

OLE RT -

2013

VERÖFFENTLICHUNGEN DER UNIVERSITÄT INNSBRUCK

76

Alpin-Biologische Studien

geleitet von Heinz Janetschek.

V

Jürgen Oler

Cytologisch-morphologische Untersuchungen
an der Waldspitzmaus (*Sorex araneus* LINNÉ 1758)
und der Schabrackenspitzmaus (*Sorex gemellus* OTT 1968).
(*Mammalia - Insectivora*).



Herausgeber
Universität Innsbruck

Alpine Forschungsstelle Öbergurgl
der Universität Innsbruck

1285

VERÖFFENTLICHUNGEN DER UNIVERSITÄT INNSBRUCK

76

ALPIN-BIOLOGISCHE STUDIEN
Geleitet von Heinz Janetschek

V

Jürgen Olert

**Cytologisch-morphologische Untersuchungen
an der Waldspitzmaus (*Sorex araneus* LINNÉ 1758)
und der Schabrackenspitzmaus (*Sorex gemellus* OTT 1968).
(*Mammalia - Insectivora*).**

(Aus dem Institut für Zoologie der Universität Innsbruck, Vorstand: Univ.-Prof. Dr. H. Janetschek und dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn, Direktor: Prof. Dr. M. Eisentraut).

1973

Im Kommissionsverlag der
Österreichischen Kommissionsbuchhandlung
Innsbruck

Gedruckt mit Unterstützung des Bundesministeriums für Wissenschaft und Forschung

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

© 1973, Universität Innsbruck
Herstellung:

Kleinoffsetdruck H. Kowatsch, Innsbruck

I N H A L T S Ü B E R S I C H T

Vorwort	7
1. EINLEITUNG	9
2. BESCHREIBUNG DER FUNDORTE	11
3. METHODIK	13
3.1. Feldbiologische Technik	13
3.2. Cytologische Technik	13
3.3. Präparation der Felle	15
4. CHROMOSOMENUNTERSUCHUNGEN	15
4.1. Verwendete Abkürzungen und Symbole	15
4.2. Zur Chromosomenmorphologie	16
4.2.1. Mitose	16
4.2.2. Meiose	22
4.3. Der Chromosomenpolymorphismus von <u>Sorex araneus</u>	25
4.4. Verbreitung beider Arten in Europa	25
5. DAS HAARFARBMUSTER DER WALDSPITZMAUS-ARTEN	28
5.1. Schwierigkeiten der metrischen Erfassung der Fellfärbung	28
6. MORPHOMETRISCHE UNTERSUCHUNGEN	30
6.1. Meßmethoden - Felle	30
6.2. Meßmethoden - Schädel	32
6.3. Auswertung der Messungen	33
6.4. Übersicht über die zur Artentrennung verwendeten Größen	38
6.5. Statistische Beschreibung der Resultate	38
6.5.1. Tabelle der Mittelwerte von $X_1 - X_9$	39
6.6. Trennwirkung der Schädelmerkmale	39
6.6.1. Populationen des Rheinlandes	39
6.6.2. Populationen des alpinen Bereiches	41
6.7. Schwanzlängenmessungen	44
6.8. Trennwirkung der Färbungsmerkmale	44
6.8.1. Populationen des Rheinlandes	45
6.8.2. Populationen des alpinen Bereiches	46
6.9. Verknüpfung der Kennzeichen	50
7. CHARAKTERISTIK DER FELLFÄRBUNG BEIDER ARTEN	54
8. DISKUSSION	59
8.1. Einordnung der untersuchten Rassen von <u>Sorex araneus</u> in das vorhandene taxonomische System	59
8.2. Beziehungen zwischen <u>Sorex gemellus</u> und dem Rassensystem von <u>Sorex araneus</u>	60

8.3. Zur Nomenklatur von <u>Sorex gemellus</u>	62
8.4. Besiedelungs- und Entwicklungsgeschichte von <u>S. araneus</u> und <u>S. gemellus</u>	63
8.5. Rassenbildung bei <u>Sorex gemellus</u>	65
9. ZUSAMMENFASSUNG	66
9.1. SUMMARY	67
Literaturangaben	68

V O R W O R T

Die vorliegende Arbeit ist als Dissertation unter der Leitung von Herrn Univ. Prof. Dr. H. Janetschek in Innsbruck entstanden. Ihm möchte ich für seine stete Bereitschaft, auf Fragen und Probleme einzugehen, an dieser Stelle sehr herzlich danken. Meinem Bonner Lehrer, Prof. Dr. E. v. Lehmann, gilt ein besonders tiefempfundener Dank, da er mich bereits als Gymnasiasten in die Grundbegriffe der Mammalogie einführte und mich auch später mit großem Verständnis unterstützte.

Weiterhin möchte ich Herrn Prof. Dr. A. Gropp vom Pathologischen Institut in Bonn meinen Dank abstatten, der mir Gelegenheit gab, in seinem Labor zu arbeiten. Sehr dankbar bin ich auch für die finanzielle Hilfe, die ich durch das Stipendium der Carl-Duisberg-Stiftung erhielt.

Meinen Innsbrucker Kollegen W. Schamberger, N. Schulz und V. Steiner danke ich für ihre Hilfe in vielen kleinen, aber nicht weniger wichtigen Dingen, sowie meinem Bonner Kollegen H. Thon, der mich oft auf meinen Fallengängen begleitete.

Zuletzt, aber deshalb nicht weniger herzlich, möchte ich mich bei Univ. Prof. Dr. W. Rosenkranz in Graz bedanken, der mir die Arbeit am Densitometer ermöglichte.

1. EINLEITUNG

Die Entdeckung zweier Chromosomengruppen bei der Waldspitzmaus durch BOVEY (1949) und SHARMAN (1956) erbrachte für die Taxonomie dieser Art eine vollkommen neue Situation. Die verschiedenen Ausprägungen in Fellfärbung und Größe der Waldspitzmaus in Europa waren damit nicht mehr auf eine, sondern wahrscheinlich auf zwei Fortpflanzungsgemeinschaften zurückzuführen.

Untersuchungen von FORD et al. (1957), MATTHEY und MEYLAN (1961) und MEYLAN (1960, 1964, 1965) ergaben, daß erhebliche chromosomale Unterschiede zwischen beiden Gruppen bestanden, die schließlich zur Postulierung der Rassen A und B durch MEYLAN (1964) führten. Diese Unterschiede waren jedoch nur cytogenetischer Art, morphologische Trennungsmerkmale schienen zu fehlen.

OTT konnte 1968 anhand von Material aus der Schweiz (Wallis) nachweisen, daß beide Karyotypen durch differierende Schädellängen und Schwanzlängen gekennzeichnet waren. Weiterhin zeigte er an sympatrischen Populationen, daß zwischen beiden Formen vollkommene reproduktive Isolation bestand, was ihn bewog, Rasse A als Art Sorex gemellus sp.n. aufzustellen. Eine absolute morphologische Trennung zwischen Rasse A = Sorex gemellus und Rasse B = Sorex araneus war jedoch nicht möglich.

v.LEHMANN (1955) berichtete in einer Arbeit über die Waldspitzmaus in NW-Europa erstmalig von zwei gut unterscheidbaren Morphen, die er als "dunkler" und "heller" Typ charakterisierte. Beide Typen zeigten zusätzlich bei nur geringen Überschneidungen einen deutlichen Größenunterschied, außerdem an manchen Fangplätzen eine gewisse räumliche Trennung, jedoch, ohne daß eine deutliche Isolation zu anderen Populationen vorlag. Dies gab zu der Vermutung Anlaß, daß es sich bei beiden Morphen nicht um Ökotypen handelte, sondern (zitiert) "um zwei historisch verschiedene Formen, von denen die kleine ein Extrem darstellt, daß den Rassen der britischen Inseln sehr nahekammt". Diese Beobachtung veranlaßte BAUER (1960), in der kleinen Form eine eigene Art (Sorex arcticus) zu vermuten. Eine vergleichend-morphologische Studie von v.LEHMANN (1968) erbrachte aber doch relativ große Unterschiede zwischen Sorex arcticus und dem "kleinen, hellen Typ".

Um die wirklichen Verhältnisse genauer zu untersuchen, gab v.LEHMANN den Anstoß zu einer eigenen Untersuchung (OLERT 1969) über das Winterkleid der Waldspitzmaus im Rheinland, da im Winterfell die Unterschiede zwischen dem kleinen hellen Typ und dem großen dunklen Typ am besten zutage traten (v.LEHMANN, 1955). Ich unterschied insgesamt 3 Typen (heller, dunkler und intermediärer Typ), wobei sich ergab, daß bei den dunklen Tieren eine deutliche Tendenz bestand, größer zu sein, als die hellen. In einem Schlußabsatz schrieb ich, ".... wäre zu überlegen, ob nicht auch die beiden Farbtypen der rheinischen Waldspitzmäuse verschiedene Chromosomengruppen repräsentieren".

In einer gemeinsamen Arbeit mit OTT (1970) konnte gezeigt werden, daß der kleine helle Typ wahrscheinlich identisch mit der Art Sorex gemellus ist, während die große, dunkle Form der Art Sorex araneus entspricht. Unbefriedigend verlief der Versuch, die Färbungsunterschiede beider Arten metrisch zu erfassen.

In der vorliegenden Arbeit wurde nun der Versuch unternommen, morphologische Trennungsmerkmale zu finden, die es ermöglichen, beide Arten ohne vorhergehende cytotaxonomische Untersuchung zu unterscheiden. Doch war von vornherein klar, daß eine Trennung auf Grund von bisher üblichen Hilfsmitteln zur Fellfärbungsanalyse kaum möglich ist, zumal, da erfaßbare Merkmale sicher schon den Untersuchern der Cytogenetik der Waldspitzmaus aufgefallen wären. Der Schwerpunkt dieser Arbeit liegt weniger in der Schaffung absoluter Reproduzierbarkeit aller vorgenommenen Messungen, als vielmehr in dem Bemühen, das morphologische Erscheinungsbild, d.h. die Fellfärbung, innerhalb der Variationsspanne beider Arten gegenseitig abzugrenzen und zu charakterisieren.

Vergleichende Untersuchungen an Geschwisterarten (*sibling species*) haben gezeigt, daß die Schwierigkeiten der Artentrennung umso größer werden, je größer die Verbreitungsgebiete beider zu analysierenden Arten sind, wobei nicht so sehr das vermehrte Auftreten von Ökotypen und geographischen Rassen bzw. Subspecies das Gesamterscheinungsbild einer Art verwischt, als vielmehr das Vorhandensein einer großen Zahl schwer einzuordnender Randpopulationen (s.hierzu J.NIETHAMMER, 1969).

Die Waldspitzmaus ist die häufigste und weitverbreitetste Spitzmaus in Europa, MILLER (1912) beschreibt allein 9 Unterarten für Westeuropa, und in ihrer farblichen Ausprägung ist sie äußerst variabel. Es können daher die in dieser Arbeit vorgelegten Ergebnisse vorerst nur für den geographischen Bereich gelten, aus dem die untersuchten Tiere stammen. Inwieweit Gründe für eine allgemeinere Anwendung sprechen, soll in späteren Kapiteln ausgeführt werden.

2. BESCHREIBUNG DER FUNDORTE

Es wurden Tiere aus dem Rheinland (Bonn, Westerwald) mit Tieren aus dem Alpenraum (Inntal, Liechtenstein, Puschlav, Wallis) verglichen. Die meisten Fangaktionen wurden ausgehend von den Standorten Innsbruck und Bonn durchgeführt, wo auch cytontaxonomische Labors zur Verfügung standen, während die übrigen Fänge mehr stichprobenartigen Charakter hatten.

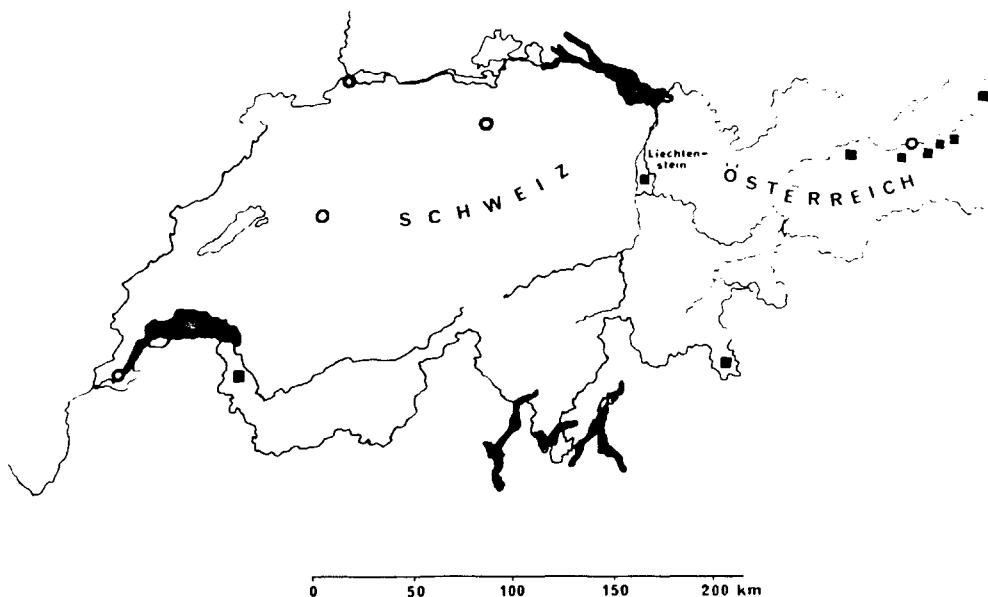


Abb. 1: Teilkarte der Alpen mit eingezeichneten Fangplätzen (schwarze Quadrate)

Von Liechtenstein berichtete schon v.LEHMANN (1963), daß helle und dunkle Waldspitzmäuse, ähnlich wie im Rheinland, zu finden seien. Alle bisherigen Funde und cytologische Untersuchungen stammten jedoch aus weiter westlich gelegenen Räumen (Schweizer Mittelland, Jura s.MEYLAN 1965), sodaß ein positiver karyologischer Befund für beide Arten in Liechtenstein auch einen neuen Nachweis für Sorex gemellus bedeuten mußte.

Im Wallis liegt der locus typicus der Art Sorex gemellus (OTT 1968), das Untersuchungsmaterial aus diesem Gebiet stammt von einer Fangaktion aus dem Jahre 1969 ab (OTT und OLERT 1970). Die dort gefangenen S.gemellus konnten den höchsten Fundort (791 m ü.NN) ihrer Art aufweisen.

Aus dem Bereich knapp südlich des Alpenhauptkammes wurde das Puschlav (Val Poschiavino) ausgewählt, das als alleiniges Vorkommensgebiet der Tabakmaus (*Mus poschiavinus*) gilt. Hier waren eigentlich von vornherein keine *Sorex gemellus* zu erwarten, das Interesse galt den dort vorkommen- den stark verdunkelten Tieren von *Sorex araneus*. Dagegen war es zunächst ganz offen, ob im Inntal beide Arten nebeneinander vorkamen. Dies war jedoch nicht der Fall. Es dürfte dort für *Sorex gemellus* die "Arlberg- schranke" eine gewisse Schranke für die nacheiszeitliche Besiedelung vom Westen her gewesen sein (JANETSCHKEK 1961).

F U N D O R T E

I)	BONN / UMGEBUNG - BRD Venusberg, Melbtal, Raum Witterschlick- Impekoven	100 - 160 m ü. NN
II)	WESTERWALD - BRD Segendorf, Altwied	65 - 260 m ü. NN
III)	LIECHTENSTEIN Rheinebene zw. Vaduz u. Schaan Rotenboden	455 m ü. NN ca. 850 m ü. NN
IV)	INNTAL - Österreich Lans Sistrans Neugötzens Wattens (Mühlbachtal) Ötz Solbad Hall (Volderwaldhof) Reintaler Seen Brixlegg	1160 m ü. NN 982 m ü. NN 874 m ü. NN 783 m ü. NN 688 m ü. NN 618 m ü. NN 534 m ü. NN
V)	PUSCHLAV (Val poschiavino) - Schweiz Le prese/Lago die Poschiavo	ca. 1000 m ü. NN
VI)	WALLIS - Schweiz Val d' Illiez Champéry	791 m ü. NN 910 m ü. NN

Der Einfachheit halber werden später im Text anstelle der Fundortsbezeichnungen nur deren in der Übersicht angegebene römische Zahlen verwendet, z.B. Populationen II = Tiere von den Fangplätzen Westerwald.

3. METHODIK

3.1. Feldbiologische Technik

Zum Fang wurden zwei verschiedene Fallentypen eingesetzt. Zum ersten Schlagfallen, wie sie für den Totfang von Kleinsäugern allgemein üblich sind. Zum zweiten Lebendfallen (Wasserfallen). Diese käuflichen Lebendfallen¹⁾ wurden zu dem Zweck konstruiert, viele Tiere hintereinander zu fangen, wobei die in die Falle geratenen beim Fall in einen Blechbehälter die Eingangsklappe wieder öffnen. Sie bewährten sich außerordentlich, da sie den kleinen Spitzmäusen keine Gelegenheit bieten, nach dem Fang wieder zu entkommen. Der Auffangbehälter wurde mit weichem Moos- und Grasmaterial ausgepolstert, sodaß auch die sehr kälteempfindlichen Spitzmäuse einige Zeit ausharren konnten. Die Verbindungsstange zwischen Fallklappe und Eingangsklappe wurde entfernt, um einen möglichen Doppel-fang von Nager und Spitzmaus zu verhindern, außerdem erleichterte dies sehr die nächtliche Kontrolle mit der Taschenlampe, da sicher gestellt war, daß bei offener Falltür noch kein Tier die Klappe passiert hatte.

Die Kontrolle der Fallen erfolgte je nach Jahreszeit in kürzeren (2 - 6 Std.) oder längeren Zeitintervallen (4 - 10 Std.). Als Lockmittel wurde Erdnußbutter, mit Haferflocken vermengt, verwendet, die auf den Klappmeehanismus der Falle aufgestrichen wurde.

Die lebendgefangenen Spitzmäuse wurden in einen großen Plastikbehälter getan und oft noch einige Tage im Labor in einem Käfig gehalten. Als Sofortfutter wurden Mehlwürmer verabreicht oder in den Schlagfallen gefangene, frischtote Nager, deren Bauchseite geöffnet wurde, um den Spitzmäusen den Zugang zu den Innereien zu erleichtern. Meist stürzten sich die Tiere sofort auf die hingehaltene tote Maus und verbissen sich regelrecht darin. Wasser wurde keines gegeben.

Totgefangene Spitzmäuse, die in Schlagfallen gefangen wurden oder in den Lebendfallen verendeten, wurden so schnell wie möglich cytotaxonomisch weiterverarbeitet.

3.2. Cytologische Technik

Je nach Zustand der gefangenen Tiere wurden verschiedene Präparationstechniken angewandt. Gewebeentnahme erfolgte meist aus dem Femur (Knochenmark), daneben aber auch häufig aus Milz

1) Bezugsquelle: Fa. St.GRAUTHOFF, D - 4781 RIXBECK

und Lymphknoten. Statt der üblichen Zentrifugenröhren wurden Micro-Behälter verwendet (Inhalt ca. 2 ml), die beim Zentrifugieren auf die normalen Zentrifugenröhren aufgesteckt wurden. Zum Spritzen der Tiere und Ausspülen des Knochenmarks wurden Einmalspritzen mit Nadeln No. 20 benutzt.

Mitosepräparation bei lebendgefangenen Tieren:

Spritzen der Tiere (intraperitoneal) mit 0,3 ml einer 0,5 %igen Colchicin-Lösung (in Aqua dest.)

Nach 2 - 2 1/2 Stunden Abtöten des Tieres und Herauspräparieren des Gewebes (Knochenmark, Milz, Lymphknoten)

Quellung mit 0,56 %igem Kaliumchlorid (Quelldauer 30 min.) oder 1,0 %igem Natriumcitrat (Quelldauer 50 min.)

Zentrifugation ²⁾ bei 800 rpm über jeweils 6 min. Fixation mit

3 : 1 Methanol/Eisessig (zweimaliger Wechsel). Wechsel des Fixativs mit 60 %iger Essigsäure - (Einwirkdauer ca. 30 sek.). Auftragen der Zellsuspension auf 50° C warmen Objektträgern (s. MEREDITH 1969) bis zur vollständigen Verdampfung der Essigsäure.

Mitosepräparation bei totgefangenen Tieren:

(OLERT 1973)

Nach dem Ausspülen des Knochenmarks mit 2 ml TCM 199 ³⁾ (mit 20 % fetalem Kälberserum) Zugabe eines Tropfens vom 0,5 %igen Colchicin.

2 - stündige Bebrütung bei 37° C.

Wechsel des Zell-Kulturmediums mit hypotoner Lösung, weitere Präparationsschritte wie oben.

Die MEIOSE-PRÄPARATIONEN wurden auf der Basis der Methode von EVANS et al. (1964) durchgeführt.

Die luftgetrockneten Objektträger färbe ich mit einer Azur-Eosin-Methylenblau-Lösung nach Giemsa oder mit saurem Orcein. Als Schnellfärbung verwendete ich ein kombiniertes Färbungs- (Toluidinblau) und Einbettungsmedium, das jederzeit mit warmem Wasser entfernt werden konnte (BRECKON und EVANS 1969). Die Auswertung der Objektträger erfolgte zuerst ungefärbt bei 400-facher Vergrößerung (Phasenkontrast), dann bei 1000-facher Vergrößerung. Insgesamt konnten die besten Ergebnisse bei Verwendung von Knochenmark für die cytotaxonomische Präparation erzielt werden. Weniger gut waren die erzielten Ergebnisse bei Milz und Lymphknoten, jedoch war immer eine ausreichende Anzahl Mitosen vorhanden, so daß eine einwandfreie Artdiagnose gewährleistet war. OTT (1968)

-
- 2) Den Firmen HERAEUS CHRIST - OSTERODE/Harz und MEMMERT - SCHWABACH (Bay.) bin ich für die kostenlose Bereitstellung einer Zentrifuge bzw. eines Brutschanks sehr zu Dank verbunden.
3) Bezugsquelle: FLOW - LABORATORIES GmbH, D - 5300 BONN

schreibt, daß Präparate des Knochenmarks des Oberschenkels nur sehr unbefriedigende Resultate lieferten. Der Grund hierfür könnte sein, daß man beim Ausspülen nur geringere Mengen Zellmaterial erhält, die bei der weiteren Bearbeitung mit äußerster Sorgfalt behandelt werden müssen. Vorversuche mit normalen Zentrifugengläsern zeigten, daß bei diesen zuviel Material beim Absaugen verlorengeht. Es wurde deshalb auf Micro-Behälter ausgewichen, deren eigentlicher Verwendungszweck bei Autoanalyzer-Untersuchungen lag. Die Behälter wurden nach ehemaligem Gebrauch weggeworfen.

3.3. Präparation der Felle

Das schon durch die Entnahme des Knochenmarks teilweise geöffnete Tier wurde in der üblichen Weise abgehäutet. Die Hauptschnittlinie verlief ventromedian, vom After zur Mundöffnung. Die Fellinnenseite wurde von Fett- und Fleischresten gesäubert und auf einem Brett zuerst am Schwanzansatz und der Nasenspitze mit Nadeln befestigt, wobei das Fell sehr wenig in der Länge gestreckt wurde. Dann wurde das Fell an den Seiten ausgespannt. Diese Art der Fellpräparation wurde bei jedem Tier beibehalten, um eine möglichst gut vergleichbare Fellserie zu erhalten.

Selbstverständlich ist es technisch kaum möglich, jedes Tier so exakt zu strecken, daß die realen Größenunterschiede auch innerhalb der Fellserie völlkommen gewahrt bleiben. So rissen z.B. Winterfelle bei unbedachter Präparation leichter ein, als Sommerfelle, was sich dahingehend auswirken könnte, daß man beim Ausspannen der Winterfelle unbewußt nicht so stark streckt, wie bei Sommerfellen. Wie sich aber im späteren zeigen wird, können bei stetiger Beibehaltung der gleichen Aufsteckmethode innerhalb vorgegebener Toleranzen obige Größenabweichungen ohne weiteres vernachlässigt werden.

4. CHROMOSOMENUNTERSUCHUNGEN

4.1. Verwendete Abkürzungen und Symbole

NF	Abkürzung für Nombre fondamental, der durch die Anzahl der Arme aller Chromosomen eines Satzes $2N$ bestimmt ist. Für ein metazentrisches Chromosom beträgt NF = 2, für ein akrozentrisches NF = 1.
$2N$	Diploide Chromosomenzahl
N	Haploide Chromosomenzahl
$2N_a$	Diploide Zahl Autosomen
NFa	Nombre fondamental der Autosomen
A,B	Symbole für die zwei von MEYLAN (1964) unterschiedenen Chromosomenrassen von <u>Sorex araneus</u> .
n	Anzahl untersuchter Individuen.

4.2. Zur Chromosomenmorphologie

4.2.1. Mitose

Die chromosomalen Unterschiede zwischen S. araneus und S. gemellus sind sowohl struktureller, als auch numerischer Art. Beiden Arten gemeinsam ist ein bei Mammaliern seltener Geschlechtschromosomenkomplex (φXX , δXYY). Relativ einfach sind die numerischen Unterschiede zu charakterisieren, da bei S. gemellus die Anzahl der Chromosomen des diploiden Komplements innerhalb der Art konstant ist, während bei S. araneus die diploide Chromosomenzahl im Rahmen Robertson'scher Beziehungen variiert. Diese intraspezifische Karyotypvariation (Robertson'scher Polymorphismus) ist dadurch gekennzeichnet, daß bei unterschiedlichen Chromosomensätzen ($2N$) der jeweiligen Individuen der Nombre fondamental (MATTHEY 1949) stets denselben Wert besitzt.

Theoretisch kann bei S. araneus die Zahl der Autosomen von 18 - 36 variieren, bekannt sind für $2N_a$ bisher Zahlen zwischen 18 und 30 (FORD und HAMERTON 1970, MEYLAN 1964, 1965).

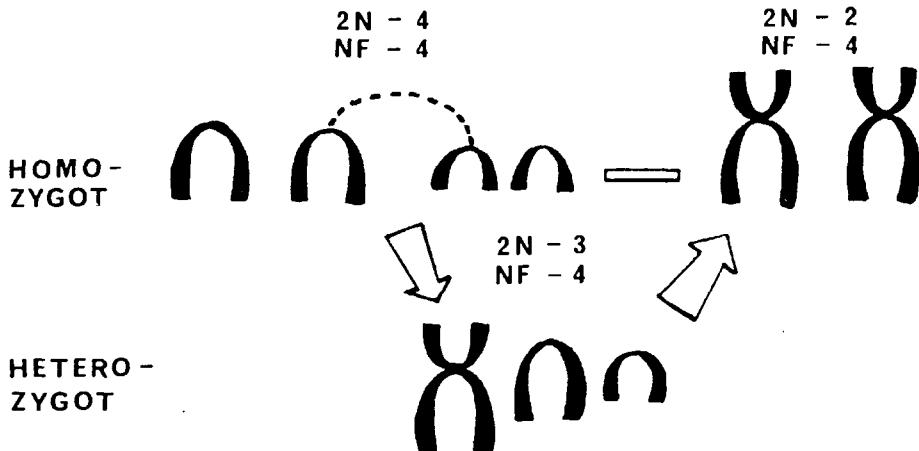


Abb. 2: Schema des Robertson'schen Polymorphismus
(Chromosomen im Stadium der Metaphase mit 2 Chromatiden)

Die Chromosomenpaare Nr. 1, 2 und 9 scheinen nie polymorph zu sein (MEYLAN 1965).

Sorex gemellus: ♀ 2N=22 ♂ 2N=23 NF=38 2N_a=20

Sorex araneus: ♀ 2N=20-38 ♂ 2N=21-39 NF_a=36 2N_a=18-36
 (theor.) (theor.) (theor.)

FORD und HAMERTON (l.c.) schreiben, daß die Strukturunterschiede zwischen den somatischen Chromosomen beider Arten wahrscheinlich durch 3 perizentrische Inversionen und eine Tandemtranslokation entstanden sind. In einem vergleichenden Idiogramm zeigen sie, daß sich außer den Geschlechtschromosomen die Paare Nr. 2?, 5, 6, 8, und 9 bei beiden Arten entsprechen dürften.

Bei S. gemellus sind alle Chromosomen bis auf Nr. 4 und Nr. 5 gut unterscheidbar.

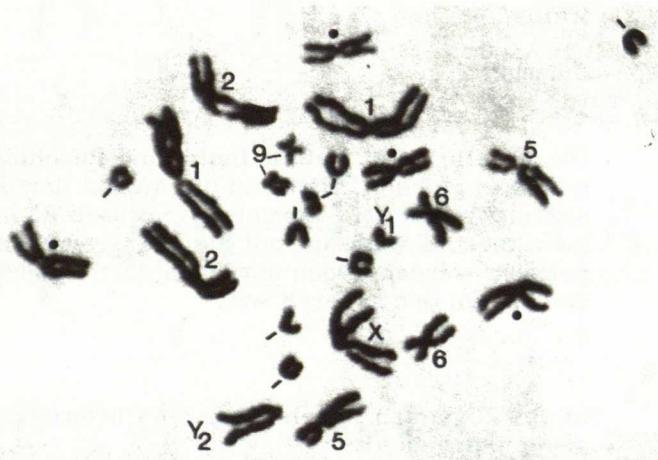


Abb. 3: Links ist eine Metaphase eines ♀ von S. gemellus ($2N=22$) abgebildet, rechts die eines ♂ von S. araneus ($2N=25$), bei dem die Paare Nr. 7 und Nr. 8 nur aus akrozentrischen Chromosomen bestehen. (Nr. 3 und 4 sind durch Punkte, Nr. 7 und 8 durch Striche gekennzeichnet)

Etwas schwieriger ist die Zuordnung bei S.araneus, wo sich je zwei Chromosomenpaare sehr ähnlich sind (Nr. 3 und Nr. 4; Nr. 7 und Nr. 8), und auch der Centromerindex in diesen Fällen keinen wesentlichen Anhaltspunkt liefert. Sichere Unterscheidungen wären jedoch notwendig, um mehr Kenntnisse über die Beteiligung der einzelnen Chromosomen am Polymorphismus zu erhalten.

Tiere mit einer Chromosomenzahl von $2N = 23$, die theoretisch beiden Arten angehören könnten, sind aufgrund der chromosomal Strukturunterschiede leicht der jeweiligen Art zuzuordnen. Eine positive Diagnose für S.gemellus ist z.B. schon sehr leicht durch das Vorhandensein von Chromosom Nr. 9 zu stellen, das sich durch die Lage seines Centromers (subakrozentrisch) und seine geringe Größe gut von den anderen Chromosomen abhebt. Im langen Arm von Chromosom Nr. 4 (s.Abb. 4) besitzt S.gemellus eine sekundäre Einschnürung (Satelliten), die S.araneus fehlt.
Insgesamt wurden 110 Tiere cytologisch untersucht, 4 Tiere erbrachten kein eindeutiges Resultat.

Zuordnung der Tiere zu den einzelnen Fundorten:

Fundort	<u>S.gemellus</u>	<u>S.araneus</u>	<u>o.cytol.</u>
Bonn	25	11	3
Westerwald	4	5	-
Liechtenstein	6	9	-
Inntal	-	35	1
Puschlav	-	2	-
Wallis	3	6	-
Summe:	38	68	4

Die Tabelle zeigt, daß im Inntal und Puschlav keine Sorex gemellus gefangen wurden. Während die Anzahl der im Inntal gefangenen Tiere ausreicht, die Art S.gemellus in diesen Räumen auszuschließen, kann dieselbe Aussage mit nur 2 S.araneus aus dem Puschlav nicht gemacht werden. Doch sprechen dort tiergeographische Gründe für das Fehlen der anderen Art.

In der folgenden Tabelle sind die Chromosomenzahlen den Fundorten gegenübergestellt:

Fundorte	<i>S.gemellus</i>		<i>S.araneus</i>		
	2N ♂	2N ♀	2N ♂	2N ♀	2N _a
I	23, 24(!)	22	25	24	22
II	23	22	27	26	24
III	23	22	23 – 25	23 – 24	20 – 22
IV	-	-	25 – 27	24 – 26	22 – 24
V	-	-	26	25	23
VI	23	22	Keine Angaben vorhanden		

Unter Fundort I ist ein männliches Tier von *S.gemellus* mit 2N = 24 angegeben. Dies würde der früheren Aussage widersprechen (2N ♂ immer 23).

Tatsächlich erbrachte dieses cytogenetisch aberrante Tier eine sehr interessante Chromosomenkonstellation. Es wurde in einem kleinen, relativ isolierten Sumpfgebiet in der Nähe Bonns/BRD gefangen. Im gleichen Gebiet fing ich in längeren Zeiträumen insgesamt 14 *Sorex gemellus* und 5 *Sorex araneus*, die cytotaxonomisch in keiner Weise auffielen. Es kann angenommen werden, daß das Männchen mit dem abweichenden Chromosomensatz der gleichen Fortpflanzungsgemeinschaft angehörte, aus der auch die cytotaxonomisch normalen Tiere stammten. Die Besonderheit des Karyotyps (Abb.4) liegt in den

Sp/26

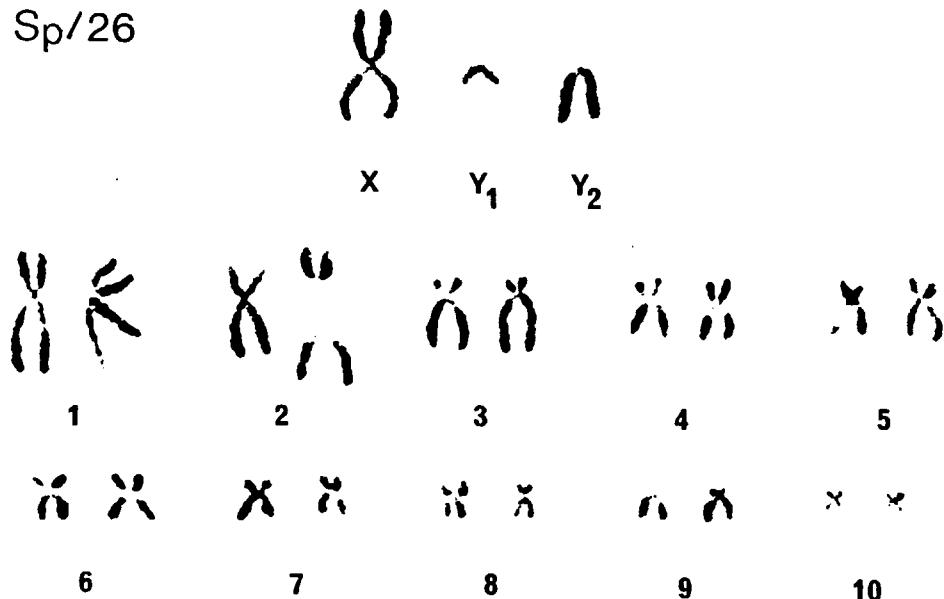


Abb. 4: Karyotyp von *S.gemellus*, (Sp/26 = Protokollnummer)

beiden akrozentrischen Chromosomen, die offensichtlich mit Chromosom Nr. 2 homolog sind.

Insgesamt zählte ich von diesem Tier 90 Mitosen aus (bei den hypoloiden Metaphasen handelt es sich um präparationsbedingte Artefakte):

Gewebe	n Metaphasen	2 N : 24	23	22
Knochenmark	50	44	2	4
Milz	20	19	1	-
Lymphknoten	20	18	1	1
Summe:	90	81	4	5

Weiterhin wurden aus 8 Metaphasen die beiden dissozierten Chromosomen mit ihrem Partner nebeneinander gestellt und verglichen (Abb. 5).

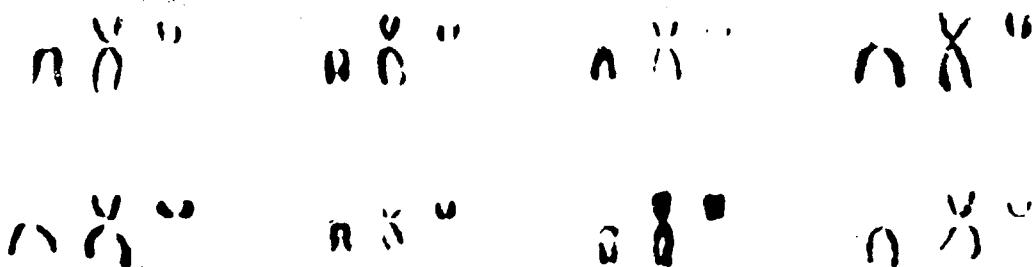


Abb. 5: Größenvergleich der dissozierten Chromosomen mit ihrem homologen metazentrischen Partner (Mitte) des Chromosomenpaars Nr. 2 von Sp/26.

Da die Hoden des Tieres noch nicht ausgereift waren, konnte ich keine Meiosepräparate anfertigen.

Bei der Frage nach dem Ursprung dieser Chromosomenaberration könnte man zuerst ein Mosaic von $2N = 23/24$ vermuten; durch die Untersuchung von 3 verschiedenen Geweben, die alle eindeutig den Chromosomensatz von $2N = 24$ ergaben, sind aber keine Anzeichen dafür vorhanden. Damit kann auch die Embryogenese als Zeitpunkt der Dissoziation mit großer Sicherheit ausgeschlossen werden.

Der Größenvergleich in Abb. 5 lässt in einzelnen Metaphasen das kleine dissozierte Chromosom kürzer erscheinen, wobei aber nicht zu beant-

worten ist, ob es sich hier um einen Chromatinverlust gegenüber dem Ursprungschromosomen handelt oder nur um Unterschiede im Grad der Kondensierung bzw. Fixierung oder Färbung. Bei einer regelrechten Trennung des Centromers in zwei voll funktionstüchtige Centromereinheiten (Fission) wäre eine beinahe vollständige Weitergabe des Chromatins an die beiden akrozentrischen Chromosomen zu erwarten.

Eine Erklärung für einen Spaltungsvorgang eines metazentrischen Chromosoms wurde von STURTEVANT und TAN (1937) aufgrund von Beobachtungen aus der Drosophilogenetik gegeben. Sie beruht auf der Annahme, daß das Y-Chromosom als potentieller Centromer-Donator fungieren könnte; in diesem Falle wäre der ganze Vorgang mit 2 Chromosomenbrüchen und einer Translokation verbunden.

In Abb. 6 ist eine Möglichkeit angeführt, die zeigt, daß auch auf Chromatidebene nach einem Doppelbruch und darauffolgender unvollständiger Vereinigung eine ähnliche Constellation wie im vorliegenden Fall entstehen kann (C.E.FORD, persönl.Mitteilung). Ein so skizzierter Umbau kann aber nur dann erfolgen, wenn ein größeres akrozentrisches Chromosomenpaar zur Verfügung steht.

Da keine weiteren genetischen Anomalien aus dem besagten Sumpfgebiet analysiert werden konnten, kann man über den Mechanismus der erfolgten Chromosomendissoziation letzten Endes nur Vermutungen anstellen.

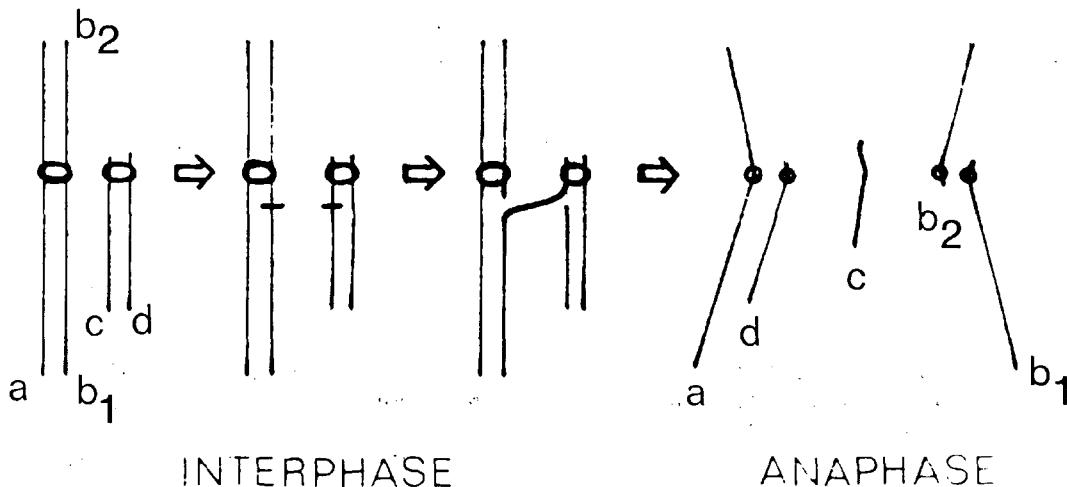


Abb. 6: Möglichkeit der Entstehung der im Text geschilderten Chromosomenanomalie unter Verlust eines azentrischen Fragments auf Chromatidebene (d, b_1 und b_2 bilden zusammen mit ihren Homologen eine neue Zelllinie).

Möglicherweise ist diese Aberration im Sinne einer Reminiszenz zu deuten, d.h. daß die Chromosomenzahl von Sorex gemellus ursprünglich höher war und die Abspaltung von Sorex araneus durch eine Reduktion des Chromosomensatzes (evtl. Fusion) erfolgte. Umgekehrt wäre aber auch die Interpretation zulässig, daß durch die Dissoziation der Beginn einer polymorphistischen Tendenz angezeigt ist, die bei S. araneus im starken Maße vorhanden ist. Dies wäre dann Ausdruck einer evolutiven Umbruchphase, in der sich die Art S. gemellus befände.

4.2.2. Meiose

Die engen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen beiden Arten sind deutlich aus dem gemeinsamen Geschlechtschromosomenkomplex ersichtlich, den BOVEY (1949) als erstes Beispiel für multiple Sex-Chromosomen bei Eutheriern anführte. Da er keine weiblichen Tiere untersucht hatte, konnte er nicht entscheiden, ob ein XXY- oder XYY-System bei den männlichen Tieren bestand. SHARMAN zeigte 1956, daß es ein XYY-System war, das in früheren Untersuchungen auch bei Marsupialiern (SHARMAN 1952) sowie bei Gerbilus gerbillus (MATTHEY 1952) und Gerbilus pyramidum (WAHRMAN und ZAHAVI 1955) nachgewiesen werden konnte.

SHARMAN (1956) hatte 5 Tiere aus England (Berkshire und Nordwales) untersucht und festgestellt, daß sich X-Chromosomen des Weibchens und X-Chromosomen des Männchens voll entsprechen. Er beobachtete, daß das X-Chromosom sowohl in mitotischen als auch in meiotischen Phasen unterschiedliche Kondensationsgrade aufwies, woraus er schloß, daß ein Teil des X-Chromosoms autosomalen Ursprungs sei. In der Prophase der Meiose erschien das Sex-Triivalent ($X + Y_1 + Y_2$) aus zwei Teilen zusammengesetzt, wovon einer den gleichen Kondensationsgrad wie die Autosomen aufwies, während der andere in der Kondensierung den Geschlechtschromosomen anderer Mammalier entsprach.

Im Stadium der Diakinese ist gut die Assoziation eines Arms des X-Chromosoms mit Y_2 zu erkennen, während der andere Arm mit Y_1 eine End-zu-End-Assoziation bildet (Abb. 7).

Es kann angenommen werden, daß diese Sex-Chromosomformation dadurch entstand, daß der vorherige homologe Partner des jetzigen Y_2 -Chromosoms mit dem früheren (akrozentrischen) X-Chromosom "fusionierte" (z.B. durch Doppelbrüche mit anschließendem Verlust eines zentrischen Fragments).

Der hypothetische Vorgang ist in Abb. 8 dargestellt.

In der zweiten Metaphase der Meiose sind keine auffälligen Unterschiede im Grad der Kondensation zwischen den Armen des X-Chromosomen festzustellen, Y_1 ist dagegen in diesem Stadium heteropyknotisch.

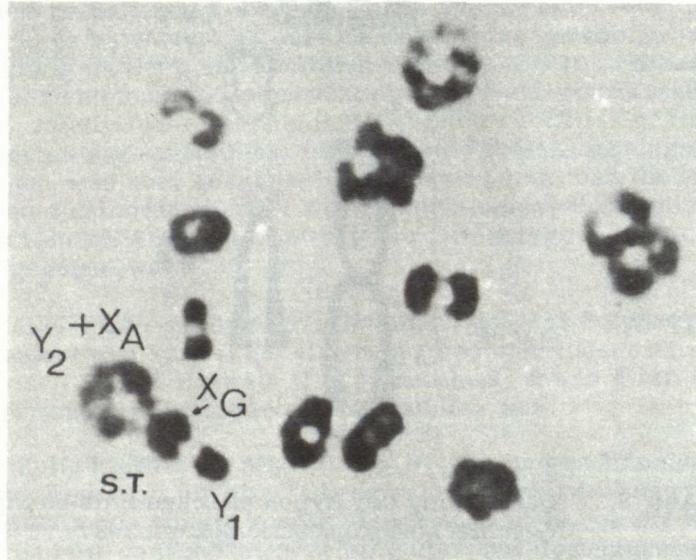


Abb. 7: Diakinese ♂ S. gemellus.
Links unten das Sex-Trivalent (S.T.)
 X_A = Teil des X-Chromosoms mit vermutlich
autosomal Urprung
 X_G = Ur - X (s.a. Abb. 8).

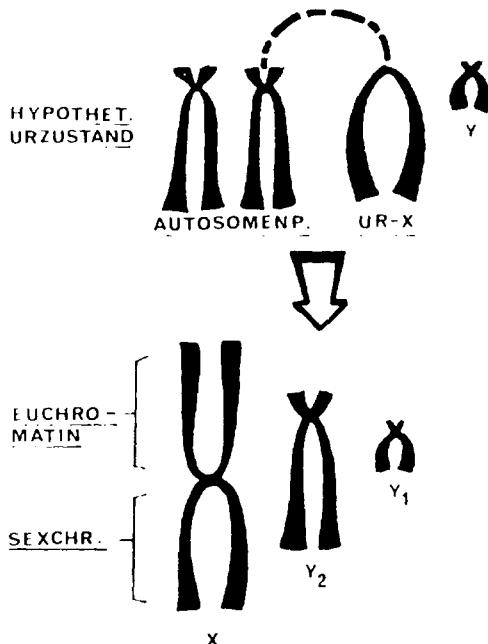


Abb. 8: Darstellung der hypothetischen Entstehung des Geschlechtschromosomenkomplexes.

Bedingt durch den Robertson'schen Polymorphismus müssen bei *Sorex araneus* autosomale Trivalente auftreten, die aus zwei akrozentrischen Chromosomen und einem metazentrischen Chromosom bestehen, wenn Elterntiere zusammengekommen sind, die unterschiedliche Heterologien in bezug auf die variierenden metazentrischen Chromosomen aufzeigten. Untersuchungen an Hybriden der Tabakmaus ($2N = 26$) und der Hausmaus ($2N = 40$), deren Chromosomenkomplemente ein ideales Robertson'sches System miteinander bilden, ergaben, daß die Fertilität der Tiere durch Non-disjunction der autosomalen Trivalente extrem gestört war, sodaß bis zu 50 % unbalancierte Gameten produziert wurden (TETTENBORN und GROPP 1970). Getestet wurde die Zahl der gebildeten aneuploiden Metaphasen der Meiose II.

"Dies beweist, daß nicht von vornherein durch Bildung von Kettentrivalenten die meiotische Passage abgesichert ist, sondern daß auch die gleichen Koppelungsgruppen und Genkombinationen auf den Homologen vorhanden sein müssen, um eine einwandfreie Abwicklung der Meiose zu gewährleisten" (zit. aus GROPP 1970). Dies muß bei der Waldspitzmaus der Fall sein, da sonst die Art kaum Überlebenschancen hätte. Es wäre jedoch interessant zu erfahren, in welchem Ausmaß Fehlverteilungen in einem natürlichen

Robertson'schen System, wie dem der Waldspitzmaus, vorkommen bzw. vorkommen können, ohne daß Fehlentwicklungen zu befürchten wären.

4.3. Der Chromosomenpolymorphismus von Sorex araneus

Bei einem natürlichen Robertson'schen System stellt sich immer die Frage, ob es balanciert ist oder ob es nur eine vorübergehende Entwicklung im Gang der Evolution darstellt. FORD und HAMERTON (1970) berichteten von Untersuchungen an Waldspitzmäusen zweier kleiner, relativ isolierter Populationen, die mit Hilfe der Hardy-Weinberg-Verteilung Aufschlüsse über dieses Problem erbringen sollten. Alles, was aber gesagt werden konnte, war, daß die errechneten Daten zumindest nicht im Widerspruch zu der Behauptung standen, daß durch Aufrechterhaltung der Heterozygotie ein positiver Faktor gegeben war.

WHITE (1963) hält es für wahrscheinlich, daß der Polymorphismus durch selektiven Vorteil der Heterozygoten stabilisiert ist. Dafür würde auch FORDS Hinweis (l.c.) sprechen, daß in 6 von 9 Tests ein Übermaß an Heterozygoten festzustellen war.

Welche Rolle hierbei die Migration z.B. von jungen Männchen oder graviden Weibchen für eine "Chromosomendurchmischung" zwischen den Populationen spielt, konnte bisher noch nicht geklärt werden. Leider ist eine genaue Untersuchung über das Gesamtausmaß des Chromosomenpolymorphismus von S. araneus nur dann möglich, wenn auch alle Chromosomen eindeutig unterschieden werden können. Dies dürfte bisher nicht immer der Fall sein. Hilfe könnten hier Untersuchungsmethoden bringen, wie sie die Fluoreszenzmikroskopie bietet oder die Bänderfärbung mit Giemsa. Eigene Untersuchungen mit Hilfe dieser Methoden erbrachten bisher noch keine greifbaren Erfolge, jedoch dürfte eine intensivere Beschäftigung mit dem Heterochromatinmuster der Waldspitzmaus interessante Bereiche eröffnen.

4.4. Verbreitung beider Arten in Europa

Fragen der Verbreitung beider Arten sind am ausführlichsten bisher von MEYLAN (1965) bearbeitet worden. Seine Untersuchungen waren die Basis für OTTS Feststellung, daß LINNÉ mit sehr großer Wahrscheinlichkeit kein Tier der Art Sorex gemellus vorgelegen haben kann. Das bisher bekannte Verbreitungsbild dieser Art entspricht einer ausgesprochen westlich-atlantisch orientierten Art, da sie bisher ausschließlich in Frankreich, Belgien, Holland und den westlichen Randgebieten der Schweiz nachgewiesen wurde. Die übrigen, dem Verbreitungsbild der Waldspitzmaus zugehörigen Gebiete werden von Sorex araneus bewohnt (Großbritannien, Skandinavien, Ost- und Südeuropa). Konnte man bisher noch annehmen, daß beide

Verbreitungsgebiete räumlich voneinander getrennt sind, da erst zwei Überlappungszonen beschrieben wurden, in denen beide Arten sympatrisch leben (MEYLAN: Champéry; OTT: Frenières), so sprechen nach meinen Untersuchungen die Tatsachen nicht mehr dafür. In allen Gebieten, in denen ich Sorex gemellus fing, gingen auch Sorex araneus in die Fallen, sodaß von einem geduldeten Nebeneinander beider Arten, zumindest in meinen Fanggebieten, gesprochen werden kann.

Es wurden in keinem Gebiet Anzeichen für Hybridisierung festgestellt, beide Arten leben also in vollständiger reproduktiver Isolation zueinander, was die Untersuchungen OTTS (1968) voll bestätigt. Diese Ergebnisse schließen auch Spekulationen über das Vorkommen von Hybriden weitestgehend aus, wobei aber durchaus Laborversuche mit dem Ziel einer Kreuzung beider Arten gelingen könnten. So lassen sich, wie erwähnt, Tabakmaus und Hausmaus unter Laborverhältnissen sehr leicht kreuzen, obwohl in der Natur bereits eine vollständige cytologische Barriere aufgebaut ist. Im Gegensatz dazu sind die cytologischen Unterschiede zwischen S. araneus und S. gemellus sogar viel schwerwiegender.

Wenn man die Ergebnisse MEYLANS, FORDS und anderer Autoren über die Verbreitung von S. gemellus kombiniert, so entsteht ein Verbreitungsbild, dessen Grenzen im Norden in Dänemark, im Süden in den Pyrenäen, im Westen an der französischen Atlantikküste (einschl. einiger Kanalinseln) und im Osten entlang des Rheines, bzw. am Rande der Westalpen liegen könnten. (Abb.9)

Nach diesen Befunden dürfte das Artzentrum von Sorex gemellus ungefähr in der Bretagne zu suchen sein, wo auch MEYLAN nur diese Art nachweisen konnte. Dies würde bedeuten, daß die terra typica von Sorex gemellus schon im Gebiet ihres Randvorkommens liegt. Darauf wird am Schluß zusammen mit morphologischen Kriterien und unter Bezugnahme auf das Rassensystem von S. araneus noch einmal eingegangen werden.

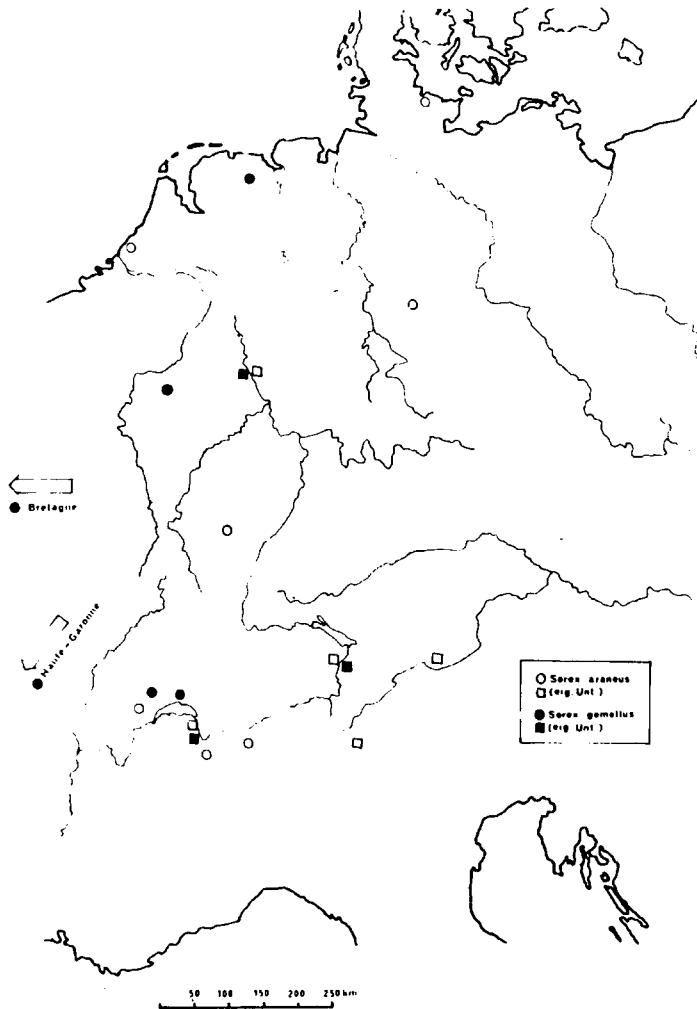


Abb. 9: Fundorte cytotaxonom. untersuchter Pop. von *S. araneus* und *S. gemellus* (eigene Unters. komb. mit Unters. von MEYLAN (1964, 1965) und OTT (1968)).

5. DAS HAARFARBMUSTER DER WALDSPITZMAUS - ARTEN

Die Färbungsmerkmale der europäischen Waldspitzmaus variieren entsprechend ihrer großen Verbreitung. Die Rückenzone wechselt von einem dunklen, fast schwarzen Braun über braungrau bis zu einem Fahlbraun. Die Flankenfärbung kann entweder der Rückenfärbung (Schabracke) gleichen oder, von ihr abgesetzt, ein gelblich verwaschenes Braun, helles Grün, oder Grau-Weiß aufweisen. Die Farbe der Unterseite ist oft weißlich (Winterkleid) bzw. grau-weiß oder gelbweiß oder erscheint, ähnlich wie bei der Zwerghalsmaus, in der aufgehellten Färbung des Rückens.

Im wesentlichen hängt die Ausprägung des entsprechenden Musters von Rasse, Alter und Jahreszeit ab.

MILLER gibt in seinem Catalogue of the mammals of western Europe 9 Unterarten für die Waldspitzmaus an, ZALESKY (1948) 16 subspecies (Rassen) bezogen auf das gesamteuropäische Verbreitungsgebiet, wobei bei ihm die Färbung als taxonomisches Merkmal eine wichtige Rolle spielt.

Wenn jetzt in dieser Arbeit versucht wird, den cytologischen Arten S. araneus und S. gemellus ein Färbungsbild zuzuordnen, so sind die größten Schwierigkeiten dabei durch die starke Rassenaufsplitterung zu erwarten. Weitere Hindernisse bestehen in der zwangsläufig etwas subjektiven Beschreibung der Farbbilder der verschiedenen Rassen und in der Tatsache, daß nicht von allen Rassen Jugend- und Erwachsenenkleid, Sommer- und Winterkleid bekannt sind. Zusätzlich können innerhalb der gleichen Unterart ökologische Faktoren das Gesamtbild der Färbung nicht unerheblich beeinflussen (z.B. Verdunkelung: v.LEHMANN 1966).

5.1. Schwierigkeiten der metrischen Erfassung der Fellfärbung

Wenn man vor dem Problem steht, die Eelfärbung eines Kleinsäugers wiederzugeben, so kommen zwei Möglichkeiten der methodischen Erfassung in Betracht:

1. Die Wiedergabe des Farbeindrucks durch genormte Farbtafeln (z.B. Tafeln von RIDGWAY 1912) oder durch ein Farbmeßgerät, wobei die letztere Methode vom Standpunkt der Objektivität betrachtet, zweifellos vorzuziehen ist.
2. Die vergleichende Längenmessung bestimmter Farbzonen des Fells, die den Farbeindruck bestimmen. Ergänzend zu beiden Methoden könnte noch eine Untersuchung der Feinstruktur der Haare treten.

Bei meinem ersten Versuch, die Unterschiede in der Fellfärbung, die v.LEHMANN (1955) bei der Waldspitzmaus festgestellt hatte, metrisch darzustellen, wählte ich Methode Nr. 2 (OLERT 1969). v.LEHMANN hatte die Unterschiede zwischen dem kleinen hellen und dem großen dunklen Typ mehr in beschreibender Weise angegeben, mit Hilfe der Fachtafeln von RIDGWAY (1912). Dadurch blieb ein gewisser subjektiver Spielraum übrig, da heller und dunkler Eindruck natürlich je nach Betrachter variieren können.

Die Schwierigkeiten, Färbungsunterschiede in metrischer Form zu beschreiben, wachsen mit der Kleinheit des Tieres an. So können z.B. Meßfehler, die durch unterschiedliche Lage der Haare (Strich) entstehen, bei großen Tierfellen in der Regel toleriert werden.

Die größte Schwierigkeit besteht aber zweifellos darin, daß Farbzonen meist keine scharfe Grenze bilden, die leicht als Meßgrenze dienen könnte, sondern, daß sie oft ineinander übergehen. Würde man solchermaßen entstandene Meßfehler tolerieren, d.h. sie mit einkalkulieren, würde dies bei kleinen Fellen, wie bei der Waldspitzmaus, zu einer völligen Unbrauchbarkeit der Messungen führen. Es bliebe nur übrig, Meßgrenzen zu definieren, was aber nicht ganz unproblematisch ist. Da außerdem der Eindruck der Fellfärbung i.w. von der Pigmentierung der Haarspitzen abhängt, muß bei der Messung selbst mit größter Vorsicht vorgegangen werden, da ein Verrutschen des Meßgerätes, z.B. Lineal, leicht subapikalere Teile des Haares zum Vorschein bringen kann, die bezüglich der Pigmentierung völlig anders aussehen (Agouti-Färbung).

In einer Untersuchung über das Haarfarbmuster der Waldspitzmaus im jahreszeitlichen Wechsel schreibt EICK (1971), daß die basalen Schaftstrecken aller Haare jeweils gleichmäßig schwarz pigmentiert sind, darüber befindet sich bei den dunklen Haaren der Rückenzone eine aufgehelle Zone (grau), während die Spitzen wieder dunkel sind. Bei den Haaren der Flanke und Unterseite ist im Winterfell nur die Basis schwarz gefärbt, der übrige Teil des Haares ist unpigmentiert, also weiß. Es können daher, gerade im Bereich der dunklen Rückenzone, Meßverfälschungen entstehen, wenn Haarspitzen abgebrochen bzw. abgeknickt oder weggekämmt wurden. Es ist somit notwendig, das Fell immer im gleichen angelegten Zustand der Haare zu behandeln. Dies erreichte ich bei meinen Fellen durch gleichmäßiges Kämmen vom Kopf zum Schwanzansatz. Dies ist ohne weiteres zulässig, da das Haarkleid der Waldspitzmaus keinen gerichteten Haarstrich besitzt.

6. MORPHOMETRISCHE UNTERSUCHUNGEN

6.1. Meßmethoden – Felle

Da frühere Messungen (OLERT 1969, OTT und OLERT 1970) keine befriedigenden Resultate erbrachten, suchte ich nach neuen Meßmethoden. Ich legte nun weniger Wert auf die Farbnuancen, deren objektive Erfassung mir sehr schwierig schien, als auf die Helligkeitsunterschiede (Hell-Dunkel-Kontrast), die bei dem hellen Typ (S.gemellus) und dem dunklen Typ (S.araneus) in unterschiedlicher Weise zutage traten. Auf der Suche nach einem Meßgerät, das am besten solche Meßfunktionen erfüllen konnte, erwies sich ein Densitometer (Marke Joyce and Loebl) als am besten geeignet. Dieses Gerät wird, hauptsächlich im medizinischen Bereich, zur Schnellanalyse von Elektrophoresestreifen eingesetzt. Es mißt Helligkeitsunterschiede auf der Basis von Lichtabsorptions- bzw. Reflektionsmessungen. Die Wiedergabe des Meßergebnisses erfolgt durch einen direkt angeschlossenen Schreiber, der die Helligkeitsunterschiede in Form einer Kurve wiedergibt, nach Wunsch kann auch während der laufenden Messung die geschriebene Kurve automatisch vom Apparat integriert werden.

Die Elektrophoresestreifen werden zur Messung in einen Schieber eingespannt, der langsam an der Abtastvorrichtung vorbeigeschoben wird. Das erste Problem, welches zu lösen war, bestand darin, daß die Spitzmausfelle viel zu groß waren, um in den Schieber eingelegt werden zu können (Höchstmaße des Objektes: 208 x 25 mm). Um die Felle nicht unnötig zerschneiden zu müssen, wurden zuerst Farbdias von der Meßzone des Spitzmausfelles angefertigt. Dies wurde jedoch bald wieder aufgegeben und aus den Fellen eine genau definierte Zone herausgetrennt, die man als repräsentativ für die Gesamtfärbung des Tieres bezeichnen kann, (s.Abb.10) mit einer Breite von 25 mm.

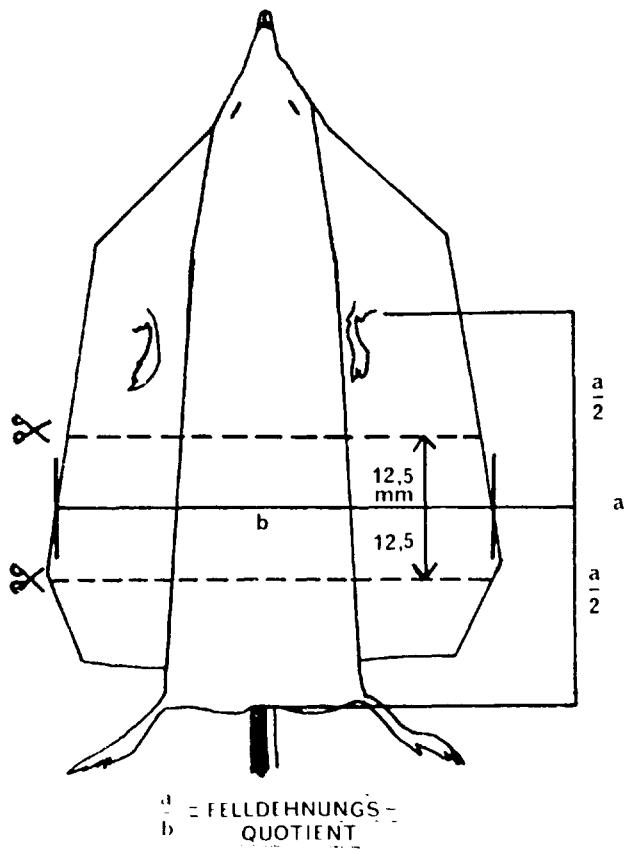


Abb. 10: Schema eines Spitzmausfelles mit Bezeichnung der Meßzone (Begrenzung durch unterbrochene Linien).

Bei Versuchsmessungen zeigte sich dann, daß das Gerät nicht auf Anhieb die extremen Helligkeitsunterschiede in der Spitzmausfärbung darstellen konnte, da es auf kleinere Meßbereiche eingestellt war. Es mußten daher neue Basis-Helligkeiten gefunden werden, wobei mit Standard-Farbfolien experimentiert wurde. Zum Abschluß der Versuchsmessungen ergaben sich folgende Einstellwerte, die bei den laufenden Messungen nicht mehr verändert wurden:

Lichtspalt: 10/0,5
 Mikroskop-Blaufilter (Leitz)
 Keil 90 Grad
 Basishelligkeit: Grauwert 0,45
 (Grautonreihe nach DIN)
 mit weißem Papier hinterlegt

Um Lichtstreuungen durch abstehende Haarparten zu vermeiden, wurden die ausgeschnittenen Fellstücke mit einer Glasplatte (2 mm) abgedeckt und angepreßt. Als Vergrößerungsfaktor für die Kurvenabbildung wählte ich 1 : 3, um die gesamte Kapazität einer Aufzeichnungslänge auszunutzen (Trommelgröße gefertigt für DIN A 4 - Format).

6.2. Meßmethoden – Schädel

Für die Schädelmessungen wurden die präparierten und gebleichten Schädel verwandt⁴⁾. Bei 15 Schädeln war durch den Fang mit Schlagfallen die Schädelkapsel zertrümmert, es konnten also nicht alle Schädel zur Messung der Condylobasallänge herangezogen werden. Die CB-Länge ist bei den zarten Schädeln von *S.araneus* ein Maß, das nicht ganz einfach abzunehmen ist. Da der Schädel im Bereich der Hirnkapsel fast papierdünne ist, darf beim Ansatz der Schublehre an die Condyli keinerlei Druck angewendet werden. Eine weitere Schwierigkeit besteht darin, daß die vordere Meßbegrenzung am Vorderrand des Zwischenkiefers einen nur wenig geeigneten Ansatzpunkt für die Schublehre bietet.

In einer Versuchsreihe mit Schädeln beider Arten nahm ich verschiedene Maße ab, die mir für eine Artentrennung geeignet schienen. Dies waren: Rostralbreite, Kapselbreite, Koronoidhöhe, Mandibellänge und -Höhe und die untere Zahnreihenlänge (nach BÜHLER 1964). Bis auf das letzte Maß waren jedoch keinerlei Tendenzen unterschiedlicher Ausprägung bei beiden Arten zu erkennen. Ähnlich wie BÜHLER (1964) maß ich die untere Zahnreihenlänge von der hinteren Fläche des dritten Molars bis zur Einbuchtung des Incisivus am schräg nach unten und vorn zeigenden Eck des Alveolarrandes des Incisivus. (Siehe Abb. 11)

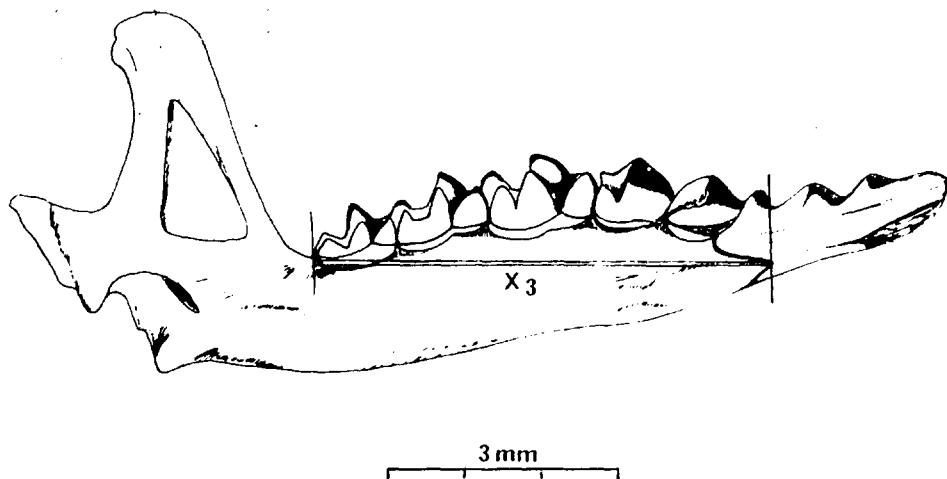


Abb. 11: Unterkiefer mit Meßstrecke (X₃).

4) Herrn BOLZ vom Museum A.Koenig/Bonn danke ich an dieser Stelle sehr herzlich für die Präparation der Schädel meiner Spitzmäuse.

Die Messungen führte ich mit einer Nonius-Schublehre durch, die das Ablesen der 20stel mm gestattete. Die untere Zahnreihenlänge nahm ich unter dem Binokular ab.

6.3. Auswertung der Messungen

Zur Festlegung des ungefährten Alters wurden die Tiere nach dem Grad der Zahnabnutzung in drei Kategorien eingeteilt:

- A: Zähne nicht oder kaum abgenützt
- B: Zähne normal abgenützt
- C: Zähne stark abgenützt

Nach dieser Einteilung war ca. 1/6 meines Materials subadulte bis adulte Tiere und der Rest Jungtiere.

Nach Untersuchungen von PUCEK (1955) und SCHUBARTH (1958) kann das Alter, was die Schädellänge (CB-Länge) und Kapselbreite betrifft, vernachlässigt werden, da die genannten Maße, nachdem die Jungtiere das Nest verlassen haben, praktisch keiner Veränderung mehr unterworfen sind. Im folgenden werde ich die gemessenen Daten der CB-Länge mit X_2 bezeichnen, die der unteren Zahnreihenlänge mit X_3 .

Von den Körpermaßen verwendete ich für die Gesamtauswertung nur die Schwanzlänge (X_9). Die anderen Körpermaße (KR-Länge, HF-Länge und Gewicht) scheinen mir mit zu großen Meßfehlern behaftet zu sein. Die Schwanzlänge maß ich vom After bis zur Schwanzspitze (ohne überstehende Haare).

Um die vom Densitometer aufgezeichneten Kurven auszuwerten, mußte der Kurvenverlauf in Zahlen ausgedrückt werden können. Ein erster Wert war schon durch die vom Densitometer vorgenommene Integriierung der Kurve gegeben, aber dieser Wert konnte nur die Summe aller Eindrücke bezüglich der Verdunkelung oder der Aufhellung eines Felles wiedergeben. So konnte z.B. ein Tier, dessen Gesamteindruck durch eine schmale Schabracke und aufgehelle Seitenzone hell zu nennen war, den gleichen Integralwert haben, den ein im Gesamteindruck dunkles Tier mit einer breiten und kaum abgesetzten Schabracke hatte. Die Gleichwertigkeit der Integralwerte konnte in diesem Falle zustande kommen, weil eine zwar schmale, aber sehr dunkle Schabracke einen relativ höheren Meßwert besitzt, als eine breite, aber nicht so dunkle Rückenzone.

Der Kurvenausschlag ist also umso höher, je dunkler der gerade analysierte Teil ist. Abb. 12 zeigt zwei Fellausschnitte mit den dazugehörigen densitometrischen Kurven. Es ist klar zu erkennen, daß hellen Zonen kleine und dunklen Zonen große Ausschläge zugeordnet werden können.

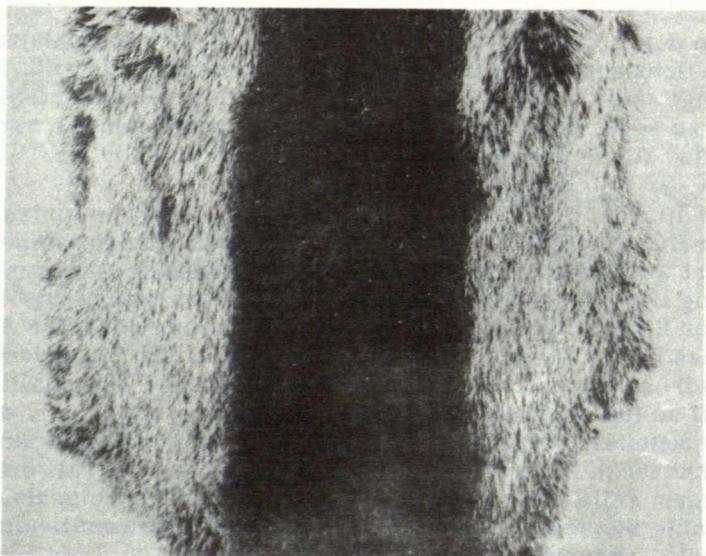
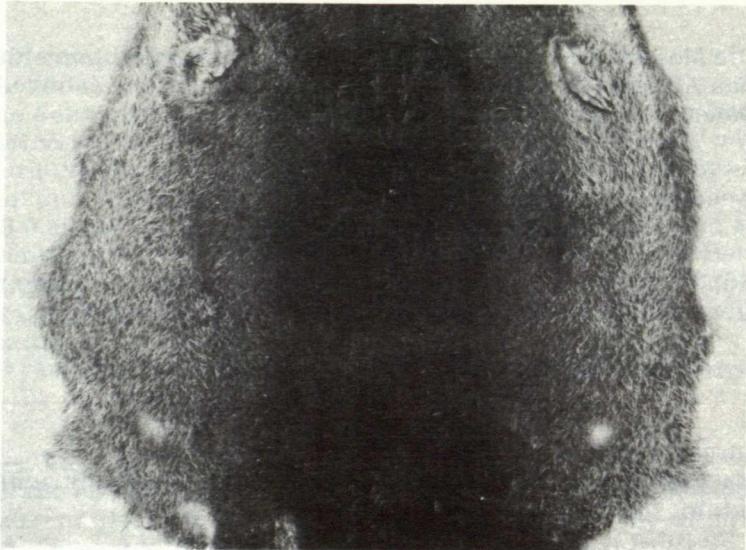
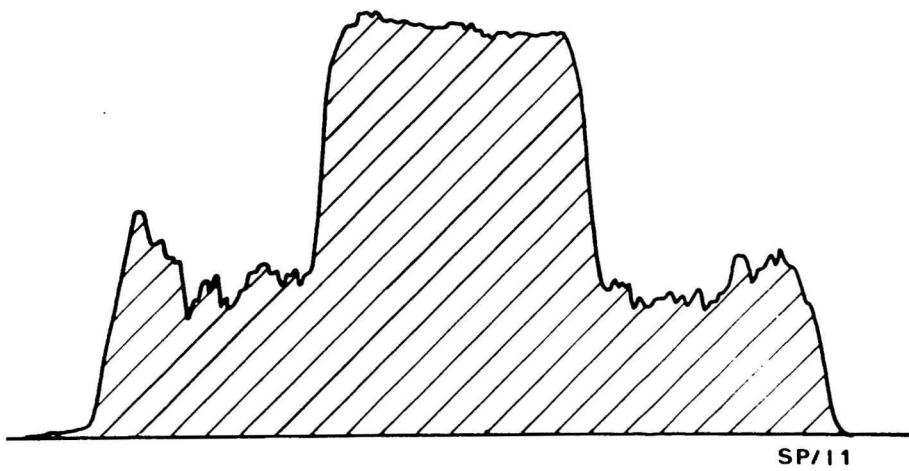


Abb. 12: Rückenfotos von Sp/J1 und Sp/J30 (oben),
Auf S 35 die zugehörigen densitometrischen Kurven.
Weitere Erläuterungen siehe Text.



SP/130



SP/11

Bei der Analyse der Kurven ging es mir darum, folgende drei Faktoren metrisch zu erfassen:

1. Helligkeit der Rückenzone (Schabracke)
2. Kontrast Rückenzone/Flanken + Unterseite
3. Kontrast Rückenzone/Flanken

Am einfachsten davon war Faktor 1 zu berechnen, nämlich aus dem Mittelwert des Abstandes des höchsten und niedrigsten Kurvenpunktes der Rückenzone von der Basislinie (MHR = Mittlere Helligkeit Rücken). Diffiziler gestaltete sich die Berechnung von Faktor 2, da nicht immer die Flanken eindeutig von der Rückenzone abgesetzt waren. Diese Schwierigkeit ist gut aus Abb. 12 ersichtlich. Während beim linken Tier sehr gut die mittlere Höhe der Flanken + Unterseite abgetragen werden kann, sinkt beim rechten Tier, ausgehend von der Rückenzone, die Kurve allmählich ab; Meßgrenzen sind nicht erfaßbar. Dieses Problem wurde so gelöst, daß einem Tier wie Sp/J 30 der Mindestwert 1 für den Kontrast gegeben wurde. Rechnerisch sieht es also so aus, daß der Quotient Rückenzone (MHR) Flanken + Bauchseite gleich 1 ist, die Flanken also praktisch den gleichen Helligkeitswert aufweisen.

Bei einem Tier wie Sp/J1 sieht die Rechnung folgendermaßen aus: Rechts und links der Rückenzone, die meist mit der Schabracke identisch ist, wird die mittlere Helligkeit abgemessen, davon der Mittelwert berechnet und durch die Mittlere Helligkeit Rücken (MHR) dividiert (MHB = Mittlere Helligkeit Flanken + Bauchseite).

Um die Tiere, bei denen sich die Schabracke scharf von den Flanken absetzte, von den Tieren mit Übergangszone (Saum) zu trennen, wurde der Kontrastquotient Rückenzone/Flanke berechnet. Da aber auch krasse Übergänge in der Helligkeit vom Densitometer nicht als rechtwinkliger An- bzw. Abstieg wiedergegeben werden, mußte die Grenze zwischen krassem und allmählichem Helligkeitsübergang definiert werden. Diese Grenze wurde bei 80 Grad Anstiegswinkel der Kurve festgelegt. Das heißt, ein Kurvenabschnitt, der steiler als 80 Grad verläuft, ist laut Definition als Darstellung eines krassen Übergangs zwischen zwei Helligkeitszonen zu werten, unter 80 Grad als allmäßlicher Übergang. Unter dieser Voraussetzung wurde der Abstand zwischen Basislinie und dem Punkt des An- bzw. Abstieges der Rückenzone, an dem der Anstiegswinkel = 80 Grad ist, gemessen, das arithmetische Mittel gebildet (=MHF : Mittlere Helligkeit Flanken), und durch den Meßwert von MHR dividiert. Dieser Quotient ist gleich 1, wenn MHR = MHF ist, also kein Kontrast zwischen Flanke und Schabracke besteht. Die im Ganzen etwas verwirrende Berechnung einer Fellkurve soll nun an einem konkreten Rechenbeispiel erläutert werden (Sp/J 1):

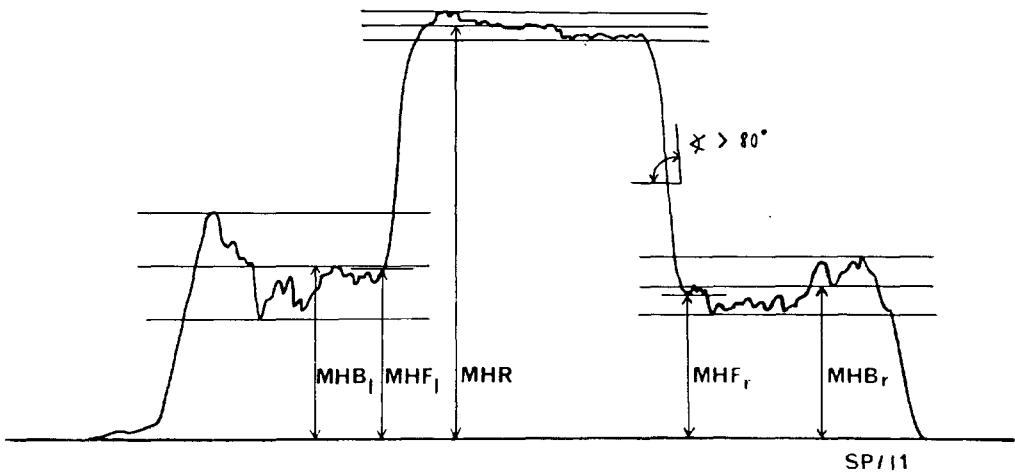


Abb. 13: Kurve von Sp/J 1 mit Bezeichnung der einzelnen Meßstrecken

Ausrechnung:

$$MHR = 89 \text{ mm}$$

$$\begin{array}{ll} MHF_1 = 35 \text{ mm} & MHB_1 = 36 \text{ mm} \\ MHF = 33 \text{ mm} & MHB = 35 \text{ mm} \\ MHF_r = 31 \text{ mm} & MHB_r = 34 \text{ mm} \end{array}$$

$$Q_1 = \frac{MHR}{MHF} = K_1 = 2,70 \quad Q_2 = \frac{MHR}{MHB} = K_2 = 2,54$$

$$K \text{ (Gesamtkontrast)} = K_1 + K_2 \quad K = 2,70 + 2,54 = 5,24$$

Mit dem Wert K erhält man nach Abschluß der Kurvenberechnung eine Größe, die den Gegensatz zwischen Schabracke und den übrigen Farbzonen des Felles wiedergibt.

Niedrigster Wert für K = 2,00.

Im Gegensatz zu den Berechnungen in meiner Arbeit von 1969 ließ ich diesmal die Breite der Schabracke und anderer Färbungszonen außer acht, da auch anhand der densitometrischen Kurven deren gegenseitige Abgrenzungen nicht immer exakt bestimmt werden können.

- X₁ : Kurvenintegral
 X₂ : Condylobasallänge
 X₃ : Untere Zahnreihenlänge
 X₄ : Gesamtkontrast K
 X₅ : Mittlere Helligkeit der Rückenzone (MHR)
 X₆ : Schädelwert (X₂ + X₃)
 X₇ : Fellfärbungsindex ($\frac{X_1}{100}$ + $\frac{X_5}{10}$ - X₄)
 X₈ : Gesamtwert (X₆ + X₇)
 X₉ : Schwanzlänge

6.5. Statistische Beschreibung der Resultate

Von allen gefundenen Häufigkeiten wird der Mittelwert M und der mittlere Fehler m (standard error) angegeben, sowie die Anzahl n gemessener Größen.

standard error : $\pm m = s/\sqrt{n}$ (s = Streuung, Standard Abweichung)

$$\text{Standard Abweichung: } s = \sqrt{\frac{(\sum (x - \bar{x})^2)}{n - 1}}$$

Zur Signifikanzprüfung von Mittelwerten zweier Stichproben wurde der t-Test angewendet, zur Prüfung auf Korrelationen wurde der Korrelationskoeffizient (r) berechnet.

MITTELWERT-TABELLE

		POP. I				POP II				POP III				POP IV				POP V		POP VI			
		S.q		S.a.		S.q		S.a.		S.q.		S.a.		S.a.		S.a.		S.a.		S.q		S.a.	
		S	W	W	S	W	W	W	W	S	W	S	W	S	W	S	W	S	S + W	W			
X_1	1009	991.7	1210.8	1302	1142	1308	1129	1448	1224	1239	1368	2050	1448	1629									
	36.17	17.81	38.36	232.1	30.68	33	32.06	27.66	61.06	65.43	24.03	1132	47.62	70.47									
X_2	18.19	18.03	18.65	18.75	17.95	18.95	18.42	19.65	19.29	19.32	19.35	18.7	19.07	19.60									
	0.09	0.072	0.13	0.28	0	0.6	0.05	0.13	0.12	0.14	0.08	19	0.16	0.06									
X_3	5.39	5.33	5.74	5.75	5.35	5.65	5.43	6.02	5.91	5.87	5.9	5.75	5.68	5.91									
	0.04	0.03	0.032	0	0.05	0.07	0.05	0.08	0.06	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.09								
X_4	7	15	7	1	1	2	6	5	4	7	23	2	3	5									
	18	8	8	3	4	5	6	5	4	9	27	2	3	6									
X_5	3.23	4.61	3.43	2.00	3.93	2.90	4.40	2.20	2	2.11	2.62	2.58	3.09	2.46									
	0.12	0.10	0.26	0	0.23	0.06	0.40	0.20	0	0.1	0.13	2	0.55	0.17									
X_6	7	18	8	3	4	5	6	5	4	9	27	2	3	6									
	23.59	23.35	24.38	24.50	23.20	24.68	23.85	25.67	25.20	25.22	25.27	24.45	24.75	25.56									
X_7	0.11	0.08	0.13	0.28	0	0.78	0.09	0.19	0.15	0.15	0.1	24.70	0.14	0.12									
	7	15	7	3	1	2	6	5	4	7	23	2	3	5									
X_8	14.37	14.10	18.52	20.08	16.24	19.54	16.02	21.81	18.54	18.78	20.51	28.32	20.36	23.36									
	0.51	0.28	0.66	2.61	0.56	0.43	0.70	0.57	0.92	0.63	0.46	17.12	0.56	0.9									
X_9	7	18	8	3	4	5	6	5	4	9	27	2	3	6									
	37.46	37.34	42.68	44.59	39.91	44.16	39.87	47.48	43.74	44.51	45.68	52.77	45.11	49.66									
X_{10}	0.60	0.32	0.77	2.88	0	1.01	0.74	0.64	0.97	0.75	0.63	41.82	2.23	2									
	7	15	7	3	1	2	6	5	4	7	23	2	3	5									
X_{11}	39.3	40.0	42.75	40.7	43	41.8	44.5	48	52.25	47.33	47.81	48	43	47.16									
	0.57	0.43	0.81	0.22	0	2	1.36	1.14	1.38	0.87	0.65	51	-	-									
X_{12}	7	18	7	3	4	5	6	5	4	9	26	2	3	6									
	S = Sommerfell		1. Zahl = Mittelwert																				
		W = Winterf.		2. Z. = $\pm m$																			
				3. Z. = n																			

6.6. Trennwirkung der Schädelmerkmale

6.6.1. Populationen des Rheinlandes

Für die Diskussion der Merkmale $X_1 - X_9$ werde ich mich im folgenden jeweils auf die Werte aus der Mittelwert-Tabelle beziehen.

Für die Spitzmäuse des Wallis konnte OTT (1968) eindeutige Größendifferenzen nachweisen. Bei Betrachtung der X_2 -Werte für die rheinländischen Populationen sind ebenfalls deutliche Unterschiede in den CB-Längen zwischen *S.gemellus* und *S.araneus* zu erkennen.

Diese sind auch statistisch sehr gut gesichert. Ein Vergleich der Variationsbreiten der Schädellängen zeigt, daß die Überschneidungszone der X_2 -Werte 0,4 mm beträgt. Diese Feststellungen decken sich gut mit den Ergebnissen von v.LEHMANN (1955) für die Schädellängen des hellen und des dunklen Typs:

Variationsbreite von X_2 :

	<u>Sorex gemellus</u> (heller Typ)		<u>Sorex araneus</u> (dunkler Typ)
Pop. I + II	17,70 - 18,80		18,40 - 19,55
v. LEHMANN 1955	17,40 - 18,30		17,90 - 19,40

SCHUBARTH (1958) fand bei seinen Untersuchungen an norddeutschen S.araneus Tiere, die extrem kleine Schädelmaße (bis zu 17,3 mm) aufwiesen; er betont jedoch gleichzeitig, daß die Tiere mit den kleinen Schädeln keiner eigenen Art zuzurechnen sind (S.caecutiens). Möglicherweise hatte er unter seinem Material Tiere der Art S.gemellus. Im weiteren erwähnt SCHUBARTH, daß bei den CB-Längen seiner Tiere eine ökologisch bedingte Variabilität nicht festzustellen war. Diese Aussage deckt sich auch mit meinen Befunden.

Ein Geschlechts-Dimorphismus konnte bei keiner der beiden Arten nachgewiesen werden.

Die Messungen von X_3 erbrachten das überraschende Resultat einer beinahe absoluten Differenzierung beider Arten.

Ebenfalls eine ausgezeichnete Trennwirkung erreichte BÜHLER (1964) mit diesem Schädelmaß bei den nahe verwandten Arten Neomys fodiens und N.anomalus. Die Variationsbreite von X_3 beträgt bei Sorex gemelius 0,4 mm und bei Sorex araneus 0,35 mm. Es gibt keine Überschneidungen der Werte. Selbst mit der Einschränkung, daß Extremfälle in meinem Material nicht unbedingt vorhanden sein brauchen, kann diesem Maß eine sehr gute Trennwirkung zugeschrieben werden, was nicht unerheblich für spätere Gewölluntersuchungen sein dürfte. Dazu tritt der Vorteil, daß die Meßgrenzen der Größe X_3 eindeutig definierbar sind. BÜHLER (l.c.) errechnete für seine Messungen am Unterkiefer von Neomys, daß bei 5 % der Messungen ein Meßfehler zu erwarten sei, der größer als 0,1 mm ist, bei 1 % der Messungen ein Fehler, der größer als 0,13 mm ist.

Sorex gemellus besitzt also einen kürzeren Schädel und auch die untere Zahnrreihenlänge ist signifikant kleiner als bei S.araneus. Zwischen X_2 und X_3 besteht eine positiv lineare Korrelation, die jedoch nur schwach ausgeprägt ist (s.a.Kap.6.9.), was bedeutet, daß ein hoher CB-Längen-Wert nicht gleichzeitig auch einen hohen Wert für X_3 bewirkt und umgekehrt. Die untere Zahnrreihenlänge kann somit nur bedingt als Merkmal für die Größe eines Individuums bezeichnet werden.

6.6.2. Populationen des alpinen Bereiches.

Erwartungsgemäß sind die Mittelwerte der CB-Längen der alpinen Tiere größer als die X_2 - Mittelwerte der Tiere des Rheinlandes. Eine Ausnahme machen nur die S. gemellus aus Liechtenstein, deren Schädellängen sich in dem relativ engen Bereich zwischen 18,30 und 18,60 mm gruppieren. Dagegen sind die Schädellängen der liechtensteinischen S. araneus vergleichbar mit typischen tetragonurus-Schädelmaßen:

Pop. III (<u>S. araneus</u>)	M = 19,47 mm
v. LEHMANN 1963	M = 19,5 mm
topotypische tetragon.	M = 19,4 mm
(Straßburg) aus v. LEHM. (1963)	
Pop. III (<u>S. gemellus</u>)	M = 18,42 mm

Auffallend sind die hohen Mittelwertsunterschiede zwischen S. gemellus und S. araneus, die in dieser Form in keiner anderen Population zu beobachten waren.

Es ist anzunehmen, daß es sich bei der Population von S. gemellus in Liechtenstein um eine Randpopulation handelt, die wahrscheinlich kaum weiter in den inneralpinen Raum vorgestoßen sein dürfte. Wie später zu zeigen sein wird, weist sie viele Anklänge an die S. gemellus - Populationen des Rheinlandes auf. Dagegen überwiegt bei den S. araneus aus Liechtenstein eindeutig der alpine Charakter.

In einer Arbeit über die Säugetiere Vorarlbergs (BAUER, KRAPP, SPITZENBERGER 1967) werden die Schädellängen von insgesamt 30 Tieren von S. araneus angegeben (CB: 18,9 - 20,5 mm). Beim Vergleich dieser Maße mit meinen Liechtenstein-Tieren kann man Übereinstimmungen nur mit den Schädellängen der S. araneus feststellen. Das hieße, daß den Autoren wahrscheinlich kein Tier der Art S. gemellus vorgelegen hat. Da ein großer Teil der Tiere aus dem höher gelegenen östlichen Teil Vorarlbergs stammte, würde dies bedeuten, daß der östlichste Verbreitungspunkt am Rande der Nordalpen für S. gemellus die Rheinebene in Liechtenstein bzw. Vorarlberg ist, was auch mit meinen früheren Überlegungen, daß S. gemellus die Arlbergschranke nicht überwinden konnte, übereinstimmen würde.

Beim Vergleich der Mittelwerte von X_2 von Pop. VI (Wallis) ist ein erheblicher Größenzuwachs der S. gemellus gegenüber Pop. III (Liechtenstein) zu beobachten, während sich die Werte der S. araneus beider Gebiete ungefähr entsprechen. Der "Zusammenhang", der noch zwischen S. gemellus von Pop. III und Pop. I u. II hervorgehoben werden konnte, fehlt, was auch den geographischen Gegebenheiten entspricht. Am einfachsten wäre die Größenzunahme der S. gemellus des Wallis mit der Bergmannschen Regel zu erklären,

da die Fundorte im Wallis die bisher höchstgelegenen dieser Art sind. Eine absolute Unterscheidung mit Hilfe von X_3 ist im Wallis nicht möglich.

Für die Südalpen führt v.LEHMANN (1963) eine weitere Unterart von S.araneus (antinorii) an, um nomenklatorische Unsicherheiten zu beseitigen, die seit ZALESKY (1948) bestanden, der die Tiere des Alpensüdabfalles als tetragonurus- Formen einstuft.

v.LEHMANNS Hypotypoide stammen von Porlezza am Lunganer See:

			CB		Schwanz
Puschlav, Lago di Prese - Schweiz		♀	18,70	(ad.)	48
"	"	"	♂	19,00 (juv.)	51
Porlezza, Lunganer See - Italien (v.LEHMANN)		♀	19,00		48
"	"	"	♂	19,20	49

Sowohl bei CB- und Schwanzlängen als auch in der Färbung sind klare Ähnlichkeiten mit meinen Puschlavtieren festzustellen. Die Färbung eines ad. Weibchens im 2. Sommerkleid beschreibt v.LEHMANN folgendermaßen. "Oberseite Bister, Seiten nicht abgesetzt, Unterseite ein stark mit Ocker übertöntes Schiefergrau"; dies stimmt in wesentlichen Punkten mit der Färbung des alten ♀ aus dem Puschlav überein. M.E. können also die Tiere aus dem Puschlav der obengenannten Unterart S.araneus antinori zugerechnet werden.

Aus dem Gebiet des Inntales (Tirol) fehlen bisher größere systematische Aufsammlungen von Kleinsäugern. Die Waldspitzmäuse dieses Raumes machen jedoch keine Schwierigkeiten hinsichtlich ihrer systematischen Einordnung, da sie in der Größe typischen - tetragonurus - Tieren entsprechen. Bis auf ein extrem kleines Tier, wahrscheinlich ein Kümmerling mit den Maßen $X_2 : 18,25$ und $X_3 : 5,60$, sind keine Besonderheiten zu bemerken.

Die Verteilung von X_2 und X_3 ist in zwei Diagrammen wiedergegeben, in denen die Werte aller Tiere (außer Wallis) miteinbezogen sind. Während bei der CB-Länge die Überschneidungszone der Werte beider Arten ca. 1/5 des gesamten Wertebereiches ausmacht, treffen sich die X_3 - Werte nur in einem Punkt (5,575). Auf der Y-Achse sind jeweils die Häufigkeiten in Prozentwerten abgetragen.

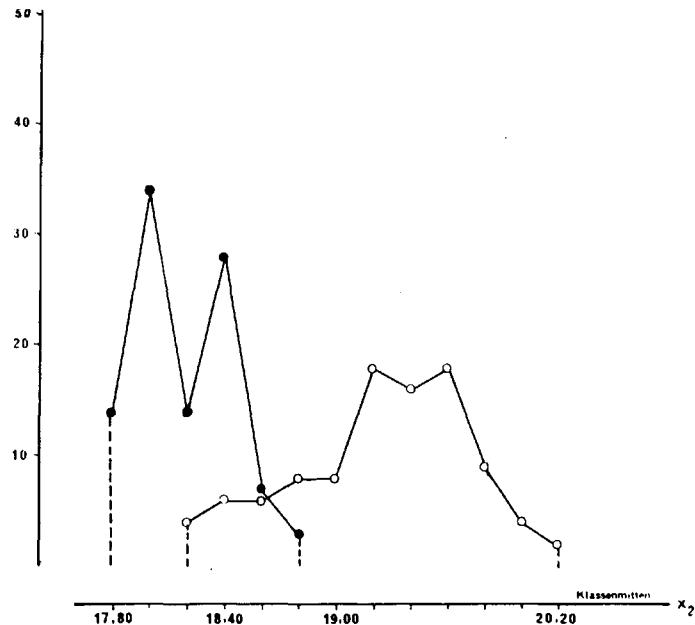


Fig. 1: Häufigkeitsverteilung der X_2 - Werte.
S.gemellus = schw. Kreise; S.araneus = weiße Kreise.
(Alle Pop. außer Pop. VI)

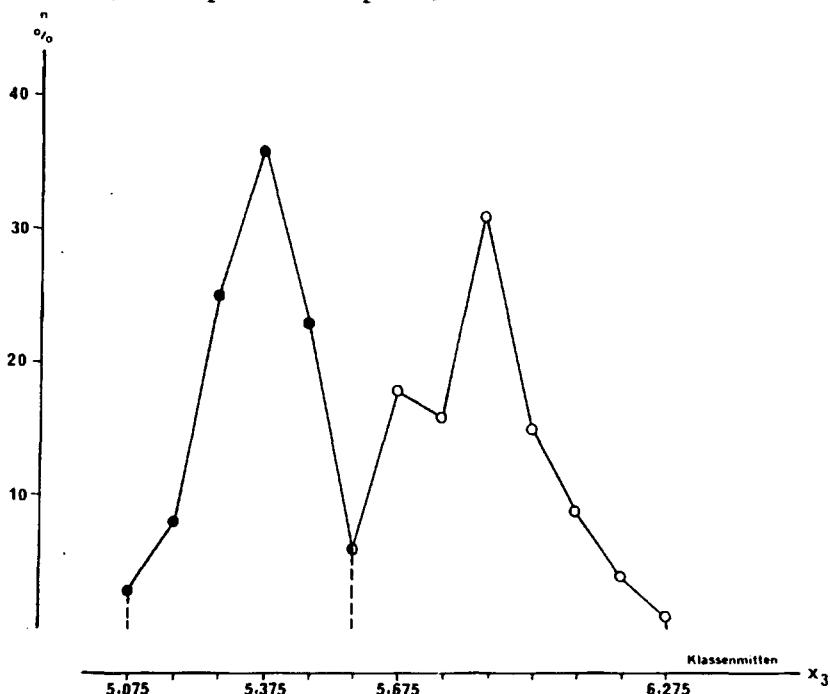


Fig. 2: Häufigkeitsverteilung der X_3 - Werte.
(Alle Pop. außer Pop. VI)

6.7. Schwanzlängenmessungen

In Mitteleuropa nimmt, von Norden nach Süden, bei zunehmender Höhe die Schwanzlänge der kleinen Nagetiere und Spitzmäuse zu (CLAUDE 1968). Ausnahmen scheinen jedoch die Ostalpen zu machen, wo z.B. von V. WETTSTEIN (1954) eine relativ kurzschwänzige Rötelmausart (*Ct. glareolus ruttneri*) festgestellt wurde. Die Waldspitzmäuse des Inntales verhalten sich nach der obengenannten Regel, ihr Schwanzlängenmittelwert liegt eindeutig im Bereich von tetragonurus - Werten.

Interessant schien die Frage, ob in den Gebieten mit sympatrischen Populationen Unterschiede in den Schwanzlängen auftreten würden, wie sie OTT (1968) für die Tiere des Wallis nachweisen konnte. Dies war bei den Pop. I und II nicht der Fall. Zwar sind geringe Mittelwertsunterschiede von X_9 bei Pop. I festzustellen, bei Pop. II hat aber sogar S. gemellus einen längeren Schwanz (Umkehrung der Befunde OTTS). Signifikanzprüfungen erbrachten bei Pop. I und II keinen positiven Nachweis für Schwanzlängenunterschiede.

Im Wallis bestätigte sich die Tendenz beider Arten, unterschiedliche Schwanzlängen auszubilden. Die Mittelwerte von S. gemellus (43,0) und S. araneus (47,16) sind klar getrennt. In Liechtenstein treten die Schwanzlängenunterschiede noch besser zutage. Die Maße der S. gemellus sind gut vergleichbar mit den X_9 -Werten der Wallis - gemellus. Die geringfügig höheren Mittelwerte der S. araneus (Liechtenstein) gegenüber den S. araneus (Wallis) könnten damit erklärt werden, daß das Liechtensteiner Material nur aus Janglieren zusammengesetzt ist, während es sich im anderen Falle um Überwinterlinge, also geschlechtsreife Tiere handelt.

6.8. Trennwirkung der Färbungsmerkmale

Drei Komponenten, die jeweils einen Ausschnitt aus der Gesamtfärbung wiedergeben, bilden die in der Praxis verwertbaren Färbungsmerkmale, die zur Einstufung der Tiere verwendet werden (vgl. techn. Erläuterungen in Kap. 6.4.).

Merkmal X_1 : Summe aller Verdunklungsfaktoren

Merkmal X_4 : Kontraststärke (Hell-Dunkel-Gegensatz)

Merkmal X_5 : Grad der Verdunkelung der Rückenzone (Schabracke)

6.8.1. Populationen des Rheinlandes

Als v.LEHMANN (1955) die beiden Farbtypen der rheinischen Waldspitzmäuse als "heller" und "dunkler" Typ bezeichnete, war es wahrscheinlich der Gesamteindruck, der ihn dazu veranlaßte, in zweiter Linie wohl die kontrastreiche bzw. kontrastarme Zeichnung. Beide, der Gesamteindruck und der Kontrast, sind aber abhängig von der jahreszeitlichen Ausprägung des Fellkleides und vom Alter des Tieres. Deshalb werden in den folgenden Tabellen Sommer- und Winterkleider getrennt aufgeführt, wobei die Jugendkleider in die Sparte der Sommerkleider miteinbezogen wurden.

Variationsbreite X_1 , X_4 , X_5 :

Pop. I + II	<u>S.gemellus</u>		<u>S.araneus</u>	
	Sommer	Winter	Sommer	Winter
X_1	925 - 1169	866 - 1195	1008 - 1760	1077 - 1373
X_4	2,9 - 3,77	3,4 - 5,24	alle 2,0	2,39 - 4,48
X_5	74 - 89	80 - 92	85 - 96	89 - 104

(Mittelwerte mit mittleren Fehlern, siehe Mittelwert-Tabelle, Kap.6.5.1)

Bei allen drei Merkmalsgrößen besitzt S.araneus die höheren Werte, S.araneus ist also relativ dunkler als Sorex gemellus, kontrastärmer gekennzeichnet und besitzt eine relativ dunklere Schabracke. Eine absolute Trennung nur anhand eines Merkmals ist nicht möglich.

Eine erste, für die feldbiologische Arbeit wichtige Aussage, kann nur aufgrund dieser Ergebnisse gemacht werden, nämlich, daß Tiere, deren Schabracke im Winterkleid einen gut sichtbaren Saum besitzt, nicht der Art Sorex gemellus angehören dürften. (s.a. Definition von X_4). Nach ZALESKY (1948) ist der Schabrackensaum (Dreifarbigkeit) Kennzeichen der Araneus- subspecies. Sorex gemellus ist auch im Sommerfell relativ kontrastreich gezeichnet (hohe X_4 - Werte), die Werte zwischen beiden Arten sind sogar absolut getrennt, jedoch ist das Material im Sommerfell nicht ganz ausreichend, um gesicherte Aussagen zu machen.

6.8.2. Populationen des alpinen Bereiches

Variationsbreite X_1 , X_4 , X_5 .

Pop. III	<u>S.gemellus</u> , Winter	<u>S.araneus</u>	
		Winter	Sommer
X_1	998 - 1215	1376 - 1532	1071 - 1350
X_4	3,04 - 5,73	2,0 - 3,0	alle 2,0
X_5	90 - 93	90 - 100	73 - 89

In Liechtenstein sind beide Arten in den Merkmalen X_1 und X_4 absolut und in X_5 relativ getrennt. Die liechtensteinischen S.gemellus stellen die kontrastreichsten Tiere meines gesamten Materials. Daß hoher Kontrast nicht immer mit einem niedrigen Verdunklungsfaktor X_1 verknüpft ist, zeigt das Tier mit dem X_4 -Wert 5,73 (höchster Wert) und dem X_1 -Wert 1215. Die S.araneus von Pop. III sind deutlich durch eine hellbraune Übergangszone zwischen Schabracke und Flanke gekennzeichnet. Diese fehlt oft den Spitzmäusen des Inntales, deren Kontrastwerte in einigen Fällen an die Werte von S.gemellus heranreichen. So besitzen 5 Tiere einen Kontrastindex über 3,5.

ZALESKY (1948) schreibt, daß die Schabracke von S.a.tetragonurus heller sei, als die der angrenzenden S.a.araneus. Beim Vergleich der Helligkeitswerte von X_5 der Pop. III und IV zeigte sich nur ein geringer Unterschied. Im Sommerfell sind sogar die Tiere aus dem Inntal dunkler. Es besteht somit kein Grund, die Spitzmäuse des Inntals in irgendeiner Weise von den S.araneus Liechtensteins abzugrenzen.

Die Messungen an den Tieren aus dem Wallis nahmen von vornherein eine Sonderstellung innerhalb meines Fellmaterials ein, weshalb sie auch in die vorhergehenden und noch kommenden Schaubilder (außer Fig. 6) nicht einbezogen sind. Diese Sonderstellung beruht auf der Art der Fellpräparation. Während ich beim größten Teil meiner Felle etwas mehr die Länge des Tieres betonte, verfuhr ich bei den Wallis-Tieren noch umgekehrt, da ich die Breite mehr betonte. Während die Felldehnungsquotienten (s. Abb. 10) der Wallistiere zwischen 0,6 und 0,8 schwankten, variierten sie bei den übrigen Fellen zwischen 0,8 und 1,2. Bei den letzteren Fellen ist also i. a. weder die Länge noch die Breite überbetont, während bei den Tieren von Pop. VI die Breite um 1/3 größer war als das Längenmaß des Fellquotienten.

Dies wirkte sich auf die densitometrischen Messungen insofern aus, als durch die relativ größere Meßfläche auch relativ höhere Integralwerte ausgegeben wurden. Jedoch sind alle Merkmale innerhalb von Pop. VI ohne weiteres vergleichbar. Man könnte einwen-

den, daß die Merkmale X_4 und X_5 eigentlich unabhängig von der gemessenen Fläche sind, da in diesem Falle bestimmte Intensitäten gemessen werden. Dies ist auch der Grund, warum auf Größenunterschiede, wie sie zwischen den einzelnen Individuen bestehen, keine Rücksicht genommen zu werden braucht.

Im Kapitel Fellpräparation betonte ich aber, daß solche Faktoren nur innerhalb vorgegebener Toleranzen vernachlässigt werden können, da man kaum vorhersagen kann, ob nicht durch überstarke Ziehen in irgendeiner Richtung auch Teile der Haarbasen, die dabei zum Vorschein kommen können, die Messung verfälschen können.

Variationsbreite X_1 , X_4 , X_5 :	<u>S.gemellus</u> (Winterf.)	<u>S.araneus</u> (Winterf.)
Pop. VI X_1	1392 - 1543	1385 - 1872
X_4	3,57 - 3,70	2,00 - 2,89
X_5	92 - 95	87 - 101

Die bei den bisherigen sympatrischen Populationen diagnostizierten Färbungsmerkmale erlaubten im Großteil der Fälle eine eindeutige Differenzierung beider Arten, was bei den Wallis-Tieren nicht so einfach ist. Die Übergänge zwischen X_1 und X_5 sind durch Überschneidung der Wertebereiche fließend. Eine klare Trennung erlaubt nur Merkmal X_4 .

Diese Ergebnisse können zweifach gedeutet werden. Entweder sind durch die andere Art der Fellpräparation tatsächlich verfälschende Auswirkungen auf die Messungen zu erwarten im Hinblick auf eine Verwischung der in Wirklichkeit stärker vorhandenen Färbungsunterschiede, oder die Messungen geben die realen Färbungsunterschiede wieder, d.h. bedeutet, daß unterschiedlich gedehnte Fellpartien insgesamt vernachlässigt werden können.

Ich nehme beides an, da z.B. einerseits die X_1 -Werte beider Arten gleichermaßen über den Werten aller anderen Populationen liegen, was darauf hindeutet, daß eine, wenn auch geringe Meßverfälschung in Richtung einer stärkeren Verdunkelung aufgetreten ist, andererseits aber die X_4 und auch X_3 -Werte näher beieinander liegen, als in den übrigen sympatrischen Populationen. Die Kontrastwerte der S.gemellus zeigen, daß die bisherige "typische" starke Aufhellung der Flanken fehlt, also eine Annäherung an S.araneus eingetreten ist, da die X_4 -Werte, wenn man sie mit den Werten der S.araneus von Pop.I vergleicht, klar in deren Wertebereich liegen.

Da die charakteristische, kontrastreiche Färbung, wie sie der helle Typ des Rheinlandes darstellt, im Wallis anscheinend fehlt, ist es verständlich, daß diese Unterschiede dort bisher so wenig aufgefallen sind.

Die Gesamt-Verteilung von X_1 und X_4 (alle Pop. außer Wallis) ist in zwei Diagrammen dargestellt. Die Kurve von X_4 zeigt die sehr gute Trennwirkung, die durch diese Größe erreicht wird. In einem Blockdiagramm (Fig. 5) wird die Variationsbreite der mittleren Verdunkelung der Schabracke (X_5) beider Arten verglichen.

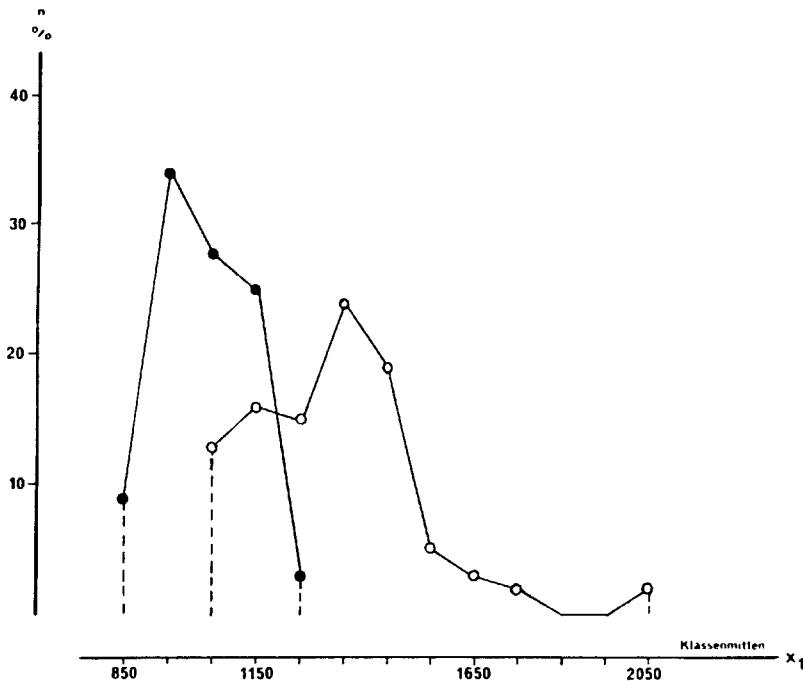


Fig. 3: Verteilung von X_1 Schw. Kreise = *S. gemellus*
weiße Kreise = *S. araneus*
(alle Pop. außer Pop. VI)

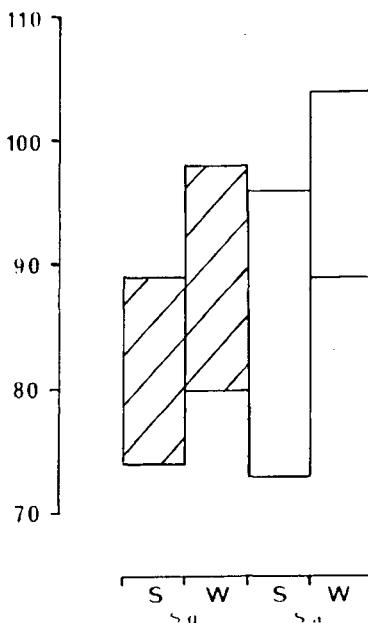


Fig. 5: Variationsbreite der mittleren Verdunkelung der Schabracke (X_5). S = Sommerfell W = Winterfell (alle Pop. außer Pop. VI)

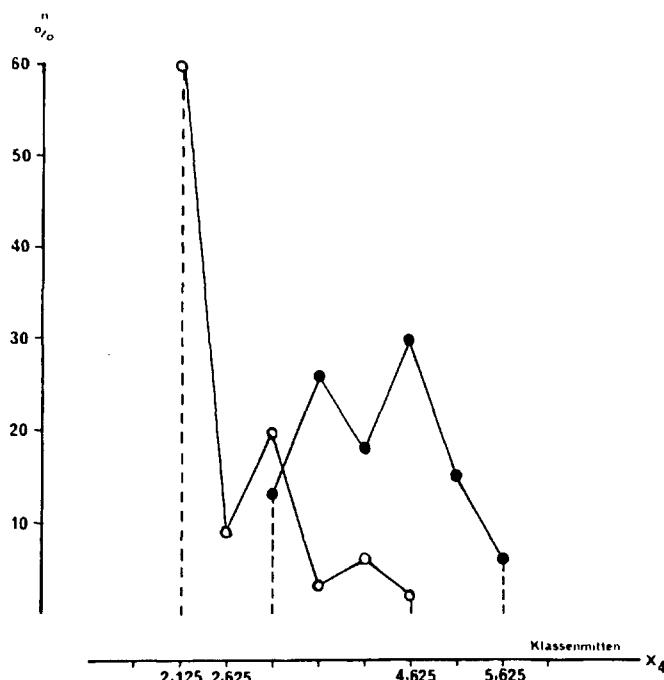


Fig. 4: Verteilung der Kontrastindices X_4 (alle Pop. außer Pop. VI)

6.9. Verknüpfung der Kennzeichen

Um optimale Artentrennungen zu erreichen, ist es in der Regel ratsam, Merkmalskombinationen (Indices) zu schaffen. Die einfachste Form der linearen Verknüpfung besteht in einer Addition der Merkmalsgrößen nach der Formel $X = x_1 + x_2 + x_3$ usw., wobei zu jeder Merkmalsgröße noch ein zu errechnender Faktor treten kann. In der vorliegenden Arbeit wurde mit der Grund-Formel gearbeitet, also auf eine Ausrechnung auf dem Wege einer Diskriminanzanalyse verzichtet.

Die beiden Schädelmaße X_2 und X_3 wurden zum Schädelwert X_6 verknüpft. In Fig. 6, in der die bisher verwendeten Merkmale gegenübergestellt werden, zeigt sich, daß die Schädelmerkmale innerhalb der Arten schwach korrelieren ($r = 0,474/n = 29$ bei S.g.; $r = 0,353/n = 53$ bei S.a.), immerhin kann mit Einschränkung der Schädelwert als Aussage über die Größe eines Individuums gewertet werden. S.araneus, dessen CB-Länge signifikant größer ist, besitzt somit auch den relativ höheren Schädelwert.

Variationsbreite X_6	<u>S.gemellus</u>	<u>S.araneus</u>
Pop. I + II	23,00 - 24,10	23,80 - 25,45
Pop. III	23,60 - 24,15	24,80 - 26,35
Pop. IV	-	23,85 - 26,20
Pop. V	-	24,45 u. 24,70
Pop. VI	24,50 - 25,00	25,25 - 25,85

Man kann aus der obigen Tabelle ersehen, daß der Schädelwert eine sehr gute Trennwirkung besitzt. Die Werte überschneiden sich lediglich bei den rheinländischen Tieren zu einem sehr geringen Prozentsatz (2 Tiere).

Bei den drei Färbungsmerkmalen, die den Fellfärbungsindex bilden, sind keine linearen Korrelationen zu beobachten (s. Fig. 6). Diese Merkmale sind also, innerhalb der Wertbereiche beider Arten, unabhängig voneinander variierende Größen. Eine Ausnahme machen hier nur die Merkmalsgrößen X_4 und X_5 die bei der Art Sorex gemellus schwach korrelieren ($r = 0,523/n = 35$, d.h. die intraspezifischen Kontrastunterschiede (X_4) sind abhängig von der Verdunkelung der Schabracke (X_5)).

Variationsbreite des Fellfärbungsindex (X_7):

	<u>S.gemellus</u>	<u>S.araneus</u>
Pop. I + II + III	12,80 - 18,11	16,09 - 23,02
Pop. IV + V	-	15,45 - 28,32
Pop. VI	19,42 - 21,36	19,66 - 25,95

Beim Fellfärbungsindex sind die Überschneidungen etwas größer als beim Schädelindex. Es sind 6 Tiere von Pop.I - III und 2 Tiere von Pop. VI, deren Werte sich überlappen.

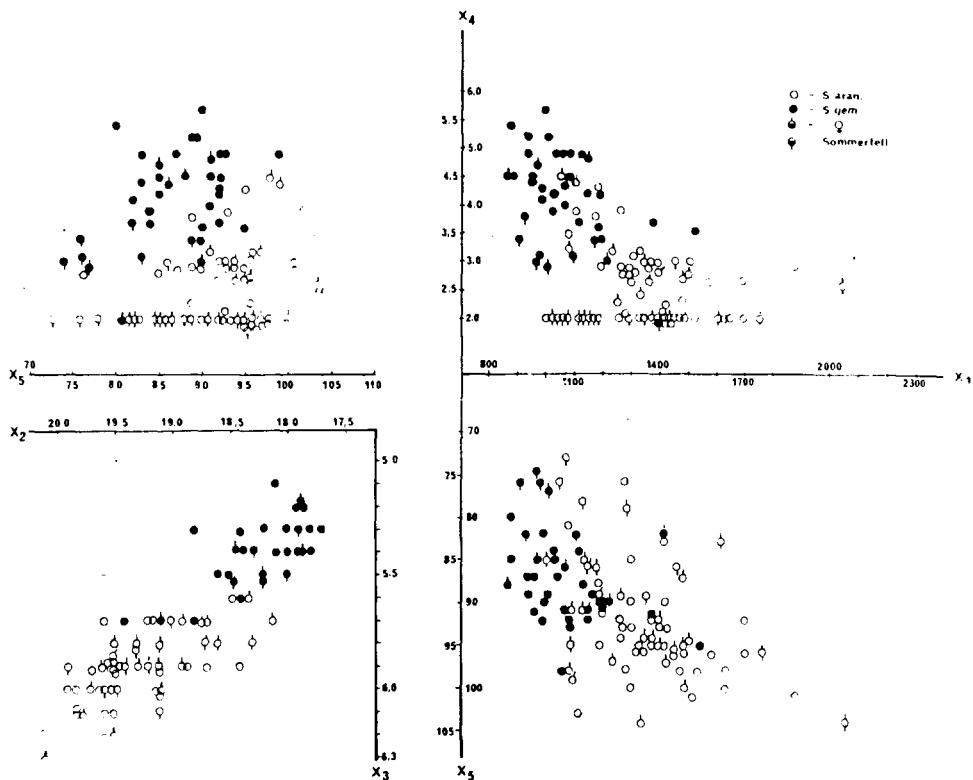


Fig. 6: Streudiagramm der Merkmalsgrößen X_1 - X_5 . (Für das obere linke Schaubild ist die Ordinate X_4).

Nun wurden noch die beiden Indices (X_6 u. X_7) zueinander in Beziehung gesetzt (Fig. 7). Sie sind innerhalb der Arten nicht korreliert.

Dies bedeutet, daß der größeren Art S. araneus (Schädelgröße für Gesamtgröße) der höhere Fellfärbungsindex zugeordnet wird.

Da bei hohen X_7 -Werten, konkret ausgedrückt, die dunkleren Färbungsfaktoren überwiegen und ebenso bei kleineren Werten aufgehelle Faktoren für den farblichen Eindruck bestimmend sind, könnte eine Tendenz für beide Arten darin bestehen, gleichzeitig mit der Entwicklung eines größeren Schädels die Summe aller aufhellenden Faktoren der Färbung zu verringern.

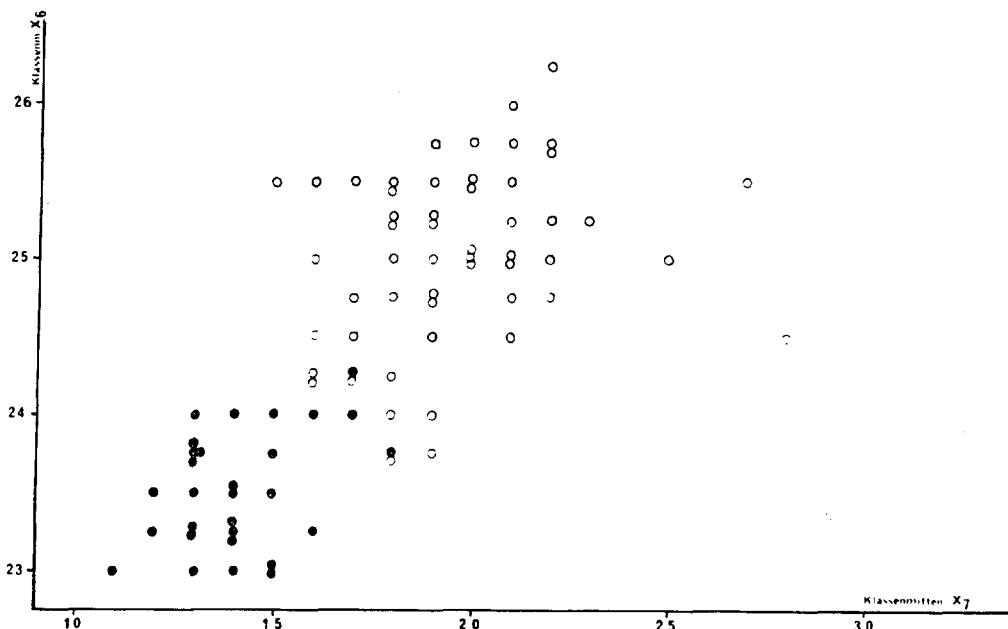


Fig. 7: Streudiagramm von X_6 und X_7 . Schwarze Kreise = S.gemellus Weiße Kreise = S.araneus (alle Pop. außer Pop. VI)

Als Beispiel dafür wären die S. gemellus aus dem Wallis anzuführen, die gleichzeitig mit einem längeren Schädel mehr Verdunkelungsfaktoren (X_1) und geringere Kontraste (X_4) entwickelten.

Die Summe von X_6 und X_7 ergibt den Gesamtwert X_8 , dessen Verteilung in Fig. 8 dargestellt ist.

Variationsbreiten von X_8 :

	<u>S.gemellus</u>	<u>S.araneus</u>
Pop. I + II + III	34,40 - 41,86	40,64 - 50,25
Pop. IV + V	-	40,89 - 52,79
Pop. VI	43,92 - 46,36	47,71 - 51,25

Eine Trennung gelingt auch mit dem Gesamtwert nicht vollkommen, jedoch ist sie, wenn man die oftmals problematische Bestimmung von Kleinsäugern in Betracht zieht, durchaus als befriedigendes Ergebnis zu bezeichnen.

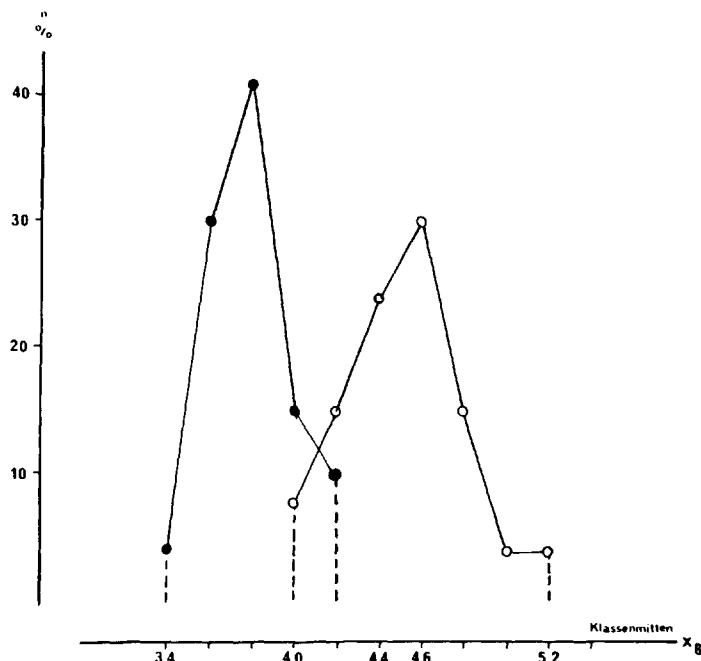


Fig. 8: Verteilung des Gesamtwerts (X_8).
(alle Pop. außer Pop. VI)

Unter Zusammenfassung der bisherigen Ergebnisse kann man m.E. für die Pop. I - III folgenden Bestimmungsschlüssel aufstellen:

CB - Länge	kleiner als 17,90 mm	<u>Sorex gemellus</u>
"	größer als 18,90 mm	<u>Sorex araneus</u>
u.Zahnreihenlg.	kleiner als 5,45 mm	<u>Sorex gemellus</u>
"	größer als 5,65 mm	<u>Sorex araneus</u>
Kurvenintegral	kleiner als 950	<u>Sorex gemellus</u>
"	größer als 1350	<u>Sorex araneus</u>

Die letztgenannten Grenzwerte können etwas zusammenrücken, wenn der Zustand des Haarkleides mitberücksichtigt wird.

Dieser Bestimmungsschlüssel soll nun auf die 3 Tiere angewendet werden, die kein cytologisches Resultat erbrachten (Pop.I):

1. Alle Schädellängen liegen im Bereich zwischen 17,90 und 18,90 mm, somit ist keine Zuordnung zu einer der beiden Arten möglich.
2. Die Zahnreihenlängen betragen: 5,30 - 5,40 - 5,40. Alle 3 Tiere sind anhand dieses Merkmals der Art Sorex gemellus zuzurechnen.
3. Bestätigt wird diese Bestimmung durch die niedrigen Integralwerte: 709 - 758 - 956, wobei nur der letzte Wert knapp oberhalb der Toleranzgrenze liegt.

7. CHARAKTERISTIK DER FELLFÄRBUNG BEIDER ARTEN

Folgende Merkmale konnten bei allen untersuchten Tieren von S.gemellus festgestellt werden:

- 1.) Helle Bauchseite und Flanken, im Winterkleid fast weiß.
- 2.) Schabracke meist schmal, ohne erkennbaren Saum.
- 3.) Besonders im Winterkleid auffallender Hell-Dunkel-Kontrast.

Auffällig ist, daß eine Übergangszone zwischen Schabracke und Flanke (Dreifarbigkeit), wie sie bei S.araneus gut zu beobachten ist, bei S.gemellus weder im Jugendkleid (1.Sommerkleid) noch im Sommerkleid der adulten Tiere deutlich auftritt. In einer Gegenüberstellung von 1.Sommerkleid (links), Winterkleid, und 2.Sommerkleid ist dies gut zu erkennen (s.Photos in Abb.14)

Sehr viele Tiere von S.araneus zeigen sowohl im Winterfell, als auch im Sommerfell die obengenannte Dreifarbigkeit. Während im Winterfell am leichtesten eine Unterscheidung zwischen beiden Arten anhand der Fellfärbung getroffen werden kann, ist dies schwieriger am Sommerfell der Jungtiere. Hier besitzt S.araneus eine etwas intensivere Braunfärbung der Schabracke und auch eine an die Schabracke anschließende Übergangszone ist vorhanden, jedoch meist nicht sehr deutlich.

Im Sommerfell der adulten Tiere weisen beide Arten eine extrem dunkle, schwarzbraun gefärbte Schabracke auf. In diesem Alter kann S.araneus an der dunkleren Flanke und Bauchseite erkannt werden, die Dreifarbigkeit ist oft nur noch angedeutet. Da sich unter meinem Material keine senilen Stücke befinden, kann ich über Farbunterschiede in diesem Alter nichts aussagen. Die Abbildungen typischer Sorex araneus sind auf den folgenden Photos wiedergegeben. Die Photos zeigen, von links nach rechts, ein Tier im Jugendkleid, Winterkloid (subad.-ad.) und adulten Sommerkleid. (Abb.16)

Bei den beiden S.araneus aus dem Puschlav ist die Schabracke zwar noch erkennbar, hier liegt jedoch schon eine Tendenz zur Reduktion vor. Die Abb.15 zeigt links ein junges Männchen und rechts ein säugendes altes Weibchen (beide Tiere im Sommerfell).

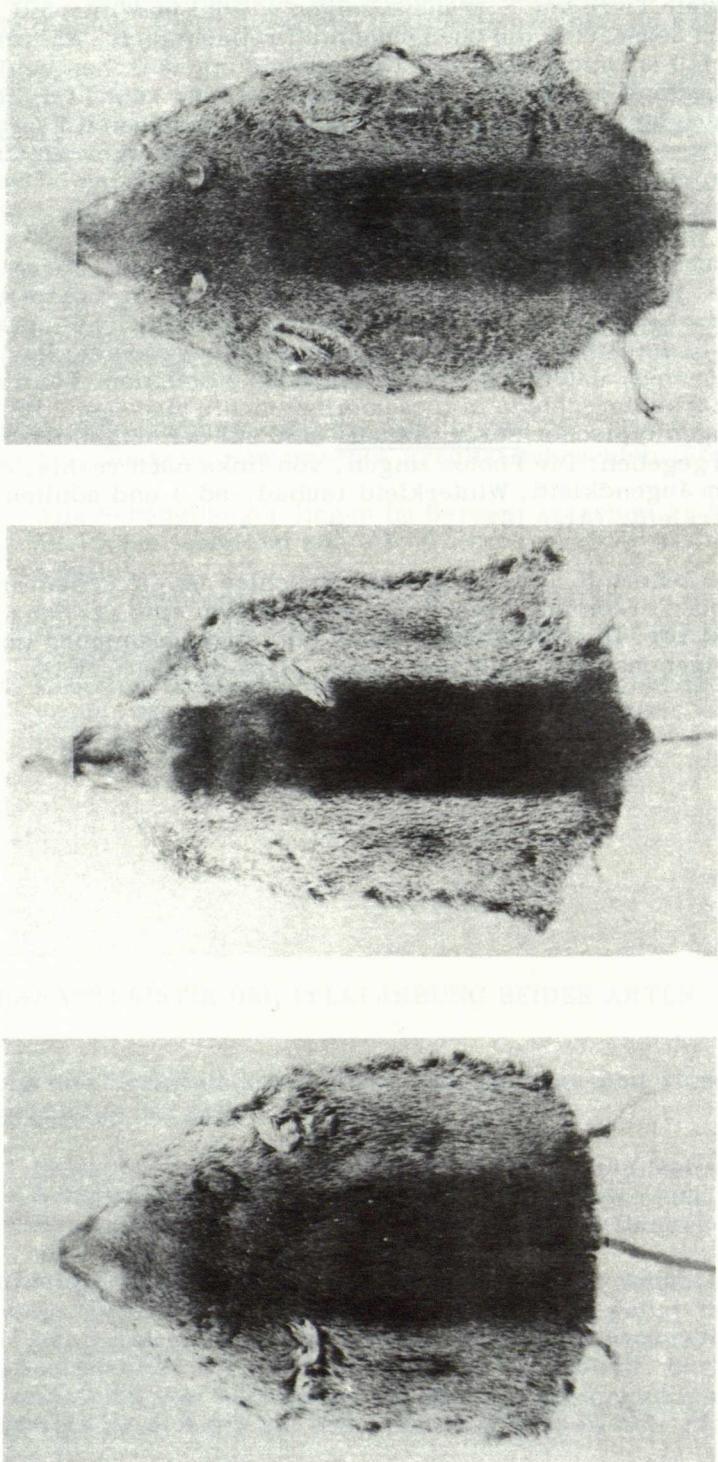
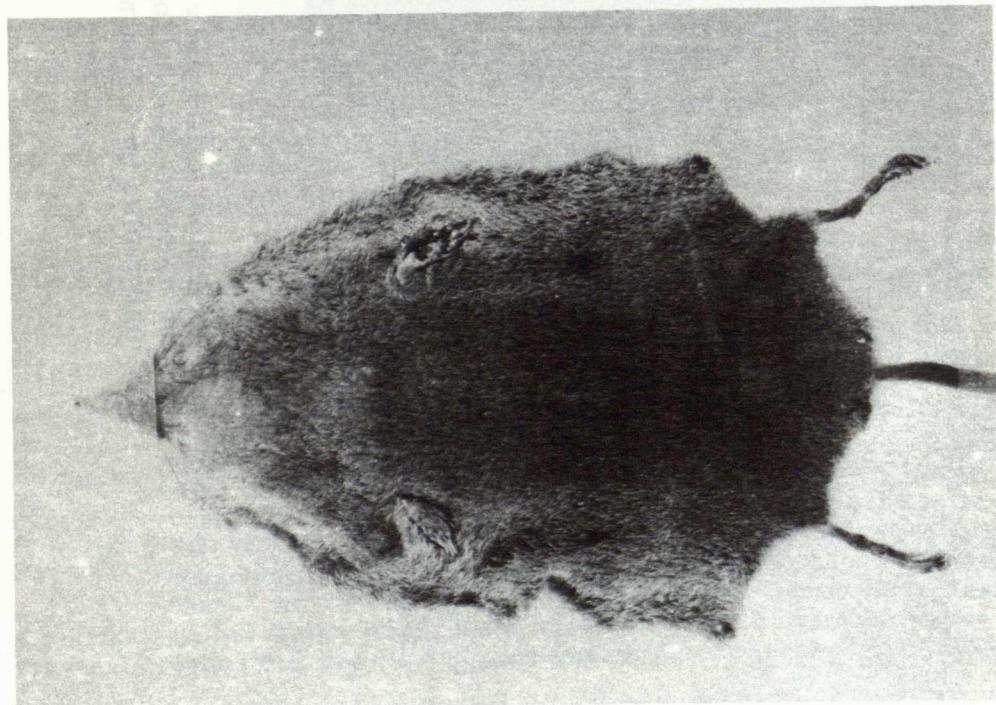
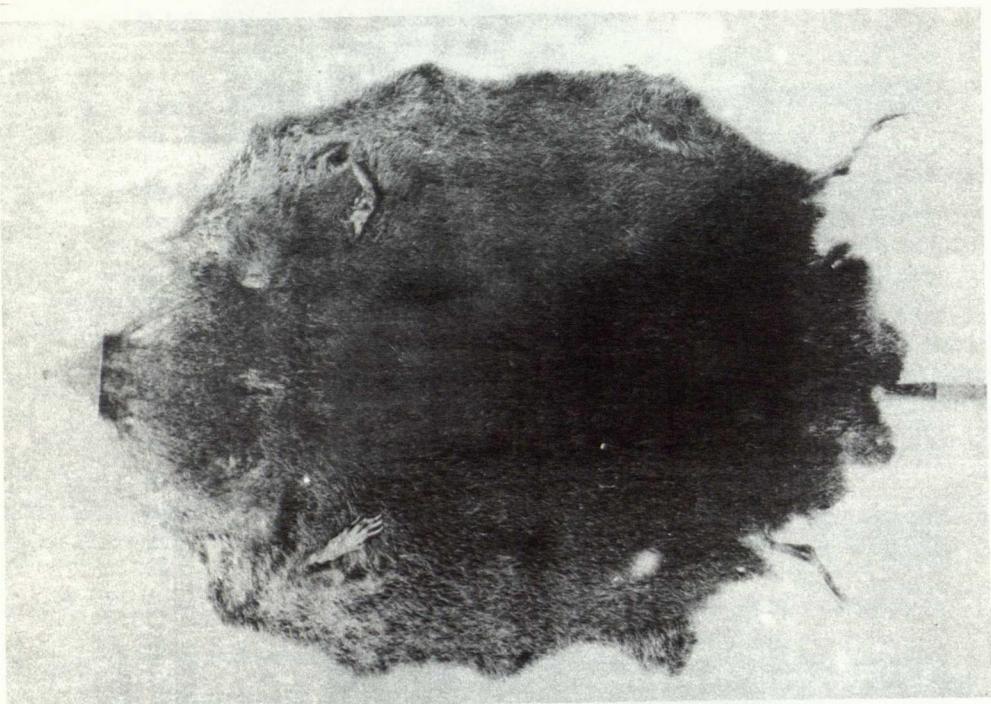


Abb. 14: Präparierte Felle von Sorex gemellus. Links ein Tier im 1. Sommerkleid (Jugendkleid), Mitte im Winterkleid und rechts im 2. Sommerkleid.

Abb. 15: Sommerkleider mit deutlich reduzierter Schabracken-
ausbildung (links ♂, juv; rechts ♀ ad. säugend).
Beide Tiere stammen aus dem Puschlav.



Bernd Jäckle erlaubte mir vom Präparat, das er für die Ausstellung in der Naturkundemuseum aufgerichtet hat, eine Reihe von Abbildungen zu entnehmen.

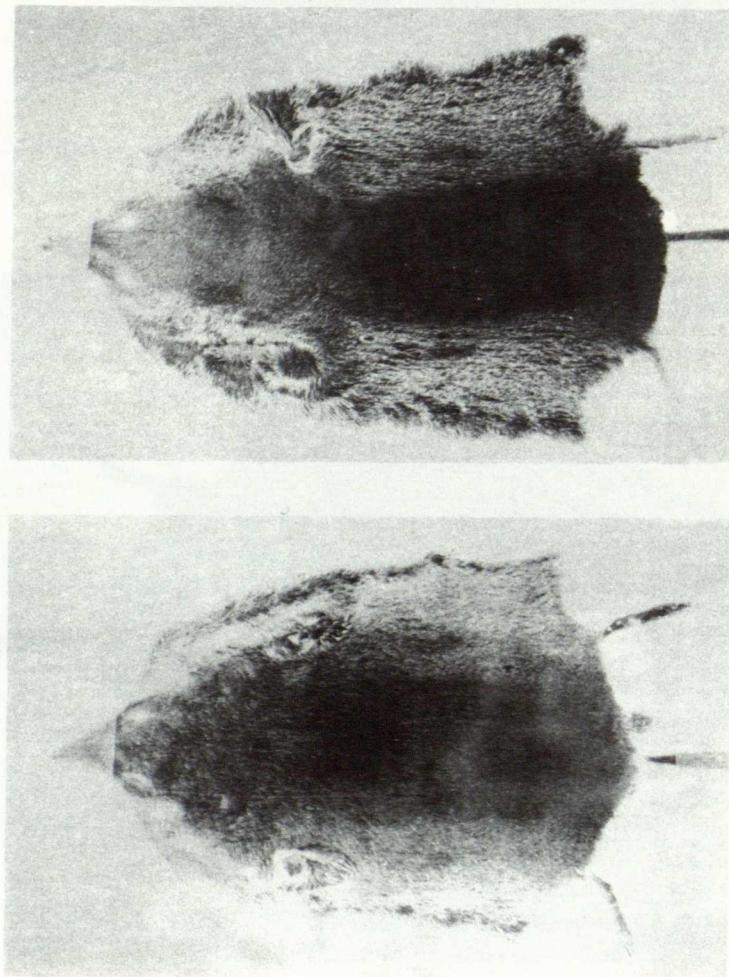


Abb. 16: Präparierte Felle von Sorex araneus. Links ein Tier im 1. Sommerkleid (Jugendkleid), Mitte im Winterkleid und rechts im 2. Sommerkleid.

8. DISKUSSION

8.1. Einordnung der untersuchten Unterarten von Sorex araneus in das vorhandene taxonomische System

ZALESKY (1948) gliederte die S. araneus Unterarten Europas aufgrund der Fellfärbung in zwei Großgruppen:

1. Araneus -Gruppe mit 7 Subspecies
2. Tetragonurus -Gruppe mit 9 Subspecies

Merkmal der araneus - Gruppe ist die Schabracke, die bei der tetragonurus -Gruppe allmählich in die hellere Seiten- und Bauchfärbung übergeht. BAUER (1960) benutzt auch die Jugendkleider, die ZALESKY ausklammerte, zur systematischen Gruppierung der einzelnen Rassen. Hauptmerkmal der araneus -Gruppe ist die Dreifarbigkeit.

Für Mitteleuropa erkennt BAUER drei Unterarten an:

1. S.a.araneus in Norddeutschland
2. S.a.tetragonurus in den Mittelgebirgen und Nordalpen
3. S.a.alticola in den Alpen

v. LEHMANN (1963) plädiert unter Ausklammerung des kleinen hellen Typs (v. LEHMANN 1955) für nur zwei Unterarten in Westeuropa nördlich des Alpenhauptkamms: S.a.araneus und S.a.tetragonurus als Gebirgsform der Westalpen nördlich des Alpenhauptkamms und der anschließenden Bergländer.

In meinem Material kann ich hinsichtlich der Körper- und Schädelmaße zwei Gruppierungen feststellen:

Gruppe 1: Pop. des Rheinlandes

Gruppe 2: übrige Populationen (Alpen)

Eine andere Gruppierung ergibt sich bei Einbeziehung der Fellfärbung, bei der die Pop. I - IV als einheitliche Gruppe mit einer deutlich ausgeprägten Dreifarbigkeit aufzufassen sind.

Wir haben also die gleiche Situation vor uns, wie sie v. LEHMANN für die Rassengliederung nördlich des Alpenhauptkamms vorgeschlagen hat, da alle Tiere der Pop. I - IV der Rasse S.a.araneus zugerechnet werden müßten. Die höheren Körpermaße und Schädelabmessungen der liechtensteinischen und Inntaler Spitzmäuse verhalten sich dabei nach der Bergmann'schen Regel, Während ich für die S.araneus des Puschlav schon in einem früheren Kapitel vorschlug, sie als S.a.antinorii einzustufen, gelingt mir bei den Tieren des Wallis keine eindeutige Aussage. Die Dreifarbigkeit ist bei diesen Tieren kaum noch nachweisbar, die Schabracke ist sehr breit und die Seitenzonen sind dunkler als bei den übrigen

S.araneus (ausgenommen Puschlavtiere). Alle diese Merkmale stehen in Übereinstimmung mit den Merkmalen, die ZALESKY (1948) für die Rasse tetragonurus angibt.

8.2. Beziehungen zwischen Sorex gemellus und dem Rassensystem von Sorex araneus

Schon HAMILTON und HINTON (zit. nach ZALESKY 1948) wiesen auf eine kleine und große Variante bei S.araneus hin. Danach werden Norddeutschland, Dänemark und die Niederlande bis Frankreich von der kleinen Form besiedelt.

Die große Form bewohnt Skandinavien, Süd- und Ostdeutschland, Osteuropa, Ober-, Niederösterreich und die Alpen. Wenn man das bisherige (cytologische) Verbreitungsbild von S.gemellus (MEYLAN 1965) mit diesen Feststellungen vergleicht, so ergibt sich eine beinahe zwanglose Übereinstimmung mit der kleinen Variante, obwohl S.gemellus noch nicht für Dänemark und Norddeutschland (nördl. Punkt: Makkinga, Holland, S. MEYLAN 1965) nachgewiesen wurde. Es besteht wenig Veranlassung an ihrem Vorkommen in Norddeutschland bzw. Dänemark zu zweifeln, da in diesen Gebieten keine ausgesprochenen geographischen und klimatischen Hindernisse einer Verbreitung im Wege stehen.

Mit dieser Vorstellung stimmen auch die großklimatischen Verhältnisse in Mitteleuropa überein, wenn man davon ausgeht, daß das Verbreitungsgebiet der Art fast ausschließlich im atlantisch beeinflußten Bereich Westeuropas liegt (Klimakarte nach WERTH⁵⁾).

Im folgenden sollen die Färbungsmerkmale von Sorex gemellus mit Unterarten von Sorex araneus in Beziehung gesetzt werden, deren Färbungsbild ähnliche Charakteristika aufweist wie S.gemellus. 1955 schrieb v. LEHMANN, daß die helle Form der Waldspitzmaus vor allem im Nordwesten des Verbreitungsgebietes von S.araneus anzutreffen sei und daß diese relativ kleinen, kurzschwänzigen, kontrastreich gezeichneten Tiere dort zur Aufstellung neuer Unterarten geführt haben (castaneus, fretalis, grantii, pulcher).

S.a.castaneus JENYNS 1838

Verbreitung: Großbritannien, Irland

Nach ZALESKY (1948) sind die Tiere von S.a.castaneus der Festlandrasse S.a.araneus sehr ähnlich, doch erscheinen die erstgenannten Tiere insgesamt lichter. Von Großbritannien ist nach cytologischen Untersuchungen von FORD und HAMERTON (1970) und anderen Autoren nur die Art S.araneus bekannt.

5) aus ABC Biologie, Edition Leipzig, 1968.

S.a.grantii HAMILTON und HINTON 1913

Diese Inselform besitzt ein schmales Seitenband, die Unterseite ist heller als bei S.a.castaneus, der S.a.grantii sehr nahe steht. Für die Insel Islay ist ebenfalls das Vorkommen von S.araneus cytotaxonomisch nachgewiesen (FORD P.J. und GRAHAM 1964).

S.a.castaneus und grantii zeigen eine ähnliche kontrastreiche Zeichnung wie S.gemellus, gehören aber eindeutig zu S.araneus. Wie können diese Kombinationen eines S.gemellus-ähnlichen Phänotyp mit einem eindeutigen S.araneus-Karyotyp erklärt werden?

Ich glaube, hier muß man grundsätzlich zwei Dinge trennen. Erstens die Gegebenheiten, die zur Ausprägung einer bestimmten Fellfarbe führen und zweitens die cytologische Struktur, wie sie sich uns durch den Karyotyp offenbart. Beide Dinge können, müssen aber nicht korreliert sein. Das bedeutet, daß die Bildung einer Fortpflanzungsbarriere aufgrund cytomechanischer Umstrukturierungen wie z.B. Translokationen, Inversionen usw. keineswegs auch eine Umbildung des Phänotyps bedeutet. Vielmehr ist es so, daß sieh erkennbare morphologische und physiologische Unterschiede zu ihrer Manifestation viel mehr Zeit lassen, da meist kein unmittelbarer Selektionsdruck zu einer sofortigen Umorganisation aller Merkmale besteht.

In unserem konkreten Fall kann das bedeuten, daß sich die physiologischen Grundtendenzen, die sich bestimmt auf die Fellfärbung auswirken, keineswegs geändert haben müssen. Mit anderen Worten, beide Arten reagieren auf die gleichen Umwelteinflüsse in ähnlicher Weise, indem sie auch ähnliche Fellfärbungsmerkmale ausbilden. So ist bekannt, daß im milden atlantischen Klimabereich bei Säugern eine starke Tendenz zur Aufhellung besteht (atlantische Färbung). Viel wichtiger erscheint in diesem Zusammenhang als die klimatisch bestimmten Farbtöne (Gloger'sche Regel) aber der bei der Waldspitzmaus deutlich zutage tretende Trend, an der nordwestlichen nacheiszeitlichen Ausbreitungsgrenze eine kontrastreichere Fellzeichnung zu entwickeln (abgeschwächter Genfluß, Einengung am Arealrand cf. MAYR 1967 s.u.).

S.araneus pulcher ZALESKY 1937

Die Färbungsmerkmale dieser von der Insel Terschelling beschriebenen Farbrasse können meiner Meinung nach auf beide Waldspitzmaus-Arten bezogen werden. ZALESKY (1948) charakterisiert das Sommerkleid als sehr kontrastreich (pulcher) mit einer hellbräunlichgrauen Seitenzone. Dieselbe Seitenzone fehlt aber bei seinen Winterbälgen, die Seiten unterscheiden sich fast nicht von

der Unterseite. Es liegt durchaus im Bereich des Möglichen, daß ZALESKY Tiere im Sommerkleid von der Art Sorex araneus vorlagen, im Winterkleid aber von der Art S. gemellus, vorausgesetzt, auf Terschelling kommen beide Arten vor. ZALESKY schreibt aber selbst, daß Exemplare aus dem Kreis Wesermündung im Winterfell der neuen Rasse sehr ähnlich sehen. Nicht sehr weitab davon (Makkinga/Holland) ist aber ein Fund der Art S. gemellus durch MEYLAN (1965) beschrieben worden.

S.a.fretalis MILLER 1909

S.a.fretalis. Diese Subspecies wurde von der Kanalinsel Jersey beschrieben. MILLERS Beschreibung der Fellfärbung interessierte mich besonders, da sie fast in allen Punkten ein exaktes Färbungsbild von S. gemellus wiedergibt:

"Sommerkleid ungefähr wie S.araneus araneus, aber untere Teile nicht ganz so dunkel. Seiten sichtlich heller als im Durchschnitt bei S.a.araneus. Unterseits bei einigen Tieren sehr helles, weißliches, isabellfarbenes Grau, heller als bei allen anderen Rassen von S.araneus!"

Die von MILLER angegebenen Schädelmaße (CB-Länge) liegen zwischen 18,4 und 19,2 mm, mittlere Körpermaße: f3 - 48,3 - 13. Miller haben nur Sommerfelle vorgelegen, d.h. im Winterfell dürfte die stark aufgehelle kontrastreiche Zeichnung von S.a.fretalis noch bedeutend auffälliger sein.

8.3. Zur Nomenklatur von Sorex gemellus OTT 1968

Großangelegte cytotaxonomische Untersuchungen von FORD, HAMERTON und SHARMAN an Waldspitzmäusen der britischen Inseln erbrachten das interessante Resultat, daß das gesamte Untersuchungsareal nun von S.araneus bewohnt wurde, bis auf Jersey, wo nur S.gemellus festgestellt wurde. So hat MILLER bei der Beschreibung der Unterart S.a.fretalis mit großer Wahrscheinlichkeit ein Tier der Art Sorex gemellus vorgelegen.

Das würde nach den Regeln der Priorität bedeuten, daß eine Umbenennung von S.gemellus in S.fretalis in Erwägung gezogen werden müßte. Es wäre jedoch voreilig, wollte man diesen Schritt ohne eine eingehendere Untersuchung der Waldspitzmäuse der Insel Jersey vornehmen.

OTT (1968) hat in seiner Neubeschreibung von S.gemellus den deutschen Namen Waldspitzmaus sowohl auf S.araneus, als auch auf S.gemellus bezogen. Um auch bei den deutschen Namen Eindeutigkeit zu erzielen, führe ich hiermit für S.gemellus die Bezeichnung "Schabrackenspitzmaus" ein, wodurch die charakteristische, kontrastreiche Färbung dieser Art hervorgehoben werden soll. Das Praefix "Schabracke" ist in der Mammalogie schon zu einer gebräuchlichen Bezeichnung für ein auffällig kontrastreiches Haarkleid geworden (Schabrackentapir, Schabrackenschakal usw.).

8.4. Besiedlungs- und Entwicklungsgeschichte von S.araneus und S.gemellus

Diesbezüglich bestehen zwei verschiedene Hypothesen, von MEYLAN (1964) und OTT (1968). Nach Meinung MEYLANS hat die Aufsplitterung der beiden Arten während des letzten Glazials stattgefunden. Eine solche Aufgliederung einer europäischen Population in eine östliche und eine westliche Form während der letzten Vereisung ist für mehrere Tiergruppen nachgewiesen (TOEPFER, zit. bei OTT 1968).

Nach Auffassung OTTS widerspricht dies aber der heutigen Verbreitung von Sorex araneus im äußersten Nordwesten (England). Er deutet dieses Vorkommen so, daß sich die Arten schon vor dem Quartär außerhalb Europas (Asien) trennten, jedoch zu verschiedenen Zeiten nach Europa einwanderten und S.gemellus sekundär durch S.araneus aus England verdrängt worden sei.

Ich möchte der Auffassung MEYLANS zustimmen. Es kann angenommen werden, daß S.araneus bereits im letzten Interglazial sehr große Räume von Europa besiedelte. In der Schweiz wird S.araneus erstmals in Riss-Würm-Interglacialablagerungen gefunden (TSCHUMI 1949). Auch wenn man ZALESKYS Meinung nicht folgt, wonach die Wiege der Waldspitzmaus wahrscheinlich im Kaukasusgebiet gesucht werden müsse, kann man annehmen, daß es sich bei Populationen in Westeuropa um periphere Populationen handelt. Nach MAYR (1967) neigen periphere Populationen häufig zu Isolation, geringerer Populationsdichte und geringerer individueller Variabilität.

Nach ihm ist der Gesamtbetrag des Genflusses in peripheren Populationen reduziert und der Genfluß wird nahe der Peripherie in zunehmendem Maße eingeengt und immer mehr ein Einbahnzustrom. MEYLAN (1965) nimmt an, daß der Chromosomenpolymorphismus bei S.araneus erst später aufgetreten sei, daß er sogar ein Anzeichen für eine sympatrische Artbildung, ausgehend von einer gemeinsamen Art, sein könnte.

Abgesehen davon, daß es bis heute keine eindeutigen Beispiele für echte sympatrische Artbildung gibt (MAYR 1967), ist nicht einzusehen, warum der Chromosomenpolymorphismus in diesem Falle eine sekundäre Erscheinung sein soll. Eine Untersuchung polymorpher Species ergab fast immer, daß der Polymorphismus nach dem Randgebiet einer Art allmählich abnimmt und die peripheren Populationen nicht selten monomorph sind (MAYR l.c.).

Der beste Nachweis dafür gelang durch Untersuchungen des Chromosomenpolymorphismus bei *Drosophila* (verschied. Autoren zit. bei MAYR). CARSON (1958, 1959) schlug vor, daß struk-

turelle Chromosomenhomozygotie in Randpopulationen deshalb begünstigt wird, weil die Selektion die Anpassung des gesamten Genotyps auf eine bestimmte und zwar recht spezialisierte ökologische Nische begünstigt.

Man kann sich nun gut vorstellen, daß bei den Populationen der Waldspitzmaus in Europa während des letzten Interglazials Homozygote in den peripheren Populationen vorherrschten. Als während des Würm-Glazials die europäischen Populationen in eine westliche und eine östliche Gruppe gespalten wurden, konnte sich auf der Basis eines niederen monomorphen Chromosomensatzes der beginnende Prozeß einer geographischen Speziation vollziehen, wobei die westliche Gruppe anderen genetischen Möglichkeiten ausgesetzt war (mangelnder Genfluß zum Zentrum = Osten).

Nach dem Zurückweichen des Eises wanderten beide Gruppen, die zu diesem Zeitpunkt wahrscheinlich schon durch unterschiedliche Genkomplexe gekennzeichnet waren, aus ihren Eiszeitrefugien (für die westliche Form wahrscheinlich Südfrankreich - Pyrenäen) nach Norden bzw. Nordwesten. Als nun beide Populationen aufeinander trafen, könnte sich das entwickelt haben, was MAYR "Absperrverfahren" nennt. Dieser Mechanismus schützt Genpools gegen die disruptive Tätigkeit von Geneinwanderung aus zentralen Populationen. "Für solch ein Absperrverfahren tritt die Auslese besonders energisch ein. Durch jede Inversion, Robertson'sche Chromosomendissoziation oder Translokation wird auf cytomechanischem Wege die Erhaltung lokaler Genkomplexe und die fortgesetzte Selektion der Geninhalte der geschützten Chromosomenabschnitte für zunehmende Anpassung an die lokalen Umweltbedingungen gesichert" (zit. MAYR 1967).

Auf diese Weise schützte sich die westliche Form vor einer Geneinwanderung durch die östliche Form, wobei durchaus während der chromosomalen Umbildungszeit Bastarde auftreten konnten. Diese waren jedoch dann einer negativen Selektion ausgesetzt, die schließlich zum allmählichen Aussterben der Bastarde führte.

Nach diesen Vermutungen über eine mögliche Entstehung beider Arten wäre also S. gemellus als jüngere Art anzusehen.

Diese These würde auch aus der Betrachtungsweise der Fellfärbung der Spitzmäuse als Merkmal moderneren Entwicklungsstandes einer Art unterstützt. Während man die Formen mit uniformem Haarkleid und großen Maßen zu stammesgeschichtlich älteren Formen zählt (v.LEHMANN 1963), wird der Trend zu einer stärkeren Kontrastierung von Ober- und Unterseite als modernere Entwicklung bezeichnet. So zeigen z.B. die Waldspitzmäuse südlicher und südöstlicher Verbreitung sehr viele altertümliche

Charakteristika wie Verdunkelung, fehlende Schabracke, große Schädekmäße usw., dagegen die westlichen Unterarten eine erhebliche Aufhellung und Kontrastverstärkung.

8.5. Rassenbildung bei Sorex gemellus

Zum Abschluß möchte ich die Frage einer eventuellen Rassenbildung bei S.gemellus besprechen. Wie aus meinen bisherigen Ausführungen hervorgeht, befinden sich wahrscheinlich zwei Farb- und Größenvarianten von S.gemellus unter meinem Material. Die erste Variante wären die S.gemellus des Rheinlandes und Liechtensteins. Die Färbung dieser Tiere dürfte die "typische" Färbung der Schabrackenspitzmaus darstellen. Die zweite Variante wird durch das mir vorliegende Wallismaterial repräsentiert. Diese Tiere zeigen zwar grundsätzlich die Merkmale, die auch die Bonner gemellus auszeichnet, jedoch in stark abgeschwächter Form.

Es ist nach meiner Auffassung über das Entwicklungsgeschichtliche Alter von S.gemellus nicht zu erwarten, daß bei dieser "jungen" Art schon eine starke Rassenaufsplitterung stattgefunden hat. Vielleicht ist aber der interessante Befund einer Chromosomendissoziation (s.o.) schon ein Anzeichen dafür, daß S.gemellus im Begriff ist, wie S.araneus einen Chromosomenpolymorphismus aufzubauen. Häufigere Befunde solcher Art könnten diese Annahme erhärten.

Daß ein Chromosomenpolymorphismus wahrscheinlich auch die Befähigung in sich birgt, unterschiedliche Morphen im Zusammenhang mit der Anpassung an die ökologischen Gegebenheiten auszubilden, zeigt die Art S.araneus, die sich im Rahmen dieser Variabilität mannigfache Biotope in Europa und Asien erobern konnte. Es ist deshalb auch nicht verwunderlich, wenn es bei S.araneus Färbungsbilder gibt, die eine starke Ähnlichkeit mit der Zeichnung von S.gemellus aufweisen, umgekehrt S.gemellus aber bisher an den untersuchten Plätzen in den Farbmerkmalen kaum variierte. Es darf hier aber andererseits nicht übersehen werden, daß in halbisolierten Randgebieten übereinstimmende, "eingeengte" Färbungs- und Zeichnungsbilder (z.B. kontrastreiches Muster) bei verschiedenen Arten der gleichen Gattung entstehen können (S.araneus, S.gemellus und S.arcticus - cf. STROGANOV 1957).

Die Klärung der Variationsbreite der Schabrackenspitzmaus innerhalb ihres Verbreitungsgebietes erscheint jedenfalls als eine der vordringlichsten Aufgaben bei Untersuchungen zur Morphologie dieser Spitzmausart.

9. Z U S A M M E N F A S S U N G

Von 110 cytotaxonomisch untersuchten Waldspitzmäusen konnten 106 Tiere einwandfrei den Arten Sorex araneus LINNE 1758 und Sorex gemellus OTT 1968 zugeordnet werden.

Ein männl. Tier der Art Sorex gemellus zeigte einen aberranten Chromosomensatz mit $2N = 24$ (normaler Satz: $2N = 23$).

Die Chromosomensätze der Art Sorex araneus variierten von $2N = 23 - 27$; die meisten Populationen erwiesen sich als monomorph. Untersuchungen zur Meiose bestätigten die Befunde SHARMANS (1956) bezüglich der heterogenen Chromatinzusammensetzung des X-Chromosoms.

Die Verbreitung von Sorex gemellus wird anhand der Zusammenfassung der Fundorte MEYLAN'S (1965) und eigener Fundorte diskutiert.

Von den präparierten Fellen der cytotaxonomisch untersuchten Tiere wurden densitometrisch Helligkeitskurven angefertigt; als Schädelmaße wurden die CB-Länge und die untere Zahnenreihenlänge verwendet. Nach Analyse der densitometrischen Kurven konnte die Fellzeichnung von Sorex gemellus folgendermaßen charakterisiert werden:

1. Helle Bauchseite u. Flanken, im Winterkleid annähernd weiß
2. Schabracke meist schmal, ohne erkennbaren Saum
3. Besonders im Winterkleid auffallender Kontrast (Hell-Dunkel-Gegensatz)

Bei Vergleich mit ähnlichen Färbungsbildern innerhalb der Art Sorex araneus wurde festgestellt, daß MILLER bei der Beschreibung der Subspecies S. araneus fretalis (terra typica: Insel Jersey) wahrscheinlich Tiere der Art Sorex gemellus vorgelegen haben. Eine Umbenennung von Sorex gemellus in Sorex fretalis wird aber erst nach einer eingehenderen Untersuchung der Waldspitzmäuse auf Jersey empfohlen.

Um Sorex gemellus einen eigenen deutschen Namen zu geben, wurde die Bezeichnung "Schabrackenspitzmaus" eingeführt. In der Frage über die Herkunft beider Arten wird der Auffassung MEYLAN'S (1964) zugestimmt, daß die Aufspaltung in zwei Arten wahrscheinlich während des letzten Glazials stattgefunden hat. Eine intraspezifische Rassenauflösung von Sorex gemellus wird nicht angenommen, jedoch sind weitere Untersuchungen über die wirkliche Variationsbreite der Färbungsmerkmale von Sorex gemellus Voraussetzung zur endgültigen Klärung dieses Problems.

9.1. S U M M A R Y

Of 110 common shrews, which were examined cytogenetically, 106 animals could be separated into the two species Sorex araneus LINNÉ 1758 and Sorex gemellus OTT 1968.

One male of S. gemellus was found to have a karyotype differing from the normal karyotype ($2N = 23$) with $2N = 24$. The analysed chromosome complements of the specimens of S. araneus varied from $2N = 23$ to 27; the most populations proved to be monomorph. Meiotic investigations confirmed the findings of SHARMAN (1956) concerning the heterogeneous structure of the cromatin of the X - chromosome.

The distribution of Sorex gemellus is discussed including MEYLANS (1965) and own localities.

The prepared skins were examined by a densitometer; for cranial measurements the condylobasal-length and the length of the mandibular tooth row were taken. After analysis of the densitometric curves the coat colour of S. gemellus could be characterized as follows:

1. Sides and underparts light, in winter pelage almost white.
2. Shabrack mostly narrow, without recognizable edge.
3. Especially in winter pelage noticeable contrast (light-dark-contrast).

By comparing similar shades within the species S. araneus it could be assumed, that probably MILLER described an animal of the species S. gemellus as subspecies S. araneus freatalis (terra typica: Jersey). However, it is recommended to rename S. gemellus to S. freatalis only after a thorough investigation of the Jersey shrews.

According to the question of the origin of both species, the interpretation of MEYLAN (1964) that the separation into two species occurred probably during the last glaciation, is supported. The name "Schabrackenspitzmaus" has been given as the specific german name for S. gemellus.

An intraspecific race-splitting of S. gemellus is not supposed, but further investigation of the real variation in the characteristics of the coat colour is necessary for definite solution of this problem.

L i t e r a t u r a n g a b e n

- BARTEL H. (1972) Statistik II für Psychologen, Pädagogen und Sozialwissenschaftler, G.Fischer Verlag - Stuttgart.
- BAUER K. (1960) Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes. Bonner Zoolog. Beiträge, 11, 2 - 4, 141 - 344.
- BAUER K., F. KRAPP und F. SPITZENBERGER (1967) Säugetiere aus Vorarlberg. Ann. Naturhistor. Museum Wien, 70, 55.
- BOVEY R.. (1949) Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores. Rev. Suisse Zool. 56, 371 - 460.
- BRECKON G. and E.P. EVANS (1969) A combined Toluidine Blue stain and mounting medium. Comp. Mamm. Cytogenetics, 465 - 466.
- BUCHALCZYK T. und J.RACZYNSKI (1961) Taxonomischer Wert einiger Schädelmessungen inländischer Vertreter der Gattung Sorex LINNAEUS 1758 und Neomys KAUP 1829. Acta Theriol. 5, 9, 115 - 124.
- BÜHLER P. (1964) Zur Gattungs- und Artbestimmung von Neomys-Schädeln. Gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. Z. Säugetierkunde 29, 65 - 93.
- CARSON (1958, 1959) zit. bei MAYR 1967.
- CLAUDE C. (1968) Das Auftreten langschwänziger alpiner Formen bei der Rötelmaus Clethrionomys glareolus (SCHREBER, 1780), der Waldspitzmaus Sorex araneus LINNE, 1758 und der Zwergspitzmaus Sorex minutus LINNÉ, 1766. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft Zürich 113, 1, 29 - 40.
- CROIN MICHELSEN N. (1966) Intraspecific and interspecific competition in the shrews Sorex araneus L. and S. minutus L. Archiv. Neerlandaises de Zoologie, XVII, I, 73 - 174.

- EICK G. (1971) Die Veränderung des Haarfärbmusters bei Sorex araneus im jahreszeitl. Wechsel. Hausarbeit für das Lehramt an Realschulen. Universität Bonn.
- EVANS E.P., G.BRECKON and C.E. FORD (1964) An air-drying method for meiotic preparations from mammalian testes. *Cytogenetics* 3, 289 - 294.
- FORD C.E., HAMERTON J.L. and G.B.SHARMAN (1957) Chromosome polymorphism in the common shrew. *Nature*, Lond. 180, 392 - 393.
- FORD C.E. and J.L.HAMERTON (1970) Chromosome polymorphism in the common Shrew, Sorex araneus. *Symp.Zool. Soc.Lond.* 26, 223 - 236.
- FORD P.J. and C.F.GRAHAM (1964) The chromosome number in the common Shrew, Sorex araneus L. *Bull. mammal. Soc.Br.Isl.* 22, 10 - 11.
- GROPP A. (1970) Cytologische Mechanismen der Evolution der Säugetierkaryotypen. *Anthrop. Anzeiger Stuttgart*, 32, 220 - 231.
- GROPP A., U.TETTENBORN u. E.v.LEHMANN (1970) Chromosomenvariation vom Robertson-schen Typus bei der Tabakmaus, Mus possiavinus, und ihren Hybriden mit der Laboratoriumsmaus. *Cytogenetics* 9, 9 - 23.
- HSU T.C. and R.A.MEAD (1969) Mechanisms of chromosomal changes in mammalian speciation. *Comp.Mammal. Cytogenetics*, Edit.K.Benirschke. Springer Verlag New-York, 8 - 17.
- JÁNOSSY D. (1961) Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). *Z. Säugetierkunde* 26, 40 - 50
- JANETSCHKEK H. (1961) Beitrag zur Landes- und Volkskunde, Geschichte, Wirtschaft und Kunst Vorarlbergs von K.Ilg.1, Landschaft und Natur, Innsbruck (Univ.Verl.Wagner).
- LEHMANN E. von (1955) Über die Untergrundmaus und Waldspitzmaus in NW-Europa. *Bonn.Zool.Beiträge* 6, 1 - 2, 8 - 27.

- (1962) Farbphasen und Farb- "Rassen". Säuge-
tierkdl.Mitt. 10, 4, 168 - 173.
- (1963) Die Säugetiere des Fürstentums Liechten-
stein, Jahrb.Histor.Verein Fürst.Liecht.
62, 159 - 362.
- (1964) Eine zoologische Exkursion ins Bergell.
Jahrb.der Naturforsch.Ges.Graubündens
Band XCI.
- (1966) Anpassung und "Lokalkolorit" bei den
Soriciden zweier linksrheinischer Moore.
Säugeterkndl.Mitt. 2, 127 - 133.
- (1968) Zum Sorex arcticus -Problem in West-
europa. Säugeterkndl.Mitt. 3, 259 - 261.
- MATTHEY R. (1949) Les chromosomes des vertébrés. F.Rouge,
Lausanne.
- (1952) Chromosomes sexuels multiples chez un
Rongeur (Gerbillus pyramidum GEOFFROY)
Arch.J.Klaus Stift. 27, 163 - 166.
- MATTHEY R. et A.MEYLAN
(1961) Le polymorphisme chromosomique chez
Sorex araneus L. (Mamm.-Insectivora).
Etude de deux portées de cinq et neuf
petits. Rev.Suisse Zool.67, 258 - 261.
- MAYR E. (1967) Artbegriff und Evolution. Parey-Verlag,
Hamburg und Berlin.
- MEREDITH R. (1969) A simple method for preparing meiotic
chromosomes from mammalian testis.
Chromosoma 26, 254 - 258.
- MEYLAN A. (1960) Contribution à l' étude du Polymorphisme
chromosomique chez Sorex araneus L.
Rev.Suisse Zool. 67: 258 - 261.
- (1964) Le polymorphisme chromosomique de
Sorex araneus L. Rev.Suisse Zool.71,
903 - 983.
- (1965) Réparation géographique des races chro-
mosomiques de Sorex araneus L. en Europe.
Rev.Suisse Zool.72, 636 - 646.

- MILLER G.S. (1912) Catalogue of the mammals of Western Europe. British Museum London.
- NIETHAMMER J. (1969) Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen Apodemus sylvaticus und A. flavicollis (Mammalia, Rodentia) Z.f.zool. Syst. und Evolutionsforschg.7, 2, 77 - 127.
- OLERT J. (1969) Fellzeichnung und Größe rheinischer Waldspitzmäuse (Sorex araneus) (Mamm.-Insectivora). Decheniana 132, 1, 123 - 127.
- OLERT J. (1972) A direct method for chromosome preparations of living newborn mice. Caryologia: 25, 4, 543-545
- OTT J. (1968) Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen Sorex gemellus sp.n. und Sorex araneus LINNAEUS 1758 in der Schweiz (Mammalia, Insectivora). Rev. Suisse Zool. 75, 1, 53 - 75.
- OTT J. und J. OLERT (1970) Färbungsunterschiede zwischen Sorex araneus LINNAEUS 1758 und Sorex gemellus OTT 1968. Rev. Suisse Zool. 77, 2, 283 - 291.
- PUCEK Z. (1955) Untersuchungen über die Veränderlichkeit des Schädels im Lebenszyklus von Sorex araneus araneus L. Annal. Univ. Mariae Curie-Sklod. Vol.IX, 4, 163 - 211.
- (1957) Histomorphologische Untersuchungen über die Winterdepression des Schädels bei Sorex L. und Neomys KAUP. Annal. Univ. Mariae-Curie-Sklod. Vol.X, 15, 399 - 423.
- RIDGWAY R. (1912) Color standards and color nomenclature. Washington D.C.
- SCHMIDT E. (1972) Einiges über die Variabilität der Koronoidhöhe von ungarischen Waldspitzmäusen (Sorex araneus L.) Z. Säugetierkunde, 37, 1, 52 - 55.
- SCHUBARTH H. (1958) Zur Variabilität von Sorex araneus araneus L. Acta Theriol II, 9, 175 - 202.
- SHARMAN G.B. (1952) Zit. bei SHARMAN G.B. 1956.

- SHARMAN G.B. (1956) Chromosomes of the common shrew. Nature. 177, 9, 41 - 42.
- SIVONEN L. (1954) Über die Größenvariationen der Säugetiere und die Sorex Macropygmaeus MILL.-Frage in Fennoskandien. Ann. Acad. Scient. Fennicae, IV, 21, 1 - 24.
- SPITZENBERGER F. und STEINER M. (1967) Die Ökologie der Insectivora und Rodentia (Mammalia) der Stockerauer Donau-Auen (Niederösterreich), Bonn. Zool. Beiträge, 3/4, 258 - 296.
- STAHL F.W. (1969) Mechanismen der Vererbung, Gustav Fischer Verl. Stuttg.
- STEIN G.H. (1954) Materialien zum Haarwechsel deutscher Insectivoren. Mitt. a. d. Zool. Mus. in Berlin, 30, 1, 12 - 34.
- STROGANOV S. (1957) Säugetiere Sibiriens. Insektenfresser. Akad. Wiss. UdSSR, Moskau. (Deutsche Übersetzung des Teiles III: Soricidae p. 63 - 369.
- STURTEVANT A.H. and TAN C.C. (1937) The comparative genetics of Drosophila pseudoobscura and D. melanogaster. J. Genet. 34, 417 ff.
- SWANSON C.P., MERZ T. and W.J. YOUNG (1970) Cytogenetik. G. Fischer Verl. Stuttg.
- TETTENBORN U. and A. GROPP (1970) Meiotic nondisjunction in mice and mouse hybrids. Cytogenetics 9, 272 - 283.
- TODD N.B. (1970) Chromosomes and equine evolution in the light of recent paleontological evidence. Mamm. Chrom. Newsletter Vol. II, 4, 136 - 140.
- TSCHUMI O. (1949) Urgeschichte der Schweiz, I. Huber, Frauenfeld.
- WHARMAN J. and A. ZAHAVI (1955) Cytological contribution to the phylogeny and classification of the rodent genus Gerbillus. Nature 175, 600 ff.
- WETTSTEIN O.v. (1954) Zit. bei Claude C. (1968).
- WHITE M.J.D. (1959) Speciation in animals. Austr. J. Sc. 22, 32 - 39.

- WHITE M.J.D. (1963) The chromosomes. Methuen, London.
- ZALESKY K. (1948) Die Waldspitzmaus (Sorex araneus L.) in ihrer Beziehung zur Form tetragonurus HERM. in Nord- und Mitteleuropa. Aus den Sitzungsberichten der österr. Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturw. Kl., Abt. I 157, Bd. 6 - 10.

