter; white colour of underside is restricted to belly; dorsal stripe runs to tail tuft; hoof-rings present; skull small, with high crown, concave profile with raised nasal ends, and high-placed orbit.

### 5. *Asinus kiang*: the Kiangs or Tibetan wild asses

The species *Asinus kiang* is represented by somewhat larger and more robust forms which inhabit the high plateau of Tibet.

Kiangs are characterised by their much darker ground colouration than in the species *Asinus hemionus*. Behind the shoulders there is a very typical wedge of white colour which reaches very high in the dorsal direction; ventrally, this wedge broadens out in a caudal direction, so that the antero-ventral corner of the patch of colour on the flanks is cut away and rounded, instead of presenting an angular appearance as in *A. hemionus*. The white of the undersides is very extensive on the neck, where it almost reaches to the mane. On the buttocks the white is restricted to the posterior surfaces, and infused with the reddish of the body colour, whereas it is normally rather sharply marked off in *A. hemionus*.

All kiangs show a very distinctive disruptive type of colouration. The winter coat is much longer than the summer coat and is somewhat wavy; the summer coat is in all

forms a striking reddish colour, and the winter coat is darker and browner. The mane and tail are black or very deep blackish brown; the tail possesses long hairs on the lateral surfaces almost to the root, and the mane also is longer than in *A. hemionus*. The dorsal stripe runs from the aboral end of the mane up to the tail-tuft. In some specimens there is a more or less distinct shoulder-stripe, the outlines of which may not be very sharp (cf. MAZÁK, 1963, figs. 1–4). The dorsal stripe is somewhat narrower than in the species *A. hemionus*, averaging from 35 to 65 mm. in summer coat and 40–75 mm. in Winter. Above the hoofs there is always a distinct blackish ring.

In body build, the kiang shows certain distinct differences from the Onagers, which were first pointed out by ANTONIUS (1932). The rump in the kiang is narrow, steeply-descending, as in the African wild ass and domestic donkeys. In *A. hemionus* the rump is broader, more rounded, and more horse-like; in *A. h. hemippus* there is, however, a certain contrast with other subspecies in the rather narrower rump which is however more horizontal than in *A. kiang* (ANTONIUS, *ibid.*).

As for the size kiangs can reach, there are only a few exact data. A male living currently in the Prague zoo, which came from the Kukurong region of China stands, at 7 years of age, 1,390 mm. (54.75 ins.) at the shoulder. PRZEWALSKY (1875, ed. 1946, p. 237) gives the shoulder height for a kiang from Eastern Tibet as 1,410 mm. (55½ ins.). According to the skull dimensions it would seem probable that kiangs from the western parts of the distribution area (Ladakh, western Tibet) are just a little smaller than eastern kiangs, while specimens from southern Tibet would be considerably smaller; the latter expectation is borne out as HODGSON (1847) gives the heights of a male and female from the type locality of his *Asinus polyodon* as 3 ft. 9 ins. and 3 ft. 5 ins. respectively (1,137 and 1,040 mm.). These rather surprisingly small sizes bear out the impression from subjective observation that the kiang is a large-headed animal.

A detailed study of all available material shows that there are three quite well-distinguishable subspecies of *Asinus kiang*. The problem of these subspecies is discussed below.

### 5. 1. A note on *Hemionus kiang nepalensis* Trumler, 1959

The well-known study by TRUMLER (1959) on the kiang was the first in recent years to seriously raise the question of whether or not the kiang should be regarded as a distinct species, by demonstrating the probable existence of geographic variation within the Tibetan region. That his resuscitation of MATSCHIE's subspecies *holdereri* is valid is shown below; also that there is another subspecies — *A. k. polyodon* Hodgson, 1847 — not recognised by TRUMLER. The question must be settled, however, of the validity of the race *Hemionus kiang nepalensis* described for the first time in TRUMLER's paper.

TRUMLER (p. 20) says of the four skulls which, together with two skins, formed the paradigm of his race,

„Diese Schädel wirkten im ersten Anblick wie Pferdeschädel; sie sind sehr schlank und langgestreckt, und wären nicht die beiden Felle gewesen und ein weiteres Beweisstück, auf das ich weiter unten zu sprechen kommen werde, so hätte ich sehr daran gezweifelt, ob ich es tatsächlich mit Kiangs zu tun hatte“.

The „weiteres Beweisstück“ refers to records of a living specimen of a Nepal kiang which lived in the London zoo, and the skull of its offspring with an East Tibetan kiang in the Vienna Museum (this skull could not be found when one of the authors [C. P. G.] was in Vienna).

TRUMLER's four specimens are as follows:

1. B. M. no. 58. 6. 24. 119. Holotype, skin and skull. HODGSON collection; “Sikkhim”.
2. B. M. no. 58. 6. 24. 150. Skull only; also from Hodgson collection.



3. B. M. no. 91. 10. 7. 176. Skin and skull. Collected by MANDELLI in Sikkhim, presented to the museum by BLANFORD. The skull lacks its hinder portion.
4. B. M. no. 48. 6. 11. 18. Earlier catalogued as 976 c. HODGSON collection; skull only (juvenile). Said to be from Nepal.

A fifth skull, in Paris, was referred to this race, but the locality is given as only "Central Asia". Examination of the four British Museum specimens reveals some very surprising discrepancies:

First, the skull and skin of the holotype are most certainly not from the same animal. The skull is perfectly adult; the skin is that of a foal, as shown by its very small size and the nature of its coat. In this connection it is interesting to note that LYDEKKER (1916, p. 10) catalogues under this number "Skull and skin, immature".

Secondly, the difference in size between specimens (1) and (2) above is most remarkable; TRUMLER also comments on it. The second is 46 mm. smaller in its greatest length than the first; the greatest length difference in other kiangs is found in females of the east Tibetan race, where the largest skull is 43 mm. longer than the smallest; in other samples the difference is less. The statistical probability of finding two specimens in a sample of two at the extreme ends of the potential range of variability must be very slight; yet this appears to be the case in the Nepal kiang skulls, as the two mentioned are the only two complete, adult skulls of recorded locality.

Thirdly, specimen (4) on the list is in series with skulls no. 48. 6. 11. 16 and 48. 6. 11. 17 which are labelled as co-types of *Asinus polyodon* Hodgson, 1847. On these two skulls the original localities were written as "Nepal", but a later label says "probably Hundes". It seems logical that whatever information applies to them should apply also to 48. 6. 11. 18 (no. 4 on the list above); it merely happens, however, that the label "Nepal" had not been changed on the latter skull.

Fourthly, it must be stated that although the chief and most striking distinguishing feature of *nepalensis* is the rounded, horse-like occiput, the Mandelli skull (no. 3 on the list) lacks an occiput and the young skull (4) has a square occiput like other kiangs and indeed like all other asses; so that the description of the occiput given for *nepalensis* in effect applies to specimens (1) and (2). Nor are nos. (3) and (4) „sehr schlank und langgestreckt“, nor have the extremely forwardly-inclining incisors as said to characterise *nepalensis*.

From the facts the most logical conclusions are the following:

1. That the type specimen consists of a skin and skull which were wrongly associated, the skin being that of a young kiang and the skull that of a horse (a Tibetan pony); as TRUMLER himself noted, it was really only the skin which made him think it was a kiang (and the existence of other specimens said to be from Nepal and Sikkhim).
2. That skull (2) on the list, no. 58. 6. 24. 150, is also that of a horse. Such large size differences between individual specimens are the expected thing in domestic animals.
3. That specimen no. 91. 10. 7. 176 (no. 3 above) is actually a kiang. This is the only one not presented by HODGSON, and therefore the only one whose locality is known rather than presumed. The form of the skull is that of a good kiang, resembling in its measurements the co-types of *polyodon*.
4. That skull (4), no. 48. 6. 11. 18 is also a true kiang, from the same locality as nos. 48. 6. 11. 16-17, wherever that may be.

It may be noted that the skull of the holotype of *nepalensis* has one label on it bearing the number 58.6.24.118; this however has been crossed out and "119" substituted. On looking into the catalogues of the British Museum under the headings of the HODGSON specimens in question, we find the following: 58.6.24.118. *Poephagus grunniens*: crossed out, nothing else written in its place. 58.6.24.119. *Asinus* (original entry) *hemionus* (added in a different handwriting) *kiang* (in a third hand).

58.6.24.150. *Asinus* (original entry) *hemionus* (added in a different handwriting) *kiang* (in a third hand). All these three numbers fall in a long series presented by HODGSON, with the locality given in all cases as "Nepal".

48.6.11.16 – 48.6.11.18. "Nepal" crossed out; "Sikkhim" substituted.

79.11.21.182. "Nepal".

In another catalogue, the *Asinus hemionus* and *kiang* specimens are catalogued under their 976 numbers, as follows:

976a – 976c (= 48.6.11.16 – 48.6.11.18). *Nepal*, pres. by B. H. HODGSON Esq.

(976d – 976f: other skulls irrelevant to the present discussion).

976g – 976h (= 58.6.24.150 and 58.6.24.119). *Nepal*, B. H. HODGSON Esq. *Tanghan* (Tangtun?).

The word which seems to be "*Tangtun*" written after 976g and 976h in a different hand, may be a place name; but neither of the authors have found any such place on any map. Hence, it has occurred to the authors that the word is possibly "*Tanghan*". One of the authors (V. M.) took care to transcribe the word very exactly from the catalogue, and is sure, studying the formations of the individual letters in the handwriting, that it can be interpreted as "*Tangtun*" as easily as "*Tanghan*", the latter being a vernacular name used for the Tibetan pony (!) (cf. HODGSON 1847; see below).

With reference to localities one may ask, how trustworthy are the labellings of "Nepal". It will be remembered that later curators had changed this into "*Sikkhim*" in most cases, and further changed it to "*Hundes*" in two cases (48.6.11.16 and 48.6.11.17). Brian Houghton HODGSON (1800–1894) was the East India Company's resident in Katmandu, Nepal, from 1833 until 1843, when he was recalled, and in the next year moved to Darjeeling, in India on the borders of Sikkhim. During these years and afterwards he sent large consignments of specimens to the British Museum, collected from the bases of Katmandu (specimens registered up to 1847) and Darjeeling (after 1847). Apparently the British Museum zoologists were unaware for some time of the change of address of their contributor, and continued automatically to label his specimens "Nepal". When they discovered the change, many were therefore relabelled "*Sikkhim*". It is certain, however, that at least some of his collections were obtained from Tibet. Since all the Equidae presented by him to the Museum bear a date later than 1847, the only thing that is certain about their origin is that they were not from Nepal.

There is however certain positive evidence concerning the localities of B. M. nos. 48.6.11.16–18. This is HODGSON's paper (1847) containing the description of *Asinus polyodon*, and dated Darjeeling, 1846. In this he mentions that skins of his new wild ass were "procured through the kind arrangements of Dr. CAMPBELL in my favour", i. e. he himself had procured no specimens. He mentions three skulls, one in the paper and two more in the postscript. On his inaccurate and highly imaginative plate VI, showing two vaguely ass-like animals galloping at high speed through a barren mountain landscape, is written "*Asinus polyodon mihi, the kiang of East Tibet*", but no locality is given in his paper. No mention is made of kiangs inhabiting Nepal; no cause is given for the substitution of *Hundes*, which is an early name for Gnari Khorsum in western Tibet, on the Ladakh. It seems most likely that the skulls came from the area of Tibet to the north of the Sikkhim border; the same area where DENMAN (1950) saw them on his way to Everest and where SCHÄFER collected two specimens which are now in Berlin: this is certainly classifiable as "East Tibet". In the same paper HODGSON speaks of the *Tibetan pony* or *Tanghan* and the Ablac breed of ponies peculiar to Bhutan, feeling it necessary to refute the theory that they are descended from the kiang. It is entirely possible that he might in a later consignment have sent two Tanghan skulls to the museum, along with a juvenile kiang skin, and that they were by mistake all registered as kiangs.

It is finally necessary to mention that in SCHÄFER (1937) also appears the statement that the erroneous theory of hybridisation between kiangs and Tibetan ponies is based on the existence of true horse of „kiangähnlicher Färbung“.

The present authors feel, therefore, that the evidence is overwhelming that the form *Hemionus kiang nepalensis* Trumler, 1959, is based on a mistake, dating from 1858, whereby an adult horse skull and a juvenile kiang skin were referred to the same registration number. It is here proposed to restrict the type specimen to the skin, in order that a form proposed as a subspecies of kiang shall continue to be referable to a kiang, rather than to a breed of domestic horse. If, as seems most probable, the young kiang skin was collected in the region of East Tibet just north of Sikkhim, then the name *nepalensis* becomes a synonym of *polyodon*.

There is no evidence that the kiang inhabits Nepal.

## 5.2. Subspecies of the Kiang

It will be seen from Table 2 that there are three recognisable subspecies of kiang: the small southern race *polyodon*, the large western race *kiang*, and the even larger eastern race *holdereri* with its large teeth and long nasal bones. *Asinus kiang holdereri* represents in fact the largest form of all the Asiatic as well as African wild asses.

In colour there is a good average difference: the eastern kiangs, as pointed out by TRUMLER (1959) are lighter in colour at all seasons with a greater extent of the white underside area; the western kiangs are often very dark in winter, a dark auburn colour, and shining brick-red in summer. The southern race is very similar in colour to the eastern one.

In addition to the three clear-cut subspecies there is a female skull from Lhasa in the British Museum which, though most like *holdereri*, does not fit satisfactorily into that race because of its very long basal length, proportionally to greatest length: a feature observable in *polyodon* as well. It may therefore be suggested that the specimen is a member of a basically *holdereri* population affected by some intergradation with *polyodon*.

In the western and southern races the localities involved are too restricted in area to show population differences. However the eastern series includes two specimens from Seshu Gomba, a locality considerably south of the Kuku Nor area, where all other skulls were collected. These two show a slight difference in the shorter nasal bones; in general, however, they fit satisfactorily into the eastern subspecies, and may be referred to a separate deme of the race *holdereri*.

Two other specimens must be mentioned. These are mounted skins in the Paris Museum; according to the catalogue they came from Lob Nor, i. e. probably from the eastern Altyn Tagh, south of Lob Nor, where kiangs are known to exist (PRZEWAŁSKY, 1878, ed. 1947, pp. 61–62). They agree well in colour pattern with eastern kiangs; but the colour itself may be considerably faded through exposure to light.

## 5.3. List of subspecies of *Asinus kiang* (Moorcroft, 1841)

The three subspecies may be characterised as follows:

### 1. *Asinus kiang kiang* Moorcroft, 1841. Western kiang

1841: *Equus kiang* Moorcroft, Travels in the Himalayan Provinces, 1, p. 312. Eastern parts of Ladakh, Kashmir.

1842: *Asinus equioides* Hodgson, J. Asiat. Soc. Bengal, 11, 1 p. 287. „Plains of Tibet“.  
*nom. nud.* This name may be conveniently fixed as a synonym of this race,

1869: *Asinus kyang* Kinloch, Large Game shooting in Tibet, 1, p. 13,

*Distribution*: Ladakh and neighbouring parts of Tibet.

*Localities*: Ladakh (includes Little Tibet, Rupshu, Hanle and Chibra), Apo Zo on Sumzilung Plain, Gunlay (not traced), Spanglung (not traced), Gnari Khorsum.

*Description*: A large race, with comparatively short nasalia, short toothrow, short diastema; colour very dark, especially in winter, with dark areas predominating on flanks.

### 2. *Asinus kyang holdereri* (Matschie, 1911). Eastern kyang

1911: *Equus (Asinus) kyang holdereri* Matschie, in FUTTERER: Durch Asien, 3, 5, Zool. Nachtrag, 29. Southwestern shore of Kuku Nor.

1924: *Microhippus tafeli* Matschie, S. B. Ges. naturf. Fr., Berlin, 1922, p. 68. North-east of Tosson Nor, Wahou Mts.

*Distribution*: eastern Tibet and extreme western Szechuan.

*Localities*: Kuku Nor district (include Bukhain Gol, Great Khatyn Gol, and Tsaidam), Altyn Tagh, Tosson Nor and Wahou Mts., Seshu Gomba, Lhasa (intergrade with next).

*Description*: Somewhat larger than nominate race, with long nasalia, toothrow and diastema; colour lighter, less red, with light area of underside reaching nearly halfway up the flanks.

### 3. *Asinus kyang polyodon* Hodgson, 1847. HODGSON's or Southern kyang

1847: *Asinus polyodon* Hodgson, Calcutta J. N. H., 7, p. 469. „Tibet“: here restricted to the region just north of Sikkhim border.

1959: *Hemionus kyang nepalensis* Trumler, Säugetierkundl. Mitt., 7, 1, p. 23. (As here restricted). „Nepal“; more probably the region of Tibet just north of the Sikkhim border.

*Distribution*: known only from the area just north of Sikkhim, but apparently occasionally wandering into Sikkhim through the passes.

*Localities*: Lake Gyamtsona (SCHÄFER coll., Berlin), Tibet north of Sikkhim (all the Hodgson specimens), Sikkhim (Mandelli coll., British Museum of Nat. Hist.).

*Description*: Very small in size, with long basal length compared to greatest length. Externally very like *holdereri*.

## Summary

An examination of all available adult specimens with good locality, as well as the relevant literature, has convinced the authors that the Asiatic asses are closely related to the African wild asses, and may conveniently be placed with them in the genus *Asinus*; that the Asiatic forms are divisible into two good species, *Asinus hemionus* and *Asinus kyang*; that *Asinus hemionus* has six subspecies, of which one has not been previously named, and is here described for the first time as *Asinus hemionus kulan* subsp. nov.; that *Asinus kyang* has three subspecies; and that the so-called *Hemionus kyang nepalensis* Trumler, 1959, was based most probably partly on kiangs and partly on Tibetan ponies. The status and interrelationships of the recognised forms are discussed, and the subspecies are characterised with details of size, colouration, skull form and distribution.

## Résumé

L'examen de tous les spécimens adultes actuellement disponibles, ainsi que les données bibliographiques, ont convaincu les auteurs que les Anes sauvages d'Asie sont très proches des Anes d'Afrique et peuvent être placés dans le même genre, *Asinus*. Les formes d'Asie sont représentées par deux espèces: *Asinus hemionus* et *Asinus kyang*. La première comprend 6 sous-espèces,

dont l'une n'avait pas encore été décrite (*Asinus hemionus kulan* subsp. nov.). *Asinus kiang* possède 3 sous-espèces seulement. L'étude du matériel original montre que la soit-disant *Hemionus kiang nepalensis* Trumler, 1959 avait été très vraisemblablement décrite d'après une peau de Kiang et des crânes de poneys tibétains. Les formes reconnues sont caractérisées par leur répartition et par des détails morphologiques (taille, coloration et forme du crâne). Leurs statuts et leurs rapports systématiques sont discutés.

### Zusammenfassung

Eine Untersuchung aller verfügbaren adulten Exemplare mit sicherem Fundort sowie der Literatur überzeugte die Autoren davon, daß die afrikanischen Wildesel den asiatischen nahe verwandt sind und zum gleichen Genus *Asinus* gehören; daß die asiatischen Formen in 2 gute Arten zerfallen: *A. hemionus* und *A. kiang*; daß *A. hemionus* 6 Subspecies hat, von denen eine bisher nicht benannt wurde und hier erstmalig als *Asinus hemionus kulan* n. ssp. beschrieben wird; daß *Asinus kiang* 3 ssp. hat, und daß der sogen. *Hemionus kiang nepalensis* Trumler, 1959 sehr wahrscheinlich teils auf Kiangs, teils auf Tibetische Ponys bezogen wurde. Der Status und die Verwandtschaft der anerkannten Formen wird diskutiert, und die Subspecies werden charakterisiert durch Einzelheiten in bezug auf Größe, Färbung, Schädelform und Verbreitung.

### A note of method of measurement

Skulls were measured in the following way:

Greatest length: Prosthion to inion.

Basal length: Prosthion to basion.

Palatal length: Prosthion to hind border of palate, in midline.

Diastema length: hind border of I<sup>3</sup> alveolus to front border of P<sup>2</sup> alveolus.

Toothrow length: front border of P<sup>2</sup> alveolus to hind border of M<sup>3</sup> alveolus.

Diastema breadth: Breadth of palatal surface in diastema region.

Incisor breadth: Breadth of premaxillae across incisor alveoli.

Palatal breadth: Breadth of palate between inner borders of P<sup>3</sup> alveoli.

Orbital breadth: Breadth of skull across posterior margins of orbits.

Occipital breadth: Breadth of occipital crest.

Opisthion to inion: Distance from opisthion (hind margin of foramen magnum) to inion.

Nasal length: Length of the internasal suture.

The long bones were measured along their greatest length in one plane; but in the case of the radius the ulnar portion of that bones was ignored. Metapodial breadth is proximal.

All the skull measurements are now deposited in the General Library of the British Museum (Natural History), London, S. W. 7, England, where they may be examined on request.

### Acknowledgements

The authors' grateful acknowledgement for aid in studying the collections in their charge goes to the following persons: in Basel, Dr. H. SCHAEFER-HOCH; in Berlin, Prof. KL. ZIMMERMANN and Prof. Dr. GEORG H. W. STEIN; in Cambridge, Mr. R. D. NORMAN; in Chicago, Dr. J. CURTIS MOORE and Prof. P. L. HERSHKOVITZ; in Frankfurt, Dr. H. FELTEN and Herr R. ANGST; in Harvard, Dr. BARBARA LAWRENCE and Dr. CHARLES W. MACK; in Leiden, Dr. A. M. HUSSON; in Leningrad, Dr. V. E. GARUTT; in the British Museum (Natural History), London, Dr. G. B. CORBET, Mr. R. W. HAYMAN, Mr. J. E. HILL and Miss J. H. KING; in the Odontology Museum of the Royal College of Surgeons, London, Prof. A. E. W. MILES; in Moscow, Dr. V. G. HEPTNER and Prof. A. G. BANNIKOV; in Munich, Dr. TH. HALTENORTH and Herr E. TRUMLER; in New York, Dr. R. G. VAN GELDER, Dr. SIDNEY ANDERSON, Dr. G. G. MUSSER and Mr. JEAN AUGUSTIN; in Paris, Prof. Dr. JEAN DORST, Dr. F. PETER, Monsieur F. de BEAUFORT and Monsieur R. JOUANNIN; in Philadelphia, Dr. ROBERT GRANT; in Prague, Dr. I. HERÁN; in Stockholm, Prof. ALF JOHNELIS and Miss G. VESTERGREN; in Tring, Mr. R. DANCE; in Washington, D. C., Dr. CHARLES O. HANDLEY and Dr. GARY RANCKE; in Yale Dr. E. L. SIMONS.

On a personal level, the authors would like to thank Dr. I. HERÁN of the National Museum in Prague for the photograph of the type specimen of *Asinus hemionus kulan* subsp. nov.; Mrs. PĚVA BAJTLEROVÁ for drawing the map; Frau Dr. ERNA MOHR for much useful correspondence and discussion, and for sending us several photographs; Herr E. TRUMLER for correspondence and discussion, and again for photographs; and Dr. CHARLES A. REED for correspondence and many fruitful suggestions.

## References

- ALLEN, GLOVER M. (1940): The Mammals of China and Mongolia. Natural History of Central Asia, Vol. XI, pt. 2. Amer. Mus. N. H., New York.
- ANDREWS, ROY CHAPMAN (1924): Living animals of the Gobi desert. Nat. Hist., New York, 24, 150—159.
- ANTONIUS, OTTO (1922): Grundzüge einer Stammesgeschichte der Haustiere. Fischer, Jena.
- (1928): Beobachtungen an Einhufern in Schönbrunn. I. Der syrische Halbesel (*Equus hemionus hemippus* I. Geoffr.). D. Zool. Garten, N. F. 1, 19—25.
- (1932): Beobachtungen an Einhufern in Schönbrunn. VII. Halbesel. D. Zool. Gart. N. F. 5, 261—275.
- (1951): Die Tigerpferde — Die Zebras. Monographien d. Wildsäugetiere, 11, Paul Schöps Verlag, Frankfurt/Main. (Vorwort und Nachträge von Dr. ERNA MOHR).
- BANNIKOV, A. G. (1954): The Mammals of the People's Republic of Mongolia. Transact. Mongol. Commission, 53, Acad. Sci. USSR, Moscow (in Russian).
- BLANFORD, W. T. (1891) (1888—1891): The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Mammalia. London.
- CARRUTHERS, DOUGLAS (1916): Unknown Mongolia. Vols. 1, 2. London.
- CLUTTON BROCK, J. (1962): An analysis of the mammalian remains from three prehistoric sites in India and western Asia. Ph. D. thesis, University of London.
- DENMAN, E. (1950): Alone to Everest. London.
- ELLERMAN, J. R., and MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. British Museum (Nat. Hist.), London.
- FLEROV, K. K. (1931): Quelques données sur la craniologie de la fam. Equidae. C. R. Acad. Sci. USSR, Moscow, 269—272. (In Russian).
- GOODWIN, GEORGE G. (1940): Mammals collected by the LEGENDRE 1938 Iran Expedition. Amer. Mus. Novitates, Amer. Mus. N. H. New York, no. 1082, 1—17.
- GROVES, C. P. (1963): Results of multivariate analysis on the skulls of Asiatic Wild Asses; with a note on the status of *Microhippus hemionus blanfordi* Pocock. Ann. Mag. N. H., London, Ser. 13, Vol. 6, 329—336.
- (1966): Taxonomy, in GROVES, COLIN P., FERDINANDO ZICCARDI and AUGUSTO TOSCHI: Sull' Asino Selvatico Africano. Laboratorio di Zoologia Applicata alla Caccia, Università di Bologna, 5, 1—30.
- HALTENORTH, TH., und TRENSE, W. (1956): Das Großwild der Erde und seine Trophäen. Bonn/München/Wien.
- HARPER, FRANCIS (1940): The nomenclature and type localities of certain Old World mammals. J. Mammal., Baltimore, 21, 191—203.
- (1945): Extinct and Vanishing Mammals of the Old World. Spec. Publ. No. 12, Amer. Comm. Internat. Wild Life Prot., New York.
- HEPTNER, V. G., NASIMOVITCH, A. A., and BANNIKOV, A. G. (1961): The Mammals of the USSR. Publ. House „Vysshaya shkola“, vol. 1, Moscow (in Russian).
- HERSHKOVITZ, P. L. (1948): Names of Mammals dated from FRISCH, 1775, and ZIMMERMANN, 1777. Journ. Mammal., 29, 272—277.
- HODGSON, B. H. (1847): The kiang and wolf of Tibet. Calcutta J. N. H., 7, 469—473.
- JERDON, T. C. (1874): The mammals of India. London.
- KEIMER, L. (1949): Les «anes sauvages» abattus par Amenophis II, pres de Qadesh. Bull. Inst. Egypt., 30, 117—148.
- LAY, D. (1967): A study of the mammals of Iran resultant of the W. S. and J. K. STREET expedition to Iran of the Field Museum of Natural History, 1962—1963. Fieldiana, Zoology, Chicago, (in press).
- LYDEKKER, RICHARD (1905, I): Note on the Wild Ass of Mongolia. P. Z. S. London, 1904, 1, 431—432.
- (1905, II): Notes on the specimens of wild asses in English collections. Novit. Zool., London, 11, 583—596.
- (1916): Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum (Natural History) 5, Perissodactyla, Hyracoidea, Proboscidea. British Museum (Nat. Hist.), London.
- MATSCHIE, PAUL (1911): Über einige von Herrn Dr. HOLDERER in der südlichen Gobi und in Tibet gesammelte Säugetiere. In: K. FUTTERER, Durch Asien, vol. 3, V. Zoologie (Nachtrag), pp. 1—29.
- MAYR, ERNST (1963): Animal Species and Evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- MAZÁK, VRATISLAV (1962): Spring moult in *Equus hemionus kiang* Moorcraft (1841) and a contribution to the Phylogenesis of Moulting in the subfamily Equinae (Perissodactyla, Mammalia). Zool. Anz., 168, 164—170.
- (1963): Asiatische Wildesel im Prager Zoologischen Garten nebst Bemerkungen zur Systematik der Untergattung *Hemionus*. Z. Säugetierkunde, 28, 278—293.

- MOHR, ERNA (1961): Eine durch HAGENBECK importierte Herde des persischen Onagers, *Equus hemionus onager* Bodd. Equus, Arbeiten d. I. Internat. Sympos. zur Rettung d. Przewalski-Pferdes in Prag vom 5. bis 8. 9. 1959. Praha, pp. 164—189.
- MOTOHASHI, HEIICHIRO (1931): Craniometrical Studies on Skulls of Wild Asses from West Mongolia. Mem. Tottori Agric. College, Tottori, 1, 1—62.
- NOACK, TH. (1962): *Equus Przewalskii*. Zool. Anz., 25, 135—145.
- ORLOV, V. N. (1961): Age variability of the skull in *Equus hemionus* Pall. Zool. Zh., Moscow, 40, 592—601 (in Russian).
- POCOCK, R. I. (1947): Two new local races of the Asiatic wild ass. J. Bombay N. H. Soc., Bombay, 47, 143—144.
- PRZEVALSKY, N. M. (1875): (ed. 1946): Mongolia and the country of Tanguts. Publ. House "OGIZ", Moscow (in Russian).
- (1878) (ed. 1947): From Kuldzha through Tien-Shan to Lob Nor. Publ. House "OGIZ", Moscow (in Russian).
- QUINN, J. (1957): Pleistocene Equidae of Texas. Bureau of Econ. Geol., Univ. Texas, Austin, Rep. no. 33, 1—51.
- RAY, JOHN (1693): Synopsis Methodica Animalium Quadrupedum et Serpentina Generis.
- SCHÄFER, ERNST (1937): Zur Kenntnis des Kiang (*Equus kiang* Moorcroft). Zool. Garten, N. F., 9, 122—139.
- SCHWARZ, ERNST (1929): Ein südpersischer Wildesel im Berliner Zoologischen Garten. Zool. Garten, N. F., 2, 85—94.
- SIMPSON, GEORGE GAYLORD (1961): Principles of Animal Taxonomy. New York.
- SOKOLOV, I. I. (1959): Ungulate Mammals. Orders Perissodactyla and Artiodactyla. Fauna of the USSR. Vol. I, part 3, Acad. Sci. USSR, Moscow-Leningrad.
- TALBOT, L. (1960): A look at threatened species. Oryx, London, 5, 153—293.
- TRÜMLER, EBERHARD (1959): Die Unterarten des Kiangs, *Hemionus kiang* (Moorcroft, 1841). Säugetierkundl. Mitt., Stuttgart, 7, 17—24.
- (1961): Entwurf einer Systematik der rezenten Equiden und ihrer fossilen Verwandten. Ibid., 9, 109—125.
- ZIMMERMANN, E. A. W. (1780): Geographische Geschichte des Menschen und der vierfüßigen Thiere. 2.
- Author's addresses:* Dr. COLIN P. GROVES, University of California, Department of Anthropology, Berkeley, Calif. 94720, USA. and Dr. VRATISLAV MAZÁK, Institute of Systematic Zoology, Charles University, Vinická 7, Prague 2, ČSSR

## Zum Vorkommen von Hauseseln zur Römerzeit nördlich der Alpen

Von J. LÜTTSCHWAGER

Eingang des Ms. 1. 4. 1967

Auf Heidelberger Boden finden seit Jahren umfangreiche Ausgrabungen statt, durch welche Grabstätten und Siedlungen aus der römischen Limeszeit bloßgelegt werden. Sie werden vom Landesdenkmalpfleger Dr. HEUKEMES durchgeführt. Einst lagen hier römische Kastelle und auch germanische Siedlungen von Neckar-Sueben. An der großen Straße, die aus der Rheinebene auf Heidelberg zuführte, sind damals viele hundert Grabstätten angelegt worden, in denen Aschenreste der Verstorbenen liegen. In dieser Zeit war die Verbrennung der Toten üblich. Bei den Ausgrabungen dieser Stätten kommen zahlreiche Skelette und Einzelknochen zutage. Diese Einzelteile sind Überreste von Mahlzeiten, die Skelette von Hunden und Pferden sind als geopferte Begleitiere anzusehen. Zu Ehren der Verstorbenen fanden Feiern statt, die Überreste der hierbei verzehrten Tiere wurden mit der Asche der verbrannten Menschen der Erde übergeben.

Die Knochenreste geben uns Aufschluß über die bei den Ehrenmahlen verzehrten Tiere. Von Wildtieren wurden nur sehr wenig Reste gefunden (Hirsch, Reh und Wildschwein). Von den aufgesammelten Haustierresten liegen doppelt soviel Pferde- wie Rinderknochen vor, Schweineknochen sind geringer an Zahl.

Die wissenschaftliche Bearbeitung und Messung der gefundenen Knochenteile ergab brauchbare Resultate zur Größenberechnung der damals als Nahrungstiere gehaltenen Haustiere, vor allem Pferde und Rinder. Viel wertvoller waren hierfür einige vollständig erhaltene Pferde- und Hundeskelette. Diese sind Überreste von geopferten Begleittieren, die man den Verstorbenen auf ihre Reise ins Totenreich mitgab. Die Sitte solcher geopferten Begleittiere hat sich erstaunlicherweise seit Jahrtausenden, seit dem Neolithikum, bis heute erhalten. Der Tote soll in der anderen Welt, in die er übersiedelt, seine Bequemlichkeit nicht vermissen, also auch sein Reitpferd und seinen Begleithund bei sich haben. Solche Auffassung besteht sogar noch heute, trotz christlicher Weltanschauung. Allerdings tötet man im Gegensatz zu früherer Zeit die Begleittiere nicht mehr, sondern führt sie nur im Begräbniszug mit. Nach dem damals bestehenden Glauben mußte man, um in die Unterwelt zu kommen, über einen Grenzfluß fahren und hierfür Fährgeld zahlen. Wenn die Verstorbenen verbrannt wurden, legte man das Fährgeld dem getöteten Begleittier, das nicht verbrannt wurde, ins Maul, damit die Münze unversehrt blieb.

Bei unseren Ausgrabungen fand man Münzen zwischen den Kiefern der Tiere und konnte aus der Prägung der Münzen die genaue Zeit der Bestattung feststellen, hier z. B. von Kaiser Trajan, 100 n. Ztr. (Abb. 1). Die hier gefundenen Begleittiere waren Pferde, aber auch Esel! Hiermit wurde zum ersten Male für die Wissenschaft der Beweis erbracht, daß Esel zur Römerzeit nördlich der Alpen vorkamen. Bisher kannte man Eselreste nur aus Funden an mittelalterlichen Burgen.

Da diese hier freigelegte Grabstätte in früherer Zeit schon gestört worden ist, liegen



Abb. 1. Eselerknochen mit Münze (Kaiser Trajan); Grab aus der Römerzeit



vom Oberschädel des von mir als Esel bezeichneten Tieres nur 2 kleine Reste vor. Gut erhalten sind die Unterkiefer, es fehlt der erste Halswirbel, der wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem Oberschädel war und verlorenging. Die anderen Halswirbel sind erhalten, ebenso sind Reste der Brustwirbel gefunden und der erste Wirbel des Kreuzbeines. Auch Schulterblatt und Beinteile liegen vor. Außer diesen Skelettresten liegen noch größere Bruchstücke von 2 weiteren Unterkiefern in der Grabstätte. Diese sind wahrscheinlich Überreste vom Totenmahl für die Verstorbenen, also ebenso zu deuten wie die vielen aufgefundenen, zerbrochenen Pferde- und Rinderknochen. Die aufgefundenen Knochen wurden nach der Ausgrabung zunächst für Pferdereste gehalten. Pferd und Esel sind im Leben so verschieden, daß niemand sie verwechseln wird, um so ähnlicher aber sind ihre Skelette. Es ist dies dasselbe wie bei Löwe und Tiger, die skelettmäßig oft gar nicht unterschieden werden können.

Leider findet man selbst in neuesten Werken über Anatomie der Haustiere den Esel nicht einmal erwähnt. Man muß schon ältere Werke benutzen, wenn man Unterschiede genannt haben will. Dies ist um so erstaunlicher, da der Esel als Haustier älteren Datums ist als das Pferd. (Gute Unterscheidungsmerkmale findet man z. B. bei CHAUVEAU, 1890).

Einzelknochen werden nicht immer mit Sicherheit als Pferd- oder Eselreste bestimmbar sein. Anders ist es, wenn wie hier, ein Vergleich aus derselben Fundstelle möglich ist.

Die hier seinerzeit geopferten oder verzehrten Pferde waren sämtlich von geringer Größe, ihre Schulterhöhe konnte ich mit 130 bis 140 cm bestimmen. Sie entspricht den Befunden anderer Römersiedlungen aus damaliger Zeit. Legt man nun zum Vergleich die hier ausgegrabenen Equidenreste nebeneinander, dann fällt sofort die geringe Größe und das zierliche Aussehen der Eselknochen auf, wie es die Aufnahmen der Unterkiefer und Halswirbel zeigen. Kommen kleine Pferde (Ponys) in Ausgrabungen vor, ist es sicher nicht einfach zu sagen, ob es Reste von Eseln oder sehr kleinen Pferden sind. (s. HERRE—RÖHRS, 1958).

Bei unseren Funden aber liegt ein gleichmäßiges Knochenmaterial von Pferden einheitlicher Größe vor. Von diesen kleinen Pferden, keine Ponys, unterscheiden sich die hier gefundenen Knochen sofort größenmäßig.

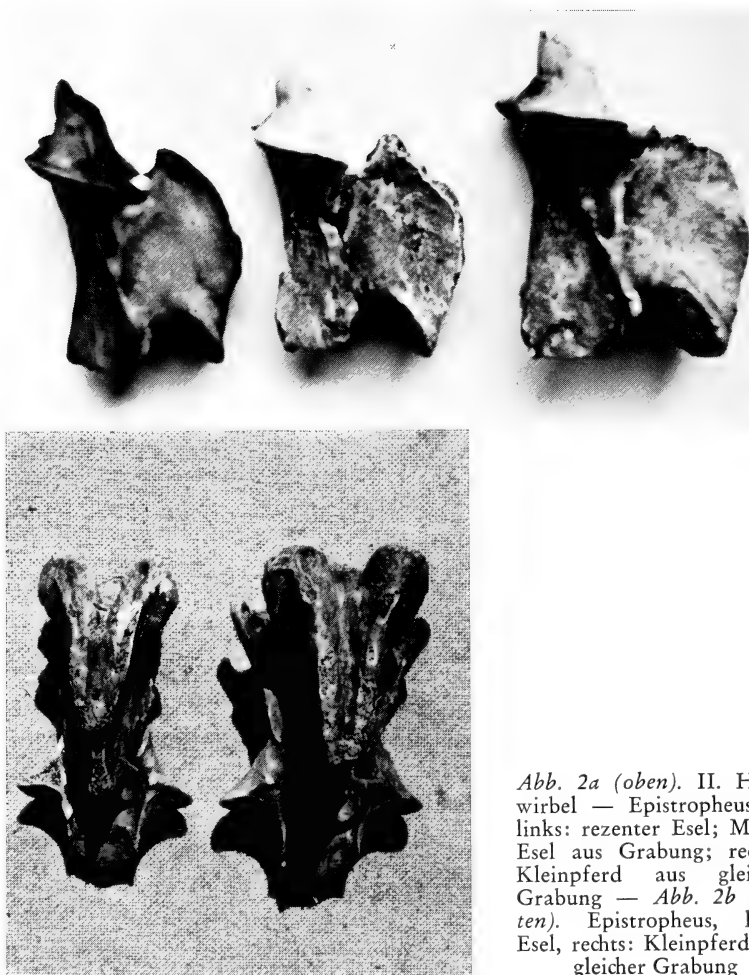
Beim Vergleich mit Eselskeletten heutiger Zeit zeigen die Knochen gute Übereinstimmung mit diesen.

Die von HERRE—RÖHRS hervorgehobenen Merkmale, z. B. für den Unterkiefer des Esels, sind auch hier klar erkennbar. Die wiedergegebene Abbildung der Unterkiefer von Pferd und Esel zeigt die Unterschiede gut. Auch der Vergleich der Zahnschlingen ist der bei Eselzähnen übliche, wenn man auch der Gestaltung solcher Zahnschlingen nicht ausschlaggebenden Wert beilegen darf.

Im Folgenden sollen noch einige kennzeichnende Unterschiede hervorgehoben werden, so weit sie an den vorliegenden Knochen erkennbar sind. Es wäre wohl wünschenswert, wenn eine vergleichende Anatomie der beiden Arten — Pferd und Esel — geschaffen würde. Die älteren Arbeiten sind zwar brauchbar, aber lassen sich sicher erweitern. Solche Anatomie könnte auch einige entwicklungsgeschichtliche Fragen erörtern, wie ich es an dem Gebißaufbau im Folgenden ausführen werde.

## Zweiter Halswirbel-Epistropheus (Abb. 2)

Der Dens ist lang, schmal und spitzer als der des Pferdes. Der Rand der vorderen Gelenkfläche (Facies articularis anterior) verläuft in einem spitzeren Winkel zum oberen Dornfortsatz als beim Pferd. Die Dornapophyse steigt beim Pferd steil aufwärts, ist höher und sehr kräftig, beim Esel ist sie caudalwärts in 2 tiefere Lappen gespalten als beim Pferd. Ihr oberer Rand verläuft zur transversalen Apophyse ziemlich parallel,



*Abb. 2a (oben).* II. Halswirbel — Epistropheus — links: rezent Esel; Mitte: Esel aus Grabung; rechts: Kleinpferd aus gleicher Grabung — *Abb. 2b (unten).* Epistropheus, links Esel, rechts: Kleinpferd aus gleicher Grabung

was beim Pferd nicht der Fall ist. Diese Unterschiede sind wirklich auffällig und gute Merkmale. Nach CHAUVEAU ist der „Gipfel (Sommet)“ der transversalen Apophyse nach hinten bis zur Höhe der Mitte der articulären Apophyse ausgezogen, während er beim Pferd nicht über den Anfang der letzteren hinausgeht. Mir scheint dieser Unterschied nicht auffällig. Beim Pferd ist der Knochensteg, der das Foramen intervertebrale begrenzt, kräftig gebaut, fast 1 cm dick und trennt dies Foramen völlig ab, beim Esel ist er nur dünn und sogar unterbrochen. Die Processus articulares caudales sind beim Esel oval, beim Pferd eher rundlich zu nennen.

An den Seiten der Dornapophyse setzen sich die Muskeln an, die den Kopf heben und drehen, die schrägen Kopfmuskeln (Musc. obliqui capitis caudales). Sie entspringen am Kamm des zweiten Wirbels und enden an den Alae atlantis. Die musc. capitis dorsales majores entspringen am Kamm des Epistropheus und enden am Os occipitale. Diese stellen beim gestreckten Kopf durch beiderseitige Wirkung den ersten Halswirbel auf dem zweiten fest. Bei einseitiger Wirkung drehen sie den ersten Wirbel und den Kopf auf dem zweiten Wirbel. Unterschiede an übrigen Halswirbeln sollen hier nicht erörtert werden, weil diese Wirbel nicht völlig erhalten sind, alle sind aber sehr zierlich im Vergleich zu denen der Pferde.

Von den Rumpfwirbeln heißt es bei CHAUVEAU, daß ihre Dornapophysen beim Esel mehr nach hinten geneigt sind als beim Pferd.

Das Sacrum ist dem des Pferdes ähnlich; bei unserem Fund fällt wieder die geringe Größe auf, besonders auch die des Wirbelkörpers, die Alae sacrales sind breit und ausladend.

Das Schulterblatt, Scapula, ist beim Esel mehr gebogen als beim Pferd. Die große Entwicklung seines oberen Randes und die Schmalheit des Halses geben ihm ein besonderes Aussehen. Es stellt ein breiteres und weniger hohes Dreieck dar als beim Pferd. Die Gelenkpfanne, Cavitas glenoidales, ist beim Pferd oval, beim Esel rund. Für die wenigen mir vorliegenden Beinknochenteile können hier keine Unterscheidungsmerkmale angeführt werden.

Wichtig aber sind die ausgegrabenen Kopfteile; denn sie zeigen am besten die Unterschiede zwischen Pferd und Esel. Es liegen vor: 1 vollständiger Unterkiefer und 2 weitere Teile von Unterkiefer, die nur in den Mandibularkörpern erhalten sind. Diese drei sind größtmäßig etwas verschieden, es ist möglich, daß der größte von einem Bastard Esel  $\times$  Pferd stammt, im übrigen gleichen sie einander sehr. Die Tabellen geben Vergleichszahlen von Pferd- und Eselkiefer einschließlich der Zähne, beide sind aus derselben Grabung. Weitere Unterschiede zeigen die Abbildungen am besten (Abb. 3).

Der Eselunterkiefer erscheint lang gestreckt, hat eine geringere Höhe, die Umrißlinie von Pars molaris ist gerade. Die Stellung der Schneidezähne des Ober- und besonders des Unterkiefers zu einander ist sehr kennzeichnend und bedingt die schmale Eselschnauze. Einen Vergleich von der Zahnstellung beider Equidenarten kann man gut durch die Fingerhaltung einer offenen menschlichen Handfläche wiedergeben, nämlich beim Pferd durch flach nebeneinanderliegende Finger, beim Esel durch eng ein-



Abb. 3 (oben). Unterkiefer, oben Esel, unten Pferd, beide aus Römergrab — Abb. 4 (unten). Drei Unterkiefer von Esel (Römergrab)

ander bedeckende (Abb. 5). Die Mandibularkörper stoßen in auffallend geringem Winkel aneinander, was auch zur Schmalheit des Eselkopfes beiträgt (Abb. 4).

Das interessanteste Bild aber bieten die Röntgenaufnahmen der Kiefer und Zähne. Infolge des hohen Alters der Funde ist der Kalk aus den Knochen aufgelöst und verschwunden, so daß die Kieferumrisslinie wenig erkennbar sind, die Zähne sind jedoch gut sichtbar. Sehr auffällig ist der Größenunterschied in der Länge aller Backenzähne. Auch bei Berücksichtigung des Altersunterschiedes und einer dadurch eingetretenen Zahnverkürzung der Eselzähne ist sowohl die Zahnlänge als auch die Zahnstellung im Kiefer auffällig verschieden, es fällt auch die gerade Ausdehnung der Kaufläche beim Esel auf (Abb. 5).

In der Zeitschrift Säugetierkundl. Mitteilungen sind Arbeiten und Röntgenaufnahmen von Pferdeunterkiefer erschienen (EBHARDT, 1962, ders. 1964, SKORKOWSKI, 1962, TRUMLER, 1961). Die genannten Arbeiten behandeln die Abstammung der Pferde und unterscheiden Nord- und Südarten. In dieser Arbeit soll diese Frage nicht erörtert werden, aber es ist interessant, den Gebißaufbau unserer Esel- und Pferdeunterkiefer mit den Abbildungen und Schilderungen der genannten Arbeiten zu vergleichen.

Die Röntgenaufnahme unseres Pferdegebisses zeigt das gleiche Bild, wie es in den Arbeiten von EBHARDT 1964 und 1962 zu sehen ist, auch die Beschreibung der Stellung der Backenzähne ist die gleiche. EBHARDT spricht von einer Radspeichenspreizung der Mahlreihe. „Sowohl die Prämolaren als auch die Molaren schwingen während ihres Aufwachens mit den unteren Enden ihrer Alveolen nach vorne durch, bis alle Mahlzähne in ihrer Endstellung gleichmäßig gegeneinandergespreizt sind“. (Bei den Nordpferden.)

Die Südpferde dagegen unterscheiden sich grundsätzlich durch eine getrennte Anordnung der Prämolaren und Molaren. Während Prämolaren mit ihren Hochachsen mehr parallel stehen, sitzen die Molaren schräg im Winkel zwischen Mandibelcorpus und Ramus. Beim Nordpferd sind jedoch alle Mahlzähne derart gleichmäßig in Radspeichenform gestellt, daß es in den Röntgenaufnahmen sofort auffällt. EBHARDT erklärt es so, daß härter werdendes Futter der kalten Gebiete einen erhöhten Kaudruck erforderte,

Abb. 5. Schneidezähne, links Esel, rechts Pferd (Römergrab)

der bei dieser Radspeichenstellung mit den Alveolarenden der Mahlzähne auf eine viel größere Knochenlänge am Corpusunterrand weitergegeben wurde. Dieses war für das Wachstum der Mahlzähne erforderlich.

Was hier von Unterschieden im entwicklungsgeschichtlichen Sinne von Pferdearten gesagt wird, kann man wohl auch auf den Stammbaum von Pferd und Esel anwenden. Heute meint man, daß für den Esel hartes Futter die eigentliche Nahrung sei. Ob dies immer so war, erscheint nach den Zahnbefunden zweifelhaft. Esel sind in einem warmen Klima entstanden, das ihnen einst weiches Futter bot. Fragt man sich als Biologe, warum bei dieser Tierart die Zähne so beträchtlich kürzere Wurzeln haben, so kann

man es nur aus dem Gebrauch der Gebisse erklären. Nachgewiesenermaßen haben europäische Wildpferde der Eiszeit und heutige asiatische Wildpferde den gleichen Zahnbau mit sehr langen Wurzeln, wie unsere heutigen Hauspferde, auch die Kleinpferde (Ponys). Pferde werden also seit ihrer Artenstehung eine andere Lebensweise (Nahrung) führen oder geführt haben als Esel. Die harte Pflanzennahrung schuf die Herausbildung der starkwurzelligen Zähne. Das Gebiß der Esel ist zwar nach dem gleichen Typ gebaut, die Kaufläche aber stellt eine fast horizontale Ebene dar; die Gebisse sind in ihrer Wurzellänge vom Pferdegebiß auffällig verschieden.

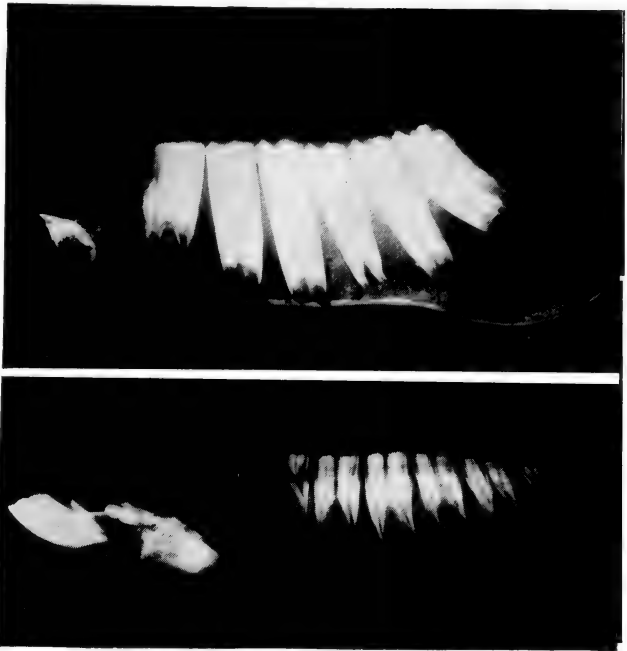


Abb. 6 (oben). Röntgen-Aufnahme des Pferdeunterkiefers (Römergrab) — Abb. 7 (unten). Röntgen-Aufnahme des Eselunterkiefers (Römergrab)

Die Bildaufnahmen wurden im Kurpfälzischen Museum in Heidelberg von Herrn VOLKMAR, die Röntgenaufnahmen in der Universitäts-Strahlenklinik in Heidelberg von Herrn Oberarzt Dr. KÄRCHER gemacht.

#### Zusammenfassung

Das Vorkommen von Hauseseln zur Römerzeit nördlich der Alpen wird durch Knochenfunde, Kiefer und Halswirbel, nachgewiesen. Es waren geopferte Begleittiere für die Menschen ins Totenreich. Einige Unterscheidungsmerkmale am Skelett zwischen Eseln und kleinen Pferden werden hervorgehoben.

#### Summary

The occurrence of Donkeys in the time of the Romans North of the Alps is proved by the discovery of bones (mandibles and neck vertebrae). A description is given of some skeletal differences between small Horses and Asses. The remains found are of animals sacrificed as companions for the dead.

#### Literatur

- CHAUVEAU, A. (1890): *Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques*. Paris.  
 EBHARDT, T. (1962): Ponies und Pferde im Röntgenbild nebst einigen stammesgeschichtlichen Bemerkungen dazu. *Säugetierk. Mitt.* 10, 145—168.  
 — (1964): Zusammenhänge zwischen Zahnbau, Zahnstellung und Kieferbau bei Pferdeunterkiefer. *Säugetierk. Mitt.* 12, 145—155.  
 SKORKOWSKI, E. (1962): Erläuterungen zur Systematik des Pferdes. *Säugetierk. Mitt.* 10, 17—22.  
 TRÜMLER, E. (1961): Entwurf einer Systematik der rezenten Equiden und ihrer fossiler Verwandten. *Säugetierk. Mitt.* 9, 109—125.  
 HERRE, W., und RÖHRS, M. (1958): *Die Tierreste aus den Hethitergräbern von Osman Kayasi*. Berlin.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. JOHS. LÜTTSCHWAGER, 6901 Gaiberg über Heidelberg, Ringstr. 7

# Stereotypy and Teat Selection in Pigs

By FRANK WESLEY

*Eingang des Ms. 6. 4. 1967*

## Introduction

"Suckling the hind teat", is a proverbial saying signifying deprivation due to continued lack of opportunity. Related to pigs it implies that each newly born pig sucks one and the same teat and that the hind teat gives the least nourishment. Farmers often report suckling stereotypy by describing the fight piglets engage in defending their teat. Such evidence, however, also indicates non-stereotypy of those piglets which tried to occupy the other ones' teats.

Scientific data are likewise conflicting. DONALD (1937) and HAFEX et al. (1962) suggest that much consistency in teat selection exists and that it develops first at front and rear teats. HARTMAN et al. (1962) observed suckling behavior on piglets but found no significant teat-preference in the development of the suckling stereotypy and no correlation between weight at six weeks and teat position. MCBRIDE (1963) reports teat orders established as early as one hour after birth, but lists also such factors as competition among piglets and the turning of the sow which act against stereotypy in teat selection.

The present study attempts to observe teat selection and suckling behavior in newly born pigs by establishing a stereotypy index which can be related to teat position, mortality and other variables.

## Method

*Records:* Each pig was marked within approximately 30 minutes after birth with a black felt pencil receiving a block letter about 2 inches in size on each rear flank. Each litter was observed for two hours in the morning and for two hours in the late afternoon for ten consecutive days starting with birth. The two-hour observation periods followed the sows' morning and afternoon feedings. Observations were made from a distance of 5 to 10 feet. The record sheets for each litter contained a mimeo-

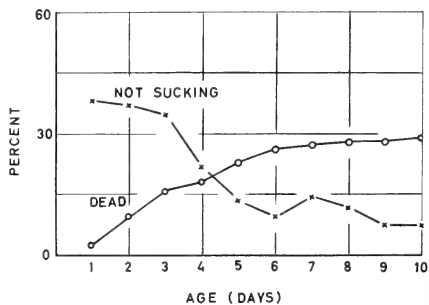
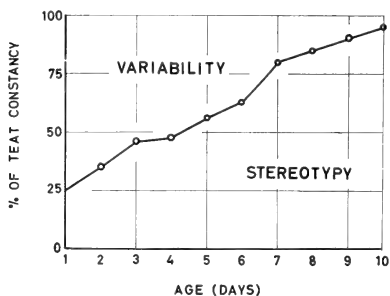


Fig. 1 (left). Teat constancy between a. m. and p. m. observations for the first ten days after birth — Fig. 2 (right). Percentage of pigs dying and percentage of pigs not suckling in one or both daily observation shown for the first 10 days after birth

graphed outline of the sow with the respective number of teats in each row. A reading was obtained by placing the letter of a suckling pig next to the teat and the record sheet. The side on which the sow lay during a suckling was also recorded. It was attempted to obtain a new reading each time the pigs in a litter started to suckle after having been away from the sow or each time one or more pigs changed teats during suckling.

*Subjects:* Eight sows and their litters maintained by the Swine Nutrition and Animal Husbandry departments of the Iowa State University served as subjects. Six sows (Yorkshire X Landrace) kept in farrowing pens and two sows (Yorkshire X Duroc) were observed in regular stalls. On the average the sows had their fourth litter, ranging from the third to the fifth. The average number of pigs born alive in a litter was 11, ranging from 6 to 15.

## Results

The number of readings taken during a two-hour observation period varied with days and with litters. In some observation periods only one or two short sucklings could be observed not always involving all the pigs in one litter, while at other instances one or more teat changes occurred faster than the experimenter could record. At such instances of heightened activity the maximum frequency of readings taken was one per two minutes.

*First day observations:* Fluctuations between frequent and infrequent suckings and also between the number of pigs participating in one suckling were greatest during the first day after birth. Few pigs selected one teat and stayed with it. Newly born pigs were likely to show any of the following suckling behaviors: a. sampling from several teats, neighboring, distant, left or right ones, b. trying to suck on teat on which other pigs sucked, c. selecting one teat, d. nuzzling or nosing between front or hind legs where there were no teats, e. nuzzling toward teats on which sow was lying, and f. exhibiting no sucking activity while litter mates suckled. In some instances teats which yielded milk readily when touched by the experimenter were not selected on the first day though as many as four pigs crowded around one or two anterior teats.

*Sucking stereotypy:* To obtain a measure of stereotypy one forenoon reading was compared with one afternoon reading for each sow. The two readings were randomly selected from all those which showed the highest number of suckling piglets within each observation period. Fig. 1 shows the percentage of pigs which sucked on the same teat during the selected a. m. and p. m. readings. This percentage of stereotypy was computed from the total number of pigs which participated in both the a. m. and p. m. suckings. It did not include those pigs which participated only in one or in neither of the two sucking periods compared. Thus, the variability in Fig. 1 shows the percentage of pigs which were actually observed to suckle different teats at least once during one and the same day.

*Sucking participation:* The absolute figures from which the daily percentages of sucking consistency were computed were influenced by the death rate and by participation in sucking. As Fig. 2 indicated 27% of the 84 pigs alive on the first day were dead on the tenth day. However, the percentage of pigs not participating in the daily comparison decreased. On the first day after birth 38% of the 84 pigs observed did not participate in either a. m. or p. m. sucklings, while on the tenth day only 7% of the surviving 61 pigs abstained from it.

*Teat Position:* From a total of 526 suckings randomly selected from the observations of eight litters for the first five days 266 occurred on teats located on the left side and 260 on teats on the right side. When distributed over the individual teats the left-right symmetry was maintained. The initial, first day sucking positions of 84 pigs

were examined in relation to teat preference. Fig. 3 shows these frequencies of selections combined for right and left side and distributed over eight teats. Examining initial teat preferences by Chi-square the null-hypothesis for the first seven teats can be rejected with  $P < .001$ . Since only one sow had an eighth pair of teats, the data for the eighth teat were omitted in establishing the expected frequencies. Also shown in

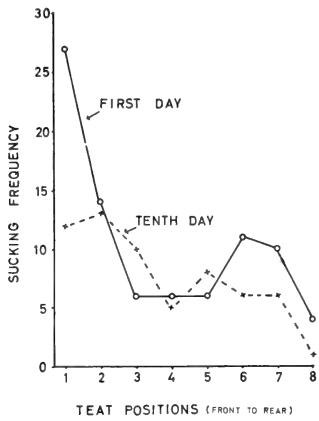


Fig. 3. Combined left and right teat positions and frequencies for the initial suckling of 84 piglets and for suckling after 10 days for the 61 surviving piglets

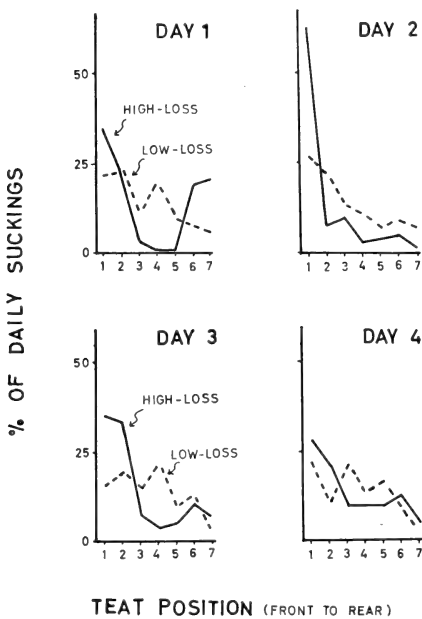


Fig. 4. Percentage of suckling frequencies and teat positions shown for a High-loss and a Low-loss group for the first four days after birth

Fig. 3 are the selection frequencies made on the tenth day for the 61 surviving pigs. The null-hypothesis for these frequencies can not be rejected.

**Teat position and mortality:** To examine the relationship between teat position and mortality the subjects were divided into a high-loss group consisting of three litters with a loss 53% during the first ten days and into a low-loss consisting of four litters having lost only 14% during the same period. Fig. 4 shows the comparison for the first four days for both high- and low-loss groups, with the ordinate expressing the percent of total daily suckings to examine the preference pattern independent of magnitudinal differences due to loss.

**Fighting behavior:** Fighting among piglets was observed in large as well as small litters. Aggression did not seem to correlate with weight. Pigs ranking fourth or fifth on a litter's weight scale were sometimes observed to initiate fights and to displace those ranking first or second in weight. In one litter of six pigs the first and fourth heaviest pig fought by displacing each other from their respective teats during each suckling observation for a period of eight days. On the eighth day the heavier one did not interfere with the lighter one but selected a third, vacant teat, whereupon the lighter one left his usual teat immediately trying to displace the heavier one on this third teat. It appeared that it was not a specific teat, but the partner's suckling behavior in general which stimulated the fighting among these two pigs.

While stronger pigs were often observed to fight and displace each other on one teat, smaller ones were frequently left alone, especially when suckling at a distal teat. Occasionally smaller pigs were crowded out clusters and suckled at less crowded regions perhaps to the advantage of their survival.

**Nuzzling:** Newly born pigs nuzzled areas in which teats were not located. The favorite nuzzling place was the cavity formed by the front legs. As stereotype in teat selection increased nuzzling occurred more and more around a respective teat in alternation with suckling. Observation made on motherless pigs raised by KAEBERLE (1963)



at the Veterinary Hygiene department of Iowa State University, seem to indicate that nuzzling is a more innate activity than suckling. His subjects which were raised from birth on by drinking from bowls would not suck objects when given the opportunity. However, they did exhibit spontaneous nuzzling by pushing their snouts rhythmically against cardboard or plywood walls. This nuzzling behavior occurred also during drinking which was often interrupted for a few seconds so a nearby wall could be nuzzled to the point of vibration. Though never reinforced directly, this nuzzling behavior continued into the third week after birth.

## Discussion

The stereotypy-variability continuum has long served as a convenient classifier in the phylogenetic assessment of learning abilities. Animals with more variable behaviors often linked to an increase in cortical surface, adapt easier and are considered innately more intelligent than those which are more rigid or stereotyped. Such criteria, however, should be used with caution, since the present data suggest that stereotypy itself may be learned. With respect to teat selection, for instance, the pig seems to be more variable right after birth than ten days thereafter.

It is difficult to specify the social, perceptual or the physiological factors such as the drying up of unused teats which condition the stereotypy in teat selection. Whatever the cause, it can be expected that this early conditioned stereotypy generalizes. This generalization may influence only certain aspects of behavior. It may account for some of the controversies found in the description of pig behavior. At times farmers describe as "most stubborn" that animal which DARWIN considered "most sagacious" (MELLEN, 1952). WESLEY and KLOPPER (1962) presented gilts with simple black and white, visual discrimination problems and found that the swine's horizontal position habits interfered in learning this task which is readily mastered by many animals far lower on the phylogenetic scale. BRELAND (1955), on the other hand, was successful to teach pigs to climb into a bathtub and turn on a shower by pulling a string. He considers the pig high on the intelligence scale. Not all positional behavior observed in this study and by McBRIDE (1963) became stereotyped. Changes in up and down positions accounted for more of the variability than left-right variations. Such early differential conditioning may explain that an animal learns a certain task easily, but can not perform on another task which appears to be equally difficult.

The present results picture the onset of stereotypy in teat selection more gradual than observations reported by other investigators, notably McBRIDE (1963). It is possible that the methodology of this study comparing one randomly selected forenoon reading with one late afternoon reading increased the variability. Comparisons made over a shorter time span may result in a more rapidly accelerated stereotypy curve.

Initial, first day sucklings did show a preference for anterior and posterior teats, while observations on the tenth day (Fig. 3) showed no such preferences. This time factor may explain the divergence between preferences reported by HAFEZ et al. (1962) and the non-preference observed by HARTMAN et al. (1962).

Similar differences are found when comparing teat preferences between high and low mortality sub-groups in the present experiment. The high-loss group on the first day (Fig. 4) shows an exaggerated pattern of the total group's initial sucking behavior (Fig. 3) with strong front and rear teat preferences. The low-loss group, on the other hand, shows a first-day pattern similar to that exhibited by the total group on the tenth day. Avoidance of the middle teats was also reported by McBRIDE (1963) who pointed to the increased difficulty in the initial reaching of teats 3, 4, 5 and 6. HARLOW et al. (1962) have repeatedly shown that the desire for "contact love" is strong

and independent of the nourishing reward associated with it. Clustering between fore and hindlegs would be a condition favoring "contact" more than nourishment. MOUNT (1963) has shown that piglets prefer a higher temperature on the first day than on following ones. This may make clustering dependent on environmental temperature, and could cause physiologically less mature litters to cluster more strongly on fore and hind teats; a condition favoring contact more than nourishment. The inadequacy of sharing front teats will increase with growth. Those pigs which are crowded out or leave the cluster early will have a greater chance of stimulating an unused teat than those which disburse later when the unused teats have dried up. In general clustering on a front teat seems to be more detrimental than suckling on the hind teat.

#### Acknowledgment

This work was supported in part by an N. S. F. Research Participation Grant administered through Iowa State University, 1963.

#### Summary

Sucking stereotypy in pigs was found to develop gradually within the first ten days after birth. Its formation seems to depend on the dynamic interaction between trial and error learning conditioned by social, perceptual and/or physiological variables. Early nonparticipation in suckling was found to establish limitations for the entire litter. The high-loss subgroup preferred front and rear teats initially, while the low-loss litters distributed themselves more evenly over all teats. Psychological and physiological variables were discussed which may bring about the observed clustering predominant around the front teats. The stereotypy-variability continuum and its influence on animal behavior in general and on swine learning in particular were also discussed.

#### Zusammenfassung

Die Stereotypie des Saugens entwickelte sich bei Ferkeln allmählich innerhalb der ersten 10 Tage nach der Geburt. Die Entwicklung dieser Stereotypie scheint auf der dynamischen Zusammenwirkung sozialer, visueller, und physiologischer Faktoren zu beruhen, die den Ausdruck eines „Versuch- und Irrtum“-Lernens geben. Seltenes Saugen einiger Ferkel in den ersten Tagen bedingte Begrenzungen für den ganzen Wurf. Wurfgruppen mit hohem Verlust drängten sich anfangs an die vorderen und hinteren Zitzen, während die Gruppen mit niedrigen Verlusten sich mehr einheitlich über alle Zitzen verteilten. Psychologische und physiologische Variationen wurden erörtert, die Hypothesen über den beobachteten Drang nach den vorderen Zitzen darbieten. Einige Fragen der Stereotypie-Plastizität und deren Einfluß auf das Verhalten und Lernen der Schweine und der Tiere im allgemeinen wurden diskutiert.

#### References

- BRELAND, K. B. (1963): Farmyard students. *Life*, **38**, 89—92.
- DONALD, H. R. (1937): Suckling and suckling preferences in pigs. *Emp. J. Exp. Agr.*, **5**, 361—368.
- HAFEZ, E. S. E., SUMPTION, L. J., and JACKWAY, J. S. (1962): In *The domestic behavior of animals*. Hafez, E. S. E. (ed) London. Bailliere, Tindall & Cox.
- HARLOW, H. F., and HARLOW, M. K. (1962): Social deprivation in monkeys. *Sci. Amer. Nov.*, 136—146.
- HARTMAN, D. A., LUDWICK, T. M., and WILSON, R. F. (1962): *J. Anim. Sci.* **21**, 883—886.
- KAEBERLE, M. L. (1963): *Veterinary Hygiene*, Iowa State Univ. (personal communication).
- MCBRIDE, G. (1963): The "teatorder" and communication in young pigs. *Anim. Behav.*, **11**, 1, 53—56.
- MELLEN, I. M. (1962): *The natural history of the pig*. N. Y. Exposition Press.
- MOUNT, L. E. (1963): Environmental temperature preferred by the young pig. *Nature*, **199**, 1212—1213.
- WESLEY, F., and KLOPFER, F. D. (1962): Visual discrimination learning in swine. *Z. Tierpsychol.*, **19**, 1, 93—104.

*Author's address:* Prof. FRANK WESLEY, Portland State College, P. O. Box 751, Portland-Oregon-97207, USA

## Einige alte Bilder und Plastiken vom Biber, *Castor fiber* L.

Von CARL O. WANCKEL

Eingang des Ms. 11. 5. 1967

Im Jahre 1939 lebten im deutschen Bibergebiet an der Mittelelbe etwa 300 Biber. Heute beträgt der Bestand etwa 150 Exemplare. Außerdem gibt es zwei sekundäre Biotope in der Schorfheide (PUPPE und STUBBE, 1964) und am Schweriner See (SIEBER, 1966).

Bis auf eine kleine Zahl von Fachleuten, Biologen, Forstleuten und Naturschutzbeamten weiß eigentlich die breite Öffentlichkeit kaum noch etwas von diesem seltamen und intelligenten Nagetier. Wer heute selbst in gebildeten Kreisen etwas vom Leben und Wirken des Bibers erzählt, gerät leicht in den Geruch, Jägerlatein zu verbreiten.

Die Verwechslung mit dem Fischotter (*Lutra lutra*) brachte den Biber in den Ruf, ein Fischräuber zu sein. Das Auftauchen der Bisamratte (*Ondatra [Fiber] zibethicus* Cuv.) erneuerte die Übertreibung, daß er Deiche beschädige, und der Nutriakragen wird nicht lange nach GERHARD HAUPTMANN stolz als Biberpelz getragen.

In den letzten 20 Jahren erlebten wir eine erfreuliche Vermehrung der Fachliteratur durch Einzeluntersuchungen, deren Ziel die wissenschaftliche Durchleuchtung seiner Lebensbedingungen ist. Man will lernen, ob, wie und wo man die Biberbestände erhalten und vermehren kann.

Nachdem bis zur Jahrhundertwende sowohl in Nordamerika als auch in Europa und im Gebiet der UdSSR der Biber durch Raubbau nahezu ausgerottet war, begann man systematisch mit der Wiedereinbürgerung. Diese Versuche sind überall dort gelungen, wo man geeignete Biotope wiederbesiedelte. Besondere Erfolge hatte man wohl in der UdSSR, denn von dort und aus Norwegen sollen beachtliche Mengen von Bälgen heute wieder auf den Rauchmarkt kommen. Nach Auskunft eines Hamburger Kürschners sind Bälge europäischer Biber am Markt.

Nach Pressemeldung (Anonym, 1967) errichtet man in Rußland an der Oka bei Stupinowar einen Nationalpark „Russischer Wald“, der eine Größe von 56 000 ha haben soll. In ihm wird neben Wisent und Elch der Biber nicht fehlen.

Der *Castor fiber* L. war in postglazialer Zeit über die ganze nördliche Hemisphäre verbreitet. Wahrscheinlich trifft dies auch für die praeglaziale Zeit zu.

Es ist auffällig, daß man verhältnismäßig wenig Darstellungen oder Abbildungen des Bibers kennt. WILSSON (1966) weist mit Recht darauf hin, daß Darstellungen in der Höhlenmalerei Südosteuropas bisher völlig fehlen, obwohl der Biber damals heimisch war, und daß auch votivische Ritzzeichnungen fehlen. Er stellt die Frage, ob der Biber zu alltäglich war, oder ob er als heiliges Tier galt.

Manche Indianerstämme in Nordamerika hielten die Biber für ihre Vorfahren. Als ich als kleiner Junge noch inmitten der Elbbiber wohnte, erzählte schon meine Mutter vom indianischen Gott Hiawata, der nach der Sage die Erde von Bibern erbauen ließ. Was man in Europa in der Vorzeit vom Biber dachte, wissen wir nicht. Sein manchem unheimliches amphibisches Wesen, die Kunst im Wasser und auf dem Lande leben zu können und seine auffallenden und umfangreichen Bauten sonderten ihn sicher im Glauben der früheren Menschen ab von anderem bejagten Wild. Letzte Reste einer besonderen Einschätzung finden wir in den Tierfabeln. Noch bei GOETHE im „Reinecke Fuchs“ war der Biber, den GOETHE auch Bokert nennt, Notarius und Schreiber des Königs.



Abb. 1. Der Biber bei LUCAS CRANACH, 1527

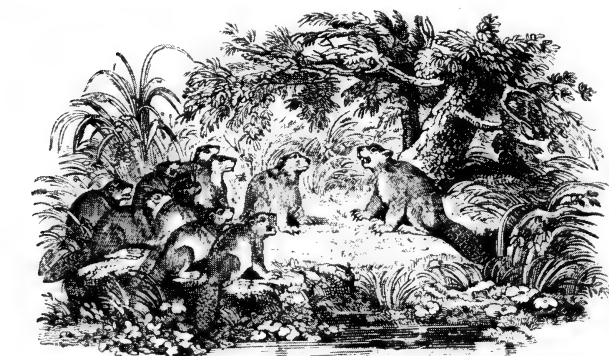
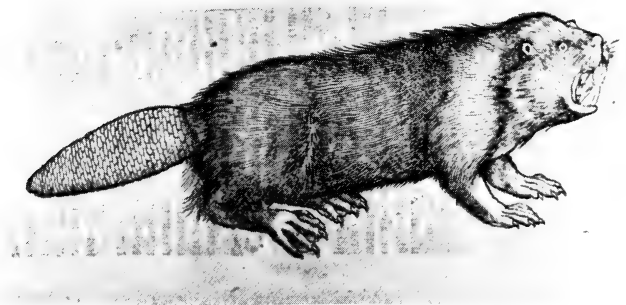


Abb. 2 (oben). Biber bei CONRAD GESSNER (1516—1565) —  
Abb. 3 (unten). Bibergesellschaft. Aus THOMAS BEWICK (1753  
bis 1828)

(1753—1828) fand, ist recht lustig (Abb. 3). Ob es sich um eine Protestversammlung handelt oder um einen Gesangverein oder was das sonst sein soll, möchte ich hier nicht entscheiden. In England kann BEWICK übrigens seine Originale nicht gesehen haben, denn dort war der Biber im 12. Jahrhundert bereits ausgerottet. Die Northwest Company in Montreal — ihre „Verdienste“ durch und bei der Ausrottung der Biber

In dem grundlegenden Buch von HINZE (1950) wird auf das wenig bekannte Bild LUCAS CRANACHS von 1527 „Kardinal Albrecht v. Brandenburg als Heiliger Hieronimus“ (Kaiser-Friedrich-Museum, Berlin) hingewiesen (Abb. 1). Auch sind bei HINZE die recht abergläubischen Darstellungen nach MARIUS und FRANK (1685) und nach der Karte des OLAUS MAGNUS zu finden.

LARS WILSSON (1966) bringt Illustrationen aus einem Druck der Äsopischen Fabeln (um 1501) und von BIURBERG (1687, Upsala). BIURBERG zeigt dieselbe falsche Darstellung eines Holztransportes durch Biber, die schon OLAUS MAGNUS bringt. (Ein Biber liegt auf dem Rücken und hält Holzknüttel auf dem Bauch fest. So wird er als Schlitten gezogen.)

Der Schweizer Chronist GESSNER (1516—1565) bringt eine recht gute Darstellung (Abb. 2) und eine interessante Beschreibung über die Verbreitung des Bibers durch ganz Europa. Wegen seines Vorkommens in der Türkei und „in Ponto“ nenne man ihn auch den Pontischen Hund.

Die Biberversammlung, die sich unter den Holzschnitten des Engländer THOMAS BEWICK

waren hoch — gab Ende des 18. Jahrhunderts eine Bibermünze heraus, die ich bisher noch nicht auftreiben konnte. Auch auf Briefmarken wird der Biber gelegentlich dargestellt, so Kanada 1851: 3 Pence und neuerdings mit einer sehr korrekten Zeichnung durch Polen. Im Jahre 1941 hat Canada eine 5-Cent-Münze prägen lassen.

Das Wappen der Stadt Biberach zeigt einen recht stolzen Biber (Schwarz auf Gold). Bieberich bei Wiesbaden hat auch einen Biber im Wappen. Leider hält dieses Tier einen Fisch im Fang. So verewigen sich falsche Vorstellungen seiner Lebensweise.

HINZE bringt 1937 neben dem alten Wappen von Biebrich ein neues Wappen. Dort ist dem Übel abgeholfen. Neben der rechten Hinterpfote, welche über dem Wasser schreitend erhoben ist, erscheint nun ein liegender Stadtschlüssel. Es ist merkwürdig, daß HINZE 1950 jedoch wiederum das alte Stadtwappen von Biebrich vorlegt. Inzwischen ist Biebrich als Teil Wiesbadens eingemeindet worden. Das nun zuständige Stadtarchiv Wiesbaden teilt mit, daß nach dem Ortswappenbuch von HESS (1956) und anderen neueren Darstellungen der Biber im Wappen Biebrichs einen „Schlüssel im Maul“ trägt<sup>1</sup>. Die falsche Darstellung scheint also endgültig verschwunden zu sein.

Auch Adelsfamilien z. B. die VON BIBRA führen Biber als Wappentier. FRIES weist wohl als erster darauf hin, daß auch Wärmland in Schweden einen Biber im Wappen führt und zeigt dies Wappen.

Am Rande der Rhön wurde in Speicherz ein Gasthauschild mit einem Biber entdeckt.

Gemessen an anderen Darstellungen und Bildern von Säugetieren ist es also nicht allzuviel, was bisher festgestellt wurde. Bemerkenswert bleibt dabei, daß gerade das Falsche immer wieder dargestellt wurde. Man kann daraus schließen, daß solche Künstler des Modells in natura nicht habhaft waren, und sie sich auf Fischer- und Jägerlatein verließen, soweit sie sich nicht einfach als Kopisten betätigten.

LUCAS CRANACH kann man naturgetreue Darstellung bestätigen. CRANACH lebte lange im mitteldeutschen Bibergebiet und konnte mit großer Wahrscheinlichkeit den Biber in den Gehegen der dortigen Landesherren beobachten, wenn er den Biber nicht überhaupt noch in seiner fränkischen Heimat gesehen hat.

A. VAN WIJNGAARDEN (1966) hat kürzlich neben sehr wichtigen anderen Ergebnissen auf einen Stein hingewiesen, der sich in Dortrecht am Giebel des Hauses „Dit is de Beverburch“ befindet. Auf diesem Abbild scheinen die Biber eine Burg erstürmen zu wollen. In Nederlands Historisch Scheepvaartmuseum ist ein Ruderkopf aus dem 18. Jahrhundert zu finden, der einen holzgeschnitzten Biber zeigt. Dieser Biber ist nach der vorliegenden Fotografie sehr gut und ohne viel Übertreibung geschnitzt. Sogar die Grannen sind angedeutet. Scheinbar fehlen aber an den Hinterpfoten die Schwimmhäute. Das wäre recht sonderbar, denn der Schnitzer dieses *Castor fiber* stammte sicher aus der wassernahen Bevölkerung. Dieser Ruderkopf stammt von einem friesischen Frachtschiff „Groote Bever“. Auch andere Schiffe trugen den Namen Biber.

Als WILLIAM SLOMAN (1744—1800), der Begründer der Reederei ROB. M. SLOMAN jr. in Hamburg, 1790 aus Great Yarmouth nach Hamburg übersiedelte, benutzte er zwei Schiffe, deren eines „The Beaver“ hieß (Anon. 1964). Leider ist von diesem Schiff weder ein Bild noch die Gallionsfigur erhalten. Letztere hat, dem Zeitgeschmack folgend, sicher einen Biber dargestellt.

VAN WIJNGAARDEN weist besonders darauf hin, daß ältere Nachrichten über den Biber sehr selten sind.

Im Spätsommer 1965 durchstreifte ich den Park von Hellbrunn bei Salzburg, um die zahlreichen und interessanten Tiersculpturen zu fotografieren. Überraschungen erwartete ich nicht, denn ich kenne den Park seit 40 Jahren und habe ihn mehr als zwei Dutzend Male besucht. An der linken Seite des Sternweihers, unweit der „berühmten“

<sup>1</sup> Telegrafische Mitteilung des Stadtarchivs Wiesbaden an den Verfasser vom 3. 7. 1967.

Neptungrotte befindet sich ein Hügelnchen. Aus einer kleinen Höhle sah mich plötzlich ein Biber aus Stein zutraulich an (Abb. 4, 5). Der freundliche Führer gab mir die Erlaubnis den Biber aus der Höhle herauszuziehen, und so hatte ich ihn in Lebensgröße vor mir sitzen (Abb. 5). Diese interessante Plastik ist, wie ich später feststellte, in Fachkreisen bisher unbekannt geblieben.

Der Park wurde in den Jahren 1613–15 durch den Italiener SANTINO SOLARI im Auftrag des Erzbischofs MARCUS SITTICUS, Reichsgraf von Hohenems, angelegt. Wer die Plastik geschaffen hat, ist mangels Bauakten nicht feststellbar. Es wird aber angenommen, daß italienische Bildhauer tätig waren. Wir haben hier eine für die damalige Zeit exakte und recht genaue Darstellung des *Castor fiber*. Das ist kein Wunder, denn



Abb. 4 und 5. Alte Biberplastik im Schloßpark Hellbrunn bei Salzburg (Aufn.: CARL O. WANCKEL)

im Südteil des Parkes befand sich damals ein Wildpark, in dessen Weiher auch Biber eingesetzt waren. Auch sonst hat es im Salzburger Land und im Salzkammergut zu damaliger Zeit noch freilebende Biber gegeben. Die letzten Biber sind um 1870 nördlich von Salzburg in der Antheringer Au ausgestorben (Prof. TRATZ in litt.). Ein Biberpräparat und einige Schnitte befinden sich im Haus der Natur in Salzburg. Der Ortsname Bieberau für eine kleine Siedlung, 3 km nordostwärts von Strobel am Wolfgangsee, weist auf den Biber hin. Auch scheint diese Landschaft früher sicher sehr gut als Biotop geeignet gewesen zu sein.

Es wäre zu wünschen, daß diese plastische Kostbarkeit wohlverwahrt würde. Dort, wo ich sie 1965 fand, ist sie der Verwitterung zu sehr ausgesetzt. Der Biber steht zudem unmittelbar am Fußweg und im Nivellement desselben, so daß er leicht beschädigt werden kann. Diesem nun schon 350 Jahre alten Herrn wäre ein günstiger Biotop angemessen.

Im Sommer 1967 machte mich Prof. TRATZ auf einen Biberbrunnen in Weyer a. d. Enns/Oberösterreich aufmerksam. Dieser Brunnen steht auf dem Marktplatz. Seine Umfassung trägt das Datum 1838. Auf der Mittelsäule des Brunnens steht ein überlebensgroßer steinerner Biber, der einen Fisch im Maul trägt und sich halb über dem Wappen von WEYER erhebt. Seine Kelle ist hinten scharf abgekantet, sein Fang maularig und flach abgeplattet. Der Bildhauer hat also wahrscheinlich seine Darstellung nicht nach der Natur geschaffen. Die Figur soll um 1850 von J. G. H. FREY geschaffen worden sein (Abb. 6).

Das Wappen des Marktes Weyer, 1564 durch Kaiser Ferdinand I. verliehen, zeigt oben rechts den Steyrischen Panther, links Halbmond und Stern des Stiftes Garsten und im unteren Feld einen aus dem Wasser steigenden Biber. Nach einer alten Sage soll Weyer seinen Namen von einem Weiher an der Gafflenz, einem Nebenfluß der Enns, erhalten haben. Den Bibern wird nun nachgesagt, daß sie den Damm zerstört hätten; dadurch sei der Weiher dann verschwunden.

An den Seiten des Rathausgiebels befinden sich rechts und links 2 weitere Biberfiguren aus Stein in Lebensgröße (Abb. 7). Über das Alter dieser Figuren konnte vorerst noch nichts Genaues festgestellt werden.

Am Markt befindet sich außerdem noch die Apotheke zum Biber. An ihrer Außenwand ist ein Biber in der Manier des 18. Jhdts. malerisch dargestellt. Die Apotheke ist laut Angaben des Besitzers in der Zeit Josef II. (1765–1790) vom Stift Garsten nach Weyer verlegt worden. Weyer war damals ein bedeutender Platz des Handels mit Eisen- und Venetianer-Waren.

Obwohl WEYER in 410 m über Meereshöhe liegt, kann unterstellt werden, und das gilt auch für den Ennslauf bis in die Gegend von Admont und weiter hinauf, daß in dieser Gegend früher tatsächlich Biber in größerem Umfange gelebt haben, denn das Gelände bietet sich als Bibergebiet an.

In Salzburg befindet sich in der Getreidegasse ebenfalls eine Apotheke zum Biber. Hübsche bemalte Tafeln zeigen Biber und berichten über die Geschichte der Apotheke, die seit Anfang des 17. Jahrhunderts besteht.

Am Siegmundplatz in Salzburg, zwischen dem Bürgerspital und der Hofstallgasse, soll an dem dort befindlichen Brunnen ebenfalls eine Biberfigur vorhanden sein. Die



Abb. 6. Der Biberbrunnen von Weyer (Enns) (Aufn.: CARL O. WANCKEL, VIII. 1967)



Abb. 7. Biber am Rathausgiebel in Weyer (Enns) (Aufn.: CARL O. WANCKEL, VIII. 1967)

Richtigkeit dieser mir erst vor kurzem zugegangenen Meldung konnte ich allerdings nicht überprüfen.

Trotz der großen Verbreitung des *Castor fiber* L. bis an das Ende des 18. Jahrhunderts sind bisher verhältnismäßig wenig Darstellungen im Bild oder als Plastiken bekannt geworden. Für das Fehlen von Darstellungen in prähistorischer Zeit gibt es vorläufig keine sichere Erklärung.

Der *Castor fiber* L. ist ein Nacht- und Dämmerungstier. Die Unzugänglichkeit der damaligen Biotope muß unterstellt werden. Es war nur ein kleiner Personenkreis, der den Biber in der freien Wildbahn beobachten konnte, nämlich Jäger und Fischer. Noch vor wenigen Jahrzehnten sind Fälle bekannt gewesen, daß Fischer den Biber im Netz fingen, töteten, aber nicht in Besitz nahmen. Aberglaube wird hier eine Rolle gespielt haben. Die Jäger haben, um das wertvolle Rauchwerk zu erhalten, die Biber wahrscheinlich sehr schnell gestreift. Durch diese Gegebenheiten war der Kreis derer, die den Biber wirklich genau kannten, sehr klein. Die vielen falschen Darstellungen der früheren Bilder zeigen, daß die Fertiger kaum aus eigener Anschauung etwas vom Biber wußten. Im Falle der Biber-Plastik aus Hellbrunn ist die verhältnismäßig richtige Darstellung des Bibers durch vermutlich italienische, also landfremde Künstler, darauf zurückzuführen, daß die Künstler Gelegenheit hatten, den Biber im Park und in den benachbarten Biotopen zu beobachten.

Ich unterstelle trotzdem, daß noch manche ältere Biberdarstellung im Verborgenen schlummert. Es ist Sinn dieser Arbeit dazu anzuregen, dem kulturhistorischen Bereich der Castorologie mehr Beachtung zu schenken.

Frau Dr. ERNA MOHR danke ich für viele Hinweise und die Anregung zu dieser Arbeit.

#### Literatur

- ANONYMUS (1964): 100 Jahre Schiffahrt, Schiffbau, Hafen. Hansa, Hamburg.  
 — (1967): Frankfurter Allgem. Ztg. Nr. 93 v. 21. 4. 1967.  
 BENDER, Dr. (i. Hs. ROBERT M. SLOMAN jr.) mündl. Mitt.  
 BRÜNING, H. (1958): Schutz und Verfolgung des Bibers an der mittleren Elbe. Natur u. Landschaft 33, p. 171—176.  
 FRIES, CARL (1940): Biberland. Stockholm.  
 — (1943): Biberland. Vlg. Neumann, Neudamm.  
 HINZE, G. (1937): Der Biber in Deutschland. Verlag Bermühler, Berlin.  
 — (1950): Der Biber. Akademie-Vlg. Berlin.  
 — (1961): Das Biber-Abc. Naturschutz u. Landschaftsgestaltung im Bez. Magdeburg, 4. Folge, p. 36—42; Magdeburg.  
 NICHT, M. (1967): Wanderungen des Elbebibers, *Castor fiber albicus* Matschie, 1907, und ihre Ursachen. Säugetierkd. Mitt. 15, p. 40—42.  
 PIECHOCKI, R. (1962): Die Todesursachen der Elbe-Biber (*Castor fiber albicus* Matschie, 1907) unter besonderer Berücksichtigung funktioneller Wirbelsäulenstörungen. Nova Acta Leopoldina, N. F. 25, Nr. 158, 85 pp., 75 figs.  
 PUPPE, K., und STUBBE, C. (1964): Untersuchungen über das Vorkommen des Bibers in der Schorfheide. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. 4. Akademie-Vlg. Berlin.  
 SCHULZE, J. (1961): Belauschte Elbebiber. Naturschutz u. Landschaftsgestaltung i. Bez. Magdeburg, 4. Folge, p. 33—36.  
 SIEBER, H. (1966): Über das Bibervorkommen im Schweriner Seengebiet. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. 6.  
 TRATZ, E. P. (1965): Schriftl. Mitt. v. 7. 10. 1965.  
 WANCKEL, WOLFGANG (1961): Zähigkeit und Ausdauer der Biber. Naturschutz u. Landschaftsgestalt. i. Bez. Magdeburg, 4. Folge, p. 30—33. Magdeburg.  
 WIJNGAARDEN, A. VAN (1966): De Bever, *Castor fiber* L., in Nederland. Lutra 8, H. 3.  
 WILSSON, LARS (1966): Biber — Leben und Verhalten. Vlg. Brockhaus, Wiesbaden.

Anschrift des Verfassers: CARL O. WANCKEL, 2 Hamburg 11, Katharinenstraße 3



# Über eine prähistorische Tonplastik von *Trichechus cf. inunguis* (Sirenia) vom oberen Amazonas

VON HANS FERIZ

Eingang des Ms. 21. 6. 1967

Das Studium prähistorischer und historischer Darstellungen kann auch für den Zoologen von großem Interesse sein. Es kann Kenntnisse vom früheren Vorkommen eines Tieres vermitteln und außerdem auch einen Begriff des wirtschaftlichen, magischen und ästhetischen Wertes einer Tierart oder einer Tiergruppe für den Menschen geben. Klassische Vorbilder sind Tierdarstellungen (Grottenmalereien) aus der spät-paläolithischen bis früh-neolithischen Periode in Europa (z. B. Lascaux, Altamira) und die Felsbilder in Afrika (z. B. die in der Zentral-Sahara gefundenen Frescos).

Von der durch Aussterben und Ausrottung sehr gefährdeten Ordnung der Sirenia sind nur wenige nicht-wissenschaftliche Abbildungen bekannt. Kürzlich hat BRENTJES (1967) den Seekühen in den Kulturen des Alten Orients einen Aufsatz gewidmet. Im Zusammenhang damit kann es von Interesse sein, die Aufmerksamkeit auch auf eine prähistorische Darstellung einer Seekuh zu lenken, die aus einem ganz anderen Gebiet der Erde stammt, nämlich aus West-Brasilien. Diese Darstellung, eine Tonplastik des Kopfes eines Manati, wurde kürzlich von Pater J. ZUIDGEEST, einem Missionar der Station Tefé, am oberen Rio Japura in der Nähe von Mangueira gefunden (FERIZ, 1967). Das Objekt, Handgriff und Wandfragment eines Gefäßes, hat als Maße  $7 \times 3,8 \times 3,8$  cm. Die Dicke der Wand beträgt 1 cm; das Fundstück besteht aus hartem, hellgrau gebranntem, fein geschlemmten, dunkelgrauen Ton (Abb. 1 und 2).

Die Deutung der Plastik drängt sich auf, wenn wir die Darstellungen mit dem Photo eines Exemplares von *Trichechus manatus manatus* (Linnaeus, 1758) vergleichen, das aus Surinam herübergebracht wurde und jetzt im Zoologischen Garten von Amsterdam lebt (Abb. 3). Wenn wir den Fundort der Plastik in Betracht ziehen, können wir annehmen, daß hier *Trichechus inunguis* (Natterer, 1883), die am Oberlauf des Amazonas

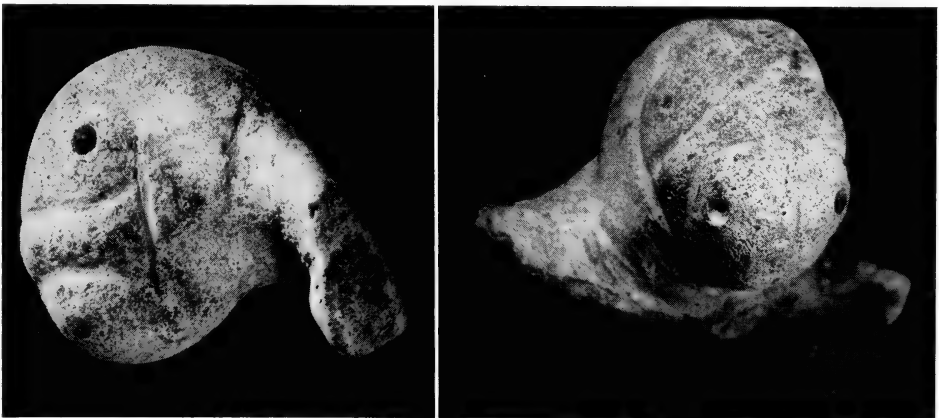


Abb. 1 (links) und 2 (rechts). Eine prähistorische Tonplastik einer Seekuh vom oberen Amazonas, Brasilien. (Photo: Zoologisch Museum, Amsterdam)



Abb. 3. Lebende Manati aus Surinam. (Photo: Zoologischer Garten „Natura Artis Magistra“, Amsterdam)

lebende Art der *Sirenia* dargestellt sein dürfte.

Über das wirkliche Alter des Fundstückes kann aber noch nichts Definitives ausgesagt werden. Wohl steht fest, daß es präcolumbisch ist, wenn man die Begleitumstände der Entdeckung in Betracht zieht. Das Objekt wurde zugleich mit anderen Scherben 40 bis 60 cm tief in einer dicken, schwarzen Humuslage gefunden. Sämtliche Fundstücke sind Fragmente großer Urnen oder großer, flacher Schalen

und Teller. Diese sind von hindurchgewachsenen Baumwurzeln in Stücke gesprengt worden; es war daher unmöglich, auch nur ein einziges ganzes Gefäß zu finden.

In Anbetracht der noch sehr geringen Kenntnis der Frühgeschichte Brasiliens ist es äußerst spekulativ, eine Erklärung darüber zu geben, weshalb der Manati-Kopf dargestellt wurde. Aus den Arbeiten von z. B. DECARI (1950), MOHR (1957) und BERTRAM (1963) geht jedoch hervor, daß noch heute Seekühe wirtschaftliche und magisch-religiöse Bedeutung für den unter primitiven Verhältnissen lebenden Menschen haben.

Alle zoologischen Daten dieses Aufsatzes stammen von Drs. P. J. H. VAN BREE, Amsterdam. Ich möchte ihm an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank für seine Hilfe bezeugen.

#### Literatur

- BRENTJES, B. (1957): Maritime Säugetiere in den Kulturen des Alten Orient. *Z. Säugetierkunde* 32, 114—125.  
 BERTRAM, C. (1963): In Search of Mermaids — The Manatees of Guiana. Peter Davies, London.  
 DECARI, R. (1950): La faune malgache. Payot, Paris.  
 FERIZ, H. (1967): Neue Funde vom oberen Amazonas, *Z. Ethnologie*. (Im Druck).  
 MOHR, E. (1957): Sirenen oder Seekühe. (Die neue Brehm-Bücherei Nr. 197) Ziemsen, Wittenberg/Lutherstadt.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. HANS FERIZ, Koninginneweg 50, Amsterdam-Zuid, Niederlande

# Vor- und Nachgeburtsphasen bei drei Flughundgeburten, *Pteropus giganteus* (Brunnich, 1782)

Von D. FÖLSCH<sup>1</sup>

Aus dem Zoologischen Garten Zürich — Direktor: Prof. Dr. H. Hediger

Eingang des Ms. 29. 4. 1967

Im Zürcher Zoo sind im Jahre 1966 3 erfolgreiche Geburten von 2,1 Flughunden (*Pteropus giganteus*), der aus 2,6 Tieren bestehenden Gruppe zu verzeichnen. Die hierbei gewonnenen Beobachtungen stehen im interessanten Vergleich ergänzend zu den mannigfaltigen Erfahrungen, die E. KULZER, Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen, 1966 veröffentlicht hat.

## Verhalten vor der Geburt

Alle 3 Geburten im Zürcher Zoo erfolgten in der Zeit von der morgendlichen Dämmerung bis gegen 14 Uhr. Bei 2 der 3 Muttertiere wurden 7 beziehungsweise 14 Tage vor der eigentlichen Geburt Wehen beobachtet, die einen sofort anschließenden Partus erwarten ließen: Deutlich sichtbare axillare Brustwarzen zirka 1 cm lang auf angeschwollenen Mammae, seitlich weit hervorgewölbter Bauch und pulsierend stoßende Bewegungen der Frucht gegen den inneren Muttermund. Die Regio ano-genitalis stellt sich insgesamt dreieckig und haselnußgroß geschwollen, vorgewölbt und haarlos dar. Bei Putzbewegungen am Kopf, ausgeführt mit der ausgestreckten, gespannten Hinterextremität, öffnet sich die Scheide, und die rosarote Schleimhaut wird sichtbar. Vermehrte Aktivität hebt das beobachtete Tier aus der Gruppe hervor; es ist unruhig, klettert viel herab zum Futternapf, setzt dünnen Kot und Urin häufig ab und putzt und schleckt sich besonders Bauch und Genitale. — 24 Stunden später sind diese vorgeburtlichen Symptome abgeklungen.

## Beobachtungen nach der Geburt

Zittern am ganzen Körper und beschleunigte Atmung machen am 11. III. 1966 gegen 14 Uhr die diensthabende Wärterin des Kleinsäugerrevieres auf ein hoch am Ast hängendes weibliches Tier aufmerksam. Um 14.30 Uhr werde ich benachrichtigt. Der Verdacht auf eine Krankheit schwindet mit dem Beobachten eines auf der Bauchseite des Alttieres gelegenen fast strohhalmstarken (ca. 2–3 mm) und ungefähr 5 cm langen Schläuchleins, das sich abwechselnd milchig-weiß und rosa färbt. Dieser Strang ist die Nabelschnur, die wegen ihrer Durchsichtigkeit die Pulsation (60/min) des maternalen und foetalen Blutes zu erkennen gibt.

Unter der linken Achsel der Mutter sind zwei gut linsengroße, offene, schwarze Augen und die tütenförmig spitz aufgestellten Ohren des Jungtieres deutlich zu sehen.

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. H. HEDIGER danke ich für die Gewährung eines 10monatigen Aufenthaltes vom November 1965 bis August 1966 am Zoologischen Garten Zürich. Mit Hilfe der GERTRUD-RUEGG-STIFTUNG konnte u. a. die folgende Arbeit durchgeführt werden.

Mit den Füßen hakt sich das Junge an der Basis der linken mütterlichen Hinterextremität fest. Der Körper des Jungen wird von den Flughäuten (Patagia) der Mutter nur locker ummantelt, so daß es Hanglageveränderungen vornimmt und die eigenen Flughäute ausspannt (14.47 Uhr), die die Mutter beleckt.

Um 15 Uhr, ungefähr 1 Stunde nach der Geburt, fällt beziehungsweise zieht sich die Nabelschnur zusammen, eine vorgebildete, angelegte Rißstelle in der Form eines Schnürringes ist nicht sichtbar; die Pulsstelle ist schwächer und geringer in der Frequenz (15/min). Am ca. 8 cm langen Nabelstrang des Jungtieres hängt um 16.30 Uhr die aus den mütterlichen Geburtswegen abgegangene Placenta (Nachgeburt); sie hat die Größe eines längsgeschnittenen Taubeneies und ist rosafarben und glattwandig. Das Junge dreht sich so, daß sein Kopf wechselnd zwischen den mütterlichen Vorder- und Hinterextremitäten zu liegen kommt.

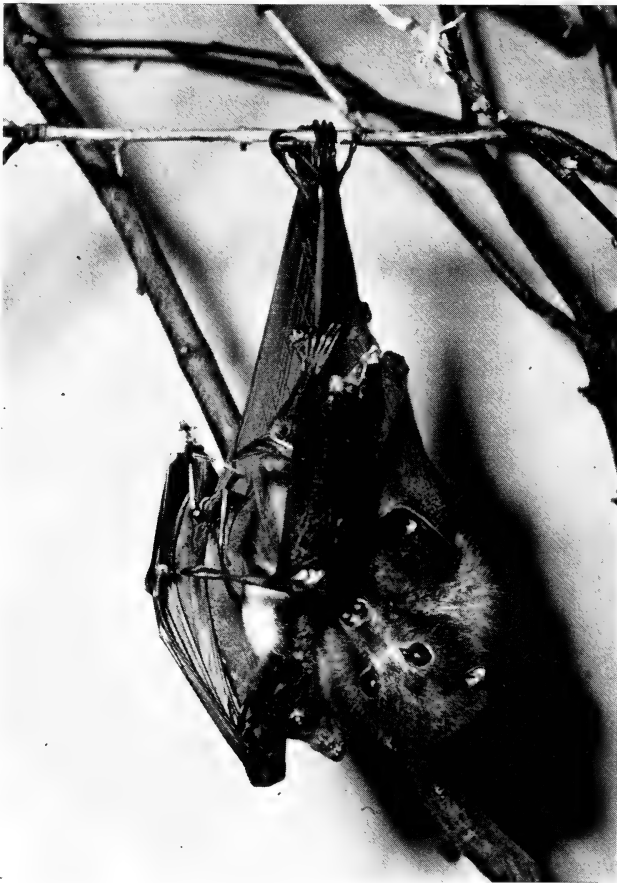
Die Mutter hält die Nabelschnur mit den Krallen der Vorderextremitäten fest und beißt an der Placenta (18.30 Uhr). Zwischendurch faltet sie die Patagia zusammen und ruht aus.

Am Tage nach der Geburt (12. III. 1966) frißt die Mutter die Nachgeburt. Sie schleckt wie auch an den folgenden Tagen das Jungtier besonders ausgiebig frühmorgens um 7 Uhr und abends bei einbrechender Dämmerung ab. Das Jungtier hält seinen Kopf in Richtung der mütterlichen Achselhöhle und wechselt zeitweise von einer zur

anderen Seite; ein Saugen an den Zitzen kann nur vermutet werden, es ist nicht offensichtlich. Erstaunlich groß sind die weit ausgespannten Flughäute des Jungen, mit denen es die leicht geöffneten mütterlichen Patagia umklammert.

Ganz sichtbar wird das Junge, als die Mutter am 13. III. 1966 morgens ihre Flughäute öffnet: Der Bauch ist dünn und kurz behaart im Gegensatz zu dem braun pigmentierten Nackenpelz und den schwarzen, stark behaarten übrigen Körperpartien. Auch das Genitale ist deutlich: Der trompeten- oder trichterförmige Penis und die seitlich davon ausgebildeten Skrotalsäcke. Am Jungtier hängt die zusammengezogene Nabelschnur.

In der Nacht desselben Tages zeigt die Mutter wieder vermehrte Aktivität. Sie klettert mit dem Jungen am Bauch von



Die Flughund-Mutter mit ihrem Jungen (Aufn.: JÜRIG KLAGES)

ihrer Platz behend herab zu den Futterschalen. In der Nähe befindliche Flughunde weichen ihr aus oder werden angegriffen wie die Männchen, die sich aber zur Wehr setzen. — Die beiden Männchen werden in den späteren Tagen herausgefangen und von den Weibchen ferngehalten.

Nach der Nahrungsaufnahme klettert die Mutter mit dem Jungen wieder nach oben und hängt sich mit den Füßen an das unter der Decke befindliche Geäst; nur zum Koten und Urinabsetzen wendet sie ihren Körper, den Kopf nach oben, und hakt sich mit den Krallen der Vorderextremitäten fest.

Von der 3. Woche an (6. IV. 1966) hängt sich das Junge mit seinen Fußkrallen auch an das Deckengeflecht, erst zwischen die Füße der Mutter, dann (18. IV. 1966) aber auch neben sie, beide bleiben jedoch in „Tuchföhlung“. Bei Gefahr ummântelt die Mutter mit ihren Flughäuten sofort das Junge, welches sich dann im mütterlichen Fell festhakt.

Erstaunlich früh versucht die Mutter, sich von dem Jungen für längere Zeit zu trennen, indem sie das sich unter Gekreische nähernde Junge mit der Nase fortstubbst und sich selber entfernt und zum Futternapf begibt (24. IV. 1966). Das Junge wird anfänglich für eine halbe Stunde alleine gelassen und an den folgenden Tagen (Beobachtungen bis zum 12. V. 1966) auch über längere Zeitspannen. Während der mütterlichen Abwesenheit hakelt das Junge geschickt am Deckengeäst, putzt sich und weitet die Flughäute und ummântelt sich dann mit diesen, an einem Bein ausruhend aufgehängt.

*Anmerkung bei der Korrektur:* Nachdem am 10. 10. und 16. 10. 1966 Paarungen beobachtet wurden, sind am 25. 4., 26. 4. und 2. 5. 1967 wieder drei Flughunde geboren worden. Aus diesen Daten kann auf eine Tragzeit von 190 bis 203 Tagen geschlossen werden — also bedeutend länger als die von EISENTRAUT und JANSEN 1944 angegebene Tragzeit von etwas mehr als 4 Monaten.

### Zusammenfassung

2,1 Flughunde (*Pteropus giganteus*) wurden 1966 im Zoologischen Garten Zürich geboren. 7 bzw. 14 Tage vor der Geburt waren bei 2 Muttertieren deutlich Vorwehen sichtbar. Die Geburten erfolgten in der Zeit von der morgendlichen Dämmerung bis 14 Uhr. Die Jungtiere blieben im innigen Kontakt mit ihren Müttern. Erst von der 3. Woche an hakten sich die Jungen mit ihren Krallen am Deckengeflecht fest, hatten jedoch weiterhin „Tuchföhlung“ mit der Mutter. Mit der 6. Woche begann die Mutter, sich das Junge aktiv vom Leib zu halten, erst nur für kurze Zeit, dann den ganzen Tag über. Nachts jedoch wurden die Jungen von ihren Müttern wieder beschützend ummântelt.

### Literatur

- EISENTRAUT, M., und JANSEN, H. (1944): Biologie der Flederhunde (*Megachiroptera*) *Biologia generalis* (Wien) 18, 3.  
 KULZER, E. (1966): Die Geburt bei Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray (*Megachiroptera*). *Z. Säugetierkunde*, 31, 226—233, 6 Abb.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. med. vet. DETLEF FÖLSCH, 24 Lübeck, Lessingstraße 12

## Otto Wettstein von Westersheimb †



*Otto Wettstein*

Am 10. Juli 1967 starb nach schwerem Leiden in Wien Univ.-Prof. Dr. OTTO WETTSTEIN VON WESTERSHEIMB kurz vor Vollendung seines 75. Lebensjahres (geboren 7. 8. 1892). Der Name WETTSTEIN hat nicht nur in Wien, sondern auch in der Biologie einen guten Klang: Der Vater RICHARD V. WETTSTEIN († 1931) war Professor für Botanik an der Universität und Verfasser des Standardwerkes „Handbuch der systematischen Botanik“. OTTOS jüngerer Bruder FRITZ († 1945), als Botaniker der kongeniale Sohn des Vaters, war schon mit 30 Jahren Ordinarius für Botanik in Göttingen und wurde 1934 als Nachfolger von CARL CORRENS Direktor des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie in Berlin-Dahlem, sein Bruder WOLFGANG hat sich als Forstpflanzenzüchter mit der „Wettstein-Pappel“ einen Namen gemacht und liest noch heute an der Hochschule für Bodenkultur in Wien.

Die Hinwendung der drei Brüder WETTSTEIN zur Biologie entsprach gewiß einer angeborenen Neigung, denn mit dem Erbe des Vaters verband sich bei ihnen das des Großvaters mütterlicherseits, ANTON KERNER VON MARILAUN, der das von den Knaben hochgeschätzte Buch „Pflanzenleben“ geschrieben hatte. Im Elternhaus konnten sich ihre Anlagen frei entfalten, und unter der anregenden Führung des Vaters konnte jeder sein besonderes Interesse entwickeln und pflegen. Erbgut und Umwelt formten die Persönlichkeit und bestimmten den Lebensweg. So trieb es FRITZ nach anfänglichen faunistischen Studien mehr und mehr zur Botanik, während OTTO sich ganz der Zoologie verschrieben hatte. Er begann sein Studium der Naturwissenschaften an der Universität Wien im Jahre 1910 und promovierte hier bei GROBEN im Juli 1915 „Über den Pericardialsinus einiger Decapoden“.

Schon während der Studienzeit begann er am Naturhistorischen Museum Wien als Hospitant zu arbeiten und publizierte im Ornithologischen Jahrbuch 1912 seinen ersten Artikel „Die Ornis des Gschnitztales bei Steinach am Brenner“, über deren Veränderungen er ein halbes Jahrhundert später berichtete, denn hier in Trins pflegte er in einem den WETTSTEINS gehörenden Haus den Urlaub zu verbringen.

Auch in der Folge gehörte OTTOS besondere Zuneigung den Vögeln, zu denen sich unter dem Einfluß seiner ersten Expedition die Säugetiere gesellten. Schon der junge Student hatte das Glück, nicht nur nach Monako, Istrien, Dalmatien (1912), Sizilien und Tunesien reisen zu können, sondern sich auch einer unter Leitung des Wiener Herpetologen F. WERNER stehenden, von der K. K. Akademie der Wissenschaften unterstützten Expedition nach Kordofan anschließen zu dürfen. Sie hat einen bestimmenden Einfluß auf den jungen OTTO gehabt, der sein besonderes Interesse für Wirbeltiere und

deren Systematik befriedigt sah und in F. WERNER, Professor für Zoologie an der Universität Wien, einen verständnisvollen und erfahrenen Freund fand.

„Noch als Student“, schreibt WETTSTEIN 1941 in einem Nachruf auf WERNER, „durfte ich ihn 1914 auf seiner großen Expedition nach Kordofan begleiten, in einem Alter, in dem eine solche Forschungsreise zum größten und eindrucksvollsten Erlebnis des ganzen Lebens wird. Auch meine Abkehr von der vielbefahrenen Straße der Ornithologie und meine Zukehr zur Säugetierkunde geht ursprünglich auf ihn zurück, und schließlich war er es, der mir die anfänglich schwere, durch äußere Umstände gebotene Umsattelung zur Herpetologie mit Rat und Tat außerordentlich erleichterte.“ Diese Umsattelung erfolgte 1920 und ergab sich aus der durch Pensionierung F. SIEBENROCKS freiwerdenden herpetologischen Abteilung des Naturhist. Museums, deren Leitung WETTSTEIN als wissenschaftlicher Beamter dieses Museums nun übernahm. Er hat sie gründlich reorganisiert und zu einer der größten Reptilien- und Amphibiensammlungen ausgebaut. Sein Ansehen als einer der führenden europäischen Herpetologen findet u. a. Ausdruck in der Bearbeitung der Rhynchocephala (1931) und Crocodilia (1954) für KÜENTHALS „Handbuch der Zoologie“. So gewissenhaft er sich auch in sein neues Aufgabengebiet einarbeitete, auf dem er es als Schüler WERNERS zur Meisterschaft brachte, so kehrte er doch der Vogel- und Säugetierkunde keineswegs endgültig den Rücken. Er hat sich in den 3 von ihm bevorzugten Disziplinen der Systematik, Tiergeographie und Ökologie nie auf nur eine Gruppe der Wirbeltiere beschränken mögen, sondern dabei immer alle Wirbeltiere einbezogen. Deshalb war er auch dazu berufen, jahrelang in den „Fortschritten der Zoologie“ die „Systematik und Stammesgeschichte der Wirbeltiere“ zu referieren. Freilich hat er nach seinem eigenen Zeugnis das Hauptgewicht auf Reptilien und Säugetiere gelegt, und auch im Wiener Museum galt seine Fürsorge neben seiner eigenen besonders der mammalogischen Abteilung.

Waren WETTSTEINS zoologische Interessen breit gefächert, so blieb er auch nicht zeitlebens nur Museumsbeamter. Schon durch seinen väterlichen Freund WERNER eng mit dem Zool. Institut der Universität verbunden, habilitierte sich WETTSTEIN am 16. März 1940 an der Universität Wien und wurde hier am 14. Januar 1941 zum Dozenten und am 14. September 1954 zum a. o. Professor ernannt. Hatte er damit Kontakt zur akademischen Jugend, so verstand er es auch meisterhaft, biologische Probleme in allgemeinverständlicher, wissenschaftlich einwandfreier, aber spannender Form einem breiten Leserkreis nahezubringen, wovon das 1943 erschienene Buch „Merkwürdiges von Vierfüßlern und anderem Getier“ Zeugnis ablegt. —

Gleich die erste systematische Arbeit WETTSTEINS, die Bearbeitung der Vögel und Säugetiere Kordofans, läßt erkennen, daß WETTSTEIN keineswegs im Fahrwasser seines verehrten Freundes WERNER schwimmt, sondern über ein eigenes kritisches Urteil verfügt. An dem von ihm gesammelten Material, das u. a. die interessante neue Gerbillengattung *Desmodilliscus* enthielt, die nur am Südrand der Sahara lebt und noch heute in Sammlungen äußerst selten ist, untersuchte er besonders die geographische Variation, und dabei ist ihm die ternäre Nomenklatur, für die sich WERNER erst 1929 entschied, ein selbstverständliches Hilfsmittel.

WETTSTEIN schloß sich auf Grund seiner ersten taxonomischen Studien sogleich der „neuen Schule“ an, die HARTERT mit dem Erscheinen des 1. Bandes seiner „Vögel der paläarktischen Fauna“ (1910) begründet hatte. Blindes Nacheifern lag ihm freilich nicht, und seiner Gewissenhaftigkeit widerstrebte es z. B., „nicht näher untersuchte Tiere nur auf Grund des Fundortes ohne Vorbehalt ternär zu benennen“ (p. 585), eine vernünftige Forderung, gegen die leider heute noch besonders in faunistischen Arbeiten verstoßen wird. Wie er durch HARTERTS Beispiel zu subspezifischem Studium angeleitet wurde, so hat ihn gewiß GERRIT MILLERS „Catalogue of the Mammals of Western Europe“ angeregt, sich mit dem Rüstzeug des Subtilforschers den Säugetieren Europas zuzuwenden. Insbesondere mit den 3 Beiträgen zur Säugetierkunde Europas (Archiv

für Naturgeschichte 1925, 1926 und Z. Säugetierkunde 1933) begann er ein bis dahin unbestelltes Feld zu erschließen, auf das sich mehr und mehr Gleichgesinnte begaben, und so hat er eine Pionierarbeit geleistet, die wesentlich zum Aufblühen der Säugetierkunde beigetragen hat. WETTSTEINS Interesse galt nicht nur den Kleinsäufern, obwohl er gerade der recht vernachlässigten Kleinsäugerforschung Auftrieb gegeben hat. Mit den Großsäugern befaßte er sich schon ex officio als Gutachter auf Trophäenschauen (z. B. auch bei der Internationalen Jagd Ausstellung in Düsseldorf 1954) und als Mitglied des Arbeitskreises für Wildtierforschung in Graz; ihn bewegte aber auch die wechselvolle Geschichte des Steinbockes in den Alpen und der Wildziegen der Ägäis, die er nicht für verwilderte Hausziegen, sondern für die zweite Stammform unserer Hausziege hielt und denen er auf Kreta und Giura selbst nachgespürt hat. Ein von ihm 1954 auf Giura gesammeltes ♀ und ein von ihm besorgtes ♂ befinden sich heute in der Schausammlung des Museums Koenig in Bonn. Auch auf die faunistische Erforschung seines Vaterlandes, ja ganz Südosteuropas, hat WETTSTEIN einen bedeutenden Einfluß ausgeübt, besonders durch die „Beiträge zur Wirbeltierfauna der kroatischen Gebirge“ (1928), „Die Säugetiere Niederösterreichs“ (1934), „Die Fauna der Höhle von Merkenstein in Niederösterreich“ (1938, gemeinsam mit MÜHLHOFER) (eine außergewöhnlich reichhaltige eiszeitliche Knochensammlung), „Die Säugetierwelt der Ägäis“ (1942), „Die Insectivora von Kreta“ (1953), „Mammalia in Catalogus Faunae Austriae“ (1955; Nachtrag mit K. BAUER 1965) und „Die Wirbeltiere der Ostalpen“ (1963). Eine freudige Genugtuung ward ihm als begeistertem Kenner der Alpenfauna noch 1964 mit der Entdeckung der Birkenmaus, *Sicista betulina*, in den Wölzer Tauern durch Oberschulrat HABLE zuteil, um deren Auffindung an dieser Stelle er sich schon im Jahr zuvor eifrig, aber vergebens bemüht hatte (siehe auch diese Zeitschrift 1965, p. 254).

WETTSTEIN war als leidenschaftlicher Sammler kein Labor-Zoologe, ihn trieb es hinaus, wo ihm seine Formenkenntnis bei Tier und Pflanze zugute kam. Er hat sich aber außerhalb Österreichs im wesentlichen damit begnügt, den Spuren WERNERS folgend Südosteuropa zu bereisen. Den Schwerpunkt legte er auf die Inseln der Ägäis, wo er auf 4 Reisen (1934, 1935, 1942 und 1954) eine Tiergeographie dieser Inselwelt auf der Grundlage vor allem der Reptilien und unter Heranziehung geologischer und pflanzengeographischer Befunde verfaßte. Diese „Herpetologia aegaea“ (1953, Nachtrag 1957) gehört zu den wichtigsten biogeographischen Arbeiten WETTSTEINS wie auch des ostmediterranen Raumes.

Erst nach dem Kriege hat WETTSTEIN noch zweimal Gelegenheit zu größeren Reisen gehabt, als er als Korrespondierendes Mitglied der österreichischen Akademie der Wissenschaften nach der UdSSR und China eingeladen wurde.

Am 8. November 1954 schrieb er mir aus Moskau: „Unvorstellbar, was hier und in Leningrad in Museen und Zoos für zoologische Schätze angehäuft sind!“ Und aus China, wo er 1957 war und auch den Fundort des *Sinanthropus* aufsuchen konnte, brachte er Blauelstern, die klassischen Beispiele disjunkter Verbreitung, mit.

Wenn in OTTO VON WETTSTEINS Todesanzeige gesagt ist, daß der Inhalt seines arbeitsreichen pflichterfüllten Lebens Liebe zur Natur und Hingabe an die Wissenschaft gewesen sei, so sind diese Wesenszüge gewiß für ihn als Biologen bezeichnend. Sie leuchteten um so heller, als sie sich mit persönlicher Bescheidenheit und Warmherzigkeit gegenüber Mensch und Tier, ja mit wahrer Herzengüte paarten. Es war deshalb eine Lust, mit ihm zu diskutieren, auch wenn er seine Auffassungen oft geradezu verbissen verteidigte. Die österreichische Liebenswürdigkeit dieses Kavaliere der alten Schule duldet es nicht, daß eine Verstimmung aufkam oder zurückblieb. Seine Erfahrungen und Kenntnisse stellte er mir stets uneingeschränkt zur Verfügung, wenn ich aus der ornithologischen Abteilung im Museum in Wien auf einen Sprung zur benachbarten herpetologischen eilte, um mir Rat zu holen. Und wie oft habe ich davon Gebrauch ge-



macht! Schon allein der für einen Biologen so behaglichen Atmosphäre halber, die er zu verbreiten wußte. Uns verband auch die Jagdpassion, und wir waren vor allem beide einig in unserem Bestreben, Jagen und zoologische Studien miteinander zu verbinden.

WETTSTEINS Güte und ständige Hilfsbereitschaft waren um so bemerkenswerter, als er durch Schwerhörigkeit zeitweise stark behindert und von mancherlei Schicksalsschlägen heimgesucht wurde: 1944 fiel sein einziger Sohn in Rußland; nach dem Kriege wurde ihm die Weiterarbeit am Museum unmöglich gemacht, so daß er sich noch von 1948 bis 1958 in der Forstschutzabteilung der Forstl. Versuchsanstalt Mariabrunn betätigte. 1958 starb seine Frau LORE, geb. SCHMIDTBOMBLIN. Zu freizügigen Reisen fehlte es ihm an den Mitteln, und das Jagen mußte er aus Rücksicht auf seine nachlassende Gesundheit mehr und mehr einschränken. Da wurden für ihn die Jahresversammlungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde, an denen er seit 1950 fast stets, seit 1963 als ihr Ehrenmitglied, teilgenommen hat, zu den festlichsten Tagen des Jahres. Daß er in Wien nicht vereinsamte, dafür sorgte eine rege Korrespondenz, die ihn mit Gleichgesinnten in aller Welt verband. Vor allem aber ward ihm das Glück zuteil, in seiner Tochter HELGA einen vertrauten Menschen bei sich zu haben, auf dessen Verständnis und Fürsorge er jederzeit bauen konnte, und der ihm in den letzten schweren Monaten seines Lebens bis zum letzten Atemzug treu zur Seite stand.

G. NIETHAMMER, Bonn

## SCHRIFTENSCHAU

KEIL, ALBERT: **Grundzüge der Odontologie — allgemeine und vergleichende Zahnkunde als Organwissenschaft**, 2. Aufl., Verlag Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee, 1966. 278 S., 251 Abb., 4 farbige Tafeln, geb. 69,— DM.

Dieses Buch soll nach den Vorstellungen des Autors allen denjenigen, die sich mit Zähnen zu beschäftigen haben, als „Fundamentum odontologicum“ dienen. In einem ersten, allgemeinen Abschnitt, der sich zum großen Teil mit an menschlichem Material erhobenen Befunden befaßt, werden in den wichtigsten Kapiteln Morphologie und Entwicklung der Zähne abgehandelt. Der Autor beginnt mit der Darstellung des Baues des Dentins, dem die des Schmelzes, des Zementes, der Pulpa und des Zahnhalteapparates folgen. Die Zahnentwicklung wird von der Zahnleiste, der Differenzierung des Schmelzorgans und der Zahnpapille bis zum ausgebildeten Zahn und den speziellen Lageverhältnissen der sich entwickelnden Zähne des Menschen geschildert. Diese Ausführungen werden durch eine Reihe guter Abbildungen licht- und elektronenoptischer Aufnahmen ergänzt. Arbeiten über die Entwicklungsphysiologie der Zähne liegen bislang offensichtlich nicht in größerer Zahl vor. Der Autor berichtet u. a. über Ergebnisse von Untersuchungen, die sich mit der Entwicklung explantierter, ganzer Zahnanlagen, dem Verhalten von isolierten Pulpa im Transplantat und dem Einfluß unterschiedlicher funktioneller Beanspruchung auf die Strukturen des Nagerzahnes beschäftigen. Der allgemeine Teil des Buches erfährt seinen Abschluß mit einer Reihe von Kapiteln, die das gesamte Zahnsystem behandeln. Der Leser wird z. B. über die Fakten des Zahnwechsels, die Entwicklung des Gebisses und die funktionell bedeutsamen Gegebenheiten des Zahn-Kiefer-Apparates unterrichtet. Der Einfluß inkretorisch tätiger Drüsen, einiger Vitamine und des Fluors auf die Zähne wird beschrieben. Genetisch bedingte Form- und Bißanomalien beim Menschen und bei Säugern finden in dem Kapitel „Genetik und Zahnsystem“ Erwähnung. Desgleichen wird über die genetische Grundlage einiger pathologischer Erscheinungen im menschlichen Gebiß (Diastema mediale, Odontochorese) und über das Problem einer erblichen Kariesanfälligkeit berichtet.

Im zweiten Teil dieses Buches werden Zähne und Zahnsysteme der einzelnen Wirbeltierklassen, bei den Säugern der einzelnen Ordnungen, dargestellt. Der Autor verfährt dabei in der Weise, daß er neben allgemeinen Bemerkungen über das Gebiß der betreffenden Gruppe

Zahnformeln charakteristischer Vertreter angibt. Schädel-, Gebiß- und Zahnphotographien bzw. Zeichnungen erhöhen den Informationswert des Textes. Zusätzlich erwähnte Besonderheiten der Gebißmorphologie und -entwicklung, Bemerkungen über Milchgebisse, Zahnwachs-tum etc. sowie allgemein morphologische und phylogenetisch-systematische Erläuterungen ergänzen die zuvor genannten Darstellungen.

Eine nicht zu umfangreiche, lehrbuchartige Zusammenstellung odontologischen Befundmaterials, wie sie das vorliegende Werk bietet, muß dankbar begrüßt werden. Seine Mängel dürfen jedoch nicht übersehen werden. So sollte nach Ansicht des Referenten eine strengere Gliederung des Stoffes innerhalb der Säugerordnungen nach systematischen Gesichtspunkten durchgeführt und die einzelnen Gruppen mit Hilfe ihrer Zahnstrukturen charakterisiert werden. Einzelne Ausführungen morphologischer oder phylogenetischer Art können, wenn das Buch nach seiner Bestimmung von Nichtbiologen gelesen wird, Verwirrung stiften. Zum Teil sind sie sogar unrichtig. So müßte die Bemerkung von der Polyphyly der Säugetiere (S. 128) unbedingt näher erläutert werden. Es erscheint dem Referenten kritiklos, BEURLEN im Zusammenhang mit dem Aussterben diluvialer Waldelefanten kommentarlos zu zitieren, wie es auf den S. 122/123 geschehen ist. Bedenklich ist ferner, an Atavismen, auch wenn sie gehäuft auftreten, die Richtigkeit des für phylogenetische Vorgänge erdachten DOLLO'schen Gesetzes zu messen (S. 189, 207). Eine systematische Gliederung der Teleostier, wie sie der Autor auf S. 148 vornimmt, entspricht nicht dem heutigen Wissensstand. Desgleichen ist zu bemerken, daß die Insektivoren nicht nur aus den auf S. 171 erwähnten drei Familien bestehen. Multituberculata sind keine Marsupialia. Pholidota und Xenarthra haben keine Verwandtschaft mit den Ungulaten (S. 180). Prosimier endlich besitzen kein Hirnschädelvolumen von 450 ccm (S. 240).

H. SCHLIEMANN, Hamburg

ROMER, ALFRED SHERWOOD: **Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.** Aus dem Amerikanischen übersetzt von HANS FRICK. 2., Neubearb. und erweiter. Aufl. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 1966. 548 S., 407 Abb., davon 30 farbig. 64,— DM.

Grundlage vieler allgemeiner zoologischer Betrachtungen bildet die vergleichende Anatomie, ein Gebiet, welches bis in die Zeit nach dem ersten Weltkrieg vielseitige und grundlegende Bearbeitung gerade im deutschen Sprachbereich fand. In den letzten Jahrzehnten hat die Ausweitung der zoologischen Wissenschaft im deutschen Sprachbereich die vergleichende Anatomie etwas zurücktreten lassen, während in Amerika dieses Forschungsgebiet zur Blüte kam. Einer der kenntnisreichsten Wirbeltierforscher, der auch auf dem Gebiete fossiler Wirbeltiere eine umfangreiche Erfahrung besitzt, ist Alfred S. ROMER. Das von ihm vorgelegte Lehrbuch zeichnet sich durch klare Formulierungen und eine gründliche, abgewogene Darstellung aus. In Prof. Dr. HANS FRICK hat dieses Buch nicht nur einen deutschen Übersetzer, sondern gleichzeitig einen ausgezeichneten Bearbeiter gefunden. So blieb es nicht aus, daß die 1. Auflage des Buches in Deutschland rasch ausverkauft war. Eine 2. Auflage wurde erweitert und neubearbeitet sowie zahlreiche Stellen verändert und einige Kapitel neu geschrieben. Forschungsgebiete, welche inzwischen im deutschen Sprachbereich zu besonderer Bedeutung gelangten, sind dankenswerterweise ergänzt oder neu zugefügt worden. Das Buch verdient eine nachhaltige Empfehlung.

W. HERRE, Kiel

ROWLANDS, I. W.: **Comparative Biology of Reproduction in Mammals.** Zoological Society of London. Symposia No. 15. Academic Press London and New York.

Symposia geben ein sehr vielfältiges Bild von dem modernen Wissensstand eines Forschungsgebietes; sie strahlen daher mannigfache Anregungen aus. Dies gilt auch für das vorliegende Buch über die Fortpflanzungsbiologie von Säugetieren. Einleitend berichtet ASDELL über evolutionistische Trends in der Fortpflanzungsphysiologie. Eine Fülle hochinteressanter Einzelstudien schließt sich an: R. CANIVENC: Über die vor der Trächtigkeit ablaufenden Prozesse beim europäischen Dachs; P. L. WRIGHT: Über Beobachtungen zum Fortpflanzungszyklus des amerikanischen Dachses; R. J. HARRISON und B. A. YOUNG: Über funktionelle Charakteristika der Pinnipedier Placenta; H. K. BUECHNER, J. A. MORRISON und W. LEUTHOLD: Über die Fortpflanzung von *Adenota kob*, insbesondere das Verhalten; P. A. JEWELL: Über die Fortpflanzungszeit und die Nachwuchsrate bei Insepopulationen einiger Säuger Großbritanniens; R. M. LAWS und G. CLOUGH: Bericht über die Fortpflanzung des Flußpferdes; A. S. PARKES: Über Anatomie und Physiologie der Hoden von Schweineartigen; Lyle K. SOWLS: Über die Fortpflanzung des Halsband Pekaris.

Die Probleme der verzögerten Implantation beim Reh behandeln R. V. SHORT und MARY F. HAY. Der Fortpflanzung von Beuteltieren ist eine Reihe von Vorträgen gewidmet. R. K. ENDERS trug vor über Anheftung, Saugen und Überleben der Jungen einiger Didelphiden. G. B.

SHARMAN, J. H. CALABY und W. E. POOLE: Über das Sexualverhalten weiblicher diprotodonter Beuteltiere; C. H. TYNDALE-BISCOE: Über den Geburtskanal von Beuteltieren; J. D. BIGGERS: Über die Fortpflanzungsorgane männlicher Beuteltiere; P. WOOLLEY: Über die Fortpflanzung von *Antechinus* und seinen Verwandten. Weitere Berichte geben Einblick in den Fortpflanzungszyklus von Gürteltieren, Lemmings, Eichhörnchen, Ziesel, *Myocastor*, Maulwürfen und Halbaffen. Das Ovar der Nagetiere wird von H. W. MOSSMAN geschildert, und über die Fortpflanzungsbiologie von Zebrabastarden mit Pferden und Eseln geben J. M. KING, R. V. SHORT, D. E. MUTTON und J. L. HAMERTON einen interessanten Bericht. Insgesamt wird eine Fülle wichtiger Daten aus einem weitgespannten Gebiet vorgelegt. W. HERRE, Kiel

JOHANSSON, IVAR, RENDEL, JAN, und GRAVERT, HANS OTTO: **Haustiergenetik und Tierzüchtung**. Ein Lehrbuch der Tierzucht für Praxis und Studium. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1966. 360 S., 145 Abb. und 52 Tab. 48,— DM.

Haustiergenetik und Tierzüchtung erwecken bei Säugetierforschern ein vielfältiges Interesse. Wenn so bekannte Gelehrte wie JOHANSSON und RENDEL sich zusammengefunden haben, um ein Lehrbuch zu erstellen, ist von vornherein eine gelungene Darstellung zu erwarten. HANS OTTO GRAVERT hat das schwedische Buch für deutsche Verhältnisse umgearbeitet, so daß der Wert dieses Buches wesentlich gewonnen hat. Das Buch geht von Fortpflanzung und Vererbung aus, schildert die Grundlage der Populationsgenetik und wendet sich sodann speziellen Fragen zu. Dabei werden so interessante Probleme wie Mehrlingsgeburten, Vererbung von Farbe und Zeichnung, von Euterform und Melkbarkeit, Mastleistung und Schlachtwert, Wolleistung und Wollqualität sowie die Produktionseigenschaften des Geflügels u. a. geschildert. Den Abschluß des Buches bilden Kapitel über die Zuchtwertschätzung, über Selektionsmethoden sowie über spezielle Zuchtprobleme bei den wichtigsten Haustierarten. Eine Fülle interessanter Einzelheiten kann dem Buche entnommen werden. W. HERRE, Kiel

MORRIS, DESMOND: **The Mammals**. A guide to the living species. Hodder and Stoughton in association with The Zoological Society of London, 1965.

Nach einführender knapper Kennzeichnung der Säugetiere in anatomischer, physiologischer und evolutiver Sicht sowie einigen Bemerkungen über die Klassifikation der Säuger werden die Besonderheiten der Ordnungen besprochen. Klare Skizzen veranschaulichen die geographische Verbreitung. Denkschemata erleichtern die Erfassung der systematisch-phylogenetischen Beziehungen. Die rezenten Formen werden tabellarisch im allgemeinen bis zu den Arten oder zumindest den Gattungen mit Angabe der Artenzahl aufgeführt. Das Hauptstück bilden knapp formulierte biologische Angaben über die jeweils bemerkenswertesten Tiere, denen Abbildungen beigegeben sind. So ist insgesamt ein sehr brauchbares Nachschlagewerk entstanden, welches weiten Kreisen nützlich sein wird. W. HERRE, Kiel

## BEKANNTMACHUNGEN

### Protokoll der Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 6. Oktober 1967 im Museum Alexander König in Bonn

Anwesend: 48 Mitglieder.

Die Sitzung wird um 17.15 Uhr durch den 1. Vorsitzenden, Herrn STARCK, eröffnet.

1. Herr STARCK stellt fest, daß alle Anwesenden Mitglieder der Gesellschaft sind, gedenkt der verstorbenen Mitglieder (Professor Dr. WERNER HEROLD, Professor Dr. RICHARD WEGNER, Professor Dr. OTTO WETTSTEIN VON WESTERSHEIMB, Professor Dr. KLAUS ZIMMERMANN) und gratuliert dem Ehrenmitglied der Gesellschaft, Herrn POHLE, auch noch nachträglich zum 75. Geburtstag.

2. Die Tagesordnung wird einstimmig angenommen.
3. Der Geschäftsführer, Herr KLÖS, erstattet den Geschäftsbericht über das Geschäftsjahr 1966.

In den Ortsgruppen Berlin, Bonn, Frankfurt und Kiel wurden wissenschaftliche Sitzungen abgehalten. Zur in Amsterdam abgehaltenen Hauptversammlung der Gesellschaft versammelten sich 101 Teilnehmer, 59 Vorträge wurden gehalten, Exkursionen nach Zeist (Zentral-Institut für Versuchstierzucht T. N. O. und Institut für Tierzucht und Tierernährung T. N. O.) und nach Harderwijk (Delphinarium) schlossen sich an.

Im Berichtsjahr erschien der 31. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde“. Herr KLÖS dankt dem Verlag und der Redaktion für die geleistete Arbeit.

Am 30. 9. 1967 waren 576 ordentliche Mitglieder eingetragen, elf mehr als ein Jahr zuvor.

Zum Geschäftsbericht werden keine Fragen gestellt.

4. Herr SCHLAWÉ legt den Kassenbericht für das Geschäftsjahr 1966 vor. Es werden keine Fragen gestellt.
5. Herr POHLE erstattet den Bericht der Kassenprüfer. Die Kassenführung wurde von Herrn POHLE und Herrn BECKER unabhängig geprüft. Beide bestätigten, daß die Angaben des Kassenberichtes korrekt sind.  
Herr POHLE beantragt die Entlastung des Schatzmeisters. Der Antrag wird einstimmig angenommen.
6. Herr POHLE beantragt die Entlastung des Gesamtvorstandes für das Geschäftsjahr 1966. Dieser Antrag wird bei drei Stimmenthaltungen und ohne Gegenstimme angenommen.
7. Herr STARCK dankt den Kassenprüfern und schlägt vor, für das Geschäftsjahr 1967 die Herren BECKER und POHLE, sowie als Vertreter Herrn HOFFMANN, als Kassenprüfer zu wählen. Die Versammlung wählt diese Herren einstimmig. Herr POHLE und Herr BECKER nehmen die Wahl an.
8. Auf Vorschlag des Vorstandes beschließt die Versammlung einstimmig, für das Geschäftsjahr 1968 die Mitgliederbeiträge nicht zu verändern.
9. Dem Vorstand liegt eine von Herrn STRAUSS auch im Namen von Frau MEYER-HOLZAPFEL und Herrn HUBER schriftlich überbrachte Einladung vor, die nächste Hauptversammlung der Gesellschaft in Bern abzuhalten. Herr STRAUSS erneuert diese Einladung mündlich. Herr STARCK dankt Herrn STRAUSS und weist darauf hin, daß als Reserve immer noch eine Einladung nach Hannover vorliegt. Weitere Einladungen gehen nicht ein. Die Versammlung einigt sich darauf, daß die nächste Hauptversammlung nach Möglichkeit in der zweiten Septemberhälfte 1968 in Bern stattfinden soll. Über Einzelheiten wird der Vorstand entscheiden
10. Zum Punkt „Verschiedenes“ meldet sich niemand zu Wort.

Die Mitgliederversammlung endet um 17.40 Uhr.

Prof. Dr. D. STARCK,  
1. Vorsitzender

Dr. H. G. KLÖS,  
Geschäftsführer

Dr. H.-J. KUHN,  
Schriftführer

# MAMMALIA DEPICTA

Eine Schriftenreihe, herausgegeben von Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE, Kiel,  
und Prof. Dr. M. RÖHRS, Hannover

Mammalia depicta stellt eine Monographien-Serie über Säugetiere dar. Sie soll ermöglichen, das verstreute Einzelwissen kritisch zu sichten und in biologischer Schau zusammenfassend darzustellen. Im Geiste moderner Systematik werden ferner Neubearbeitungen über geographische Variabilität und Stammesgeschichte einzelner Säugetierarten oder einander nahe verwandter Formen vorgelegt. Weiterhin wird die Serie Berichte über ökologische Fragen, über das Verhalten und die Soziologie von Säugetieren enthalten, um insbesondere die Erhaltung bedrohter Tierarten und damit auch den Naturschutz zu fördern.

*Im Dezember 1967 erscheint:*

## Succession of Rodent Faunas During the Later Quaternary of Israel

Von Dr. EYTAN TCHERNOV

Department of Zoology, Hebrew University, Jerusalem, Israel

1967 / 168 Seiten mit 33 Abbildungen / Kunstdruckpapier / Kartoniert 46,— DM  
Das Buch ist ausschließlich englisch geschrieben

Die Untersuchung erläutert Morphologie, Taxonomie und Systematik der in Israel gefundenen fossilen Nagetiere aus dem jüngeren Pleistozän. Die tiergeographische Herkunft sowie die Dynamik der sich verändernden Nagetierfaunen werden untersucht und unter verschiedenen Gesichtspunkten zusammengefaßt. Damit wird die Grundlage für weitere Diskussionen gelegt und ein Bild von den Wandlungen der Lebensgemeinschaften des östlichen Mittelmeerraumes während der Späteiszeit gegeben.

Besonders hervorgehoben werden das Verhältnis und das Ausmaß der morphologischen und mengenmäßigen Veränderungen im Hinblick auf die Entwicklungsrichtung der gesamten Fauna. Wiederholt wird auch die Bergmansche Regel zur Zeitbestimmung herangezogen, um aus der Wandlung der Formen Anhaltspunkte für klimatische Veränderungen und vorzeitliche Temperaturen zu gewinnen.

Es zeigt sich, daß die Faunenentwicklung nicht völlig den europäischen Eiszeiten folgt, weil im Vorderen Orient ein beschleunigter Austrocknungsprozeß zu einem raschen Rückzug der tropischen Spezies geführt hat.

*Bereits erschienen:*

B. NIEVERGELT: Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich. 1966 / 85 Seiten mit 40 Abbild. und 13 Tab. / Kunstdruckpapier / Kart. 18,— DM  
E. MOHR: Der Blaubock, *Hippotragus leucophaeus* (Pallas, 1766). Eine Dokumentation. 1967 / 81 Seiten mit 53 Abbild. und 5 Tabellen / Kunstdruckpapier / Kartoniert 28,— DM

*In Vorbereitung sind unter anderem:*

KURT: Das Sozialverhalten des Rehes, *Capreolus capreolus* L.; BOHLKEN: Die Rinder der Welt, *Bovini*; HERRE: Phylogenie und Systematik der Tylopoda; HEYDEN: Die Ducker, *Cephalophini*; HÜCKINGHAUS: Hasen und Wildkaninchen, *Leporidae*; KUNKEL: Zur Systematik und Biologie der Caviioidea; SANKHALE: The Black Buck, *Boselaphus*; SPIERTZ: Zur Anatomie und Systematik der Gürteltiere, *Dasypodoidea*; WILLERS: Nasenbären.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

*Soeben erschienen:*

# Artbegriff und Evolution

Von Dr. ERNST MAYR

Alexander Agassiz Professor der Zoologie  
Museum of Comparative Zoology, Harvard Universität, Cambridge/Mass.

Aus dem Englischen übertragen von

Dr. GERHARD HEBERER

Prof. em. an der Universität Göttingen, Zoologisches Institut, Anthropologische Forschungsstelle

unter Mitarbeit von Prof. Dr. GEORG H. W. STEIN, Berlin

1967 / 617 Seiten mit 65 Abbildungen und 42 Tabellen / In Ganzleinen 78,— DM

## INHALTSÜBERSICHT:

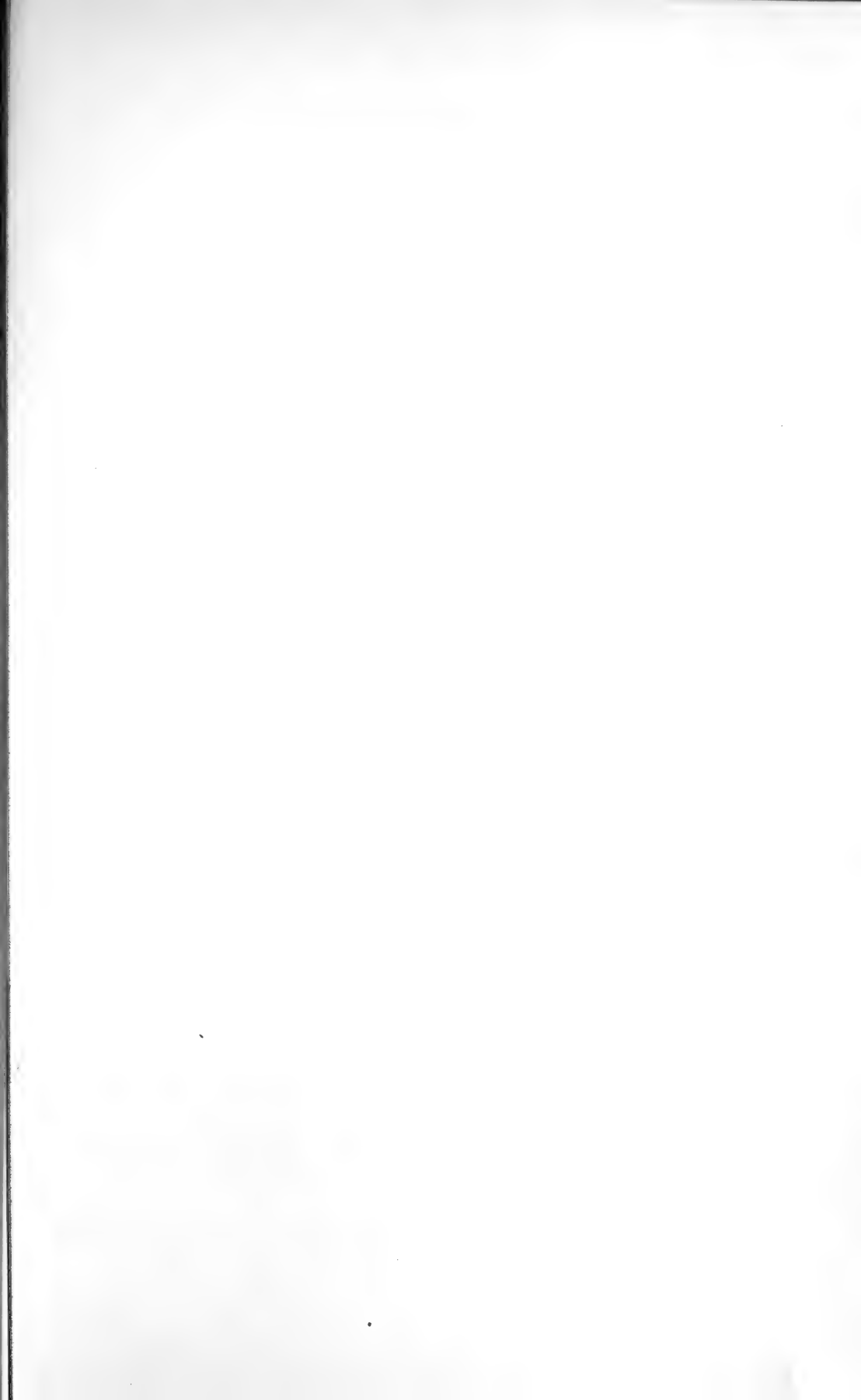
Evolutionsbiologie – Artbegriffe und ihre Anwendung – Morphologische Artcharaktere und Zwillingsarten – Biologische Eigentümlichkeiten der Art – Isolationsmechanismen – Der Zusammenbruch von Isolationsmechanismen / Bastardierung – Die Population, ihre Variation und Genetik – Faktoren, welche die genetische Variation von Populationen reduzieren – Speicherung und Schutz der genetischen Variation – Die Einheit des Genotypus – Geographische Variation – Die polytypische Art des Taxonomen – Die Populationsstruktur der Art – Formen der Arten – Die Vervielfachung der Arten – Geographische Speziation – Die Genetik der Speziation – Die Ökologie der Speziation – Die Spezies und die transspezifische Evolution – Der Mensch als biologische Art – Glossar – Literatur – Sach- und Autorenregister

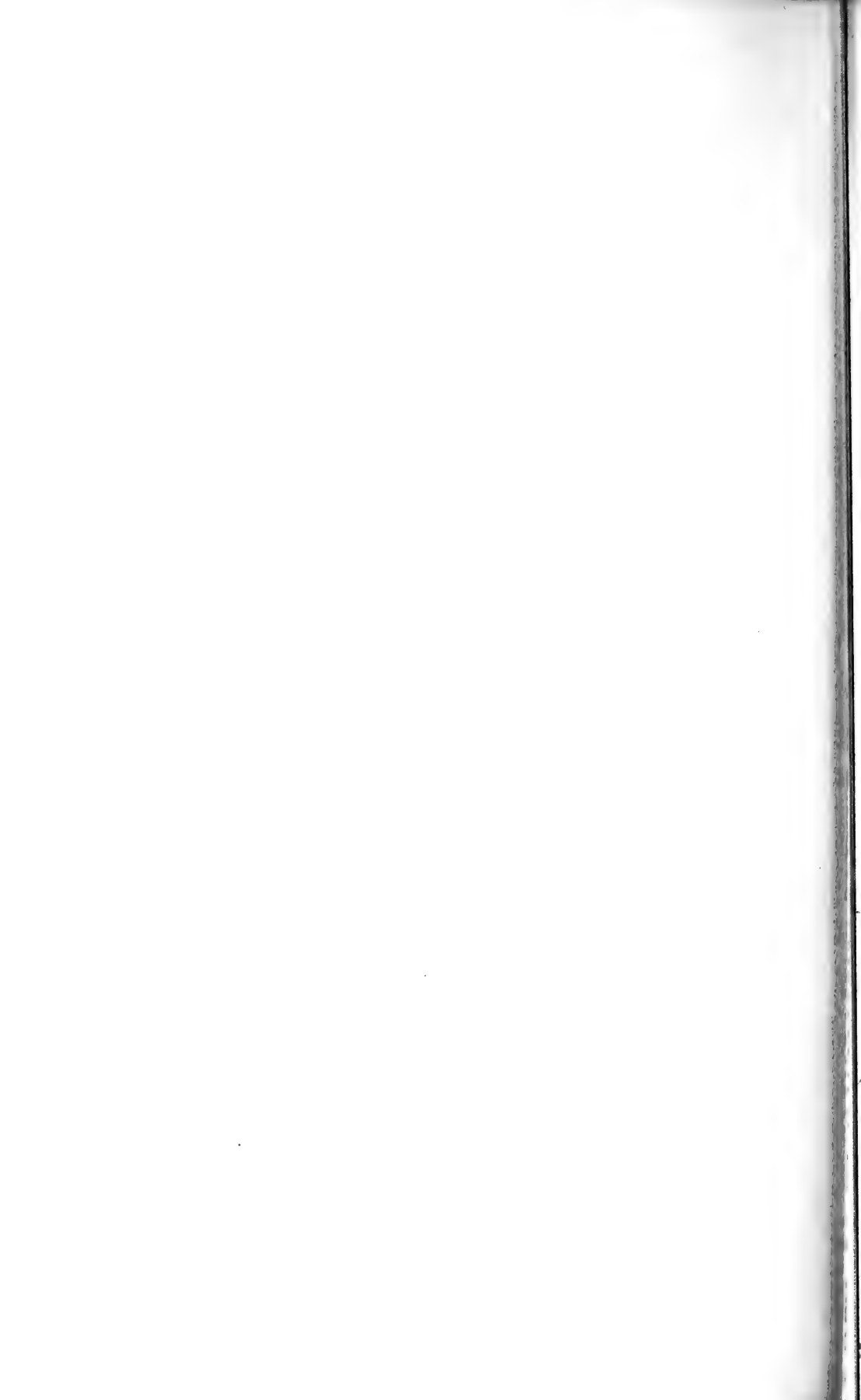
Seit den bahnbrechenden Veröffentlichungen von DOBZHANSKY, HUXLEY, MAYR, RENSCH und SIMPSON in den Jahren zwischen 1937 und 1947 hat die Evolutionslehre einen außerordentlichen Aufschwung erlebt. MAYR hat nunmehr eine neue Synthese dieses Wissensgebietes vorgenommen.

Mit dem vorliegenden Werk erörtert er die wesentlichsten Befunde der Evolutionsbiologie. Er stellt dabei die Genetik der Populationen und die Art in den Mittelpunkt. Besonders betont wird die biologische Bedeutung der Art und die Tatsache, daß das Gesamtindividuum und nicht das Einzel-Gen der Auslese unterworfen ist. Diese Einstellung führt zu einer Neuformulierung mancher Evolutionsprobleme und zu einem klaren Herausarbeiten noch ungelöster Fragen. Das Problem, ob eine Kenntnis der Evolutionserscheinungen auf der Artstufe für eine Erklärung der langfristigen Evolution ausreicht, wird in einem eigenen Kapitel erörtert. Ein besonderer Vorzug des Werkes besteht auch darin, daß es die reiche internationale Literatur dieses Gebietes mit über 1700 Titeln dem Leser übersichtlich zugänglich macht.

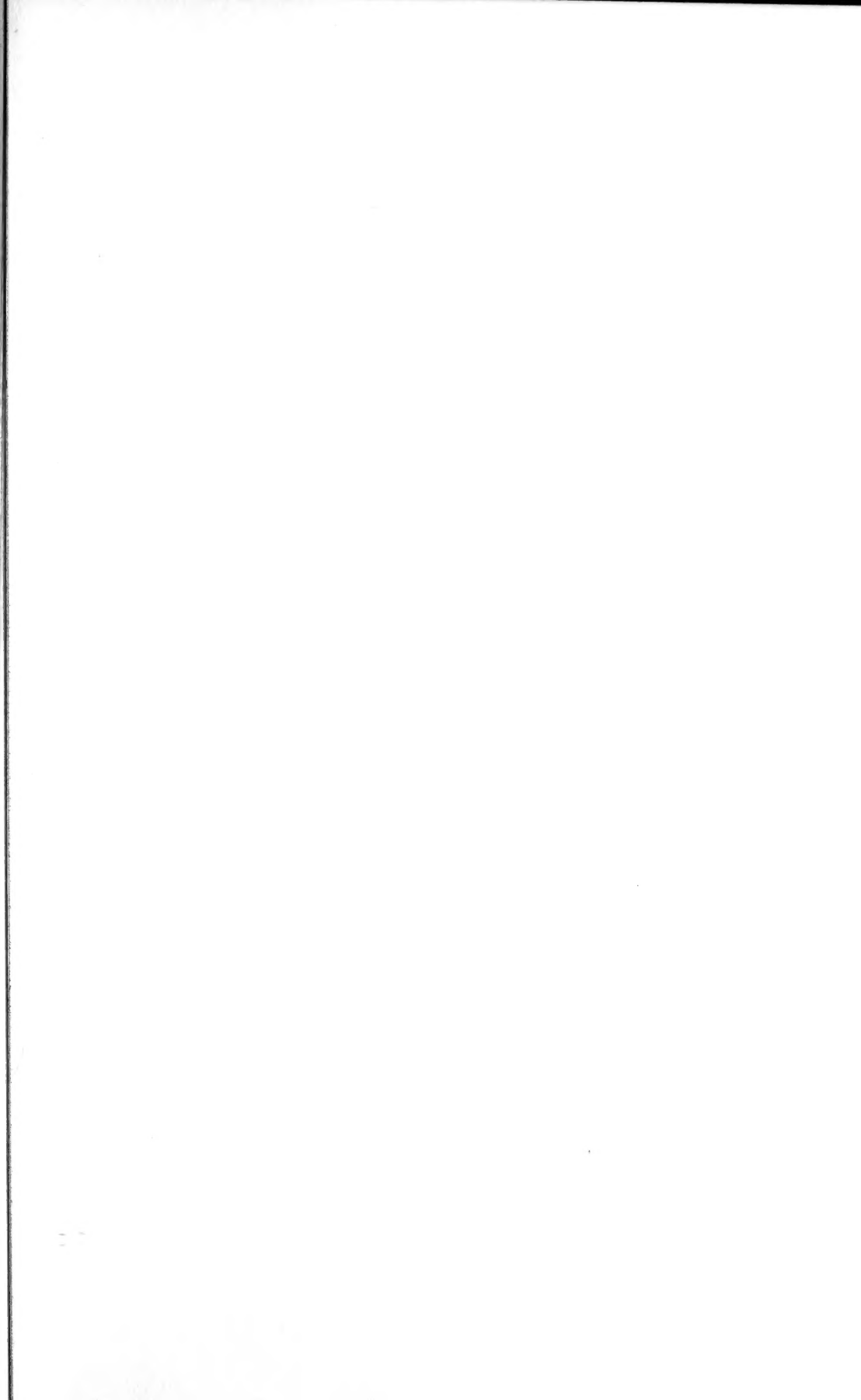
Das Werk bedeutet für jeden Biologen und Zoologen, gleich welcher Richtung, einen bedeutsamen neuen Beitrag zur Evolutionslehre.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN













3 2044 128 439 262

**Date Due**

SEP 24 1968

~~SEP~~ 1969

5207

