Zeitschrift: Acta Tropica

Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)

Band: 29 (1972)

Heft: 1

Artikel: Zur Fortpflanzungsbiologie und zur Entwicklung der Giftdrüsen beim Skorpion "Isometrus maculatus" (De Geer, 1778) (Scorpiones: Buthidae)

Autor: Probst, Peter J.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-311791

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 20.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Schweizerisches Tropeninstitut Basel

Zur Fortpflanzungsbiologie und zur Entwicklung der Giftdrüsen beim Skorpion *Isometrus maculatus* (De Geer, 1778) (Scorpiones: Buthidae)

PETER J. PROBST

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung 2
2. Material und Haltung in Gefangenschaft 3
   2.1. Skorpione, Herkunft, Transport 3
   2.2. Haltung und Aufzucht in Gefangenschaft 3
3. Allgemeines zur Biologie 5
   3.1. Verbreitung, Biotop, Lebensweise 5
   3.2. Kannibalismus 7
   3.3. Körperpflege 8
   3.4. Sex ratio 10
4. Fortpflanzungsbiologie 11
   4.1. Paarungsverhalten 11
      4.1.1. Einleitung 11
      4.1.2. Versuchsanordnung 12
      4.1.3. Bereitschaft zur Paarung 13
      4.1.4. Erkennen des Geschlechtspartners, Werbung 17
      4.1.5. Paarungsvorspiel («Skorpionentanz», «Promenade à deux») . 21
      4.1.6. Absetzen der Spermatophore, Samenaufnahme und Verhalten nach der Paarung 24
      4.1.7. Spermatophore 26
   4.2. Trächtigkeit 27
      4.2.1. Einleitung 27
      4.2.2. «Ovario-uterus» 28
      4.2.3. Anzahl der Nachkommen 28
      4.2.4. Stadien der Trächtigkeit bzw. Embryonalentwicklung . . . 30
      4.2.5. Tragzeit 31
   4.3. Geburt und Brutpflege 32
      4.3.1. Einleitung 32
      4.3.2. Versuchsanordnung 33
      4.3.3. Das trächtige Weibchen vor der Geburt 34
      4.3.4. Geburtshaltung 35
      4.3.5. Ausstoßen der Jungen 35
      4.3.6. Zustand und Verhalten der Neugeborenen 36
      4.3.7. Komplikationen und Abweichungen 37
      4.3.8. Dauer des Geburtsvorganges, Anzahl der Jungen 38
      4.3.9. Tages- und jahreszeitliche Faktoren 39
      4.3.10. Brutpflege 39
   4.4. Postembryonalentwicklung 41
      4.4.1. Einleitung 41
      4.4.2. Durchführung der Versuche, Material, Verluste 42
      4.4.3. Anzahl Stadien und Häutungen 44
      4.4.4. Zeitlicher Ablauf 46

4.4.5. Erreichen der Geschlechtsreife 48
4.4.6. Lebensdauer 49
4.4.7. Exuviationen 50
4.4.8. Längenwachstum 51
4.4.9. Wachstumsfaktor pro Häutung 56
4.4.10. Gewichtszunahme 58
4.5. Diskussion zur Fortpflanzungsbiologie 59
5. Giftdrüsen 61
5.1. Einleitung 61
5.2. Methoden 63
5.3. Histologie und Sekretionsweise im Adultstadium 63
5.4. Zur Entwicklung der Giftdrüsen 68
5.5. Diskussion zur Funktion der Giftdrüsen 70
6. Zur systematischen Stellung von *I. maculatus* 73
Literaturverzeichnis 79
Résumé 84
Summary 86

1. Einleitung

Über die Skorpione existiert eine umfangreiche Literatur, die sich jedoch zur Hauptsache mit dem Gift und dessen Wirkung auf Mensch und Versuchstier befaßt. Bau, Entwicklung und Funktion des Giftapparates werden nur in wenigen, zumeist älteren Publikationen behandelt. Ursprüngliches Ziel der vorliegenden Arbeit war es, anhand der in dieser Hinsicht noch nicht untersuchten Art *Isometrus maculatus,* die uns in Ostafrika leicht zugänglich war, diese Lücken zu schließen.

Es erwies sich dafür als notwendig, die Tiere im Labor, unter künstlichen Bedingungen zu züchten und aufzuziehen, was bisher erst drei Autoren geglückt war (ANGERMANN 1957, AUBER 1963, MATTHIESEN 1969). Während des dazu unumgänglichen Studiums der Fortpflanzungsbiologie und der Postembryonalentwicklung der Skorpione anhand der Literatur mußte festgestellt werden, daß hierüber in manchen Belangen große Ungewißheit herrscht, und daß insbesondere über die Dauer der Tragzeit und die Anzahl der Trächtigkeiten wie auch über die Postembryonalstadien praktisch nichts bekannt ist. *I. maculatus* war auch in dieser Richtung noch nie bearbeitet worden, und es stellte sich heraus, daß er sich für derartige Untersuchungen besonders gut eignete. Aus diesem Grund sind im Laufe der Arbeit die Probleme der Fortpflanzungsbiologie immer weiter in den Vordergrund gerückt, während die Untersuchung des Giftapparates nur noch am Rande weitergeführt wurde, wie es nun in der vorliegenden Arbeit zum Ausdruck kommt.

Diese Dissertation entstand in den Jahren 1967–1970 am Schweiz. Tropeninstitut in Basel. Ein Aufenthalt in Ostafrika, am «Rural Aid Centre», Ifakara (Tanzania), im Jahr 1966 ermöglichte mir das Sammeln von Material und vorbereitende Freilandbeobachtungen.

Ich möchte an dieser Stelle meinen verehrten Lehrern, den Herren Professoren R. Geigy und besonders T. A. Freyvogel, dem die Betreuung dieser Arbeit in erster Linie zukam, für die Überlassung des interessanten Themas, ihr reges Interesse am Fortgang meiner Untersuchungen und für ihre wertvolle Hilfe beim Überbrücken schwieriger Klippen, wie auch für den Arbeitsplatz am Schweiz. Tropeninstitut und den Aufenthalt in Ostafrika, sehr herzlich danken. Ebenso danke ich all denen, vorab den Mitarbeitern des Schweiz. Tropeninstituts, die mir während der Dauer meiner Arbeit in irgendeiner Weise behilflich waren.

2. Material und Haltung in Gefangenschaft

2.1. Skorpione, Herkunft, Transport

Das umfangreiche Skorpionenmaterial, an dem die vorliegenden Untersuchungen unternommen wurden, stammte aus Ifakara, im Südosten von Tanzania (Ostafrika). Die geographischen und klimatischen Verhältnisse dieses Gebiets sind von FREYVOGEL (1960) beschrieben worden. Während eines dreimonatigen Aufenthaltes (Juli bis Oktober 1966) am dortigen Feldlaboratorium des Schweizerischen Tropeninstituts (im «Rural Aid Centre»; vgl. FREYVOGEL 1967) konnte ich die Tiere in ihrem natürlichen Biotop beobachten, selbst Material sammeln und erste Untersuchungen anstellen. Eine große Zahl von Skorpionen ist von einheimischen Knaben eingebracht worden.

Nachschub erhielt ich in den Jahren 1967 und 1968, wobei die Tiere in Luftpostbriefen befördert wurden, was eine rasche Auslieferung gewährleistete. Dafür wurden eigens flache Behältnisse in den Abmessungen $10 \times 15 \times 0.7$ cm konstruiert, die bis zu zwanzig kleine Boxen, für je einen Skorpion aufwiesen.

Für eine umfassende systematische Bearbeitung der Art *Isometrus maculatus* (De Geer) stellten wir dem Institut Pasteur d'Algérie aus Ifakara stammende Skorpione zur Verfügung. Es wurden dabei, jedenfalls was ihre äußere Morphologie betrifft, keine Abweichungen gegenüber Exemplaren anderer Herkunft festgestellt (GYSIN & LE CORROLLER 1968).

2.2. Haltung und Aufzucht in Gefangenschaft

2.2.1. Klimatische Bedingungen

Es stand am Schweiz. Tropeninstitut in Basel ein klimatisierter Raum zur Verfügung, mit annähernd konstanter Temperatur von 26 ± 1 °C und einer relativen Luftfeuchtigkeit (RLF) von 70–80 %; bei extremen Außentemperaturen konnte allerdings nicht verhindert werden, daß die RLF im Sommer zuweilen auf 90 % anstieg, oder im Winter auf 60 % absank. Der Raum wurde in einem konstanten Rhythmus (12 Std. hell/12 Std. dunkel) künstlich beleuchtet.

Zu Vergleichszwecken wurden auch Tiere bei normaler Zimmertemperatur und etwa 50–60 % RLF beobachtet.

2.2.2. Behälter und deren Einrichtung

Die erwachsenen Tiere, die nicht besonders beobachtet werden mußten, hielt ich zuerst in ungedeckten Kunststoffbecken (ca. 40×60 cm, mit 20 cm hohem Rand), die mit einer Bodenschicht von feinem Torfmull und zahlreichen Unterschlupfmöglichkeiten (Laub, Steinen, Holz usw.) versehen waren. Es ließ sich jedoch darin kein für die Skorpione günstiges Mikroklima erreichen; zudem war die Fütterung nur mit Mehlwürmern möglich.

Bessere Erfolge wurden erzielt mit Plexiglasaquarien der Grundfläche 20×25 cm; sie wurden mit einem durchlöcherten Metalldeckel verschlossen, der auf der Innenseite mit Fliegengitter überzogen war. Der Boden wurde ebenfalls mit Torfmull oder Erde beschickt. In mehreren Schichten darübergelegte Holzschindeln dienten als Unterschlupf, was den Gegebenheiten im natürlichen Biotop gut entsprach. In einem solchen Käfig konnten ohne weiteres etwa 20 erwachsene Tiere gehalten werden. Die Holzschindeln wurden einmal pro Woche mit Wasser besprüht, wodurch ein günstiges Mikroklima aufrechterhalten werden konnte. Die Fütterung war bei diesem Käfigtyp mit diversen Arthropoden, auch mit Fliegen, möglich.

Für die Zucht und die Aufzucht der Jungen war eine Einzelhaltung nicht zu umgehen, einerseits, um eine exakte Kontrolle zu ermöglichen, andererseits um

den bei Jungtieren auftretenden Kannibalismus zu verhindern. Es wurden dazu farblose Kühlschrankdosen aus Polystyrol verwendet (10 × 20 × 8 cm, Inhalt 1 Liter), die mit einem Einsatzdeckel aus demselben Material relativ dicht verschlossen werden konnten. Anfänglich wurden die Deckel mit Löchern versehen. Später stellte ich jedoch fest, daß sich in einem völlig geschlossenen System ein besseres Mikroklima ergab, das von den Feuchtigkeitsschwankungen des Raumes unbeeinflußt blieb.

Die Kühlschrankdosen wurden zunächst ähnlich eingerichtet wie die größern Behälter. Als besser erwies sich nach einiger Zeit, den Torfmull wegzulassen und nur durch einige übereinandergelegte Zellstoff-Tupfer zu ersetzen, zwischen denen sich der Skorpion verkriechen konnte. Die derart eingerichteten Dosen waren sehr viel leichter zu reinigen; die Tupfer wurden jede Woche ausgewechselt.

Die Sauberkeit in den Zuchtgefäßen war von außerordentlicher Wichtigkeit; einerseits wegen Schimmelbildung, andererseits wegen der großen Gefahr von Milbeninvasionen. Trotz dieser Maßnahmen sind mir meine Zuchten immer wieder durch Milbenbefall dezimiert worden.

Die Einzelhaltung der Juvenilstadien brachte neben der vermehrten Arbeit für Kontrolle, Reinigung und Fütterung vor allem einen bedeutend größern Raumbedarf mit sich. Verschiedene Versuche, die Tiere in kleinern Gefäßen zu halten (etwa in liegenden Glastuben von 8 cm Länge und 2 cm Durchmesser), brachten Mißerfolge, weshalb die platzraubenden 1-Liter-Kühlschrankdosen beibehalten wurden.

2.2.3. Trinkwasser

Um die Feuchtigkeitsbedürfnisse der Skorpione (Trinken und «Baden») zu erfüllen, wurde – abgesehen vom periodischen Besprühen des Käfiginnern – Wasser in eingesenkten Kristallisier-Blockschalen angeboten. Diese Blockschalen konnten in der Aufzucht nicht verwendet werden, weil die kleineren Skorpione Schwierigkeiten hatten, daran hinaufzuklettern, und weil sie des öftern darin ertranken, auch wenn die Schalen nur wenig Wasser enthielten. An ihrer Stelle wurden deshalb in der Folge kleine Glastuben (ca. 4 cm Länge, 1 cm Durchmesser) benützt, die mit Wasser gefüllt und mit einem vorstehenden Wattestopfen verschlossen wurden. An diesem stets feuchten Wattebausch tranken die Skorpione nicht nur ausgiebig, sie klammerten sich daran auch längere Zeit fest, wenn die Luftfeuchtigkeit aus irgendeinem Grund zu niedrig war. Dieses Verhalten war auch jeweils einige Tage vor den Häutungen zu beobachten.

Durch stetige Verdunstung wurde mit diesem System eine nahezu konstante RLF von etwa 85–90 % im Innern der Dosen erreicht. Diese schien für die Juvenilstadien optimal zu sein.

Jede Woche wurden Wasser und Wattestopfen ersetzt, da sich sonst leicht Schimmel bilden konnte. Dieses System wurde, ebenfalls erfolgreich, bei den adulten Tieren angewendet.

2.2.4. Futter

Als Futtertiere wurden hauptsächlich Fliegen und Heuschrecken verwendet [1] sowie Mehlwürmer, Spinnen, Küchenschaben und Hausgrillen. All diese Tiere wurden lebend angeboten.

Für die Ernährung der ersten Jugendstadien wurden anfänglich Versuche mit toten, zerdrückten Futtertieren sowie mit (nicht weiter bestimmten) Collembolen

[1] Diese wurden uns freundlicherweise von der Firma CIBA-GEIGY AG, vormals J. R. Geigy AG, zur Verfügung gestellt.

und *Drosophila melanogaster* angestellt. Nur sehr wenige Tiere nahmen solche Nahrung an, entwickelten sich jedoch kaum weiter. Die Fütterung mit lebenden Stubenfliegen *(M. domestica)* war erfolgreicher, indem sich zwar ebenfalls höchstens etwa die Hälfe eines jeden Wurfes bald an diese Beutetiere gewöhnte, sodann aber genügend Nahrung aufnahm und sich weiter entwickelte. Nach längerer Fütterung mit Stubenfliegen wurde andere Nahrung nur noch widerwillig angenommen.

3. Allgemeines zur Biologie

3.1. Verbreitung, Biotop, Lebensweise

I. maculatus ist die einzige Skorpionenart, deren Verbreitung sich über alle fünf Kontinente erstreckt. Er kann daher als kosmopolitisch oder vielleicht besser tropicopolitisch bezeichnet werden. Diese weltweite Ausbreitung ist jedoch die Folge künstlicher Verschleppung (BERLAND 1955; GYSIN & LECORROLLER 1968). Ursprünglich stammt die Art wohl aus der indisch-orientalischen Region, auf die die übrigen Arten der Gattung, mit zwei Ausnahmen, beschränkt sind. An keinem Fundort sind morphologische Abweichungen festgestellt worden, die Anzeichen für eine bereits in sehr früher Zeit erfolgte Ansiedlung und Isolation darstellen würden (GYSIN & LECORROLLER).

Auch die Exemplare von Ifakara weisen keinerlei ortsspezifische Besonderheiten auf. Die Art ist hier sehr stark vertreten. Ihr bevorzugter Biotop ist die Bananenstaude oder deren unmittelbare Nähe. Am häufigsten finden sich die Tiere in den abgehackten Strünken und dürren Blättern, die von den Einheimischen am Boden rings um den Stamm deponiert werden, um die Erde vor allzu rascher Austrocknung zu schützen. Es handelt sich hierbei um dieselben Stellen, die auch für orthognathe Spinnen der Gattung *Pterinochilus* sichere Fundorte darstellen (FREYVOGEL et al. 1968). Am leichtesten kann man die Skorpione sammeln, wenn man die abgehackten Strünke, die aus zahlreichen, ineinandergefügten Blattscheiden bestehen, zerlegt. In den Zwischenräumen eines solchen Strunkes traf ich manchmal bis zu zwanzig erwachsene Tiere. An den Bananenstauden selbst sind nur selten einzelne Exemplare zu finden. Die Verstecke in den Blattachseln werden von manchen andern Tieren bewohnt (FREYVOGEL et al. 1968); für die Skorpione sind sie wohl zu feucht.

Aufgeschichtete Haufen von Ziegelsteinen oder Brettern bilden ebenfalls ergiebige Fundorte, und nicht selten dringt ein *Isometrus* ins Innere von Häusern ein.

Alle genannten Biotope, in denen übrigens *I. maculatus* als einzige Skorpionenart vertreten ist, liegen nicht nur in unmittelbarer Nähe von menschlichen Siedlungen, sondern ihre Enstehung ist auch direkt auf menschliche Tätigkeit zurückzuführen. Auf zahlreichen Exkursionen in

die nähere und weitere Umgebung von Ifakara ist es mir nie gelungen, Exemplare von *I. maculatus* zu finden, es sei denn in einem Umkreis von höchstens etwa 300 m von menschlichen Wohnstätten oder andern Einrichtungen. Hingegen stieß ich an abgelegeneren Orten auf andere Arten, die in Ifakara selbst von grosser Seltenheit waren: *Uroplectes fischeri* Karsch (ssp.?), *Lychas burdoi* (Sim.), *Iomachus politus* Poc. Diese Arten fanden sich in eher natürlichen Habitaten, unter loser Borke, zwischen Baumwurzeln etc.

Nach allem, was man bisher über die Art *I. maculatus* weiß, und nach meinen eigenen Befunden drängt sich die Vermutung auf, daß es sich bei diesem Skorpion um einen ausgesprochenen «Kulturfolger» oder «Synanthropen» handelt. So, wie die Art schon passiv auf diesen Kontinent eingeführt wurde, hat sie sich wohl auch durch den Menschen ins Landesinnere tragen lassen, am häufigsten wahrscheinlich beim Transport von Handelsgütern. In den neuen Lebensräumen konnte sie sich dank günstiger Biotope ohne natürliche Feinde festsetzen und vermehren, wobei sie sich jedoch nicht aktiv weiter ausbreitete. Nur eine solche Annahme kann die außerordentliche Dichte der Art, beispielsweise in Ifakara, und ihr auffallendes Fehlen außerhalb der Ortschaft erklären. KRAEPELIN schrieb noch im Jahr 1912, daß die Art im Landesinnern selten sei; ein einziger Fundort vom Tanganyikasee war ihm bekannt. Etliches spricht dafür, daß die heutige Verbreitung erst in den letzten 50 Jahren zustande kam. Es ist zu vermuten, daß sich das Verbreitungsgebiet von *I. maculatus* in Ostafrika mit zunehmender Besiedlung, Straßenbau und Verbesserung der Transportmittel in Zukunft auch noch weiter ausdehnen wird.

In den spezifischen Habitaten von *I. maculatus* wurden stets auch zahlreiche Arthropoden gefunden, die zum Teil als Beutetiere in Frage kamen: am häufigsten Schaben, Grillen und Heuschrecken, seltener Wanzen, Käfer, Asseln oder labidognathe Spinnen sowie auch manchmal Termiten. Auch die Nähe von Ameisen scheint *I. maculatus* nicht zu meiden, ganz im Gegensatz zu anderen Skorpionen, etwa in Südeuropa *Buthus occitanus* oder *Euscorpius italicus* (eigene Beobachtungen in Südfrankreich und Italien, 1965). Dank dieser Fülle von Beutetieren in seiner unmittelbaren Nähe ist *I. maculatus* wohl nur in Ausnahmefällen gezwungen, ausgedehnte Spaziergänge zum Zweck des Beuteerwerbs zu unternehmen.

Seiner Lebensweise nach gleicht *I. maculatus* stark den amerikanischen *Centrurus*- und *Tityus*-Arten, für die STAHNKE (1966) den Begriff «bark-scorpions» (Gegensatz: «ground-scorpions») geschaffen hat. *I. maculatus* gräbt nicht und verkriecht sich nur selten unter einen direkt auf der Erde liegenden Stein, sondern, wenn immer möglich, in enge Zwischenräume an pflanzlichem Material. Dabei zeigt er stets eine Art «negativer Geotaxis» oder «Geophobie» (STAHNKE 1966), d. h. er

klammert sich auf der Unterseite eines Objekts an, mit dem Rücken gegen den Boden gerichtet (Ausnahme: bei der Geburt, vgl. p. 34). Er liebt allseitigen körperlichen Kontakt mit der Umgebung («Tactophilie») und erträgt auf die Dauer nur gedämpftes Licht (ausgeprägt negative Phototaxis). Aus diesen Gründen ist ihm in Gefangenschaft, auch bei Einzelhaltung, unter allen Umständen ein geeignetes Versteck anzubieten. Von 5 adulten Skorpionen, die ich versuchshalber einzeln in völlig leeren Kühlschrankdosen hielt (bei genügender Versorgung mit Nahrung und Wasser), starben 4 innerhalb eines Monats, und einer überlebte 6 Wochen.

Eine mögliche Erklärung bietet die Arbeit von ZWICKY (1968) an. Dieser Autor hat im Postabdomen von *Urodacus abruptus* ein lichtempfindliches Organ nachgewiesen, bei dessen Erregung sämtliche Körperfunktionen des Skorpions in eine gesteigerte Aktivität gelangen. Ich habe keine diesbezüglichen Experimente angestellt, doch ist es denkbar, daß auch *I. maculatus* und andere Skorpione ein derartiges Organ besitzen. In diesem Fall wäre der baldige Tod meiner Versuchstiere durch den «Stress» eines täglich 12stündigen Dauererregungszustandes durchaus verständlich.

3.2. Kannibalismus

I. maculatus scheint die Gesellschaft von Artgenossen nicht zu meiden wie andere Skorpione, sondern im Gegenteil sogar anzustreben. Dies wurde sowohl in Freiland- als auch in Gefangenschaftsbeobachtungen festgestellt. Auch bei *Centrurus sculpturatus* trifft dies wahrscheinlich zu (STAHNKE 1966).

Setzt man mehrere Tiere in einen leeren Behälter, legen sich alle in einer Ecke neben- und übereinander. In großer Anzahl in einem relativ kleinen Gefäß gehalten, können sie ganze «Trauben» an der Unterseite eines Borkenstückes bilden.

Gewisse Formen von Kannibalismus kommen hingegen trotzdem vor:

Werden in Gefangenschaft übermäßig viele Tiere zusammengehalten und ungenügend mit Futter versorgt, werden häufig Tiere von andern gefressen. Der Angreifer packt dabei sein Opfer plötzlich an Truncus und Postabdomen, zieht es an die Cheliceren heran und greift auch mit diesen zu. Meistens leistet das Opfer keinen starken Widerstand. Andernfalls wird auch der Stachel eingesetzt; dies sowohl in rein mechanischer Funktion als auch zum Einsatz des Giftes. Wie dies von andern Skorpionen bekannt ist, wirkt das Gift von *I. maculatus* auf die eigene Art nicht tödlich (jedenfalls bei unter natürlichen Verhältnissen vorkommender Dosierung), hingegen für mehrere Stunden lähmend. Dieser Befund wurde experimentell nachgeprüft. Nach der-

artigen Mahlzeiten blieben zumeist nur Extremitäten und Postabdomen des Opfers übrig.

Diese Art von Kannibalismus wurde den unnatürlichen und ungünstigen Bedingungen der Laborhaltung zugeschrieben, die beiden folgenden Arten können jedoch auch in der freien Natur auftreten.

Nymphen, die sich für die Häutung nicht in ein isoliertes Versteck zurückgezogen haben, werden nach erfolgter Häutung, in ihrem wehrlosen Zustand, regelmäßig von andern Skorpionen gefressen. Diese Beobachtung konnte ich in der Laborzucht immer wieder machen, solange die Jungen nicht einzeln gehalten wurden. Auch im natürlichen Biotop in Ifakara habe ich mehrmals eindeutige Beweise solcher Geschehnisse angetroffen. Ich nehme jedoch an, daß diese Fälle in der Natur eher selten sind, da in der Regel die Häutung in einem sichern Versteck absolviert wird. ZAHL (1968) berichtet über einen derartigen Fall bei *Centrurus sculpturatus*. Ob für dieses kannibalische Verhalten nur die absolute Wehrlosigkeit der Opfer als Attraktion wirkt, oder ob eventuell auch geruchliche Faktoren eine Rolle spielen, ist mir nicht bekannt.

Am stärksten von der Umwelt bedroht sind Skorpione in ihrem 1. Nymphenstadium, wenn sie die Obhut ihrer Mutter verlassen. In dieser Lebensphase sind auch bei *I. maculatus* die meisten Ausfälle zu verzeichnen. Daß ein wesentlicher Anteil davon größern Tieren derselben Art zuzuschreiben ist, ist aufgrund von Gefangenschaftsbeobachtungen zu vermuten. Daneben spielen wohl auch kleinere Spinnen und Chilopoden sowie Ameisen eine Rolle, während die übrigen Mitbewohner derselben Habitate kaum in Frage kommen.

Der Kannibalismus seitens gebärender Weibchen an ihren Jungen wird in Abschnitt 4.3.7. besprochen.

3.3. Körperflege

Bei *I. maculatus* wurden drei Arten von Körperflege beobachtet.

Die erste wird nach jeder Nahrungsaufnahme betrieben und besteht in einer Reinigung von Mundvorraum, Cheliceren und Pedipalpen. Zuerst werden Reste von Chitin- und Fasermassen mit Hilfe der Pedipalpenspitzen aus Mundvorraum und Cheliceren herausbefördert und mit beiden Pedipalpen auf dem Boden abgestreift. Dann werden die Pedipalpenscheren gereinigt, indem sie abwechslungsweise wiederholt durch die Zangen der Cheliceren hindurchgezogen und von diesen bearbeitet werden. Gleichzeitig wird dabei vom Mund ein Tropfen Flüssigkeit zwischen die Cheliceren abgegeben. Danach putzen sich die beiden Cheliceren gegenseitig, wobei von Zeit zu Zeit die Spitze einer Pedipalpenschere in ihre Zangen hineingreift. Zum Abschluß werden meistens die Pedipalpen nochmals einer Reinigung unterzogen.

Eine solche Prozedur dauert 5 bis 15 Minuten und kann regelmäßig nach einer Mahlzeit, auch bei den jüngsten Nymphenstadien, beobachtet werden.

Die zweite Art bekam ich seltener, meist nur aus Zufall, zu sehen. Es kommt häufig vor, daß Telson und 5. Caudalsegment durch die Darmausscheidungen beschmutzt werden und dadurch einen weißen Belag aufweisen. Diese weiße Verfärbung scheint vom Skorpion wahrgenommen zu werden, denn sie wird gezielt beseitigt. Das Postabdomen wird, von den Weibchen senkrecht über dem Rücken, von den Männchen hingegen meist seitlich neben dem Körper, nach vorne gestreckt, und die betreffenden Stellen unter reichlicher Abgabe von Speichel solange mit den Cheliceren behandelt, bis sie sauber sind.

Es handelt sich bei diesem Verhalten wohl nicht um eine zeitlich regelmäßig ausgeführte Handlung; soweit ich das beobachten konnte, trat es immer nur dann auf, wenn das Caudalende beschmutzt war. STAHNKE (1966) beschreibt ein Verhalten, bei dem Reste von Faeces auf dem Rücken mit Hilfe des Stachels weggekratzt werden.

Die dritte Art schließlich ist eine häufig angewandte, nach genauen Regeln ablaufende Handlung. Ihr Zweck liegt nicht in einer Reinigung des Körpers, sondern vielmehr im Anlegen einer alle Körperteile überdeckenden Schutzschicht, der wahrscheinlich ein transpirationshemmender Effekt zukommt.

BAERG hat 1954 erstmals ein solches Verhalten, das er als «sponge bathing» bezeichnete, für *Centrurus insulanus* kurz beschrieben, später SHULOV & AMITAI (1960) für *Orthochirus innesi* ssp. *negebensis* («vernissage»), ROSIN & SHULOV (1963) für *Nebo hierichonticus,* und KINZELBACH hat diesem Thema sogar zwei spezielle Publikationen (1965 und 1967) gewidmet. Er machte seine Beobachtungen an *Iurus dufoureius* und verwendete dafür den offensichtlich nicht ganz zutreffenden Begriff «Waschen». Der Ausdruck «vernissage» kommt der wirklichen Bedeutung des Vorganges am nächsten.

Bei *I. maculatus* ist der Ablauf einer solchen «vernissage» mit keiner der beschriebenen Arten identisch, weshalb er hier kurz geschildert werden soll.

Zu Beginn fließt reichlich Speichel in die Region der Cheliceren, die sich dabei in ständiger Bewegung befinden. Sodann werden beide Pedipalpenscheren abwechslungsweise (niemals gleichzeitig) durch die Zangen der Cheliceren gezogen und dadurch benetzt. Mit den nassen Scheren bringt der Skorpion eine größere Menge von Speichel dorsal auf den Cephalothorax und verteilt ihn mit Hilfe des Caudalendes (Telson und 5. Caudalsegment) auf dem ganzen Rücken. Die Anwendung dieser Methode wurde bisher nur bei *O. innesi* ssp. beobachtet, alle andern Arten holen die Flüssigkeit direkt mit dem Telson am Mund. Während der Einspeichelung des Rückens arbeiten die Pedi-

palpen weiter. Jede Schere wird immer wieder entweder durch die Cheliceren gezogen oder tief in den Mund hineingestoßen, um dann mit dem anhaftenden Speichel das anliegende erste Laufbein (Tarsus und Basitarsus) und den Pedipalpus der Gegenseite zu bestreichen. Vom ersten Beinpaar gelangt die Flüssigkeit aufs zweite und von diesem weiter nach hinten. Durch Übereinanderstreifen und Aneinanderreiben werden alle Beine rundum benetzt. Danach bearbeiten die Beine die Ventralfläche, erst auf der einen Körperseite, dann auf der andern. Dies wurde bis jetzt nur von *Iurus dufoureius* beschrieben. Während dieser aber dabei eine ausgesprochene Schräglage einnimmt und offenbar alle vier Beine einer Seite gleichzeitig in Aktion sind, bleibt *I. maculatus* in normaler Haltung stehen und hat, indem er abwechselt, auf der in Bearbeitung begriffenen Seite jederzeit noch mindestens zwei Beine am Boden.

Dazwischen bringt er mit den Scheren immer wieder neue Flüssigkeit auf den Cephalothorax und benetzt darin nun auch, soweit möglich, die übrigen Segmente des Postabdomens allseitig. Zuletzt werden die vorderen Caudalglieder vom Telson und dem hintersten Beinpaar gemeinsam bearbeitet.

Der gesamte Vorgang dauert nur $^1/_2$–1 Stunde gegenüber 2 bis 3 Stunden bei *Iurus*. Normalerweise traten keine größeren Unterbrüche auf. Die Tiere waren danach am ganzen Körper feucht-glänzend und blieben noch etwa 15 Minuten in einer seltsamen Haltung, mit vom Boden abgehobenem Körper und aufgerichtetem Postabdomen, an derselben Stelle unbeweglich stehen. Während dieser Zeit trocknete die Oberfläche wieder völlig und bekam ein mattes Aussehen. Tatsächlich ist dann das Integument mit einer dünnen, farblosen Schicht bedeckt, die mit einer Nadel eingeritzt werden kann. Bei alkoholfixierten Exemplaren ist sie nicht mehr vorhanden.

Die «vernissage» konnte ich vom 3. Nymphenstadium an bei sämtlichen Stadien beobachten. Die Annahme von KINZELBACH, daß sie meist nach Aufnahme von Nahrung und Wasser oder nach Erhöhung der Luftfeuchtigkeit stattfindet, kann ich nicht bestätigen; es scheint mir eher, daß die Schutzschicht in regelmäßigen Abständen erneuert wird. Es ist hingegen anzunehmen, daß ein Skorpion, der längere Zeit ohne Nahrung und Wasser gehalten wurde, dazu nicht mehr im selben Maße fähig ist. Wird er sodann wieder mit Nahrung und Wasser versorgt, nimmt er die vernachlässigte Prozedur bald auf. Die Beobachtungen von KINZELBACH könnten vielleicht auf diese Weise erklärt werden.

3.4. Sex ratio

Bei den in Ifakara gesammelten Skorpionen lag das Verhältnis von adulten Weibchen zu Männchen bei etwa 3 : 1. Ob es bereits bei Geburt

zugunsten der Weibchen verschoben ist, konnte wegen mangelnder Unterscheidungsmerkmale der Neugeborenen nicht festgestellt werden. Es erscheint jedoch unwahrscheinlich, denn bei andern Skorpionen, bei denen das Geschlechtsverhältnis im adulten Stadium eine ähnliche Verschiebung aufweist wie bei *I. maculatus,* liegt es bei Geburt bei 1 : 1 (z. B. bei *Urodacus abruptus,* SMITH 1966).

Der Grund für diese Überzahl an Weibchen konnte nicht ermittelt werden. Es gibt keine Hinweise dafür, daß die Männchen eine abweichende Lebensweise hätten, hingegen kann nicht völlig ausgeschlossen werden, daß sie bei den angewandten Sammelmethoden weniger zuverlässig erfaßt werden. Die Aufzucht und Haltung in Gefangenschaft gab keine Anhaltspunkte für eine höhere Sterblichkeit oder kürzere Lebensdauer der Männchen.

Die verbreitete Meinung, daß Skorpionenweibchen, wie manche Spinnen, nach der Paarung ihren Partner töten und auffressen, scheint nur bei wenigen Arten zuzutreffen (z. B. bei *Leiurus quinquestriatus* nach THORNTON 1956; *Bothriurus bonariensis* nach VARELA 1961), hingegen nicht bei *I. maculatus.* Da demnach jedes Männchen etliche Weibchen besamen kann und andererseits ein Weibchen nach einer einzigen Spermienaufnahme mehrere Würfe von Jungen zur Welt bringt, wäre auch ein noch stärker verschobenes Gleichgewicht ohne Folgen auf die Artvermehrung.

4. Fortpflanzungsbiologie

4.1. Paarungsverhalten

4.1.1. Einleitung

Erst seit den nahezu gleichzeitig erschienenen Publikationen von ANGERMANN (1955), ALEXANDER (1956), DE ZOLESSI (1956), BÜCHERL (1956) und SHULOV (1956) ist bekannt, daß bei den Skorpionen die Samenübertragung, ähnlich wie bei den Pseudoskorpionen, auf indirektem Weg, mittels einer Spermatophore erfolgt. Die Vorspiele zur Paarung (der «Skorpionentanz») hingegen sind bereits von MACCARY (1810) beschrieben worden, später wiederum von FABRE (1907/1923), SMITH (1927), PIZA (1939) und von SERFATY & VACHON (1950), ohne daß der eigentliche Akt der Paarung erkannt wurde. Auch SOUTHCOTT (1955), THORNTON (1956) und BAERG (1954 und 1961) beobachteten den Vorgang offenbar nur unvollständig.

In neuerer Zeit ist dies nun bei zahlreichen Skorpionenarten nachgeholt worden (ALEXANDER 1957 und 1959a; ANGERMANN 1957,

MATHEW 1957; SHULOV & AMITAI 1958, 1959 und 1960; CLOUDSLEY-THOMPSON 1961; MATTHIESEN 1960 und 1968 a; AUBER 1963; MCALISTER 1965; ABUSHAMA 1968). Unsere Kenntnisse erstrecken sich heute bereits über fünf der sechs Familien. Bei allen bisher beobachteten Arten verläuft die Samenübertragung prinzipiell auf dieselbe Weise, nämlich mittels einer Spermatophore; im einzelnen wurden jedoch unterschiedliche Verhaltensmuster registriert; auch Morphologie und Funktionsweise der Spermatophore scheinen für jede Familie charakteristisch zu sein. Im Lichte dieser neueren Arbeiten sind vielleicht die Angaben von SOUTHCOTT (1955), die für eine direkte Kopulation bei *Urodacus abruptus* sprechen, nochmals zu überprüfen.

Das Paarungsverhalten von *Isometrus maculatus* wurde noch nie beschrieben. Seine Untersuchung schien uns aus mehreren Gründen lohnenswert zu sein: einerseits wegen der Tatsache, daß die Weibchen aufgrund einer einzigen Samenaufnahme mehrmals hintereinander Junge zur Welt bringen (vgl. Kap. 4.2. und PROBST 1968), was eine Besonderheit des Paarungsverhaltens erwarten ließ; andererseits war uns bereits aufgefallen, daß *I. maculatus* in verschiedenen, wichtigen Merkmalen deutlich von den typischen Vertretern der Unterfamilie der Buthinae abweicht (vgl. Kap. 6), hingegen Affinitäten zu den Tityinae und Centrurinae zeigt. ALEXANDER (1959 a) entdeckte, daß das Paarungsspiel von *Uroplectes triangulifer* mehr Ähnlichkeiten mit demjenigen von *Tityus trinitatis* aufweist als mit dem des systematisch näherstehenden *Parabuthus planicauda*. Dies galt uns als Hinweis dafür, daß das Studium des Paarungsverhaltens eventuell auch bezüglich der systematischen Stellung von *I. maculatus* neue Anhaltspunkte liefern könnte.

Ferner hofften wir Aufschluß darüber zu erhalten, warum bei den Weibchen von *I. maculatus,* im Gegensatz zu den meisten andern Skorpionen, sozusagen nie ein Spermatocleutrum vorhanden ist (vgl. p. 25).

4.1.2. Versuchsanordnung

Die Paarungsversuche stellte ich meist in den bereits beschriebenen Kühlschrankdosen oder in Plexiglasaquarien (20 × 25 cm Fläche), zuweilen auch in größeren Wannen (40 × 60 cm) an. Diese Gefäße enthielten eine Schicht von Sand oder Erde sowie einige flache Steine und Holzstücke. Derartige Arenen waren vor allem zum Studium der Paarungsvorspiele geeignet. Später konzentrierte ich meine Beobachtungen speziell auf den eigentlichen Akt der Spermienübertragung und benützte dazu Kühlschrankdosen, auf deren Boden ich ein exakt eingepaßtes Stück weißes Filtrierpapier legte. Ein solcher Untergrund erlaubte eine einwandfreie Beobachtung und war für die Absetzung der Spermatophore sehr günstig; zudem konnte nach erfolgter Paarung das Papier

herausgehoben werden, um die Spermatophore genau zu untersuchen und zu photographieren. Sehr glatte Flächen, wie etwa der unbedeckte Boden der Kühlschrankdosen oder Glasplatten, schienen den Tieren nicht angenehm zu sein; sie fanden darauf mit den Beinen wohl zu wenig Halt. Dennoch stellte ich auch Versuche auf Glasscheiben an, um die Paare von der ventralen Seite beobachten zu können. Von zahlreichen Versuchen dieser Art führte jedoch nur ein einziger zur Absetzung einer Spermatophore.

Ich legte die Versuche vor allem auf die Abendstunden und beobachtete bei gedämpftem weißem oder bei rotem Licht. Von der Verwendung eines Elektronenblitzes für das Photographieren mußte ich absehen, da die Tiere dadurch zu sehr gestört wurden und ein begonnenes Paarungsspiel augenblicklich abbrachen.

Alle Skorpione wurden mehrere Wochen vor den Paarungsversuchen entweder einzeln oder nur mit Tieren desselben Geschlechts zusammen gehalten.

Im ganzen testete ich 62mal verschiedene Paare; mehr als die Hälfte davon stellten «optimale Kombinationen» dar (♂♂ min. 3 Wochen nach letzter Spermatophorenabgabe; ♀♀ nicht trächtig, entweder jungfräulich oder kurz nach der Geburt). Dennoch führten nur 11 Versuche bis zum Absetzen der Spermatophore und davon bloß 8 bis zur Samenaufnahme durch das Weibchen.

4.1.3. Bereitschaft zur Paarung

Ich habe meine Beobachtungen über das Paarungsverhalten der Skorpione nicht nur auf *I. maculatus* beschränkt, sondern auch auf die Arten *Buthus occitanus, Androctonus australis Hector, Iomachus politus* und *Euscorpius italicus* ausgedehnt, um einen Vergleich zu ermöglichen.

Obwohl die Männchen von *I. maculatus* an und für sich während des ganzen Jahres paarungsfähig sind, verhalten sie sich gegenüber Weibchen sehr häufig äußerst passiv, wie ich es bei den übrigen Arten niemals zu sehen bekam. Sie sind scheinbar unbeholfen und ohne Ausdauer bei der Werbung. Auch wenn bereits eine «Promenade» im Gange ist, scheinen die Tiere nicht zielbewußt davon in Anspruch genommen zu sein. Die geringste Störung (Eingriffe mit einer Pinzette oder dergleichen, Erschütterungen des Behälters, Blitzlicht etc.) führt zu einer Trennung der Tiere, nach der in der Regel keine Paarung mehr zustande kommt.

Die Weibchen sind hier in größerem Maße für das Zustandekommen einer erfolgreichen Paarung mitverantwortlich, als dies bei andern Arten der Fall ist. Ist ein Weibchen nicht zur «Kopulation» bereit, kann es auch von einem sehr aktiven Männchen nicht dazu gebracht

werden. Ein paarungswilliges Weibchen leistet gegenüber einem werbenden Männchen keinen Widerstand. Gegenüber einem passiven Partner übernimmt jedoch ein solches Weibchen überraschenderweise eine aktive Rolle, stimuliert ihn und erreicht dadurch in den meisten Fällen, daß eine Paarung zustande kommt.

Es ist zu vermuten, daß die Passivität der Männchen in einem Zusammenhang damit steht, daß für die Weibchen eine einzige Begattung im Leben ausreicht. Dank diesem Umstand und der Möglichkeit der «weiblichen Werbung» ist die Fortpflanzung der Art trotz der Passivität der Männchen nicht gefährdet.

Ein Paarungsspiel kann auch bei Männchen beobachtet werden, die vor kurzem erst eine Paarung vollzogen, zu einem Zeitpunkt also, wo noch keine neue Spermatophore produziert werden kann. Die Paare trennen sich in derjenigen Phase, in der das Absetzen der Spermatophore stattfinden müßte. Nach einiger Zeit nimmt das Männchen jedoch wiederum Kontakt mit dem Weibchen auf und versucht nochmals eine «Promenade» einzuleiten. Ein paarungswilliges Weibchen folgt ihm dabei noch zwei- bis dreimal, widersetzt sich nach mehrmaliger Trennung jedoch endgültig.

Die Bildung einer neuen Spermatophore ist innert 16 Tagen möglich. Ein Männchen begattete am 3. 10. 69 und wiederum am 19. 10. 69 je ein Weibchen erfolgreich. Ein weiteres, genau beobachtetes Männchen blieb 27 Tage nach einer ersten Paarung erfolglos, vollzog aber nach 38 Tagen eine zweite erfolgreiche Begattung.

Nach der Adulthäutung kam die erste erfolgreiche Paarung bei einem Männchen nach 41, bei einem andern Männchen erst nach 66 Tagen zustande. Versuche nach 14 und 21 Tagen mit dem ersten Männchen zeigten, daß dieses noch nicht zu einem Paarungsspiel bereit war; ein früherer Versuch mit dem zweiten Männchen, am 52. Tag nach der Häutung, hörte nach einer kurzen Promenade auf.

Die früheste vollständige Paarung bei einem Weibchen registrierte ich am 35. Tag nach der Häutung. Eine gewisse Bereitschaft zur Paarung war bereits nach 14 Tagen festzustellen; jedoch kam es dabei nicht zur Samenaufnahme. Bei einem andern Weibchen erfolgte nach mehreren erfolglosen Versuchen die erste Spermienaufnahme am 69. Tag nach der Häutung.

In keinem einzigen Fall kam eine Paarung mit einem trächtigen Weibchen zustande. Diese Weibchen waren zwar für die Männchen attraktiv; sie wehrten jedoch bereits deren erste Kontaktnahme mit Schwanzschlägen ab und ließen sich nicht an den Pedipalpen halten. BÜCHERL (1956) beobachtete, daß die Männchen von *Tityus trivittatus* und *T. bahiensis* niemals um ein trächtiges Weibchen warben. Er vermutet, daß gewisse Duftstoffe der weiblichen Genitalöffnung für die Attraktion der Männchen verantwortlich sind und daß diese Stoffe bei

trächtigen Weibchen nicht wirken können, weil deren Vagina durch ein Spermatocleutrum verschlossen ist. Die Weibchen von *I. maculatus* besitzen nur äußerst selten ein Spermatocleutrum; selbst nach der Paarung konnte ich ein solches nie feststellen. Dieser Umstand könnte erklären, weshalb die Männchen ein trächtiges Weibchen als solches erst an seinem Verhalten erkennen.

Viele Skorpione zeichnen sich durch mehr oder weniger stark limitierte, an bestimmte Jahreszeiten gebundene Fortpflanzungsperioden aus. Bei diesen Arten erfolgt in der Regel nur eine einzige Paarung jährlich, wobei alle Weibchen etwa gleichzeitig begattet werden und zu diesem Zeitpunkt weder trächtig sind noch Junge auf dem Rücken tragen.

Bei Skorpionen, die mehrmals im Jahr zur Fortpflanzung gelangen (*Centrurus*-, *Tityus*-Arten), wie dies auch bei Laborhaltung unter konstanten klimatischen Bedingungen der Fall ist, wurden häufig Weibchen bei der Paarung beobachtet, während sie noch ihre Jungen auf dem Rükken trugen (BAERG 1961, MATTHIESEN 1968 a, ZAHL 1968). *Isometrus maculatus* stellt bezüglich seiner Fortpflanzung (sowie auch bezüglich weiterer Merkmale, vgl. Kap. 6) einen Sonderfall innerhalb der Buthinae dar. Wie weiter oben bereits angemerkt, benötigt das Weibchen nur eine einmalige Spermienaufnahme, um mehrmals hintereinander Junge zur Welt zu bringen. Trotzdem kann beobachtet werden, daß Weibchen kurz nach einer Geburt kopulationswillige Männchen empfangen. Derartige Paarungen kommen in der Zeit vom 2. bis 11. Tag nach der Geburt zustande. Nach diesem Zeitpunkt sind die Weibchen ohnehin bereits von neuem im physiologischen Zustand der Trächtigkeit und damit für Männchen unempfänglich. Während dieser Paarungen befinden sich natürlich die Jungen noch auf dem Rücken der Mutter, wie es bei verschiedenen *Centrurus*-Arten beobachtet wurde. Im einen Fall, wo die Paarung am 11. Tag nach der Geburt stattfand, mußte ich die jungen N_1 vom Rücken des Weibchens entfernen, da während des Vorspiels immer wieder einzelne herunterfielen oder -kletterten und dadurch dessen Verlauf störten. Während keiner der beobachteten Paarungen und auch bei keinem der negativen Versuche wurde jemals ein Junges von einem der beiden adulten Tiere gefressen.

Die Analogie zwischen *Isometrus* und *Centrurus* bezüglich der Möglichkeit einer Begattung zur Zeit der Brutpflege wirft die Frage auf, ob auch bei den Centrurinae eine einzige Spermienaufnahme ausreicht. Einen Hinweis dafür, daß dies zutrifft, bietet die Angabe von WILLIAMS (1969), daß ein Weibchen von *Centrurus vittatus* in Gefangenschaft zweimal hintereinander Junge geboren hat ohne eine zweite Kopulation. BÜCHERL sprach bereits 1956 die Vermutung aus, daß die Weibchen von *Tityus serrulatus* in der Regel nur ein einziges Mal begattet werden.

An sich ist die Tatsache, daß die Weibchen trotz ihrer Jungen ein Männchen sich nähern lassen, erstaunlich, da in dieser Phase die Jungen verteidigt und somit alle andern Tiere abgewehrt werden. Immerhin muß angemerkt werden, daß es sich bei fast allen Skorpionenarten, bei denen derartige Beobachtungen gemacht wurden, um «Borkenskorpione» (vgl. p. 6) handelt. Bei den meisten Borkenskorpionen tritt, im Gegensatz zu den «Bodenskorpionen», Kannibalismus äußerst selten auf.

Es bleibt die Frage bestehen, ob diese offensichtlich unnötigen weiteren Paarungen irgendeinen Sinn haben. Von gewissem Interesse ist in diesem Zusammenhang auch die Tatsache, daß die weiter oben genannte Form der aktiven weiblichen Werbung mehrmals bei bereits begatteten Weibchen nach erfolgter Geburt beobachtet wurde.

Es sind unter den Arthropoden Fälle bekannt, wo nicht nur die Kopulation, sondern auch die experimentelle Implantation von bestimmten Organen männlicher Herkunft beim unbegatteten Weibchen die Eiablage auslösen oder die Vitellogenese beschleunigen (z. B. MERLE 1968 bei *Drosophila melanogaster,* AESCHLIMANN 1968 bei *Ornithodorus moubata*). Es wird dabei vermutet, daß anläßlich der Kopulation nicht die Aufnahme der Spermatozoiden selbst und die Befruchtung der Eizellen essentiell sind, sondern die Aufnahme anderer, männlicher Substanzen, die etwa als «sex-peptide» bezeichnet werden. Es wäre denkbar, daß auch bei *I. maculatus* derartige Substanzen eine Rolle spielen und daß durch die scheinbar sinnlose «Kopulation» nach einer Geburt die Entwicklung weiterer (bereits befruchteter) Eier gesichert oder vielleicht beschleunigt wird. Die wenigen Fälle, in denen solche Paarungen zustande kamen und eine weitere Geburt erfolgte, gaben jedoch keine Hinweise auf eine verkürzte Tragdauer.

Bei den Männchen ist auch nach längerer Haltung in Gefangenschaft, wenn die Tiere offensichtlich schon relativ alt sind, die Fähigkeit zur Paarung noch erhalten. Erst gegen das Ende ihres Lebens, wenn sie kaum mehr Nahrung aufnehmen, ihre Körperpflege vernachlässigen und allgemein nur noch geringe Aktivität zeigen, ist überhaupt keine Reaktion gegenüber Weibchen mehr festzustellen. Meist sterben solche Männchen innert kurzer Zeit.

Bei den Weibchen ist dasselbe reduzierte Verhalten nach Fünftgeburten zu beobachten. In diesem Zustand scheinen sie für Männchen nicht mehr attraktiv zu sein. Mehrere Versuche, solche Weibchen mit paarungsfähigen Partnern zu vereinigen, führten nie zu Paarungsspielen. Nach vierten Geburten kam es hingegen bei etlichen Weibchen noch zu einer «Promenade», in einem Fall auch zu einer vollständigen Paarung.

Von verschiedenen Autoren sind Paarungstänze zwischen Individuen verschiedener Arten oder mit juvenilen Tieren beobachtet wor-

den (ANGERMANN 1957, AUBER 1963, MATTHIESEN 1968 a), wobei es jedoch nur ausnahmsweise bis zur Absetzung einer Spermatophore kam. In wenigen Fällen (AUBER 1963) erfolgte sogar eine Samenaufnahme durch das Weibchen, die jedoch nie eine Trächtigkeit herbeiführte.

Was *I. maculatus* anbetrifft, konnte ich ein adultes Männchen beobachten, welches ca. 45 Minuten versuchte, mit einem adulten, nicht trächtigen Weibchen von *Lychas burdoi* zu tanzen. Obwohl sich das Weibchen kaum widersetzte, haben sich die beiden mehrmals getrennt (wie ich es auch oft zwischen Partnern derselben Art beobachtete), und das Männchen hat schließlich seine Bemühungen aufgegeben. Denselben Verlauf nahmen zwei Versuche, bei denen adulte Männchen mit subadulten Weibchen (N_5) zusammengesetzt wurden. Adulte Männchen untereinander zeigten keine Reaktion. Subadulte Männchen (N_5) verhielten sich gegenüber Weibchen völlig passiv.

4.1.4. Erkennen des Geschlechtspartners, Werbung

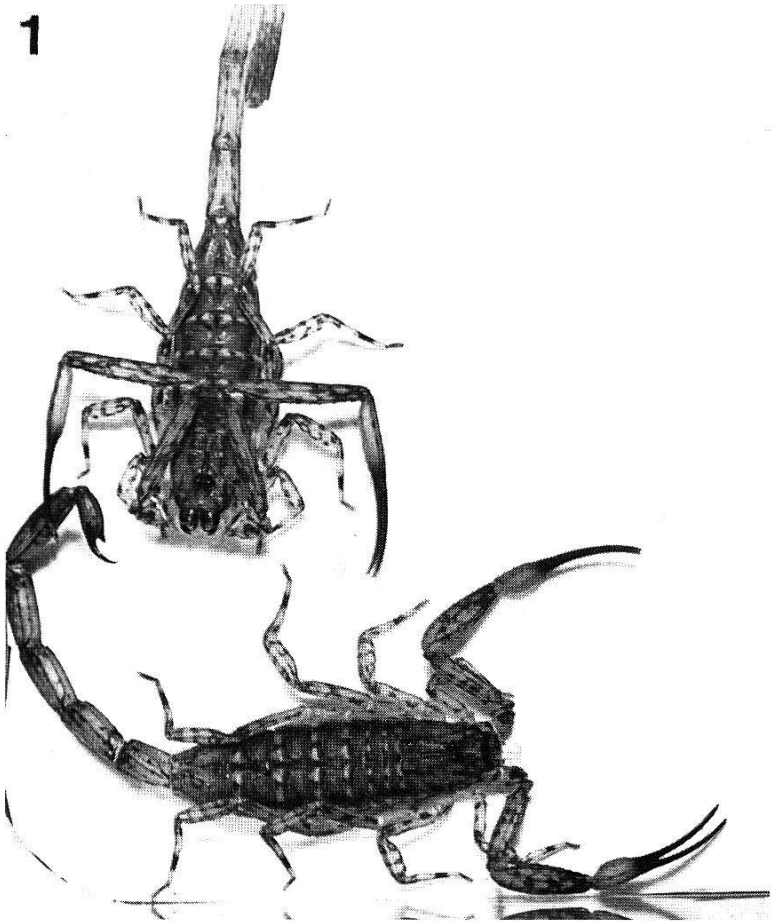
I. maculatus zeichnet sich durch einen ausgesprochen starken Geschlechtsdimorphismus aus (Abb. 5, p. 44), der vor allem das Postabdomen und die Pedipalpenscheren betrifft. Es muß angenommen werden, daß sowohl Männchen als auch Weibchen einen Geschlechtspartner bereits aus einer gewissen Distanz erkennen können. Dafür spricht die Beobachtung, daß sich ein Männchen nie einem zweiten Männchen zuwendet, wie das bei andern Arten (z. B. *Euscorpius italicus,* ANGERMANN 1957) der Fall ist.

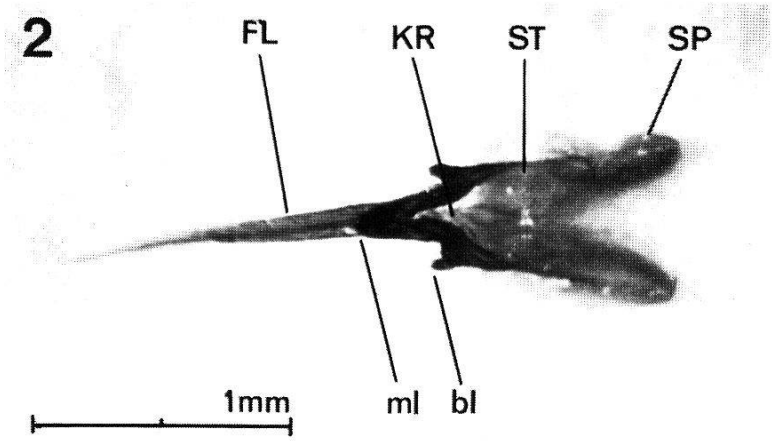
Trotzdem ist es selten, daß ein Männchen direkt auf ein Weibchen zugeht; meistens kommt der erste Kontakt zwischen den Partnern zufällig zustande, indem sie während des Umherlaufens irgendwo aufeinanderstoßen. Vom Moment der Berührung an dürften wohl auch Duftstoffe, Sekretionsprodukte der weiblichen Genitalorgane, eine gewisse Rolle spielen.

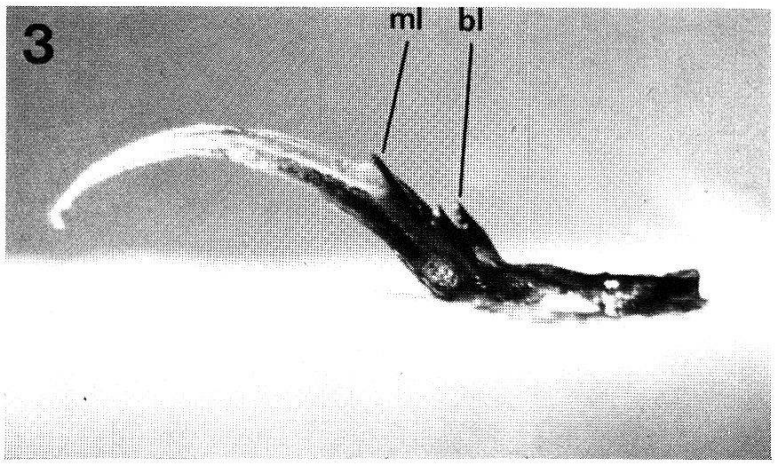
Im folgenden soll das Verhalten des Männchens beschrieben werden, wie es anläßlich erfolgreich verlaufener Paarungen beobachtet werden konnte.

Sobald das Männchen den Geschlechtspartner berührt und als solchen erkannt hat, beginnt es mit seiner Werbung. Diese ist anfänglich vor allem gegen das Postabdomen («Cauda») des Weibchens gerichtet. Das Männchen packt die Cauda mit einer Pedipalpenschere und zieht daran das Weibchen kräftig nach hinten oder öfter in seitlicher Richtung (Abb. 1). Gleichzeitig stößt es die Spitze der zweiten Schere sanft in die Körperseite (Pleuren) des Weibchens.

Die meisten Weibchen reagieren auf diese Behandlung zuerst mit einem Fluchtversuch. Das Männchen läßt jedoch den Griff an der


1


2
FL
KR
ST
SP
1mm
ml
bl


3
ml
bl

Cauda nicht locker und greift sogar nach den Beinen des Partners. Manchmal gelingt es dem Weibchen dennoch, sich zu befreien, es wird aber sofort verfolgt und von neuem gepackt. Weibchen, die zu einer Paarung nicht bereit sind, versuchen nicht wegzurennen, sondern drehen sich ruckartig um und widersetzen sich dem Männchen mit heftigen, gezielten Schwanzschlägen, ohne jedoch den Stachel aufzurichten.

Wenn das Weibchen wieder stehenbleibt, wird es von neuem mit der Pedipalpenspitze bearbeitet. Das Männchen stellt sich nun aber dem Weibchen gegenüber auf und betupft mit beiden Pedipalpenspitzen gleichzeitig dessen Körperseiten auf der Höhe des Praeabdomens. Dazwischen schnellt es in kurzen Abständen immer wieder mit seinem ganzen Körper ruckartig nach vorn, wobei die Beine jedoch nicht von der Stelle bewegt werden. Ein ähnliches Verhalten wurde bei andern Arten beobachtet und als «juddering» bezeichnet. Bei *I. maculatus* besteht jedoch «juddering» nur in einer raschen Vorwärts- und langsamen Rückwärtsbewegung, während bei den von ALEXANDER (1957, 1959 a) untersuchten Arten mehrere, sehr rasche Vor- und Rückwärtsbewegungen aufeinander folgen. MCALISTER (1965) hat ein «juddering» beobachtet, das nur auf die Pedipalpen beschränkt war.

Nun versucht das Männchen, erst zaghaft, dann zielstrebiger, die Scheren des Weibchens mit seinen eigenen zu ergreifen. Da das Weibchen sich völlig ruhig verhält, gelingt ihm dies ohne Schwierigkeiten. Während der ruckartigen Bewegungen läßt es die Scheren jedoch stets für kurze Zeit los, betastet wiederum die Pleuren und packt die Scheren von neuem. Darauf beginnt es erstmals, das Weibchen an den Pedipalpen vorwärtszuziehen. Es hält dabei meistens abwechslungsweise nur eine Schere fest. Falls sich das Weibchen seinem Ziehen noch widersetzt, wird das Stupfen und «juddering» wiederholt. Häufig läuft das Weibchen in dieser ersten Phase dem Männchen mehrmals davon, da der Griff der Pedipalpen (außer während des Ziehens) niemals fest ist. Es wird jedoch sofort eingeholt, an Cauda und Beinen gehalten, und das Werbungsverhalten setzt von neuem ein.

Abb. 1. Werbung des Männchens von *I. maculatus*. Die Werbung ist anfänglich v. a. gegen das weibl. Postabdomen gerichtet. Das Männchen (oben) hat mit seiner Pedipalpenschere die «Cauda» des Weibchens ergriffen und zieht kräftig daran (vgl. Text p. 17).

Abb. 2. Spermatophore von *I. maculatus* in der Aufsicht. (SP = Standplatte, ST = Stamm, KR = Kapselregion, FL = Flagellum, bl = basale Loben, ml = medianer Lobus.)

Abb. 3. Dieselbe, in leicht schräger, lateraler Ansicht, so daß beide basalen Loben sichtbar sind. Die Spermatophore wurde bei der Samenaufnahme vom Weibchen etwas hinuntergedrückt, so daß nun der Stamm dem Untergrund anliegt (vgl. Text p. 27).

Normalerweise geht das Weibchen, wenn es paarungswillig ist, bald auf die Werbung des Männchens ein und unterwirft sich seinem Ziehen. Erstreckt sich jedoch bereits die Werbung, einschließlich der Unterbrüche, über mehr als etwa ½ Stunde, ist die Aussicht auf eine erfolgreiche Paarung äußerst gering. Falls es überhaupt zu einem anschließenden Paarungstanz kommt, wird auch dieser häufig unterbrochen, und es wird keine Spermatophore abgesetzt, selbst wenn man die Paare mehr als 24 Stunden vereinigt läßt. Mit einer einzigen Ausnahme zeichneten sich alle erfolgreich verlaufenen Paarungen durch eine sehr kurze Phase der Werbung aus (nie länger als 15 Minuten).

Der Zweck der Werbung besteht vermutlich darin, das Weibchen zu stimulieren und dazu aufzufordern, dem Männchen zum Paarungstanz zu folgen.

Wie bereits erwähnt, können paarungswillige Weibchen, deren Partner sich passiv verhalten oder unbeholfen anstellen, ihrerseits aktiv werden. Wie aus der folgenden Schilderung der diesbezüglichen Beobachtungen hervorgeht, wird dieses Verhalten am besten als «weibliche Werbung» bezeichnet. Solche Weibchen näherten sich dem jeweiligen Männchen von vorne, hielten vor ihm inne und präsentierten ihre vorgestreckten, geschlossenen Pedipalpenscheren. Dann berührten sie mit ihren Cheliceren diejenigen des Männchens, stießen ihren Partner mit den Scherenspitzen an und schoben sich hierauf oft sogar ein Stück auf dessen Körper hinauf. Dadurch kam die weibliche Genitalregion meistens in die Gegend der männlichen Cheliceren zu liegen; es ist zu vermuten, daß allfällig vorhandene weibliche Duftstoffe vom Männchen dabei wahrgenommen werden. Die Reaktion des Männchens bestand stets darin, daß es mit beiden Pedipalpenspitzen in die Körperseiten des Weibchens stieß und es gleichsam «umarmte». Manche Männchen versuchten auch jetzt schon die Scheren des Weibchens zu ergreifen; meist jedoch schritt dieses sodann über den Partner hinweg, wanderte kurze Zeit umher und näherte sich ihm wiederum von vorne. Dieser Vorgang konnte sich mehrmals wiederholen und bewirkte in fast allen Fällen die allmähliche Erregung des anfänglich passiven Männchens. Entweder führte dies direkt zu einem Ergreifen der weiblichen Pedipalpenscheren und zu einer «Promenade», oder das Männchen verfolgte das erneut weglaufende Weibchen, um es an der Cauda zu packen, und es kam zum oben beschriebenen «normalen» männlichen Werbungsverhalten. Bisher haben einzig SHULOV & AMITAI (1958) eine gewisse Aktivität von Weibchen gegenüber passiven Männchen bemerkt; bei den drei von ihnen untersuchten Arten bestand dieses «weibliche Werben» in einem «juddering», das sich nicht von dem der Männchen unterschied. Bei *I. maculatus* kam «juddering» nur im männlichen Geschlecht vor.

4.1.5. Paarungsvorspiel («Skorpionentanz», «Promenade à deux»)

Die «Promenade à deux» (Bezeichnung nach FABRE 1907) beginnt, sobald das Weibchen sich seinem Partner nicht mehr widersetzt, sondern dem Ziehen an seinen Pedipalpen nachgibt.

Die Dauer dieses Paarungsmarsches und die Strecke, die dabei zurückgelegt wird, sind abhängig von der Beschaffenheit des Untergrundes, auf dem sich die Skorpione befinden. Auf einer Sand- oder Erdschicht werden von Anfang an größere Strecken zurückgelegt, und der Marsch dauert solange, bis eine glatte Stelle (ein Stein oder ein Holzstück) gefunden wird, die sich für das Absetzen der Spermatophore eignet. In einem Terrarium, das keine solchen Stellen aufweist, wird der «Tanz» nach höchstens einer Stunde abgebrochen, wird aber meistens ein- bis zweimal wieder aufgenommen. Die Spermatophore wird jedoch nie im Sand oder auf anderm, lockerem Grund abgesetzt.

Läßt man den Versuch auf einem Stück Karton oder weißem Filtrierpapier ablaufen, befinden sich die Tiere bereits auf einer für den eigentlichen Paarungsakt geeigneten Fläche. Auf dieser vollführen sie einen «Marsch», der nur wenige cm weit führt, und meist wird die Spermatophore schon sehr bald, nach 5 bis 10 Minuten abgesetzt.

Aus der Untersuchung der Biotope von *I. maculatus* (vgl. p. 5) wissen wir, daß dieser Skorpion sozusagen nie auf dem Erdboden angetroffen wird; alle spezifischen Habitate, in denen ich *I. maculatus* in Ifakara gefunden habe (Bananenblätter, Steine, Bretter, das Innere von Häusern etc.) sind für das Absetzen der Spermatophore sehr gut geeignet. In der Natur muß also normalerweise nicht zuerst eine günstige Stelle gesucht werden. Ich schließe daraus, daß jene Form des Paarungsvorspiels, wie sie bei meinen Versuchen auf einer Papierunterlage zu beobachten war – Marsch über kurze Distanz und von geringer Dauer –, für *I. maculatus* die natürlichere ist.

Das Männchen zieht seine Partnerin meist mit nur einer Schere; es schreitet dabei stets rückwärts (und nicht wie von ALEXANDER 1959 a an *Parabuthus planicauda* und *Uroplectes triangulifer* beobachtet in gleicher Richtung wie die Partnerin). Das Weibchen wird auch niemals gestoßen, wie dies bei andern Arten der Fall ist (z. B. *B. occitanus*, AUBER 1963; *Buthotus* und *Leiurus*, SHULOV & AMITAI, 1958). Das Paar bewegt sich also nur in einer Richtung fort, nicht vor- und rückwärts. Stößt das Männchen mit seinem Hinterende an ein größeres Hindernis an, dreht es sich und zieht in eine neue Richtung weiter. Vor dem Weitermarsch wird das Weibchen ebenfalls in die neue Richtung dirigiert. Das Männchen zieht dazu mit einer Schere an derjenigen der Partnerin, während es mit der Spitze seiner zweiten Schere heftig gegen ihre Körperseite stößt. Dieser Vorgang hat große Ähnlichkeit mit der von ANGERMANN (1957) beschriebenen «Drehungsaufforderung» bei

Euscorpius carpathicus. Dort gehört er hingegen als ritualisierter, fester Bestandteil zum Paarungsmarsch; hier tritt er lediglich an Hindernissen (z. B. der Wand des Behälters) auf.

Die ersten Schritte der «Promenade» führen das Paar auf Sandboden etwa 10 bis 15 cm weit, auf einem Papieruntergrund höchstens 4 bis 5 cm. Das Männchen hält an, zieht das Weibchen aber noch weiter, bis es seine Stirne berührt («close-up-position» nach BAERG 1961). Die beiden Tiere bearbeiten einander gegenseitig mit ihren Cheliceren («kissing» bei ALEXANDER 1959 a). Nach einigen Sekunden läßt das Männchen den Griff der Pedipalpen locker, stößt diese in des Weibchens Pleuren, packt es jedoch sogleich wieder und zieht es, rückwärtsschreitend, weiter.

Nach wenigen cm hät es erneut an, zieht das Weibchen gegen sich und bearbeitet wiederum seine Cheliceren.

Die «Promenade à deux» besteht also bei *I. maculatus* aus zwei verschiedenen Phasen, die abwechslungsweise aufeinander folgen: 1. das kurze Rückwärtsschreiten des Männchens, wobei das Weibchen mitgezogen wird; 2. das Verweilen an Ort, während dem das Männchen verschiedene Aktivitäten zeigt, die offenbar dazu dienen, das Weibchen zu erregen, und wobei es wohl auch selbst in einen höhern Erregungszustand gerät.

Das Rückwärtsschreiten über längere Strecken, wie es in größeren Gefäßen auf Sandboden zu beobachten war, dient offensichtlich dazu, eine Stelle mit glattem, hartem Untergrund zu finden. Sobald die Tiere sich über einem solchen Ort befanden, traten ebenfalls nur noch kurze Schreitphasen auf. Zahlreiche Autoren (z. B. ALEXANDER 1957, 1959 a) haben während des Schreitens eine heftige Aktivität der Kämme registriert sowie ein Bearbeiten und Ausebnen des Bodens mit Hilfe der Beine («sand-scraping»). Das letztere fehlt bei *I. maculatus* vollständig, während die Kämme zwar intensiv bewegt werden, jedoch in keiner Weise auffälliger als beim gewöhnlichen Schreiten. Das Fehlen des «sand-scraping» ist aus der allgemeinen Biologie ohne weiteres verständlich.

Die männlichen Bemühungen während des Verweilens an Ort werden mit jedem Mal intensiver. Regelmäßig werden dabei beobachtet: (a) Das Bekauen der weiblichen Cheliceren («kissing»). Zuweilen hebt das Männchen, im Augenblick wenn es die Partnerin an sich zieht, seinen Körper ein wenig an. Dadurch kommen seine Cheliceren über die ihren zu liegen. Im spätern Verlauf des Vorspiels gibt es häufig Speisebrei oder Speichel an die Cheliceren des Weibchens ab. (b) Das Stupfen mit einer oder mit beiden Scherenspitzen in die Körperseiten des Weibchens. Dies wird bereits bei der Werbung angewandt und dient wohl der Erregung des Partners, eventuell auch als Aufforderung zum Schreiten. (c) Ein Betasten der vordern Körperpartie des Weibchens

mit dem ersten Beinpaar. Dieses Betasten wird vor allem gegen das Ende des Vorspiels heftig und ausdauernd betrieben. Auf diese Art werden Mundregion und Ventralseite bis in die Nähe der Genitalöffnung bearbeitet. Der Zweck liegt vermutlich ebenfalls in der Stimulation der Partnerin, möglicherweise aber auch in der Aufforderung, den Körper vom Boden abzuheben. Denn darin besteht die einzige sichtbare Reaktion des Weibchens; sie wird, mit der Intensivierung des Betastens durch das Männchen gegen Schluß des Vorspiels, immer auffallender. (d) Hin und wieder treten als Einleitung zu einer «Verweil»-Phase einzelne Stöße von «juddering» auf. Da das Männchen hierbei noch mindestens eine Schere des Weibchens im Griff hat, werden die Stöße auch auf dieses übertragen. Darin liegt ein Unterschied zum «juddering» während der Werbung, das (abgesehen von einer Erregung des Männchens selbst) nur visuell auf das Weibchen wirken kann.

Die Schreitphasen werden schließlich zusehends kürzer und bestehen oft praktisch nur noch aus einem An-Ort-Treten des Männchens. Das Betasten der Partnerin mit Pedipalpen und erstem Beinpaar wird außerordentlich heftig. Das Weibchen hat nun seinen Körper hoch vom Boden abgehoben. Ein einziges Männchen wurde in dieser Phase von heftigem Zittern erschüttert; normalerweise vollzieht sich der Übergang zum Akt der Spermatophorenabsetzung völlig unmerklich, so daß dieser sehr leicht übersehen werden kann. Bei meiner ersten Beobachtung entdeckte ich das Vorhandensein der Spermatophore erst, als sich das Paar trennte und sie unter dem Weibchen zum Vorschein kam.

Der Ablauf dieses Paarungsvorspieles stimmt am ehesten mit der Beschreibung McAlister's (1965) für *Centrurus vittatus* überein. Nach diesem Autor besteht der Paarungsmarsch jener Art ebenfalls nur aus kurzen Schritten und Phasen des Verweilens an Ort, während denen das Männchen seine Partnerin mit den Beinen betrommelt («tickling»). McAlister hat diese wiederkehrenden Verhaltensabläufe als «cycles» bezeichnet. Während der Dauer einer «Promenade» hat er zwischen 22 und 56 solcher «cycles» gezählt. Bei *I. maculatus* waren es nie mehr als 25, mehrmals jedoch weniger als 20. In einem Fall setzte das Männchen die Spermatophore bereits beim 6. «Verweilen» ab, aber das Weibchen widersetzte sich der Samenaufnahme. Ein wichtiger Unterschied gegenüber *Centrurus* liegt darin, daß das *Isometrus*-Männchen nie vorwärts schreitet. In diesem Punkt scheint es mit *Tityus trinitatis* übereinzustimmen (Alexander 1959 a).

Sehr stark abweichend ist die «Promenade» bei den typischen Vertretern der Buthinae (z. B. *B. occitanus,* Fabre 1907/1923, Auber 1963; *Buthotus* und *Leiurus,* Shulov & Amitai 1959) sowie bei den andern Familien (Scorpionidae: z. B. *Opisthophthalmus latimanus,*

ALEXANDER 1957), bei welcher als Hauptzweck der Promenade das Aufsuchen eines geeigneten Untergrundes gilt.

4.1.6. Absetzen der Spermatophore, Samenaufnahme und Verhalten nach der Paarung

Während des nun folgenden eigentlichen Paarungsaktes hält das Männchen seine Partnerin an beiden Pedipalpen und hat sie so nahe an sich gezogen, daß sich die Cheliceren berühren. Sein Postabdomen, das bisher leicht erhoben und nach vorne gekrümmt war, wird langsam in die Höhe gestreckt und in einer rascheren Bewegung nach hinten abgerollt. Gleichzeitig mit dieser Schwanzbewegung (die in einzelnen Fällen wenig ausgeprägt war oder gänzlich fehlte), erscheint in der Genitalöffnung die unterste Partie der Spermatophore. Sie ist von gelblichbräunlicher Farbe; ihr Unterende umgibt ein Tropfen eines durchsichtigen und glänzenden Kleb-Sekretes. Das Männchen zittert nun ein wenig mit den Pedipalpen, und nach einigen Sekunden tritt die Spermatophore, schräg nach vorne gerichtet, plötzlich um ein weiteres Stück heraus. Sie haftet sogleich dem Boden an. Jetzt richtet sich das Männchen etwas stärker auf; hierbei wird deutlich sichtbar, daß sich die Spermatophore mit ihrem hinteren, durchsichtigen Teil noch immer im Körperinnern befindet. Die Kämme werden nunmehr völlig ruhig gehalten. 2 bis 3 Sekunden lang zittert das Männchen sehr heftig mit den Pedipalpen, bewegt manchmal zudem die Scheren auf und ab und macht dann vorsichtig einige Schritte rückwärts, wobei es das Weibchen, dicht aufgeschlossen, mit sich zieht. Sobald die geöffneten Genitaloperkel des Weibchens das Flagellum der Spermatophore berühren, senkt es seinen Körper, wodurch die Spermatophore etwas niedergedrückt wird. Gleichzeitig zieht es seine Scheren heftig zurück, worauf das Männchen losläßt. Zweimal konnte ich genau erkennen, daß in diesem Augenblick, wohl durch den Druck des weiblichen Körpers auf die Spermatophore, das Flagellum noch ganz aus der männlichen Genitalöffnung herausgezogen wurde. In einem Fall war das elastische Flagellum mit dem männlichen Geschlechtsapparat noch verbunden, nachdem das Weibchen bereits weggegangen war. Bei den übrigen Paarungen konnte ich dieses Detail nicht jedesmal deutlich sehen, doch schien das Flagellum zumindest in zwei Fällen im Moment der Samenaufnahme durch das Weibchen bereits vollständig vom Männchen getrennt zu sein.

Der gesamte Akt der Samenübertragung ist von außerordentlich kurzer Dauer. Vom Erscheinen des vordersten Teils der Spermatophore bis zum Rückwärtsschreiten des Männchens vergehen ungefähr 10 Sekunden. Das Weibchen befindet sich höchstens etwa 5 Sekunden über der Spermatophore; die Samenaufnahme muß im selben Augenblick, in dem es sich auf die Spermatophore niedersenkt, bereits erfolgen. Leider

ist dieses Detail weder bei lateraler noch bei ventraler Beobachtung genau zu erkennen, da das Weibchen dabei seine Kämme zu beiden Seiten der Spermatophore nach unten hält. Diese Organe sind wohl bei der Orientierung über der Spermatophore mit behilflich.

Sofort, nachdem es sich vom Männchen befreit hat, entfernt sich das Weibchen mit raschen, etwas ruckartigen Schritten, läuft kurze Zeit im Behälter umher und setzt sich danach in einer Ecke nieder. Das Männchen bleibt stets noch einige Zeit (meist etwa 15 bis 30 Sekunden, in zwei der beobachteten Fälle über 1 Minute) an derselben Stelle stehen. Es zittert schwach mit den Pedipalpen, zuweilen sogar mit dem ganzen Körper. Manchmal erfolgen dabei noch 2 bis 3 ruckartige («judder-ing»-) Bewegungen. Erst dann schreitet es sehr langsam weg und läßt sich bald irgendwo nieder. In einem Fall lief das Weibchen im Augenblick, als das Männchen begann, sich zurückzuziehen, sehr nahe an diesem vorbei. Sofort rannte das Männchen mit geöffneten Scheren hinter ihm her und packte es an der Cauda, wurde jedoch heftig abgewiesen. Oft lagen aber die beiden Partner nach der Paarung in nächster Nähe beieinander und zeigten kein gegenseitiges Interesse mehr.

Ein derartiges, unterschiedliches Verhalten von Männchen und Weibchen nach der Samenübertragung wurde bisher erst für wenige Arten beschrieben. Vor allem ALEXANDER (1959 a) befaßte sich eingehend mit dem «post-mating-display» der Männchen bei *Tityus trinitatis* und *Uroplectes triangulifer*. Sie vermutet, daß dieses besondere Verhalten durch den Geschlechtsdimorphismus dieser beiden Arten bedingt sei. Das Weibchen wirkt dort vor allem durch seine unterschiedliche äußere Gestalt oder Färbung auf das Männchen attraktiv. Diese Attraktivität bleibt nach erfolgter Paarung unverändert bestehen; dabei verhält sich nun das Weibchen gegenüber dem Geschlechtspartner abweisend oder sogar aggressiv. Mit dem «post-mating»-Verhalten klingt die Erregung beim Männchen aus; die Bedeutung dieses Gebarens liegt darin, daß das Männchen vom Weibchen abgelenkt wird und daß verhindert wird, daß es mit ihm erneut Kontakt aufnimmt.

Daß ein solches Verhalten auch bei *I. maculatus* beobachtet werden konnte, spricht für diese Hypothese ALEXANDERS's.

Wie ich schon früher mitgeteilt habe (PROBST 1968), ist bei den adulten Weibchen von *I. maculatus* in der Genitalöffnung nur sehr selten ein Spermatocleutrum vorhanden. Dies steht im Gegensatz zu den meisten andern Skorpionenarten (VACHON 1952). Einige Autoren haben vermutet oder nachgewiesen, daß ein solches Gebilde durch Teile der Spermatophore geformt wird, die während der Samenaufnahme in der Genitalöffnung haften bleiben (PAWLOWSKY 1924 a, SHULOV 1956 (58), ANGERMANN 1957). Eine andere Möglichkeit der Erklärung bot BÜCHERL (1956) an. Weil er das Auftreten eines Spermatocleutrums nach erfolgter Geburt ohne erneute Kopulation beobachtete, glaubte

er, es handle sich um (aus einem Reservoir?) zurückgeflossene und eingetrocknete Spermienflüssigkeit.

Für *I. maculatus* mußte ich die Theorie BÜCHERL's schon früher (PROBST 1968) als unwahrscheinlich bezeichnen. Auch die erste Erklärung ist für diesen Skorpion unzutreffend, weil bei keinem Weibchen nach einer erfolgreich verlaufenen Paarung die Bildung eines Spermatocleutrums festzustellen war. Da das Auftreten eines derartigen Gebildes nur ausnahmsweise und ohne Zusammenhang mit einer Kopulation beobachtet wurde, drängt sich die Vermutung auf, daß es sich in jenen Fällen um eine abnorme, krankhafte Erscheinung handelte. GYSIN & LE CORROLLER (1969) haben bei *Androctonus australis* an verschiedenen Organen eine Parasitierung durch Pilze festgestellt und diese genauer untersucht. Es ist nicht auszuschließen, daß bei *I. maculatus* unter Umständen derartige Pilze die Vagina befallen und Wucherungen in der Form eines Spermatocleutrums hervorrufen können.

4.1.7. Spermatophore

Die Spermatophore von *I. maculatus* (vgl. Abb. 2/3) ist samt Flagellum etwa 2.5 bis 3 mm lang. Es ist mir keine andere Skorpionenart bekannt, bei der die Spermatophore (und somit auch die Paraxialorgane, in denen die Spermatophorenhälften gebildet werden) im Verhältnis zur Körpergröße derart geringe Abmessungen hat. Auch in ihrer äußern Form weicht sie von allen bisher bekannten Spermatophoren ab. Wie aufgrund der Darstellung eines Paraxialorgans bei GYSIN & LE CORROLER (1968) zu erwarten war, ist ihr Aufbau außerordentlich einfach, entspricht jedoch prinzipiell demjenigen der bisher untersuchten Buthidae.

Die Standplatte («basal plate» bei ALEXANDER 1959 a, «anchor piece» bei SHULOV & AMITAI 1958) wird von zwei kurzen Flügeln gebildet, an denen sich das aus den ovalen Drüsen stammende Haftsekret befindet. Beim Absetzen der Spermatophore werden diese Flügel auf dem Boden umgebogen.

Der Stamm (oder Stielabschnitt) ist sehr kurz (1 mm gegenüber 4–6 mm bei andern Buthidae) und stellt ein dorso-ventral sehr stark abgeflachtes Rohr dar. Sein Hohlraum enthält Spermatozoiden. In der Aufsicht hat der Stamm die Form eines Rechteckes oder eines Trapezes; bei lateraler Betrachtung ist zu erkennen, daß sich seine engste Stelle zuunterst bei der Standplatte befindet und daß er nach oben bis unterhalb der Kapselregion stetig dicker wird.

Die Kapselregion umschließt die am obern Ende des Stammes liegende Austrittsöffnung für die Spermatozoiden. Sie weist nur 3 Loben auf (im Gegensatz zu deren 8 bei den meisten Buthidae, z. B. SHULOV

1956/58), nämlich 2 basale, an der Außenkante liegende Haken und einen großen medianen, der aus den «lobes internes» (GYSIN & LE CORROLLER 1968) der beiden Spermatophorenhälften verwachsen ist.

Das Flagellum ist vergleichsweise kurz, an seiner Basis ziemlich dick und verengt sich sehr rasch.

Kurz nach dem Absetzen durch das Männchen steht der Stamm der Spermatophore schräg aufrecht (in einem Winkel von ca. 45°) vom Boden ab. Während der Samenaufnahme wird er vom Weibchen regelmäßig niedergedrückt, so daß er am Boden anliegt (vgl. p. 24). Dabei entsteht in der Kapselregion eine Knickung, wodurch das Flagellum seinen ursprünglichen Winkel zum Untergrund beibehält (vgl. Abbildung 2/3).

4. 2. Trächtigkeit

4.2.1. Einleitung

Es ist bekannt, daß es bei den Skorpionen im Prinzip zwei verschiedene Typen der Embryonalentwicklung gibt. Der erste Typ folgt mehr oder weniger der Entwicklung, die für zahlreiche andere Arthropoden bekannt ist; das Ei ist dotterreich. Dies ist vor allem bei den Familien der Buthidae und Chactidae der Fall. Der zweite Typ besitzt ein dotterarmes Ei; der Embryo wird durch Spezialorgane aus Hepatopankreas und Haemolymphe auf besondere Weise ernährt. Dies ist der Fall in der Familie der Scorpionidae. Zwischen diesen beiden Typen könnte die Entwicklungsform der Vejovidae und Bothriuridae eingereiht werden, die äußerlich zum ersten Typ zu gehören scheint, jedoch relativ dotterarme Eier aufweist. *I. maculatus* folgt dem ersten Typ.

Obschon bezüglich der Histogenese relativ viel bekannt ist, ist doch zu bemerken, daß all diese Untersuchungen mit ungenau datiertem Material ausgeführt worden sind. Da die Zucht von Skorpionen im allgemeinen relativ schwierig ist, ist es verständlich, daß die früheren Autoren bei ihren Untersuchungen der Embryonalentwicklung auf Fangmaterial aus dem Wildleben angewiesen waren, wo ein genaues Datieren unmöglich ist.

Ohne die Histogenese zu untersuchen, unternahm ich es, für *I. maculatus,* dessen Zucht in beschränktem Umfang gelungen ist, genaue Daten über die Trächtigkeit zu sammeln und das Alter der verschiedenen Embryonalstadien festzulegen. Im Gegensatz zu andern Arten, wo die Tragzeit stark variieren kann, war *I. maculatus* dazu besonders geeignet, weil sich erwiesen hat, daß bei dieser Art die Dauer der Trächtigkeit sehr konstant ist. Durch Einzelhaltung zahlreicher Weibchen, die zum Teil in Ifakara in Freiheit aufgewachsen waren, zum andern Teil

aus eigener Zucht stammten, durch genaues Verfolgen der Embryonalentwicklung, soweit diese durch das unverletzte Integument der Mutter verfolgbar ist, und schließlich durch ergänzende Sektionen von trächtigen Weibchen kam ich zu den weiter unten folgenden Resultaten.

SMITH (1966) hat für *Urodacus abruptus* (Scorpionidae) festgestellt, daß die Gesamtzahl der Divertikel am «Ovario-uterus» bei allen von ihm sezierten Weibchen auffallend konstant war, und ferner, daß diese Gesamtzahl das Fünffache einer normalen Wurfgröße bildete. Er hat außerdem beobachtet, daß bei der Mehrzahl der untersuchten Weibchen die Divertikel sich in drei verschiedenen Stadien befanden, nämlich (a) im Stadium vor Entwicklungsbeginn («rudimentary»), (b) im Stadium der Entwicklung begriffen («embryonic»), (c) im Stadium nach Abschluß der Entwicklung und nach erfolgter Geburt («post-partum» oder «corpora lutea»).

Um die diesbezüglichen Verhältnisse bei *I. maculatus* zu prüfen, wurde dessen «Ovario-uterus» ebenfalls untersucht.

4.2.2. «Ovario-uterus»

Der «Ovario-uterus» erstreckt sich von der weiblichen Genitalöffnung nach hinten bis ins 6., häufig bis ins 7. Praeabdominalsegment und ist mit dem Hepatopankreas innig verflochten. Er gehört dem 10bogigen Typus (PAWLOSKY 1924 a) an. Er besteht aus drei Längsstämmen, wobei der mittlere Stamm zwischen dem 3. und 4., zuweilen zwischen dem 2. und 4. Querbogen längs gespalten ist. Die Follikel sind makroskopisch ohne weiteres sichtbar und befinden sich auf der Ventralseite der Querbögen und Längsstämme, mit Ausnahme der vordersten Abschnitte der lateralen Längsstämme, die als «receptacula seminis» bezeichnet werden.

Die Eizelle differenziert sich aus der innern Zellenschicht der Querbögen und Längsstämme (weshalb diese Schläuche als «Ovarialröhren» bezeichnet wurden, PAWLOWSKY 1924), und wächst, unter starker Vergrößerung, als Follikel aus der Röhre heraus. Die gesamte Embryonalentwicklung läuft in der Folge an Ort und Stelle, innerhalb der Follikel ab, wobei durch die spätere, enorme Größenzunahme der Embryonen die Wände der Röhren außerordentlich gedehnt werden. Ich bin der Meinung, daß es richtiger ist, das Organ statt als Uterus nach dem Vorschlag BÜCHERL's (1964 a) als «Ovario-uterus» zu bezeichnen.

4.2.3. Anzahl der Nachkommen

Wie ich schon früher mitgeteilt habe (PROBST 1968), genügt bei *I. maculatus* eine einzige Begattung für mehrere Würfe eines selben Weibchens.

Wie beim Scorpioniden *Urodacus abruptus* (SMITH 1966) läßt sich mit einfacher Lupenvergrößerung auch beim Ovario-uterus von *I. maculatus* feststellen, daß je nach Alter des Weibchens sich ein Teil der Follikel *vor* der Entwicklung, ein zweiter Teil *in* der Entwicklung und ein dritter Teil *nach* der Entwicklung befindet.

Diejenigen Follikel, die vor der Entwicklung stehen, sind bei einem Durchmesser von ca. 0,25 mm von kugeliger Gestalt und ausgefüllt mit undurchsichtigem, weißlichem Material. Sie sitzen dem Ovario-uterus mit einem schlanken, durchsichtigen Stiel auf.

Die in Entwicklung stehenden Follikel sind in der Regel schon eine Woche nach einer vorangegangenen Geburt bzw. nach einer Begattung größer als die übrigen. Mit Sicherheit unterscheidbar sind sie etwa nach 14 Tagen, indem sie zu diesem Zeitpunkt bereits 1 mm Durchmesser aufweisen. In der Folge wachsen sie sehr rasch.

Diejenigen Follikel, deren Entwicklung abgeschlossen ist, d. h. deren Embryonen voll ausgereift und geboren worden sind, lassen sich sehr leicht identifizieren. Ihre Gestalt ist unregelmäßig rundlich und meist etwas zusammengedrückt. Sie sind mit Ausnahme eines kleinen, intensiv gelben Körpers in ihrem Zentrum leer und daher durchsichtig. Ihr Stiel ist sehr breit.

Neben diesen drei Haupttypen von Follikeln ist manchmal noch ein vierter Typ vorhanden. In seiner Form gleicht er dem dritten Typus, ist jedoch größer und von dem gelben Material ganz ausgefüllt. Es handelt sich hierbei um während der Entwicklung abgestorbene Embryonen, die teilweise resorbiert werden.

Die Tatsache, daß die verschiedenen Typen von Follikeln wie bei *Urodacus abruptus* voneinander differenziert werden können, ist um so bemerkenswerter, als es sich bei *I. maculatus* um einen Skorpion mit dotterreichen Eiern handelt, dessen Embryonalentwicklung dem allgemeinen Typus folgt. Sein Ovario-uterus weist daher, im Gegensatz zu *Urodacus,* anstelle der charakteristischen seitlichen Divertikel nur die relativ kleinen Follikel auf. Einige weitere Untersuchungen von Ovario-uteri anderer Buthidae, die vergleichsweise vorgenommen wurden, scheinen darauf hinzuweisen, daß den bei *Isometrus* vorliegenden Verhältnissen allgemeine Gültigkeit zukommen dürfte.

Außerdem ist bei *I. maculatus* festzustellen, daß die Anzahl der in Entwicklung begriffenen Follikel nur wenig größer ist als diejenige der normalen Wurfgröße, und daß die Gesamtzahl der Follikel ziemlich genau das Fünffache der Zahl der sich entwickelnden Embryonen ausmacht.

Die Zahl der lebensfähigen Jungen pro Wurf beträgt im Durchschnitt 17 (PROBST 1967). Die Zahl der sich jeweils in Entwicklung befindenden Follikel liegt zwischen 15 und 25, bei einem Durchschnitt von 20,6. Der Unterschied zwischen der Zahl der sich entwickelnden

und der lebensfähigen Nachkommen pro Wurf erklärt sich dadurch, daß schon im Ovario-uterus einige Follikel in ihrer Entwicklung stehenbleiben, und außerdem dadurch, daß (zumindest unter Gefangenschaftsverhältnissen) auf jede Geburt 1 bis 2 Totgeburten entfallen (vgl. p. 38).

In Entsprechung mit meiner früheren Publikation (PROBST 1968) hat sich also bestätigt, daß die normale Anzahl Würfe für *I. maculatus* 5 beträgt. Die Gesamtzahl der Follikel lag bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Weibchen zwischen 95 und 105, wobei 80 das absolute Minimum und 125 das absolute Maximum darstellte, das je gefunden wurde. Die Zahl von je rund 100 Follikeln entspricht genau der Zahl von 5 Trächtigkeiten mit durchschnittlich je 20 Follikeln.

Bei einer überdurchschnittlichen Anzahl von mehr als 120 Follikeln wäre es denkbar, daß das betreffende Weibchen 6mal in den Zustand der Trächtigkeit gerät. Dem steht gegenüber, daß ich in Gefangenschaft wohl 5, niemals aber 6 Trächtigkeiten feststellen konnte. Hingegen kommen ausnahmsweise Würfe bis zu 24 Jungen vor. Bei der Annahme, daß auch in einem solchen Fall 1 bis 2 Embryonen in der Entwicklung abgestorben sind, kommt man auf eine Gesamtzahl von gegen 130. Daher vermute ich, daß bei außergewöhnlich hohen Gesamtzahlen von Follikeln eher die Anzahl von Jungen pro Wurf und nicht die Anzahl Würfe erhöht wird. Die Frage bleibt offen, ob für die Verhältnisse unter natürlichen Bedingungen oder nach wiederholter Begattung (vgl. p. 16) diese Überlegungen ebenfalls gelten.

4.2.4. Stadien der Trächtigkeit bzw. Embryonalentwicklung

Ohne dieses zu verletzen, kann auch am lebenden Weibchen festgestellt werden, ob es sich um ein trächtiges Tier handelt und, falls dies zutrifft, in welchem Stadium der Entwicklung sich die Embryonen befinden. Diese sind nämlich durch die Bauchschilder des Praeabdomens ohne weiteres sichtbar. Aufgrund täglicher Beobachtung zahlreicher Weibchen konnte die folgende Entwicklungsreihe aufgestellt werden:

15–20 Tage nach Begattung: die Embryonen erscheinen als weißliche Kugeln von ca. 1 mm Durchmesser. Meist sind nur wenige Embryonen deutlich zu sehen, da sie zum Teil noch vollständig im Hepatopankreas eingebettet sind.

20–30 Tage: die Kugeln messen 2–3 mm im Durchmesser. Nun sind die meisten gut erkennbar.

30–40 Tage: die Embryonen haben eine ovale Form und füllen die Ventralseite des mütterlichen Praeabdomens fast lückenlos aus. Die Embryonen wachsen teilweise aneinander vorbei und kom-

men v.a. an den lateralen Längsstämmen des Ovario-uterus, d. h. in den beiden seitlichen Reihen schräg hintereinander, zu liegen. Nach Sektion lassen sich bereits Segmentierung und Extremitätenanlagen schwach erkennen.

40–50 Tage: die Extremitäten entwickeln sich zu ihrer vollen Größe. Bei Lupenvergrößerung kann auch durch das unverletzte Integument der Mutter die Segmentierung der Embryonen festgestellt werden. In dieser Phase beginnen sich die Giftdrüsen zu entwickeln (vgl. p. 68).

50–60 Tage: die Mittelaugen werden pigmentiert und sind bei Lupenvergrößerung bereits als dunkle Flecken sichtbar. Die Größe der Embryonen nimmt von jetzt an nicht mehr weiter zu.

60–65 Tage: die Seitenaugen werden ebenfalls pigmentiert. Die Mittelaugen sind so dunkel geworden, daß sie von bloßem Auge zu sehen sind.

Allerdings drehen sich in der zweiten Hälfte der Embryonalentwicklung die Embryonen zeitweise um ihre Längsachse; sie liegen infolgedessen mit der Dorsalseite zum Teil nach oben, zum Teil nach unten im Muttertier. Um über Vorhandensein oder Nichtvorhandensein der Augenpigmentierung entscheiden zu können, müssen deshalb stets mehrere Embryonen in Betracht gezogen werden.

Auf der ganzen Körperoberfläche der Embryonen beginnt sich eine gelbliche Pigmentierung abzuzeichnen.

65–70 Tage: Tergite und Postabdominalsegmente werden dunkelbraun pigmentiert.

ab ca. 70 Tagen: die Embryonen sind in schlüpfbereitem Zustand.

4.2.5. Tragzeit

Wie 1968 bereits mitgeteilt wurde, variiert unter den gewählten Bedingungen (vgl. p. 3) die Tragdauer von *I. maculatus* zwischen 69 und 84 Tagen. Auch die seit 1968 erhaltenen Resultate fügen sich in diese Extremwerte ein. Für insgesamt 40 Trächtigkeiten liegt der Mittelwert bei 76,1 Tagen. Diese Angaben gelten auch für 4 Weibchen, die in meiner Zucht groß geworden sind und die nach der Adulthäutung ein einziges Mal begattet worden sind. Von 4 Weibchen, die mindestens 2mal in ihrem Leben begattet wurden, sind 2 nach der zweiten Begattung nochmals zur Fortpflanzung gelangt. Auch bei diesen lag die Tragdauer innerhalb der oben angegebenen Werte.

In meiner Arbeit von 1968 verglich ich bereits meine Resultate mit denen anderer Autoren (Baerg 1961, Varela 1961, Thornton 1956, Angermann 1957, Shulov & Amitai 1960). Seither sind mir noch wei-

tere Arbeiten zugänglich geworden, worunter vor allem diejenigen AUBER's (1963) und MATTHIESEN's (1960) wegen exakter Angaben über die Tragdauer von Skorpionen zu erwähnen sind.

Auf die (im Vergleich zu andern Buthinae) auffallend kurze Tragzeit bei *I. maculatus* wird im Kap. 6 eingegangen (vgl. p. 76).

4.3. Geburt und Brutpflege

4.3.1. Einleitung

Die Geburt von jungen Skorpionen wurde seit dem Altertum (Aristoteles) immer wieder von Naturforschern beobachtet und auch beschrieben. Stets handelte es sich dabei aber lediglich um Zufallsbeobachtungen an einzelnen Weibchen, die in trächtigem Zustand in Gefangenschaft gerieten, wobei der Geburtsvorgang nie in seinem vollständigen Ablauf erfaßt wurde (MACCARY 1810, LUCAS 1890, MINGAUD 1905 und 1906, FABRE 1907/1923, SMITH 1927, SCHULTZE 1927, SERFATY & VACHON 1950, CLOUDSLEY-THOMPSON 1951).

Erst in neuerer Zeit ist der Geburtsvorgang bei verschiedenen Skorpionenarten systematisch untersucht worden (ANGERMANN 1957, SHULOV, ROSIN & AMITAI 1960, SHULOV & AMITAI 1960, VARELA 1961, AUBER 1963, WILLIAMS 1969). Ich selbst habe erste Resultate meiner eigenen Untersuchungen in einer Vorpublikation festgehalten (PROBST 1967). Diverse neuere, biologische Arbeiten enthalten einzelne ergänzende Daten über die Geburt: ABUSHAMA (1968), BAERG (1954 und 1961), THORNTON (1956), ALEXANDER (1959 b), MATTHIESEN (1960 und 1968 a), STAHNKE (1966), G. T. SMITH (1966).

Einen Überblick über das bisherige Wissen geben mehrere, teilweise allerdings mangelhafte Berichte: PETRUNKEVITCH (1964), BÜCHERL (1964 a und 1968), CLOUDSLEY-THOMPSON (1965), WRIGHT (1965), PARRISH (1966), ZAHL (1968).

Trotz dieser Fülle von Publikationen ist das Problem der Skorpionengeburt und der Brutpflege noch keineswegs vollständig gelöst. Obwohl schon Aristoteles beobachtet hatte, daß die Skorpione Eier legen, hat sich (seit Elien, zitiert durch VACHON 1952) später während langer Zeit die vermeintliche Viviparität dieser Tiere hartnäckig in der verschiedensten Literatur behauptet. FABRE (1907) sowie MINGAUD (1905 und 1906) haben für *Buthus occitanus* bzw. *Euscorpius flavicaudis* wiederum deutlich dargelegt, daß die neugeborenen Skorpione in einer dünnen Eihaut eingeschlossen sind. Dies hat auch SMITH (1927) für *Centrurus vittatus* bestätigt, während SCHULTZE (1927) bei *Heterometrus longimanus* diesen Punkt nicht genau abklären konnte. In jüngerer Zeit wurden nebeneinander die Ausdrücke ovipar und ovovivipar verwendet.

SHULOV et al. (1960) haben als erste in vergleichenden Beobachtungen gezeigt, daß der Zustand der Jungen bei der Geburt familien- oder artspezifische Unterschiede aufweist. Sie haben an Vertretern der Familien Diplocentridae und Scorpionidae beim Neugeborenen das Fehlen von Embryonalhüllen festgestellt und für diese Fälle den Begriff der Viviparität wieder aufgegriffen. Auch KAESTNER (1969) verwendet diese Bezeichnung wieder.

Für die Scorpionidae war dies zu erwarten, weiß man doch aufgrund zahlreicher embryologischer Untersuchungen (LAURIE 1891 und 1896, POLJANSKY 1903, PAWLOWSKY 1924b und 1925, PFLUGFELDER 1930, MATHEW 1948, VACHON 1950) seit langem, daß dort keine amniotischen Hüllen gebildet werden und die ursprüngliche Eimembran wohl resorbiert wird. ALEXANDER (1959b) hat schon vor der Veröffentlichung von SHULOV et al. (1960) für die südafrikanischen Skorpione auf diese Tatsache hingewiesen.

SHULOV et al. haben ferner bei drei verschiedenen Vertretern der Fam. Buthidae aufgezeigt, daß die Neugeborenen ihre erste Häutung bereits unmittelbar nach dem Schlüpfen absolvieren, während bei allen übrigen bisher untersuchten Arten das erste Stadium stets mehrere Tage dauert.

Auch der Prozeß des Gebärens an sich zeigt bei verschiedenen Arten gewisse Unterschiede (WILLIAMS 1969). Es ist daher von großem Interesse, den Geburtsvorgang bei möglichst vielen Arten aller 6 Familien zu analysieren, um alle Variationen und möglicherweise dazwischenliegende Übergänge erfassen zu können. Erst dann wird es möglich sein, die Zusammenhänge von Geburtsvorgang einerseits und von systematischen, oekologischen oder entwicklungsphysiologischen Faktoren andererseits zu überblicken.

In diesem Sinne sollen die vorliegenden Untersuchungen einen Beitrag darstellen. Der Geburtsvorgang bei *I. maculatus* ist, abgesehen von meiner eigenen Vorpublikation (PROBST 1967) bisher noch nie beschrieben worden.

4.3.2. Versuchsanordnung

Alle Beobachtungen wurden, zuerst in Ifakara, später in Basel, unter Laborbedingungen angestellt. Feldbeobachtungen liegen keine vor.

Alle trächtigen Weibchen wurden einzeln gehalten und täglich kontrolliert. An den letzten Tagen vor dem vorausberechneten Geburtstermin (s. u.) wurden die Tiere tags und nachts jede Stunde, zum Teil auch ununterbrochen kontrolliert. Auf diese Weise gelang es, 19mal eine Geburt in ihrem gesamten Ablauf zu verfolgen. Von über 20 weiteren Geburten konnten Teilphasen beobachtet und ebenfalls verwertet werden.

Die gebärenden Weibchen wurden zum Teil in eine Kiste mit Glas-

boden gesetzt und von unten beobachtet, teils in mehr oder weniger biologisch eingerichteten Gefäßen belassen.

Während der Nacht beobachtete ich bei gedämpftem weißem oder bei rotem Licht. Beim Fotographieren (mit fest eingerichteter Kamera) wurde ein Elektronenblitzgerät verwendet. Die damit unvermeidliche kurze Störung der Tiere schien (im Gegensatz zur Paarung) auf den Ablauf der Geburt keinen Einfluß zu haben, jedoch zuweilen auf das Verhalten der Neugeborenen (vgl. PROBST 1967).

4.3.3. Das trächtige Weibchen vor der Geburt

Schon einige Zeit vor der Geburt sind die heranwachsenden, in drei Längsreihen angeordneten Embryonen deutlich durch die Sternite des Praeabdomens hindurch sichtbar (vgl. p. 30). Rund 8 bis 9 Tage vor dem Geburtstermin setzt bei ihnen die Pigmentierung von Rücken und Extremitäten ein; aufgrund dieser Tatsache läßt sich der zu erwartende Zeitpunkt relativ sicher auf 1 bis 2 Tage genau vorausbestimmen.

Vor der Geburt ändert sich das sonst gewohnte «geophobe» Verhalten (vgl. p. 6) vollständig. Schon 1 oder 2 Tage vor dem Termin sucht sich das Weibchen einen geeigneten Unterschlupf, in dem es mit dem Rükken nach oben, auf dem Boden stehen kann, wobei aber über dem Rücken noch ein gewisser freier Raum vorhanden sein muß. Hat es eine passende Stelle gefunden, läßt es sich dort nieder und bleibt bis zur Geburt nahezu unbeweglich. Es nimmt keine Nahrung mehr auf, nachdem es während der vorangegangenen Tage auffallend mehr gefressen hat als sonst.

Das Versteck muß nicht unbedingt isoliert sein; es wird auch gegenüber Artgenossen nicht verteidigt. In einem natürlichen Biotop wird ihm aber ein solcher Platz kaum strittig gemacht (außer vielleicht von einem andern, ablagebereiten Weibchen), da die nicht gebärenden Tiere andersgestaltete Orte bevorzugen.

Unter unnatürlichen Verhältnissen in Gefangenschaft, wenn keine optimale Stelle gefunden wird, kann die Geburt, ohne vorherige Absonderung, mitten unter andern Skorpionen stattfinden. Zweimal konnte ich beobachten, daß sich das Weibchen dazu nicht einmal auf den Boden begeben hat. Ein sicherer Ablauf der Geburt ist dabei jedoch nicht gewährleistet (vgl. p. 38, Abschn. 4.3.7.).

Von manchen Skorpionen (meist sog. «burrowers», vgl. ALEXANDER 1959 b, oder «ground scorpions», STAHNKE 1966) wird berichtet, daß die Weibchen vor der Geburt im Untergrund scharren oder sogar graben (ANGERMANN 1957, SHULOV et al. 1960, SHULOV & AMITAI 1960, AUBER 1963, WILLIAMS 1969). Es wird angenommen, daß sie in der natürlichen Umgebung ihre Höhle vergrößern. Nicht so *I. maculatus,* der nach der Definition von STAHNKE (1966) zu den «bark scorpions»

gezählt werden muß. Ich habe niemals ein Weibchen vor der Geburt noch sonst ein Individuum graben oder eine Spalte vergrößern sehen.

4.3.4. Geburtshaltung

Häufig nimmt das Weibchen kurz vor dem Beginn der Geburt eine auffallende Haltung ein. Die Pedipalpen werden, seitlich etwas zurückgezogen, dicht an den Körper angezogen. Die geschlossenen Scheren werden links und rechts neben dem Prosoma mit ihrer ganzen Länge auf den Boden gelegt, wobei der Vorderarm vertikal zu stehen kommt. Indem sich das Tier auf den Palpen aufstützt, hebt es den vordern Teil seines Körpers einige Millimeter vom Untergrund ab, während das Hinterende des Praeabdomens aufliegt. Manchmal werden die Beine sehr nahe an den Körper gestellt und mit ihrem distalen Ende nach innen gerichtet, wobei aber niemals ein eigentlicher «Fangkorb» (ANGERMANN 1957, WILLIAMS 1969) gebildet wird. Das Postabdomen, das in der Ruhestellung waagrecht eingerollt ans Praeabdomen angelehnt wird, ist erhoben und wird in einem leichten Bogen nach vorne gehalten.

Die beschriebene Haltung, mit Ausnahme derjenigen des Postabdomens, ist jedoch nicht obligatorisch; sie kann auch völlig fehlen. Meist behalten die Weibchen diese Stellung nur solange bei, bis die Geburt in Gang gekommen ist, nehmen sie aber zeitweise in deren späteren Verlauf wieder ein. Nur ein einziges der zahlreichen beobachteten Tiere blieb während des ganzen Geburtsvorganges ununterbrochen in dieser Stellung.

Die Weibchen sind während der Geburt aufgeregt und sehr leicht reizbar. Gegen jede Störung durch Artgenossen, andere Arthropoden oder experimentelle Eingriffe reagieren sie mit starken, gezielten Stößen von Postabdomen und Pedipalpen. Die Kämme werden während des Gebärens ruhig gehalten; es scheint ihnen in diesem Zusammenhang keine besondere Funktion zuzukommen.

4.3.5. Ausstoßen der Jungen

Wenn der erste Embryo in der Region der Geburtsöffnung liegt, schwillt diese an, die Operkel werden nach vorne geklappt, und hinter der freiliegenden, gedehnten Öffnung wird bereits der Körper des Jungen sichtbar. Beinahe gleichzeitig wird dieses in einem ersten Stoß teilweise herausgeschoben. Zumeist benötigt es 2 bis 3 Stöße, bis ein Junges vollständig ausgetreten ist.

Ein Spermatocleutrum fehlt meistens (vgl. p. 25). Ist jedoch ausnahmsweise eines vorhanden, wird es durch den ersten Embryo herausgeschoben.

In der Regel werden 2 oder 3 Junge nacheinander innert weniger (höchstens 15) Minuten geboren. Danach tritt, bis zur nächsten Serie, eine Pause von 15 bis 30 Minuten ein. Während dieser Zeit werden wohl durch Kontraktionen des Ovario-uterus die weiter hinten liegenden Embryonen nach vorne geschoben. Bei ventraler Beobachtung kann man deren Bewegungen im Mutterleib feststellen. Bei einer auf diese Weise verfolgten Geburt war zu erkennen, daß zuerst alle Embryonen des einen lateralen (in jenem Fall des linken) Längsstammes des Ovario-uterus ausgestoßen wurden, danach diejenigen des medianen Stammes und zuletzt die auf der andern Körperseite liegenden. Die meisten Jungen erscheinen mit ihrem Vorderteil voran. Sektionen zeigen, daß 70 bis 80 % der Embryonen mit ihrem vordern Pol gegen den Ovidukt orientiert sind. Sie fallen direkt auf den Boden oder auf die schon unter ihnen liegenden Geschwister.

4.3.6. Zustand und Verhalten der Neugeborenen

Auf die erstaunliche Tatsache, daß *I. maculatus* bei seiner Geburt bereits stark pigmentiert ist, wird an anderer Stelle eingegangen (p. 76; vgl. auch PROBST 1967).

Meistens sind die Neugeborenen nach dem Ausstoßen noch vollständig von den dünnen, farblosen Embryonal- oder Eihüllen (häufig als «Chorion» bezeichnet) umgeben, die aber nicht selten an einer Stelle bereits geplatzt sind. Ihr Postabdomen ist auf der Ventralseite nach vorne umgeschlagen und wie alle Extremitäten dicht an den Körper angeschlossen. Diese Eihüllen sind offensichtlich stark gedehnt. Es genügen einige Bewegungen mit Pedipalpen und Postabdomen, um sie zu sprengen. Auch schwaches Anritzen mit einer Skalpellklinge führt zu diesem Erfolg.

Die Befreiung aus dem «Ei» erfolgt normalerweise sehr rasch und ohne Hilfe der Mutter (Ausnahme siehe Absch. 4.3.7.). Durch heftiges Abspreizen von Pedipalpen und Cauda sowie durch «Strampeln» mit den Beinen wird die Haut meistens an zwei Stellen (über dem Prosoma und rings um die Körpermitte) aufgeschlitzt. Sie zieht sich sogleich zusammen und wird dadurch zurückgestülpt. Mit ihrer feuchten Oberfläche bleibt sie am Boden, an den Beinen der Mutter oder an Geschwistern haften. Dadurch entsteht genügend Widerstand, daß der kleine Skorpion, sobald er mit den Füßen festen Halt gefunden hat, seinen Körper aus der zerstörten Haut herausziehen kann. Fast immer bleibt jedoch ein Rest der geschrumpften, klebrigen Hülle am Ende des Postabdomens hängen, der manchmal bis zur 1. Häutung mitgetragen wird. Häufig bietet sich der seltsame Anblick, daß mehrere Junge mit ihrer Schwanzspitze am selben Klümpchen von Eihäuten «gefesselt» sind und sie sternförmig, jedes in eine andere Richtung, auseinander-

zustreben versuchen. Dies gelingt einem nach dem andern, wobei das letzte die Häute aller übrigen «übernehmen» muß.

Mit fortschreitender Austrocknung schrumpfen die leeren Hüllen zusehends, und nach Abschluß des Geburtsvorganges ist es meistens schwierig, sie überhaupt noch zu finden. Nur in Ausnahmefällen werden sie vom Weibchen verzehrt, etwa, wenn zufällig ein größerer, noch feuchter Klumpen vor seinen Mund zu liegen kommt.

Bei jedem Wurf werden aber auch etliche Junge nackt geboren, zumeist in der zweiten Hälfte des Geburtsablaufs. Sektionen und histologische Schnitte zeigen, daß jeweils sämtliche Embryonen amniotische Hüllen gebildet haben. Offensichtlich kann während des Vorwärtsschiebens innerhalb des Geburtsweges der durch die Kontraktionen des Ovario-uterus ausgeübte Druck bereits zum Zerreißen und Abstreifen der Hüllen führen. Da solche nacktgeborenen Jungen in vermehrtem Maße bei Weibchen auftraten, deren Tragdauer an der obern Grenze lag, wo relativ weiter entwickelte Embryonen angenommen werden müssen, wird vermutet, daß auch Eigenbewegungen der Jungen eine Rolle spielen.

Diese ohne Hüllen geborenen Tiere bewegen oft schon ihre Pedipalpen, bevor sie die Geburtsöffnung vollständig verlassen haben. Häufig treten sie in einem ersten Stoß nur mit dem Praeabdomen heraus, wobei seltsamerweise das Postabdomen, das sonst auf der Ventralseite nach vorne gebogen ist, bereits nach hinten schaut und noch im Innern bleibt. Es wird sodann selbständig nachgezogen. Manchmal haftet ihm noch ein Rest des Chorions an.

Alle Jungen klettern sofort nach der Geburt und allenfalls nach ihrer Befreiung aus der Eihaut, auf den Rücken der Mutter, häufig schon bevor eine nächste Serie von Geschwistern geboren wird. Sie benützen dabei den Weg über die Beine und Pedipalpen oder auch über die Mundregion des Weibchens. Dieses ist ihnen dabei in keiner Weise behilflich, es verhält sich vollkommen ruhig. Ist der Aufstieg gelungen, bewegen sich die kleinen Skorpione meistens noch einige Zeit auf dem Rücken hin und her, bis sie eine «passende» Stelle gefunden haben. Sie verankern sich dort mit allen acht rechtwinklig vom Körper abgespreizten und vollkommen gestreckten Beinen. Neuankömmlinge müssen die vorhandenen Lücken auffüllen.

Es sei hier noch speziell darauf hingewiesen, daß unmittelbar nach der Geburt keine eigentliche Exuviation stattfindet (vgl. p. 33).

4.3.7. Komplikationen und Abweichungen

Manchmal finden einzelne Junge den Weg auf den Rücken nicht sofort und krabbeln zuerst unter oder neben der Mutter am Boden umher.

Diese reagiert darauf mit stärkerer Unruhe. Jedem Jungen, das sich zu weit von ihr entfernt, schneidet sie mit vorgehaltenen Pedipalpen den Weg ab. Sie tritt heftig mit ihren Beinen an Ort, und schließlich packt sie einzelne der Neugeborenen mit den Scheren, läßt sie jedoch bald wieder los. Diejenigen Jungen, die auch nach einer solchen Behandlung nicht auf den Rücken klettern, werden gefressen.

In seltenen Fällen wird ein voll entwickeltes Junges unbeweglich oder tot geboren und bleibt in der Eihülle eingeschlossen. Die Mutter packt solche Eier, führt sie zum Mund und bearbeitet sie mit den Cheliceren. Schlüpft das Junge danach immer noch nicht, wird das Ei gefressen.

Bei mehreren Geburten ist es hingegen auch vorgekommen, daß das Weibchen das erste Junge, das in die Nähe seiner Scheren kam, packte und verzehrte. Zweimal fraßen Weibchen während der Nacht nach der Geburt ihre sämtlichen Jungen ohne ersichtlichen Grund auf.

Mit jedem Wurf werden ein oder zwei während der Entwicklung stehengebliebene abgestorbene Eier abgelegt. Dies sind gelbe, kugelige Gebilde von 2 bis 3 mm Durchmesser. Sie kleben sofort am Untergrund fest und werden meist unbeachtet liegengelassen, ausnahmsweise auch von der Mutter gefressen. In vermehrtem Maße treten solche Eier beim 4. und 5. Wurf eines Weibchens auf.

Befindet sich ein gebärendes Weibchen in der ungünstigen, hängenden Lage (vgl. p. 34), werden die ausgestoßenen Eier zwischen Bauch und Decke des Unterschlupfes festgehalten. Die geschlüpften Jungen halten sich in der Regel sofort an der Mutter fest und finden den Weg auf den Rücken meist relativ leicht. Die Gefahr, daß sie hinunterfallen und somit verloren sind, ist hingegen trotzdem groß. Bei einer derartigen Geburt, die ich beobachten konnte, haben 8 von 14 Neugeborenen den Rücken nicht erreicht.

4.3.8. Dauer des Geburtsvorganges, Anzahl der Jungen

Der gesamte Geburtsvorgang läuft in einem Stück ab und erstreckt sich über 2 bis 3 Stunden, nur selten über mehr als 4 Stunden. Größere Unterbrüche als die normalen, bis zu 30 Minuten dauernden Pausen, treten nur auf, wenn das Weibchen gestört wird. Während der ganzen Dauer bleibt die Mutter nahezu unbeweglich an derselben Stelle stehen.

Im Durchschnitt legen die Weibchen 18 bis 19 vollständig entwickelte Embryonen ab; davon fressen sie oft einen oder zwei, so daß am häufigsten Familien mit rund 17 Jungen angetroffen werden. Als Maximum habe ich einen Wurf mit 24 gezählt. Würfe von weniger als 15 Jungen deuten darauf hin, daß die Mutter eine größere Anzahl davon verzehrt hat.

4.3.9. Tages- und jahreszeitliche Faktoren

Obschon *I. maculatus,* wie wohl alle Skorpione, seine ganze Aktivität (Beutefang, Wasseraufnahme, Paarung etc.) auf die Nachtstunden beschränkt hat, gilt dies für die Geburt (wie auch für Häutungen) nicht unbedingt. Es ist wohl eine Bevorzugung der Nachtstunden festzustellen (die meisten Weibchen gebären zwischen Mitternacht und Tagesanbruch), doch wurde eine größere Anzahl von Geburten tagsüber beobachtet.

In Ifakara werden während des ganzen Jahres trächtige Weibchen gefunden, die in Gefangenschaft auch zu jeder Jahreszeit gebären. Feldbeobachtungen konnte ich nur während der Monate Juli bis Oktober (1966) machen; in dieser Zeit traf ich immer wieder Mütter mit Jungen an.

Die klimatischen Verhältnisse in jenem Gebiet liegen so (vgl. p. 49), daß ich annehmen muß, daß dort für *I. maculatus* keine streng abgegrenzte Fortpflanzungsperiode besteht wie dies bei andern Skorpionen (z. B. *Buthus occitanus,* AUBER 1963) der Fall ist.

4.3.10. Brutpflege

Die Tatsache, daß die neugeborenen Skorpione auf dem Rücken des Weibchens sitzen, ist schon seit dem Altertum bekannt. Diese besondere Situation ist auch bei andern Arachniden festzustellen: Spinnen (Fam. Lycosidae), Uropygi, Amblypygi. Es stellt sich die Frage, ob bei diesem innigen Kontakt zwischen der Mutter und ihren Jungen spezifisch brutpflegerische Leistungen vom Muttertier erbracht werden.

Bereits bezüglich der Aktivität der Mutter während des Geburtsaktes besteht unter den verschiedenen Autoren eine Kontroverse. Nach FABRE (1907) hilft das Weibchen von *Buthus occitanus* die Geburtsmembran der Jungen aufzubrechen. Diese Rolle des Weibchens wird auch von WATERMAN (1950) für *Tityus trinitatis* bestätigt, während alle übrigen in diesem Kapitel zitierten Autoren keine derartige Hilfe des Weibchens beobachtet haben. Wie weiter vorne ausgeführt, wird bei *I. maculatus* eine solche Hilfe ebenfalls nicht erbracht. Es wurde lediglich beobachtet, daß das Weibchen totgeborene oder noch unbewegliche Junge ergreift und mit den Cheliceren bearbeitet. Dies muß jedoch als Ausnahmesituation betrachtet werden.

Die Weibchen mancher Skorpionenarten formen mit ihren vordern Beinpaaren während des Geburtsaktes einen Korb, in dem die Neugeborenen aufgefangen werden; sie berühren somit nie den Boden, sondern stehen stets in direktem Kontakt mit der Mutter (SHULOV et al. 1960: *Nebo hierichonticus*; ANGERMANN 1957: *Euscorpius italicus*; WILLIAMS 1969: versch. Arten). WILLIAMS legte diese Beobachtung

dahingehend aus, daß die Neugeborenen dieser Arten noch relativ wenig weit entwickelt sind und daß sie, bei direktem Ablegen auf den Boden, den Rücken der Mutter nicht sicher erreichen würden. Bei *I. maculatus* wird kein derartiger Korb gebildet, obschon rudimentäre Anzeichen einer solchen Beinstellung beobachtet werden können. Die Jungen sind in ihrer Entwicklung so weit fortgeschritten, daß sie auch vom Boden aus den Rücken der Mutter selbständig erreichen können.

SCHULTZE (1927) beobachtete bei *Heterometrus longimanus,* daß das Weibchen die Jungen an seinen Mahlzeiten teilnehmen läßt. An andern Arten konnten keine entsprechnden Beobachtungen gemacht werden. Bei *I. maculatus* sah ich mehrmals, daß ein Muttertier Futtertiere (v.a. Fliegen) fing, tötete und danach liegen ließ. Öfters wurden auch halbgefressene Beutetiere deponiert. Stets konnte ich beobachten, daß danach mehrere Junge (Nymphen 1) an diesen Futtertieren fraßen. Es sind für diese Handlung des Weibchens zweierlei Erklärungen denkbar. Erstens könnte es sich wirklich um ein brutpflegerisches Verhalten handeln, oder zweitens werden lediglich störende Eindringlinge beseitigt. Die Tatsache, daß ein solches Verhalten nur bei Jungen führenden Weibchen festgestellt wurde, spricht eher für die erste Möglichkeit. Ferner scheint die Beobachtung, daß junge Skorpione Beutetiere, die mit einer Pinzette gequetscht und in ihrer Nähe abgelegt werden, nicht anrühren, ebenfalls die Annahme einer Brutpflege zu unterstützen. Möglicherweise «präparieren» die Weibchen die Beutetiere, indem sie diese mit Sekretstoffen behandeln, die für die Jungen attraktiv sind.

In der Natur werden Mütter mit Jungen stets nur in isolierten Verstecken gefunden. Auch in Gefangenschaft halten sich solche Weibchen, bei mehr oder weniger natürlicher Einrichtung des Behälters, in Unterschlüpfen auf. Dabei verteidigen sie ihre Jungen gegenüber natürlichen Feinden oder gegenüber experimentellen Eingriffen (mit einer Pinzette oder dgl.). Weibchen, die nach der Geburt in einen größern Behälter mit zahlreichen Skorpionen derselben Art gegeben wurden, gesellten sich hingegen häufig ohne weiteres zu den übrigen Tieren und verloren ihr spezifisches Verteidigungsverhalten. Sie hielten ihr Postabdomen nicht mehr dauernd in abwehrbereiter Stellung, wie es sonst den Weibchen mit Jungen eigen ist. Offenbar war hierbei ihre Brut auch nicht bedroht, da keine Verluste unter den Jungen zu verzeichnen waren.

Wie in Absch. 4.1.3. beschrieben, ist auch eine Paarung während dieser Zeit möglich, ohne daß die Jungen dabei gefährdet sind. Dank des sehr wenig ausgeprägten Kannibalismus, der den «Borken-Skorpionen» eigen ist, beschränkt sich also die Verteidigung der Jungen zur Hauptsache auf artfremde Tiere.

Die gesamte Dauer des Gemeinschaftsverhältnisses zwischen der Mutter und ihren Jungen beträgt 14 bis 20 Tage. Die erste Häutung, 4 Tage nach Geburt, findet auf dem Rücken des Weibchens statt. (Bei

gewissen Arten kommt es vor, daß die Jungen für die Häutung heruntersteigen und danach wieder hinaufklettern). Erst etwa 4 Tage nach der Häutung begeben sich bei *I. maculatus* die ersten Jungen auf den Boden und auf Nahrungssuche. Sie bleiben aber noch mehrere Tage in nächster Nähe der Mutter und klettern tagsüber wieder auf deren Rücken. Ungefähr vom 14. Tag an werden täglich weniger Junge bei der Mutter gefunden; die übrigen haben ihr selbständiges Leben aufgenommen.

Aus dem vorangegangenen folgt, daß die Brutpflege bei *I. maculatus* 3 Elemente einschließt: (a) das Mittragen der Jungen auf dem Rücken, womit erreicht wird, daß diese stets unter optimalen mikroklimatischen Bedingungen leben; (b) die Verteidigung der Jungen, die in der Regel nur gegen artfremde Tiere von Bedeutung ist; (c) zumindest bei einzelnen Individuen auch Nahrungsbeschaffung für die Jungen.

Nicht zu beobachten und daher offenbar nicht zur Brutpflege gehörig ist die Körperflege der Jungen, wie sie beispielsweise bei Chilopoden vorkommt.

4.4. Postembryonalentwicklung

4.4.1. Einleitung

Über das postembryonale Wachstum und die Häutungsfolge bei Skorpionen ist bisher noch sehr wenig bekannt, obwohl die Aufzucht immer wieder versucht wurde.

SCHULTZE (1927) war der erste, dem es gelang, die Entwicklung junger Skorpione (*Heterometrus longimanus*) anhand eines Wurfes von der Geburt bis zum Adultstadium zu verfolgen.

In neuerer Zeit sind die ausführlichen Untersuchungen von ANGERMANN (1957) an *Euscorpius italicus,* AUBER (1963) an *Buthus occitanus* und MATTHIESEN (1962 und 1969) an *Tityus serrulatus,* resp. *Tityus bahiensis* hinzugekommen. Auch ABUSHAMA (1968) ist es offenbar gelungen, neugeborene *Leiurus quinquestriatus* aufzuziehen.

Die meisten Autoren weisen auf die Schwierigkeiten hin, die die Aufzucht von neugeborenen Skorpionen bietet. Einige Autoren, deren Versuche aus diesen Gründen nur teilweise erfolgreich waren, haben zumindest Teilresultate veröffentlicht (VACHON 1940 und 1957, STAHNKE 1966). Über das erste Postembryonalstadium liegen zahlreiche Beschreibungen vor, die im Anschluß an zufällig beobachtete Geburten im Labor gemacht wurden.

Es wurde auch der Versuch unternommen, aufgrund von Messungen an in der Natur gefangenen Exemplaren sowie nach äußeren oder innern Merkmalen die Anzahl postembryonaler Stadien für eine be-

stimmte Art abzugrenzen (PAULIAN 1936, VACHON 1940 und 1952, G. T. SMITH 1966, SHULOV & AMITAI 1960).

4.4.2. Durchführung der Versuche, Material, Verluste

Für die erfolgreiche Aufzucht der jungen *I. maculatus* mußte speziell darauf geachtet werden, daß die Luftfeuchtigkeit unter allen Umständen oberhalb 80 % blieb, weil sonst die Häutungen unterblieben oder mißglückten.

Die Jungen wurden anfänglich bis nach der zweiten Häutung bei der Mutter gelassen (oder unter Umständen solange, bis bei dieser die nächste Geburt erfolgte), worauf sie von ihr getrennt und einzeln oder zu zweien gehalten wurden. Nachdem jedoch bei dieser zweiten Exuviation die Frischgehäuteten häufig von ihren Geschwistern gefressen wurden, während sie, dank ihrem noch weichen Integument, wehrlos waren, mußten die Tiere bereits kurz vor der Häutung separiert werden. Dies war möglich dank der Tatsache (die auch ANGERMANN 1957 bei *E. italicus* festhielt), daß eine Nymphe erst dann zur nächsten Exuviation bereit ist, wenn ihr Praeabdomen sehr stark angeschwollen ist. Während des zweiten Stadiums (N_1), im Familienverband, wurden die Tiere häufig längere Zeit beobachtet, später nur noch einmal täglich kontrolliert. Der Ablauf einer Häutung konnte mehrmals verfolgt werden. Alle Exuvien wurden gesammelt.

Die Messungen wurden mit einer Wild-Binokularlupe M 5 mit Meßokular vorgenommen. Als repräsentative Maße wurden diejenigen von Pedipalpenschere, Cephalothorax («Carapax») und 5. Postabdominalsegment gewählt. Die Längen-Messungen von Cephalothorax und Postabdominalsegment wurden nach den Vorschriften von VACHON (1952) ausgeführt (Cephalothorax: Länge der Medianrinne; 5. Postabdominalsegment: Länge des ventralen Mediankiels.), diejenigen der Schere verstehen sich von der äußeren basalen Ecke der Hand bis zur Spitze des unbeweglichen Fingers (der Methode von AUBER 1963 folgend). Die Angaben über die Breite von Schere (Hand) und Postabdominalsegment enstprechen ebenfalls denjenigen bei VACHON (1952).

Zur Abklärung allfälliger Schrumpfungseffekte bei der Fixierung wurden für jedes Stadium lebende Tiere, alkohol-85 %-fixierte Exemplare und auch Exuvien ausgemessen sowie mehrere frisch gestorbene Individuen vor und nach der Fixierung. Dabei zeigte sich, daß die Gesamtlänge eines Tieres durch den Alkohol um 1 bis 2 mm verändert werden kann (dies sowohl positiv als auch negativ) und daß auch die Exuvie in dieser Beziehung nicht mehr exakt dem betreffenden Stadium entspricht. Bei der Gesamtlänge handelt es sich aber um ein Maß, das ohnehin durch unterschiedlichen Ernährungszustand einer sehr großen Variation unterliegt, weshalb es in dieser Untersuchung nicht

verwendet wurde. Die von mir benützten Kriterien ändern sich jedoch sowohl bei der Alkohol-Fixation als auch bei der Exuviation nur unwesentlich. In Anbetracht der natürlichen Streuung, der diese Längenmaße bereits unterworfen sind, können diese minimen Veränderungen ohne weiteres vernachlässigt werden.

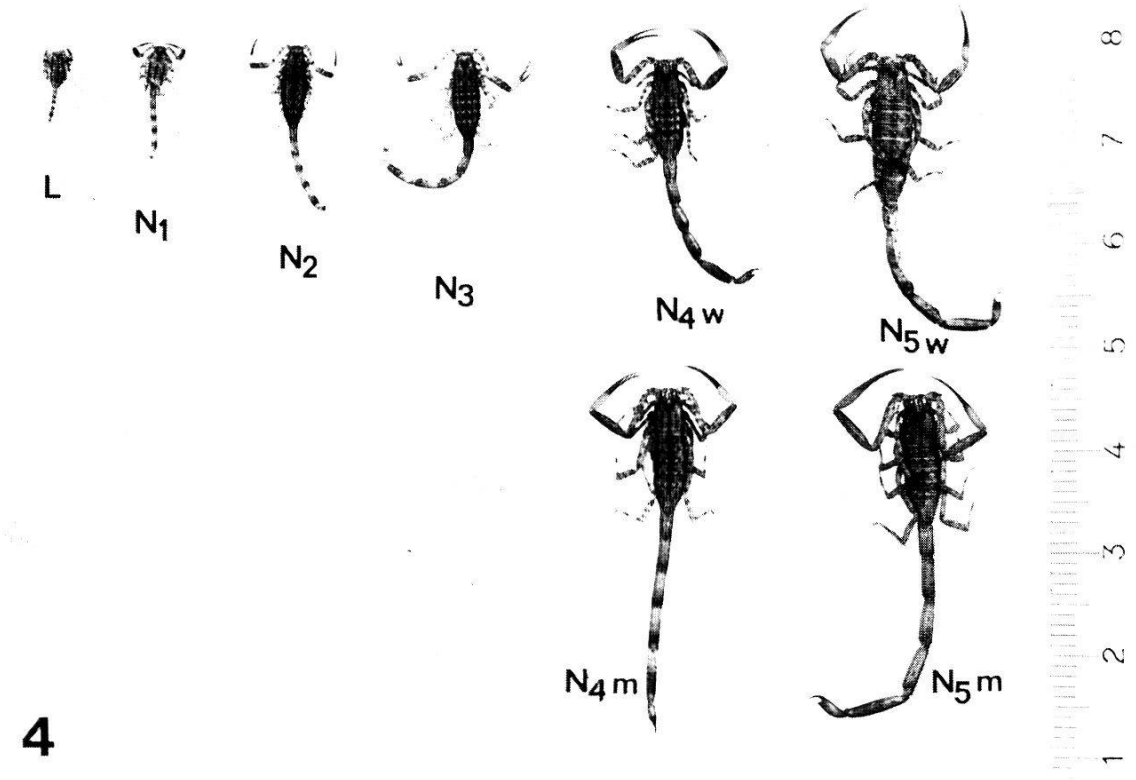
Während der Dauer dieser Versuche (November 1966 bis Februar 1969) sind von 45 beobachteten Weibchen im ganzen 78 Würfe zur Welt gebracht worden. Davon wurden 36, im Hinblick auf die Aufzucht, besonders intensiv gepflegt, während die übrigen 42 nicht speziell betreut wurden. Von den letzteren erreichte kein einziger Wurf das IV. Stadium (N_3). Die 36 Versuchswürfe hingegen entwickelten sich wie folgt weiter:

	Neugeborene (L)	IV. Stad.	V. Stad.	VI. Stad.	VII. Stad. (Ad.)
Würfe	36 (100 %)	17 (47,2 %)	7 (19,4 %)	6 (16,7 %)	3 (8,3 %)
Tiere		35	16	8	4

Bei einem Gesamtdurchschnitt von 16,8 Tieren pro Wurf ergibt sich angesichts der 4 Tiere, die als einzige das letzte Stadium erreicht haben, eine Überlebensrate von nur 0,66 %. Ähnlich schlechte Werte hat MATTHIESEN (1969) erhalten. ANGERMANN (1957) hat nur zwei Würfe aufgezogen und dabei eine Sterblichkeit von 35 % verzeichnet.

Ein großer Teil der Verluste in meiner Aufzucht waren direkt der nicht optimalen Nahrung, ungünstigen Klimaverhältnissen oder einem Milbenbefall zuzuschreiben. Ebenfalls sind in diesen Zahlen gelegentliche Ausfälle durch Ertrinken sowie durch Kannibalismus während der Häutungen inbegriffen. In der Natur dürften alle diese Faktoren (inkl. Kannibalismus in dieser Form, vgl. p. 8) von untergeordneter Bedeutung sein. Ich nehme deshalb an, daß die Überlebenschance unter natürlichen Verhältnissen höher liegt. Die zahlreichsten Ausfälle sind unter natürlichen Bedingungen offenbar im 1. Nymphenstadium (N_1) zu verzeichnen. Es werden im natürlichen Biotop viel weniger Nymphen 2 gefunden, als man dies nach der großen Anzahl N_1, die noch in Gemeinschaft mit Müttern angetroffen wird, erwarten müßte, auch wenn man dabei berücksichtigt, daß einzelne N_2 wegen ihrer geringen Größe schwieriger zu finden sind. SMITH (1966) hat am Fall von *Urodacus abruptus* theoretische Überlegungen zur Populationsdynamik unter natürlichen Verhältnissen angestellt und hat ebenfalls festgestellt, daß das III. Stadium gegenüber dem II. in stark reduzierter Anzahl gefunden wird. Er hat die Verluste während des II. Stadiums auf 65 % geschätzt.

Neben den erwähnten, in Gefangenschaft geborenen Individuen wurden zum Vergleich auch solche aufgezogen, die bereits in einem



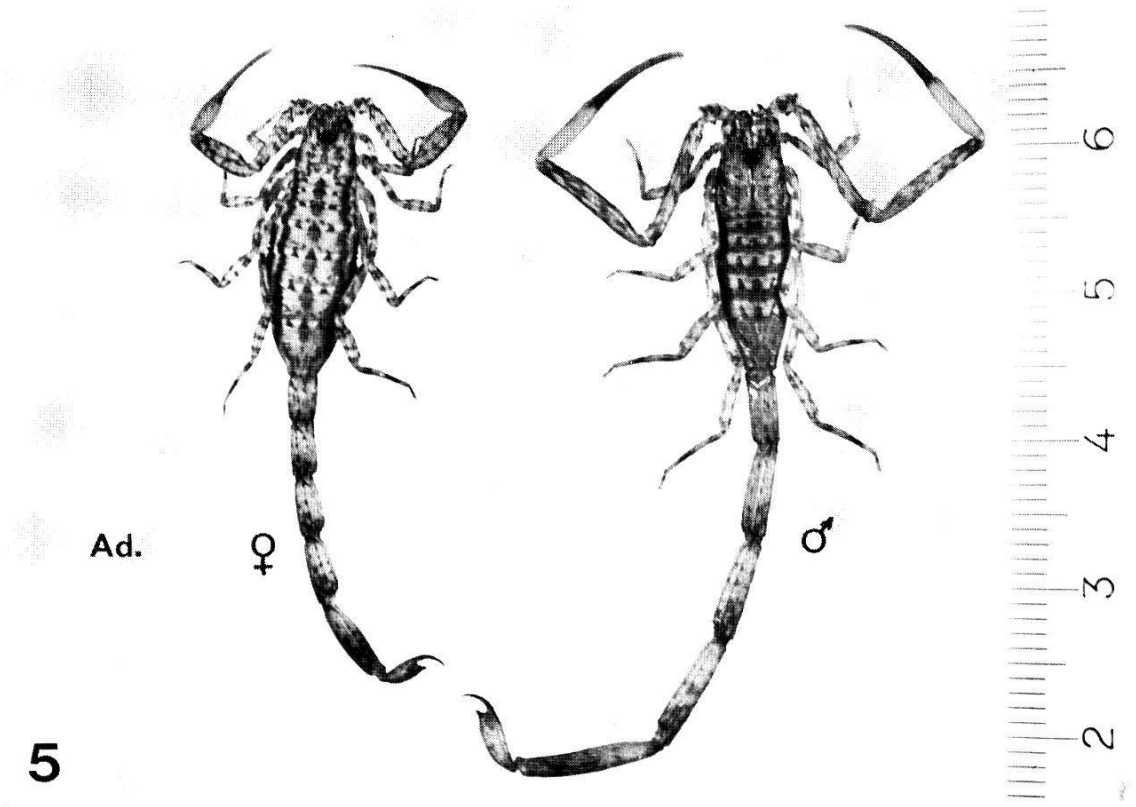


Abb. 4. I. maculatus: Juvenilstadien. (L = Larve, N = Nymphenstadien; ab N_4 sind die beiden Geschlechter unterscheidbar: w = weiblich, m = männlich.)

Abb. 5. I. maculatus: adultes Stadium. Das Adultstadium zeichnet sich durch einen ausgeprägten Sexualdimorphismus aus.

Es ist zu beachten, daß die beiden Abb. unterschiedliche Maßstäbe aufweisen.

vorgerückten Nymphenstadium (N_1 bis N_4) aus Ifakara eingebracht worden waren. Rund ein Drittel dieser «fremden» Tiere hat in Gefangenschaft keine weitere Häutung durchgemacht (wobei der Grund unbekannt ist), die übrigen entwickelten sich durchaus vergleichbar mit den «eigenen». Allerdings war die Sterblichkeit geringer: von 27 Tieren erreichten 11 (rund 41 %) das adulte Stadium.

4.4.3. Anzahl Stadien und Häutungen

Aufgrund dieser Untersuchungen ließ sich für *I. maculatus* die Zahl von 6 Häutungen und somit 7 postembryonalen Stadien festlegen, wobei das VII. Stadium das adulte darstellt.

Zwei Weibchen aus meiner Aufzucht waren jedoch bereits nach der 5. Häutung, also im VI. Stadium, geschlechtsreif. Sie paarten sich innerhalb von 2 Monaten nach der letzten (5.) Häutung erfolgreich mit adulten Männchen. Das eine der beiden Tiere brachte $4^1/_2$ Monate nach der Häutung 9 Junge zur Welt, das andere starb vorher, wobei die Sektion jedoch bereits ziemlich weit entwickelte Embryonen aufzeigte.

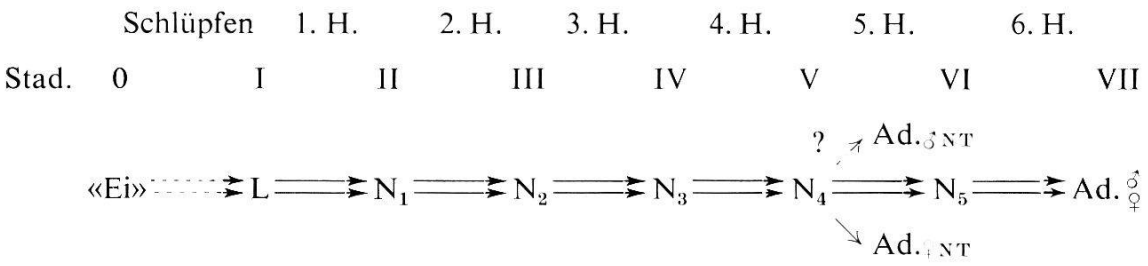
Diese «frühreifen» Weibchen waren aufgrund ihrer Maße deutlich von den normalentwickelten zu unterscheiden (vgl. Tabelle 3, Ad. $♀_{NT}$). In einer Stichprobe von 40 in der Freiheit aufgewachsenen adulten Weibchen wurden 3 gefunden, deren Maße von den übrigen stärker abwichen, jedoch gut denen der beiden, hier aufgezogenen entsprachen. Es muß deshalb angenommen werden, daß auch unter natürlichen Verhältnissen für etwa 5 bis 10 % (gemäß Stichprobe) der Weibchen die Entwicklung bereits mit der 5. Häutung abgeschlossen ist.

Diese Form der abgekürzten Entwicklung kann als ein Fall von Neotenie betrachtet werden. Außer durch die geringere Größe ist bei allen Skorpionen das letzte Nymphenstadium vom adulten äußerlich nicht zu unterscheiden – innerlich hingegen durch die noch nicht abgeschlossene Entwicklung der Fortpflanzungsorgane. Die zurückgebliebene Größe dieser vorzeitig geschlechtsreifen Weibchen kann daher als «nymphales Merkmal» bewertet werden. In der Folge soll für solche Tiere der Begriff «neoten» verwendet werden (abgekürzt $♀_{NT}$).

Im männlichen Geschlecht wurden bisher weder bei der Aufzucht noch bei Messungen von gesammeltem Material Anzeichen für eine analoge, abgekürzte Entwicklung gefunden. Sektionen von letzten Nymphenstadien zeigten wohl zum Teil schon sehr fortgeschrittene Geschlechtsorgane, jedoch niemals funktionsbereite Spermatophorenhälften oder reife Spermien.

Es ist kein Fall von (postpuberaler oder postnuptialer) Häutung bei einem adulten, geschlechtsreifen Tier beobachtet worden.

Somit gelangt man zum folgenden Entwicklungsschema für *Isometrus maculatus:*



Terminologie: L = Larve (n. VACHON 1949); [= Protonymphe (AUBER 1963), «Pullus» (div. Autoren)]. N = Nymphen (VACHON 1949) [= Deutonymphen (AUBER 1963)]; NT = neoten.

4.4.4. Zeitlicher Ablauf

Die Dauer dieses Entwicklungsganges ist variabel. Die 1. Häutung erfolgt noch bei allen Tieren desselben Wurfes gleichzeitig; die folgenden Häutungen hingegen können zu verschiedenem Zeitpunkt stattfinden, wobei erhebliche Abweichungen auftreten können.

In der Tabelle 1 sind die exakten Häutungsdaten eines ganzen Wurfes zusammengestellt. Es handelt sich dabei um einen der wenigen, die ich bis ins adulte Stadium verfolgen konnte. Die meisten Jungen daraus fraßen stets regelmäßig. Diesem Umstand ist es wahrscheinlich zu verdanken, daß hier die individuellen Schwankungen nicht derart groß ausfielen wie in manchen anderen Würfen.

Tabelle 2 faßt die Resultate der ganzen Aufzucht-Versuche zusammen. Sie gilt für die gegebenen Versuchsbedingungen von $26 \pm 1\,^{\circ}C$ und einer rel. Luftfeuchtigkeit von 85 bis 90 % (innerhalb der Zuchtbehälter). Bei niedrigerer Temperatur und Feuchtigkeit treten entweder gar keine Häutungen auf, oder die Stadien werden beträchtlich verlängert.

Die erste Häutung findet sozusagen immer am 4. Tag nach der Geburt statt (unter 38 Würfen erfolgte sie nur bei zweien erst am 5. Tag); durch Senkung der Temperatur auf $20\,^{\circ}C$ läßt sie sich um 2 Tage verzögern.

Für ein einzelnes Individuum dauert die 1. Häutung 15 bis 20 Minuten; bei sämtlichen Geschwistern spielt sie sich innerhalb von höchstens 4 Stunden ab.

Die Geschwindigkeit der Entwicklung nach der 1. Häutung ist praktisch direkt abhängig von der Nahrungsaufnahme der Nymphen. Das erste Tier häutete sich bereits 37 Tage nach der 1. Häutung zum zweiten Mal; als längste Dauer wurden für dieses Stadium 94 Tage erhoben. Daneben gab es Individuen, die niemals genügend Nahrung aufnahmen, um eine nächste Häutung absolvieren zu können. Sie lebten zum Teil jedoch bis 110 Tage nach der 1. Häutung. Im Mittel dauerte das zweite Stadium (N_1) 63,3 Tage. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist es

Tabelle 1. Häutungsdaten eines Wurfes von *I. maculatus*

Wurf U: Geburt 18. 2. 1967. 1. Häutung für alle Tiere am 22. 2. 1967 (Alter: 4 Tage)

		2. Häutung ($\rightarrow N_2$)			3. Häutung ($\rightarrow N_3$)			4. Häutung ($\rightarrow N_4$)			5. Häutung ($\rightarrow N_5$)			6. Häutung ($\rightarrow$Ad.)		
Tier	No.	Datum	Dauer[1]	Alter[2]	Datum	Dauer	Alter	Datum	Dauer	Alter	Datum	Dauer	Alter	Datum	Dauer	Alter
U	1	4.4.67	41	45	11.5.67	37	82	12.7.67	62	144	–			–		
	2	4.4.67	41	45	8.5.67	34	79	26.6.67	49	128	–			–		
	3	11.4.67	48	52	–	(>121)[3]		–			–			–		
	4	11.4.67	48	52	14.5.67	33	85	4.7.67	51	136	30. 8.67	57	193	16.11.67	78	281 (♂)
	5	15.4.67	52	56	14.5.67	29	85	21.6.67	38	123	17. 9.67	88	211	4. 2.68	140	351 (♂)
	6	17.4.67	54	58	–	(>91)		–			–			–		
	7	21.4.67	53	52	14.5.67	23	85	–			–			–		
	8	23.4.67	60	64	–	(>44)		–			–			–		
	9	3.5.67	70	74	31.5.67	28	102	–			–			–		
	10	28.4.67	65	69	24.5.67	26	95	4.7.67	41	136	17.12.67	125	261	–		
	11	2.5.67	69	73	–	(?)		–			–			–		
	12	4.5.67	71	75	9.6.67	36	111	14.8.67	66	177	–			–		
	13	13.5.67	80	84	–	(>89)		–			–			–		
	14	8.5.67	75	79	–	(>183)		–			–			–		
	15	22.5.67	89	93	–	(>149)		–			–			–		
	⌀	n = 15	61,4	65,4	n = 8	30,75	90,5	n = 6	51,2	140,7	n = 3	90,0	221,7	n = 2	109,0	316,0

[1] Dauer des vorangegangenen Stadiums (Tage).
[2] Absolutes Alter bei der Häutung (Tage seit Geburt).
[3] Minimaldauer für dieses Individuum (Tier † 121 Tage nach der letzten Häutung).

unter den Verhältnissen der freien Natur kürzer, da dort von Beginn an adäquate Beutetiere zur Verfügung stehen.

Für die beiden folgenden Stadien (N_2 und N_3) ergaben sich niedrigere Werte, mit geringer Streuung, die dem natürlichen Ablauf nahe kommen dürften, während für die zwei letzten Nymphenstadien wieder eine längere Dauer und, trotz kleinerer Individuenzahl im Versuch, eine größere Streuung gefunden wurde. Bei den zwei letzten Stadien war wiederum festzustellen, daß einzelne Tiere über einen längern Zeitraum nur sehr wenig Nahrung zu sich nahmen und dadurch die Häutung hinausgezögert wurde. Zum Teil hatte auch die Parasitierung durch Milben einen negativen Einfluß auf die Entwicklung.

4.4.5. Erreichen der Geschlechtsreife

Die rechte Hälfte der Tabelle 2 gibt an, bei welchem Alter, von der Geburt an gerechnet, die verschiedenen Häutungen erreicht wurden. Daraus ist zu entnehmen, daß das erste Tier nach 281 Tagen oder rund $9^1/_3$ Monaten adult wurde. Dies gilt für ein Weibchen bei normaler Entwicklung mit 6 Häutungen.

Für die neotene Entwicklung ist das genaue Alter nur in einem Fall bekannt, wo die 5. Häutung im Alter von 268 Tagen (rund 9 Monaten) stattfand. Das letzte Juvenilstadium (N_4) ist im übrigen bei der neotenen Entwicklung keineswegs verlängert, weshalb es in dieser Tabelle nicht gesondert aufgeführt wurde.

Der Durchschnitt von 329,5 Tagen bis zur Erreichung der Geschlechtsreife scheint mir etwas hoch zu sein. Wahrscheinlich kann dieser Wert in der Natur beträchtlich unterboten werden. Bei meiner Aufzucht konnte ich nämlich feststellen, daß Tiere, die sich ohne

Tabelle 2. Postembryonalentwicklung bei *I. maculatus:* Dauer der einzelnen Stadien und Alter bei den Häutungen

Dauer der Stadien (Tage)				Alter bei den Häutungen (Tage n. Geb.)			
Stadium	Mittel	Min./Max.	n	Häutung	Mittel	Min./Max.	n
L	4,05	4–5	38 [1]	1 ($L \rightarrow N_1$)	4,05	4–5	38 [1]
N_1	63,3	37–94	67 [2]	2 ($N_1 \rightarrow N_2$)	67,3	41–98	67 [2]
N_2	38,2	23–70	36	3 ($N_2 \rightarrow N_3$)	101,8	76–147	35
N_3	42,75	26–66	16	4 ($N_3 \rightarrow N_4$)	148,3	123–181	16
N_4	89,8	44–131	11	5 ($N_4 \rightarrow N_5$)	231,3	193–280	7
N_5	80,5	37–140	14	6 ($N_5 \rightarrow Ad$)	329,5	281–372	4

[1] Anzahl Würfe.
[2] Anzahl Individuen (gilt für alle folgenden Werte).

Schwierigkeiten an die Nahrung angewöhnten und auch nachher stets ohne Unterbrüche genügend fraßen, einen regelmäßigeren Häutungsablauf aufwiesen. Als Dauer der einzelnen Stadien ergab sich für solche Tiere:

Stadium		Dauer	
I	L	4 Tage	210–250 Tage
II	N_1	45–50 Tage	
III	N_2	35–40 Tage	
IV	N_3	35–40 Tage	
V	N_4	50–60 Tage	
VI	N_5	50–60 Tage	

Daraus ist ersichtlich, daß das adulte Stadium ohne weiteres in 210–250 Tagen (oder 7–8 Monaten) erreicht werden kann; dies dürfte in der Natur häufig der Fall sein.

Natürlich ist dabei noch den jahreszeitlichen klimatischen Schwankungen Rechnung zu tragen. In Ifakara kommen jedoch die Temperatur- und RLF-Extreme praktisch nie in Bereiche, die für *Isometrus maculatus* einschneidend wären. Auch die Regenzeiten (im allgemeinen eine «kleine» in den Monaten November, Dezember oder Januar sowie eine «große» in den Monaten März und April; FREYVOGEL 1960) dürften kaum eine wichtige Rolle spielen. Zu dieser Annahme berechtigt unter anderem die Tatsache, daß die Weibchen während des ganzen Jahres Embryonen entwickeln und vermutlich auch zur Ablage bringen.

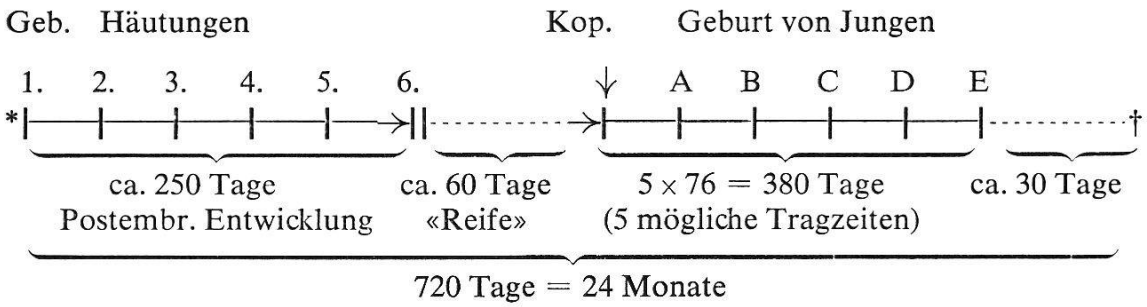
Weder die adulten Männchen noch die Weibchen sind sofort nach der Reifehäutung zu einer Kopulation bereit. Die oberflächliche Aushärtung des Chitinpanzers benötigt ungefähr vier bis fünf Tage; während dieser Zeit bewegen sich die Tiere kaum, sie bleiben unmittelbar neben der Exuvie liegen. Danach setzt eine ungewöhnlich intensive Nahrungsaufnahme ein, womit wahrscheinlich gleichzeitig die Geschlechtsorgane ihre Produktion aufnehmen. Über die erstmalige Bereitschaft zur Paarung siehe Abs. 4.1.3. (p. 14).

4.4.6. Lebensdauer

Weit schwieriger als der Zeitpunkt der Geschlechtsreife ist das für *Isometrus maculatus* erreichbare Lebensalter abzuschätzen. Von den hier aufgezogenen Tieren ist keines besonders alt geworden. Die aus Ifakara importierten adulten Weibchen lebten meistens in Gefangenschaft nur noch rund 5 bis 10 Monate. Teils starben sie aus unbekannten Gründen mit mitten in der Entwicklung stehenden Embryonen, zum größern Teil aber nach mehreren Geburten, offensichtlich am Ende ihrer Fortpflanzungsperiode. Als längste Dauer des Überlebens in Gefangenschaft seien folgende Werte angegeben: für ein mehrmals träch-

tiges Weibchen: 13 Monate (9. 66 bis 10. 67); für ein Weibchen, das die Reifehäutung in Gefangenschaft absolvierte und das nie mit einem Männchen in Kontakt gebracht wurde: 14 Monate Adultleben (21. 9. 67 bis 13. 11. 68). Erwachsene Männchen waren in Gefangenschaft etwa 11 Monate am Leben zu halten.

Eine wahrscheinlich nicht allzu ungenaue Schätzung für die gesamte Lebensgeschichte eines Weibchens von *I. maculatus* läßt sich durch Addition der (bekannten) Dauer von einzelnen Abschnitten anstellen:



Auf diese Weise erhält man das absolute Alter (von der Geburt an gerechnet) von etwa 2 Jahren. Daß ein Weibchen mehr als fünfmal trächtig wird, ist mit großer Wahrscheinlichkeit auszuschließen (vgl. p. 30), hingegen kann das Überleben nach der letzten Geburt nur schlecht geschätzt werden. Die Annahme von 30 Tagen stützt sich auf die Feststellung, daß in Gefangenschaft alle, fünfmal zur Fortpflanzung gekommenen Weibchen (Kontrolle durch Sektion!) innert einem Monat nach der letzten Geburt, oft schon vor der ersten Häutung dieser Jungen, gestorben sind.

Offensichtlich ist also *I. maculatus* ein Skorpion, der, im Vergleich zu andern Arten, nicht sehr alt wird. Gleichzeitig mit diesen Versuchen wurden unter denselben (oder sehr ähnlichen) Bedingungen Skorpione der Arten *Androctonus australis Hector, Euscorpius italicus, Pandinus pallidus* u. a., zum Teil 3 und 4 Jahre am Leben gehalten.

4.4.7. Exuviationen

Der genaue Ablauf einer Häutung wurde von mehreren Autoren (SCHULTZE 1927, ANGERMANN 1957, AUBER 1963, SHRIVASTAVA 1965) ausführlich beschrieben. Bei *I. maculatus* erfolgt sie prinzipiell auf dieselbe Weise, und es ist wahrscheinlich, daß dies für alle Skorpione gilt. Die folgenden Beobachtungen sind noch beizufügen:

Die Sprengung der abzustreifenden Exuvie (die übrigens bei *I. maculatus* und andern hier gehaltenen Arten nur an der Vorder- und an den Seitenkanten des «Carapax» erfolgt, wobei die Pleuralhäute nicht einreißen, wie es auf ANGERMANN's Abb. 4 a dargestellt ist!) wird, abgesehen von den Bewegungen der Cheliceren, hauptsächlich durch ein,

auf unbekannte Weise bewerkstelligtes, rhythmisches Zusammenziehen und «Aufpumpen» (wohl übereinstimmend mit SCHULTZE 1927, p. 384: «internal pressure») des ganzen Körpers eingeleitet. Dies ist vor allem bei der «Larve» anläßlich der 1. Häutung besonders deutlich zu sehen.

Als erstes werden sodann die Cheliceren befreit, worauf mit dem stoßweisen Herausschieben des ganzen Körpers begonnen wird. Sehr bald werden schon die Pedipalpen herausgezogen. Die Beine (der Exuvie) werden nicht nach hinten an den Körper angelegt, wie ANGERMANN dies schildert und in der schematischen Zeichnung (Abb. 4 b) darstellt (was hingegen nicht mit seiner Fotografie, Abb. 5, übereinstimmt), sondern bleiben während des ganzen Vorganges in normaler Haltung seitlich neben dem Körper auf dem Untergrund verankert. Dies scheint auch bei *B. occitanus* der Fall zu sein (AUBER 1963).

Bei *I. maculatus* war eine Exuviation, vom Sprengen des Cephalothorax an, meist in $1^1/_2$ Stunden beendet. Die anschließende Ruhepause zur oberflächlichen Aushärtung des Chitinpanzers währte nach der 1. Häutung 2 bis 3 Tage, nach allen spätern Häutungen 4 bis 6 Tage.

4.4.8. Längen-Wachstum

I. maculatus ist einer der wenigen Skorpione, die im adulten Zustand einen ausgesprochen auffälligen Sexualdimorphismus aufweisen (vgl. Abb. 5, p. 44). Es mußten deshalb für die Untersuchung des postembryonalen Wachstums die beiden Geschlechter streng getrennt werden. So einfach dies bei adulten Tieren ist, so schwierig gestaltete es sich bei den vier ersten Juvenilstadien. Die Anzahl der Kamm-Zähne, die bei andern Arten zur Unterscheidung von Männchen und Weibchen schon von Geburt an benützt werden kann, ist hier wegen vollständiger Überlappung unbrauchbar. Nach GYSIN & LE CORROLLER (1968) sind im weiblichen Geschlecht 14–18, im männlichen 16–19 Kamm-Zähne vorhanden. Bei eigenen Erhebungen (ausschließlich an Material aus Ifakara) habe ich bei Weibchen 15–19, bei Männchen 16–20 Zähne gezählt.

Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß auch bei *I. maculatus*, wie schon für andere Skorpione festgehalten wurde (z. B. AUBER 1963: *B. occitanus;* VACHON 1952: *A. australis*), die definitive Anzahl Kamm-Zähne eines Indviduums bereits bei der Geburt vorhanden ist und sich normalerweise nicht mehr ändert. Dasselbe gilt für die Anzahl und Gestalt derjenigen Teile, aus denen die Rand- und die Mittellamelle des Kammes zusammengesetzt sind. In einem wohl außergewöhnlichen Fall habe ich hingegen eine Änderung in der Anzahl der Kamm-Zähne beobachtet. Ein Individuum besaß bis ins Stadium N_2 in der einen Kammhälfte 17 Zähne, wobei der innerste Zahn jedoch beinahe doppelt so breit war wie die übrigen. Nach der 3. Häutung wies dieser Zahn

Tabelle 3. Postembryonales Wachstum bei *I. maculatus:* Messungen von Pedipalpenschere, Cephalothorax (Carapax) und 5. Postabdominalsegment («Cauda-V») der Postembryonal-Stadien, nach Geschlechtern getrennt; Stichproben von je mindestens 6 Individuen)

	♂					♀				
	Schere		Cephth.	Cauda-V		Schere		Cephth.	Cauda-V	
	lang	breit	lang	lang	breit	lang	breit	lang	lang	breit
L	*1,51*	*0,32*	*1,07*	*0,62*	*0,46*	♂ und ♀ nicht gesondert gemessen				
	1,24	0,29	1,04	0,58	0,45					
	1,62	0,38	1,08	0,69	0,47					
N_1	*2,56*	*0,46*	*1,65*	*1,65*	*0,54*	*2,52*	*0,46*	*1,63*	*1,63*	*0,55*
	2,45	0,44	1,62	1,59	0,52	2,48	0,44	1,59	1,56	0,52
	2,62	0,47	1,68	1,71	0,55	2,57	0,47	1,65	1,71	0,58
N_2	*3,29*	*0,57*	*2,04*	*2,24*	*0,67*	*3,34*	*0,57*	*2,08*	*2,28*	*0,68*
	3,12	0,51	1,93	1,99	0,60	3,15	0,54	1,99	2,11	0,61
	3,55	0,64	2,17	2,45	0,72	3,55	0,58	2,17	2,58	0,73
N_3	*4,41*	*0,76*	*2,60*	*3,07*	*0,86*	*4,38*	*0,76*	*2,61*	*3,01*	*0,86*
	4,06	0,70	2,45	2,82	0,80	4,19	0,73	2,54	2,91	0,80
	4,75	0,83	2,69	3,31	0,89	4,56	0,78	2,72	3,06	0,90
N_4	*6,00*	*0,99*	*3,27*	*4,41*	*1,01*	*5,63*	*0,97*	*3,27*	*3,78*	*1,06*
	5,60	0,95	3,12	4,12	0,92	5,25	0,89	3,06	3,52	0,96
	6,62	1,16	3,43	4,69	1,10	5,88	1,03	3,46	4,00	1,10
N_5	*7,66*	*1,05*	*3,71*	*5,81*	*1,07*	*6,62*	*1,13*	*3,66*	*4,44*	*1,17*
	7,12	0,98	3,50	5,62	1,01	6,31	1,07	3,62	4,12	1,07
	8,05	1,16	3,81	5,94	1,12	6,88	1,26	3,75	5,00	1,22
Ad. ♀$_{NT}$						*7,50*	*1,26*	*4,25*	*4,90*	*1,29*
						7,44	1,19	4,19	4,81	1,23
						7,56	1,32	4,31	5,00	1,35
Ad.	*11,01*	*1,21*	*4,63*	*8,17*	*1,27*	*8,54*	*1,50*	*4,63*	*5,40*	*1,43*
	10,12	1,16	4,38	7,50	1,23	8,00	1,38	4,50	5,06	1,38
	12,12	1,28	5,00	9,25	1,29	8,88	1,68	4,75	5,75	1,53

Für jedes Maß sind angegeben (von oben nach unten): Durchschnittswert, Minimum, Maximum. ($_{NT}$ = neoten.)

eine gespaltene Spitze auf, und nach der 4. Häutung war er vollkommen in zwei einzelne Zähne geteilt. Die Kammzahl hatte sich also hier von 17 auf 18 erhöht.

Das zweite äußere Merkmal, das sonst zur Unterscheidung der Geschlechter herangezogen werden kann, ist in den beiden kleinen, nach hinten gerichteten Anhängen («Genitalpapillen») an der männlichen Genitalöffnung zu finden (früher fälschlicherweise als Kopulationsorgane bezeichnet: «crochets copulateurs», VACHON 1949). Bei *I. maculatus* sind diese Papillen in den ersten drei Stadien derart klein, daß sie häufig bei Männchen, ohne eine Verletzung der Genitaloperkel zu ris-

kieren, nicht zu erkennen waren. Deshalb konnte ein Tier bei «Fehlen» dieser Organe nicht mit Sicherheit als Weibchen definiert werden.

In der Aufzucht konnte das Geschlecht nur für diejenigen Nymphen mit absoluter Gewähr bestimmt werden, die zumindest das V. Stadium (N_4) erreichten. In diesem Stadium sind die Genitalpapillen des Männchens deutlich zu erkennen, und auch im gesamten Habitus sind bereits geringe Proportionsunterschiede der Geschlechter vorhanden (vgl. Abb. 4). Von den Messungen der ersten vier Stadien kamen daher nur die von solchen Tieren stammenden zur Auswertung, die in der Folge auch das Stadium N_4 erreichten.

In Tabelle 3 sind von jedem Stadium Meßwerte für Pedipalpenschere, Cephalothorax und 5. Postabdominalsegment («Cauda-V») nach Geschlechtern getrennt, je aus einer Stichprobe von mindestens 6 Individuen stammend, eingetragen. Außer beim adulten Stadium wurden für alle Stichproben nur Tiere aus eigener Aufzucht verwendet, so daß über deren richtige Zuteilung zu den betreffenden Stadien Gewißheit besteht.

In einem zweiten Schritt wurden in Ifakara gesammelte, unter natürlichen Verhältnissen aufgewachsene Nymphen ausgemessen und mit denen aus der Laborzucht verglichen, indem die Zuteilung zu den Stadien nur aufgrund der Größe erfolgte. Es ergab sich eine gute Übereinstimmung, wobei allerdings bei den «fremden» Tieren eine stärkere Streuung der Werte festgestellt wurde.

Um eine bessere Übersicht zu ermöglichen, wurden in Abb. 6 die Mittelwerte der Längenmessungen aus Tabelle 3 graphisch dargestellt und in Abb. 7 für Schere und Caudalsegment V das Verhältnis von Länge zu Breite (= relative Länge). Für die zweite Graphik wurden nicht einfach die Durchschnittswerte von Länge und Breite aufeinanderbezogen, sondern es wurde für jedes Tier der Stichprobe das individuelle Verhältnis bestimmt und erst daraus gemittelt.

Der Tabelle 3 und der Graphik Abb. 6 kann entnommen werden, daß die Länge des Cephalothorax in jedem Stadium für Männchen und Weibchen praktisch dieselbe ist. Da die Werte eine relativ geringe Streuung aufweisen, kann dieses Merkmal gut zur Bestimmung der Stadien verwendet werden. Die folgende Tabelle schließt alle von mir erhobenen Extremwerte ein und gilt für beide Geschlechter:

Länge des Cephalothorax (mm)	Stadium
1,0–1,1	L
1,55–1,7	N_1
1,9–2,2	N_2
2,4–2,75	N_3
3,0–3,5	N_4
3,5–3,9	N_5
(4,15) 4,3–5,0	Ad. (in Klammer: ♀ NT)

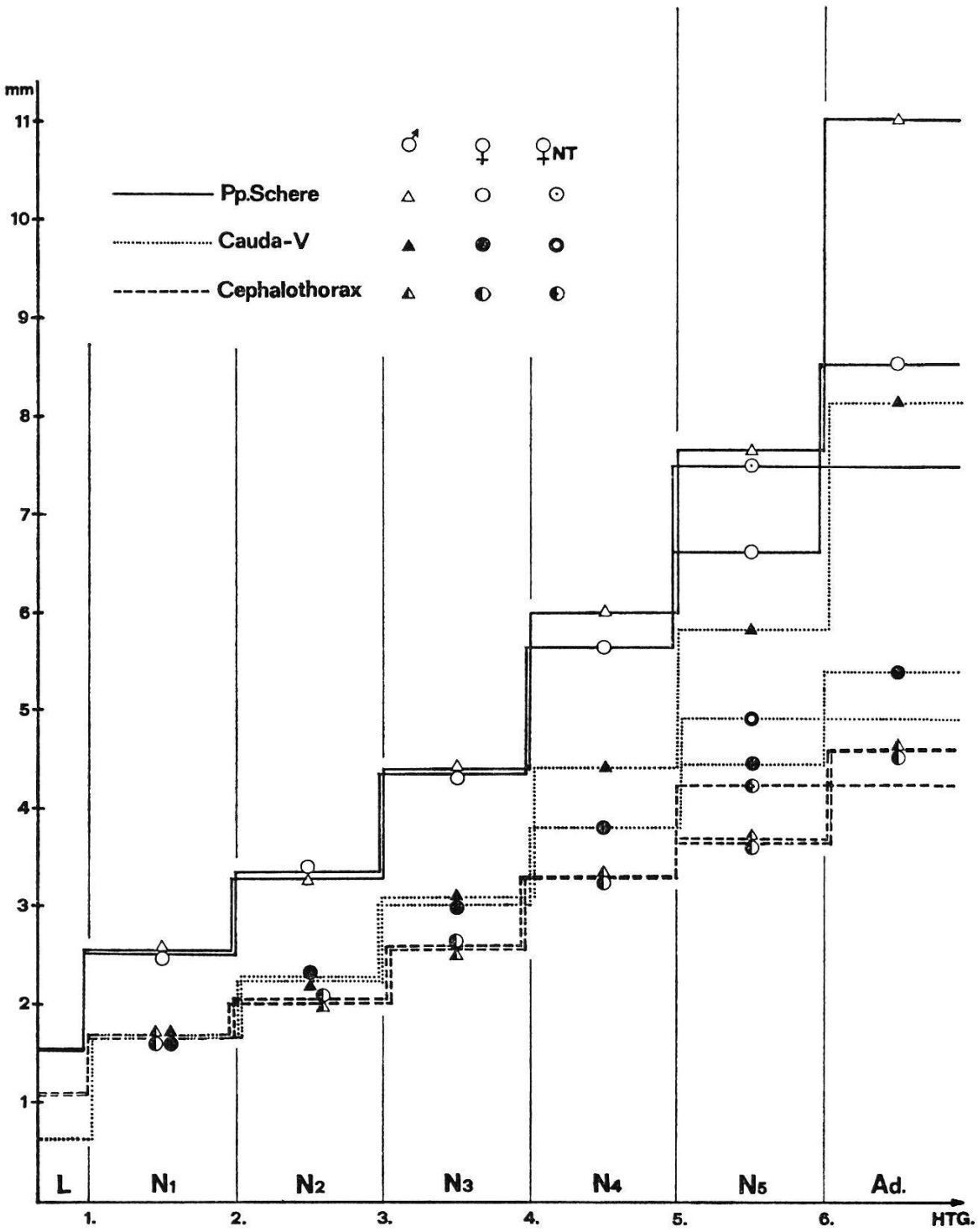


Abb. 6. Postembryonales Wachstum bei *I. maculatus:* Durchschnittliche Länge von Pedipalpenschere, 5. Postabdominalsegment und Cephalothorax der Postembryonalstadien, nach Geschlechtern getrennt (Werte von Tab. 3).

Eine Berührung der Extremwerte ergibt sich lediglich zwischen den Stadien N_4 und N_5, wobei es sich aber um äußerst seltene Extreme handelt.

Die übrigen Maße sind bis ins Stadium N_3 ebenfalls für beide Geschlechter gleich. Erst bei der Nymphe-4 ist beim Männchen Schere und «Cauda-V» deutlich länger als beim Weibchen. Bei der 5. und 6. Häutung werden diese Unterschiede noch verstärkt.

Die Längenmessungen allein ergeben jedoch noch kein deutliches Bild der tatsächlich vorliegenden Differenzen. Die Schere des Männchens ist nicht einfach ein vergrößertes Abbild der weiblichen Schere. Bei der 4. und den folgenden Häutungen nimmt sie während des erhöhten Längenwachstums nicht mehr in gleichem Maße an Breite zu, während beim Weibchen Länge und Breite gleichmäßig ansteigen. Dies kommt im Verhältnis Länge/Breite (der relativen Länge) in der Graphik Abb. 7 zum Ausdruck: im weiblichen Geschlecht ändert sich das Verhältnis von der 1. Häutung an kaum mehr, während es beim Männchen, mit der 4. Häutung beginnend, stark ansteigt. Auf diese Weise entsteht die für das adulte Männchen charakteristische lange und schmale Pedipalpenschere (vgl. Abb. 5).

Dasselbe ist im Wachstum der männlichen Caudalsegmente von der 4. Häutung an festzustellen. Das Postabdomen erhält dadurch seine auffällige, langgestreckte Form.

So kommen offensichtlich die beträchtlichen äußerlichen Differenzen zwischen adulten Männchen und Weibchen erst durch die letzten drei Häutungen zustande.

Die Werte für die neotene Entwicklung der Weibchen sind von der 5. Häutung an gesondert aufgeführt. Im Stadium N_4 liegen die Maße dieser Weibchen wohl über dem Durchschnitt, aber noch immer innerhalb der Streuung der übrigen Individuen der Stichprobe. Erst anläßlich ihrer 5. (und letzten) Häutung verzeichnen sie eine sehr viel größere Zunahme als diejenigen, die nochmals ein Nymphenstadium durchlaufen; diese Größenzunahme genügt jedoch nicht, um auf dieselben Werte zu kommen, die bei normaler Entwicklung mit 6 Häutungen

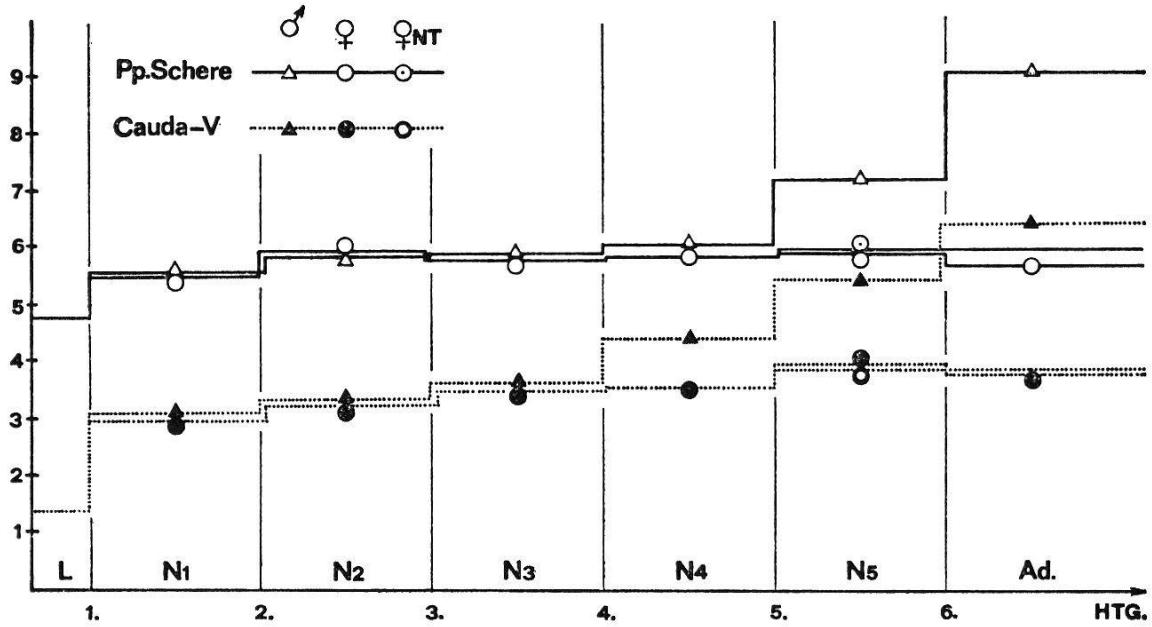


Abb. 7. Postembryonales Wachstum bei *I. maculatus:* Mittelwerte der relativen Länge (Verhältnis Länge zu Breite) von Pedipalpenschere und 5. Postabdominalsegment der Postembryonalstadien, nach Geschlechtern getrennt.

erreicht werden.

Es muß hier noch angemerkt werden, daß das Verhältnis einzelner Körperteile zueinander nicht immer konstant ist. Ein Individuum, dessen Scherenlänge an der oberen Grenze der Stichprobe liegt, muß nicht unbedingt eine gleichermaßen überdurchschnittliche Länge von «Cauda-V» aufweisen.

4.4.9. Wachstumsfaktor pro Häutung

Es ist schon verschiedentlich versucht worden, bei Arthropoden die jeder Häutung folgende Größenzunahme als mathematischen Faktor zu definieren. Beispiele für Insekten gibt WEBER (1968). So hat DYAR 1890 (cit. in WEBER) bei Raupen von *Halisidota Harrisi* (Lepidoptera) bei jeder Häutung eine 1,44fache Zunahme der Kopfkapselbreite nachgewiesen. BODENHEIMER 1927 (cit. in WEBER) fand einen Faktor von 1,26 ($= \sqrt[3]{2}$). Die Skorpione betreffend ist mir einzig die Angabe von VACHON (1940) bekannt; nach dieser wächst die Gesamtlänge von *Buthus occitanus* bei jeder Häutung auf das 1,3fache an.

Bei *I. maculatus* habe ich an einer Anzahl von Individuen die entsprechenden Faktoren für die drei gemessenen Kriterien bestimmt. Sie können zu einem bessern Verständnis der aufgrund der Längenmessungen bekannten Tatsachen verhelfen. Es zeigte sich, daß bei einem gegebenen Individuum, wie dies zu vermuten war, die verschiedenen Körperteile unterschiedliche Wachstumsfaktoren aufweisen und daß diese zudem bei jeder Häutung variieren können. Gewisse regelmäßige Tendenzen können trotzdem herausgelesen werden; sie lassen sich teilweise bereits auf der Graphik (Abb. 6) erkennen.

Die erste Häutung muß gesondert betrachtet werden, weil hierbei sämtliche Körperteile sehr viel stärker wachsen als bei den spätern Häutungen. Besonders auffallend ist die außerordentliche Zunahme des Postabdomens (Cauda-V auf über doppelte Länge!) (Tabelle 4).

Bei der 2. bis 6. Häutung liegt der Faktor durchwegs um 1,3 (Mittel aus sämtlichen Einzelwerten = 1,296); die Abweichungen zwischen den verschiedenen Körperteilen und den beiden Geschlechtern sind dennoch deutlich.

Der Cephalothorax verlängert sich bei allen Häutungen ungefähr im selben Verhältnis (im Mittel um das 1,24fache) und, wie dies aufgrund der Abb. 6 zu erwarten war, ist kein Unterschied zwischen Männchen und Weibchen nachweisbar. In beiden Geschlechtern wurde ein leicht erhöhter Wert bei der 3. und ein etwas niedrigerer bei der 5. Häutung festgestellt, doch kann es sich dabei um zufällige Abweichungen handeln.

Bei der Pedipalpenschere und beim Postabdomen gelten jedoch von der 4. Häutung an für Männchen und Weibchen verschiedene Faktoren. Nachdem anläßlich der 3. Häutung bei beiden Geschlechtern eine stär-

Tabelle 4. Postembryonales Wachstum bei *I. maculatus*. Längenwachstumsfaktoren verschiedener Körperteile (Pedipalpenschere, Cephalothorax, 5. Postabdominalsegment) anläßlich der Häutungen

	♂			♀		
	Schere	Cephth.	Cauda-V	Schere	Cephth.	Cauda-V
1. Htg. L→N_1	*1,5*	*1,4*	*2,4*	wie ♂		
	1,35	1,20	2,20			
	1,70	1,55	2,60			
2. Htg. N_1→N_2	*1,27*	*1,25*	*1,38*	*1,27*	*1,25*	*1,35*
	1,25	1,22	1,35	1,24	1,24	1,30
	1,27	1,27	1,42	1,30	1,27	1,40
3. Htg. N_2→N_3	*1,34*	*1,30*	*1,36*	*1,33*	*1,26*	*1,36*
	1,30	1,27	1,29	1,31	1,20	1,30
	1,40	1,33	1,42	1,34	1,31	1,39
4. Htg. N_3→N_4	*1,36*	*1,25*	*1,43*	*1,28*	*1,25*	*1,27*
	1,28	1,22	1,34	1,25	1,18	1,15
	1,44	1,29	1,51	1,32	1,33	1,31
5. Htg. N_4→N_5	*1,33*	*1,18*	*1,38*	*1,27*	*1,21*	*1,22*
	1,26	1,15	1,32	1,24	1,18	1,17
	1,38	1,22	1,43	1,29	1,23	1,26
→Ad. $♀_{NT}$	–	–	–	1,33	1,28	1,29
6. Htg. N_5→Ad.	*1,39*	*1,24*	*1,40*	*1,29*	*1,24*	*1,20*
	1,36	1,20	1,38	1,28	1,21	1,15
	1,44	1,31	1,44	1,31	1,27	1,26
⌀ 2.–6. Htg. (ohne $♀_{NT}$)	1,337	1,244	1,390	1,288	1,242	1,280
⌀ ♂ und ♀	1,312	1,243	1,335			

Für jeden Wert sind angegeben (von oben nach unten): Mittel, Minimum, Maximum.

kere Expansion zu verzeichnen ist, wächst die Schere des Weibchens mit jeder folgenden Häutung wieder schwächer, während beim Männchen eine ansteigende Tendenz bemerkt werden kann. Dasselbe ist beim 5. Postabdominalsegment der Fall; hier ist der schrittweise Rückgang im Wachstum beim Weibchen noch auffälliger.

Zum Vergleich wurden auch die Werte für die 5. Häutung der neotenen Entwicklung eingetragen. Sie sind, verglichen mit andern Häutungen der normalen Entwicklung, nicht besonders hoch und machen es daher verständlich, daß die neotenen Weibchen größenmäßig deutlich hinter den übrigen zurückbleiben.

4.4.10. Gewichtszunahme

Über größere Abschnitte der Postembryonalentwicklung reichende Gewichtskontrollen konnten nur an einer geringen Anzahl von Individuen gemacht werden. Die dabei gewonnenen Daten erlauben es jedoch, jedem Stadium einen approximativen Gewichtsbereich zuzuordnen:

Mittlere Körpergewichte (gerundete Werte) zu Beginn und am Ende der Postembryonalstadien

Stadium		Anfang		Ende (mg)
I	L	8	→	6
II	N_1	6	→	25
III	N_2	25	→	55
IV	N_3	50	→	105
V	N_4	100	→	200
VI	N_5	190	→	320
VII	Ad.		→	300–350 nicht trächtige ♀♀ 400–500 trächtige ♀♀ 300–400 ♂♂

Während des Larvenstadiums, wo keine Nahrung aufgenommen wird, nimmt das Gewicht um 1,5 bis 2 mg ab.

Im Laufe des ersten Nymphenstadiums wird das Gewicht vervierfacht. Die erste Häutung mit der überdurchschnittlichen Größenzunahme (vgl. Tab. 4) schafft die nötigen Voraussetzungen dazu. Trotzdem sind nach einer derartigen Gewichtszunahme die häutungsbereiten N_1, verglichen mit den folgenden Stadien, besonders unförmig.

In den nächsten 3 Nymphenstadien wird das Gewicht jeweils verdoppelt, während im letzten Juvenilstadium eine etwas geringere Zunahme registriert wurde (hier liegen allerdings nur die Daten von 2 Individuen vor).

Die Einzelwerte wichen zum Teil beträchtlich vom Durchschnitt ab. So wurden beispielsweise vor der 4. Häutung Endgewichte der N_3 von 85 bis 132 mg gemessen.

Anläßlich jeder Häutung nimmt das Körpergewicht um den Betrag des Exuviengewichtes (incl. Exuvialflüssigkeit) ab. Die Trockengewichte der Exuvien liegen bei der ersten Häutung um 0,05 mg, bei der zweiten um 0,5 mg, bei der dritten um 0,85 mg, der vierten um 2,0 mg, der fünften zwischen 3,5 und 5,0 mg und bei der letzten (6.) Häutung zwischen 5,5 und 7,5 mg. Während der Tage des Fastens nach der Häutung sinkt das Körpergewicht weiter ab, und nach Wiederaufnahme der regelmäßigen Mahlzeiten steigt es wieder stetig an. Die Tiere nehmen solange Nahrung auf, bis die Intersegmentalhäute des Praeabdomens

maximal gedehnt sind, womit das Höchstgewicht des betreffenden Stadiums erreicht ist. Pro Woche kann dabei das Körpergewicht etwa um einen Fünftel zunehmen. Sodann fressen sie nicht mehr bis zur Häutung, die normalerweise (bei günstigem Klima) innert 14 Tagen eintritt. Während dieser letzten Tage geht das Körpergewicht wieder leicht zurück.

Das adulte Stadium zeichnet sich naturgemäß durch die größten Gewichtsschwankungen aus. Bei Tieren, die längere Zeit gefastet haben, sowie bei Weibchen unmittelbar nach einer Geburt kann das Gewicht stark unter die angegebenen Bereiche fallen.

4.5. Diskussion zur Fortpflanzungsbiologie

Zwei Eigenschaften sind bei *I. maculatus* als einem geographisch außerordentlich weit verbreiteten und offensichtlich sehr anpassungsfähigen Skorpion nicht ohne weiteres zu erwarten: die verhältnismäßig kurze Longevität und die relativ niedrige Nachkommenzahl. Obwohl es sich um Gefangenschaftsbeobachtungen handelt, bestehen doch verschiedene Anhaltspunkte, die den Schluß zulassen, daß *I. maculatus* mit einer Lebensdauer von rund 2 Jahren wesentlich weniger lang lebt als viele andere Arten, für die entsprechende Beobachtungen vorliegen (z. B. FABRE 1907: *B. occitanus* 5 Jahre, SCHULTZE 1927: *H. longimanus* 3–4 Jahre, MATTHIESEN 1967: *T. bahiensis* 47 Monate sowie eigene Beobachtungen: vgl. p. 50). Was die Nachkommenzahl betrifft, handelt es sich bei *I. maculatus* um eine Totalzahl von ungefähr 100 Tieren in 5 Würfen. Dies steht im Gegensatz zu einer Reihe anderer Arten mit Wurfgrößen zwischen 40 und 100 (AUBER 1963: *B. occitanus* 30–70, BAERG 1961: *C. insulanus* 20–105, etc.). Wenn angenommen werden darf, daß die Zahl von 5 Würfen für Skorpione generell Gültigkeit hat, käme man demnach bei gewissen Arten auf gegen 500 Nachkommen pro Weibchen.

Den nachteiligen Folgen der kurzen Lebensdauer und der niedrigen Nachkommenzahl können die folgenden drei Tatsachen entgegengestellt werden: (a) die nahezu ununterbrochene Trächtigkeit der Weibchen von *I. maculatus*; (b) das relativ fortgeschrittene Stadium der Jungen bei der Geburt; (c) (von geringerer Bedeutung) – die Möglichkeit der Neotenie.

Wie in Absch. 4.1.3. beschrieben, verhalten sich die Männchen den Weibchen gegenüber sehr häufig relativ passiv und müssen in manchen Fällen von den Weibchen zur Paarung angeregt werden. Dies ist für den Fortbestand und die Ausbreitung der Art allerdings ohne Konsequenzen, weil eine einzige Begattung genügt, um beim Weibchen die Gesamtzahl von entwicklungsfähigen Eizellen zu befruchten. Wir haben gesehen, daß bereits ungefähr eine Woche nach einer vor-

angegangenen Geburt ein nächster Schub von Follikeln sich zu entwickeln beginnt und damit das Weibchen erneut trächtig wird. Meine Beobachtungen lassen sich in Einklang mit der Hypothese von MATHEW (1967) bei *Lychas tricarinatus* bringen, ohne daß sie allerdings deren Richtigkeit erweisen könnten. Danach wären an der Entwicklung der Embryonen zweierlei Hormone beteiligt: ein entwicklungsförderndes, aus den Corpora lutea, und ein entwicklungshemmendes, aus den sich entwickelnden Follikeln produziertes Hormon. Damit würden die sich entwickelnden Follikel die Weiterentwicklung der «rudimentary» Follikel hemmen. Wenn die Entwicklung eines Wurfes von Embryonen abgeschlossen und die Geburt erfolgt ist, würden die «post-partum»-Follikel mittels ihres Hormons die Entwicklung eines weiteren Schubes von bisher diapausierenden Follikeln auslösen.

Außer bei *Isometrus maculatus* ist nur noch aus der Gattung *Centrurus* bekannt, daß die neugeborenen Jungen bereits pigmentiert sind. Bei *I. maculatus* ist außerdem noch die verhältnismäßige Größe der Neugeborenen auffallend; bezogen auf die Länge des Muttertieres, weisen die Larven etwa einen Viertel auf. Abgesehen von einigen Scorpionidae, deren Embryonalentwicklung ganz andere Voraussetzungen schafft, haben die meisten Skorpionenarten eine relative Geburtsgröße, die um $^1/_5$ bis $^1/_6$ der Adultgröße liegt (nach Abbildungen bei SHULOV et al. 1960, ABD-EL-WAHAB 1925, ANGERMANN 1957, WILLIAMS 1969 etc.). Einzig gewisse *Centrurus*-Arten haben ähnlich große Neugeborene wie *I. maculatus*. Dazu kommt, daß bei geburtsbereiten *I. maculatus* die Embryonalhüllen so fragil sind, daß sie häufig schon kurz vor der Geburt aufbrechen. Es kommt auf diese Art zu einer scheinbaren Viviparität. Nur bei den Scorpioniden (sowie beim Diplocentriden *Nebo*) ist ebenfalls Viviparität bekannt; dort handelt es sich jedoch um echte Viviparität, weil im Zusammenhang mit der andersgearteten Embryonalentwicklung keine Eihüllen gebildet werden.

Schließlich ist noch zu erwähnen, daß die Dauer des ersten Lebensstadiums von *I. maculatus* nur 4 Tage beträgt, während dieses Stadium bei Arten mit analoger Embryonalentwicklung in der Regel um durchschnittlich $^1/_3$ länger ist. Wiederum finden wir unter den *Centrurinae* einige Arten, die ebenfalls ein kurzes Larvenstadium aufweisen (3 bis 7 Tage, SMITH 1927, BAERG 1961); eine weitere, noch ungeklärte Ausnahme, mit einer Larvalperiode von weniger als einer Stunde, bilden die Gattungen *Orthochirus, Leiurus* und *Compsobuthus* (SHULOV et al. 1960).

Färbung, relative Größe, Zustand der Embryonalhüllen und kurzes Larvenstadium scheinen alle darauf hinzuweisen, daß *I. maculatus* in einem für Skorpione ungewöhnlich fortgeschrittenen Stadium geboren wird. Es ist möglich, daß die relativ kleine Nachkommenzahl pro Wurf zurückzuführen ist auf die relative Größe, die die Embryonen

bis zum Abschluß ihrer Entwicklung erreichen. Andererseits ist denkbar, daß die fortgeschrittene Entwicklung bei der Geburt die Überlebenschancen der Neugeborenen entsprechend vergrößert.

Wie in Abschnitt 4.4.3. gesagt wurde, muß aufgrund meiner Beobachtungen angenommen werden, daß in 5–10 % der Fälle die Weibchen bereits im letzten Nymphenstadium reproduktionsfähig werden bzw. das Adultstadium mit einer Häutung weniger als normal erreichen. Wir haben es also hier in einem geringen Umfang mit der Erscheinung der Neotenie zu tun. Auch dies kann im Zusammenhang mit der kurzen Lebensdauer und der geringen Nachkommenzahl gesehen werden, in dem Sinne als diese Tendenz zur Neotenie die Reproduktion der Art *I. maculatus* eher fördert. – Neotenie ist sonst vorwiegend bei parasitischen Lebewesen beschrieben worden; es ist bemerkenswert, daß sie hier bei einem Skorpion, einem vollkommen freilebenden Tier, gleichfalls auftritt.

5. Giftdrüsen

5.1. Einleitung

Die Struktur des Giftapparates und der Giftdrüsen, einschließlich der Histologie, wurde von etlichen Autoren untersucht: JOYEUX-LAFFUIE (1882, 1883: *Buthus occitanus*), PAWLOWSKY (1913, 1914, 1924 b: zahlreiche Arten aus mehreren Familien), KUBOTA (1918: *Mesobuthus martensi*), ABD-EL-WAHAB (1952: *Leiurus quinquestriatus*), BÜCHERL (1964 b: *Tityus serrulatus* und *T. bahiensis*), ROSIN (1965: *Nebo hierichonticus*), SAMANO-BISHOP & GOMEZ-DE-FERRIZ (1964: mehrere Arten der Gattungen *Vejovis, Diplocentrus* und *Centrurus*). Bei BÜCHERL finden sich noch weitere Autoren zitiert, deren Arbeiten mir nicht zugänglich waren (MAURANO 1915, MELLO-CAMPOS 1925, MAGALHAES 1935 und 1946). LAUNOY (1903) untersuchte Kernvorgänge während der Sekretion bei den Giftdrüsen verschiedener Tiere, u. a. beim Skorpion *Buthus occitanus*. Zusammenfassende Darstellungen des damaligen Wissens geben PHISALIX (1922) und JUNQUA & VACHON (1968).

Die umfassendste Arbeit, in der zudem die frühere Literatur vollständig zitiert ist, verdanken wir PAWLOWSKY (1913), der auch in beschränktem Rahmen die embryonale und postembryonale Entwicklung verfolgt hat. Weitere Angaben über die Embryonalentwicklung der Giftdrüsen finden sich bei GANIN (1867; unzugängliche Arbeit, zitiert von PAWLOWSKY) und PEREYASLAWZEWA (1907).

Die grobe Morphologie des Giftapparates war bereits vor JOYEUX-LAFFUIE bekannt. Das Postanalsegment («Telson» genannt) enthält ein Paar von Giftdrüsen, die gegen außen dem Integument anliegen, gegen innen von einer Muskelschicht umschlossen sind. Die Drüsen besitzen

ein Lumen und münden mittels separater Ausführgänge in den gebogenen Stachel. Von mehreren Autoren wurde beschrieben, daß sich die beiden Ausführgänge vereinigen und kurz vor der Spitze des Stachels in einer gemeinsamen Öffnung nach außen münden (BLANCHARD 1852; ABD-EL-WAHAB 1952: *Leiurus quinquestriatus*; SAMANO-BISHOP & GOMEZ-FERRIZ 1964: bei den Gattungen *Vejovis, Diplocentrus, Centrurus*). Alle übrigen Autoren weisen auf die völlige Unabhängigkeit der Ausführgänge bei den von ihnen untersuchten Arten hin.

Die Wände der Drüsen werden von einem Epithel hoher Zylinderzellen gebildet, die auf einer bindegewebigen Stützmembran stehen. Diese «Membrana propria» kann mit dem Epithel zusammen oberflächenvergrößernde Falten und Ausstülpungen ins Lumen aufweisen. PAWLOWSKY (1913) unterschied nach Art und Anzahl dieser Faltungen zwei Typen von Giftdrüsen: A. den «primitiven» oder «embryonalen» Typus: hier fehlen Falten vollständig oder betreffen nur das Drüsenepithel, nicht aber die «Stützmembran». Diese Form ist in der Familie der Chactidae vorhanden sowie bei gewissen Arten der Vejovidae und Scorpionidae; B. den «definitiven» oder «komplizierten» Typus: hier weist das Drüsenepithel echte Falten auf, die die «Stützmembran» miteinbeziehen. Diese Form findet sich bei den restlichen Vejovidae und Scorpionidae sowie bei den übrigen Familien. Beide Typen können aufgrund der Anzahl Falten noch weiter unterteilt werden. Vertreter der Familie Buthidae besitzen in der Regel Giftdrüsen, deren Epithel allseitig Faltungen aufweist (Typ B_3) und nicht nur auf der medialen Seite, wie es etwa bei den Scorpioniden der Fall ist.

Bezüglich der Histologie und der Sekretionsweise finden sich in der Literatur gegensätzliche Auffassungen. Es wird im Drüsenepithel, nebst den sezernierenden Zellen, auch die Existenz von Stütz- oder Ersatzzellen postuliert. Diese werden je nach Autor als sehr kleine, abgeflachte Zellen, die zwischen den andern liegen (PAWLOWSKY 1913, ABD-EL-WAHAB 1952), oder als relativ große, ungefähr kubische und basal liegende Zellen (BÜCHERL 1964 b) beschrieben. Außerdem sind bei den Gattungen *Vejovis, Diplocentrus* und *Centrurus* Myoepithelialzellen genannt worden (SAMANO-BISHOP & GOMEZ-FERRIZ 1964). Die Sekretionsweise wird bald als holokrin, bald als aprokrin bezeichnet. JUNQUA & VACHON (1968) führten außerdem den Begriff «semi-holokrin» ein, mit dem zum Ausdruck gebracht werden soll, daß eine Drüsenzelle erst nach mehrmaligem Sekretionscyclus vollständig zugrunde geht.

Obwohl es unwahrscheinlich ist, daß alle diesbezüglichen Angaben in der Literatur zutreffen, ist es doch sehr schwierig zu entscheiden, welche Ansichten richtiger sind, da die meisten Untersuchungen an verschiedenen Skorpionenarten gemacht wurden und es nicht von der Hand zu weisen ist, daß die Verhältnisse von einer Art zur andern etwas variieren.

Was die Entwicklung der Drüsen anbetrifft, ist (seit PAWLOWSKY 1913) bekannt, daß die Skorpione mit funktionsuntüchtigen Giftdrüsen geboren werden. Auch in morphologischer Hinsicht läuft ein beträchtlicher Teil ihrer Entwicklung erst in der postembryonalen Phase ab.

Die Giftdrüsen von *I. maculatus* wurden meines Wissens bisher nicht bearbeitet.

5.2. Methoden

Mit Hilfe histologischer Serienschnitte wurden die Giftdrüsen von *I. maculatus* während der Embryonal- und Postembryonalentwicklung sowie im Adultstadium untersucht. Es wurden dazu in Ifakara gesammeltes Material sowie aus eigener Zucht stammende Tiere verwendet. Für die Embryonalstadien wurden in physiol. NaCl oder 40 %-Alkohol die vollständigen Ovario-uteri aus frisch getöteten Weibchen herauspräpariert und in alkoholischer Bouin-Dubosq-Lösung (48 h bis mehrere Wochen) oder in Carnoy (4 h) fixiert; die Datierung der Embryonen erfolgte nach p. 30. Postembryonale Stadien wurden in denselben Medien fixiert, wobei die jüngern als ganzes, von den ältern nur das Telson weiterbehandelt wurde. Beide Fixierungsmittel waren gut geeignet, für die Erhaltung der Drüsenzellen Carnoy etwas besser.

Über eine Alkohol-Butanol- oder Methylbenzoat-Benzol-Reihe wurden die Objekte in Paraffin eingebettet (Embryonen und Larven am vorteilhaftesten in Paraffin 62° mit Zusatz von 8 % Bienenwachs, Postembryonalstadien in Paraffin 65°, Zusatz von 5 % Bienenwachs). Auf einem Schlittenmikrotom wurden 5–7 μ dicke Sagittal-, Frontal- und Querschnitte angefertigt. Dabei wurde vor jedem Schnitt der Block schwach angehaucht, so daß trotz allfälliger Chitin- oder Dotterreste eine brauchbare Schnittqualität erreicht wurde.

Die Schnitte wurden mit Azan, Haematoxylin nach Delafield, Weigert und P. Meyer (Gegenfärbung mit Erythrosin) oder Tri-PAS gefärbt, mit Cyclonlack eingedeckt und im Hellfeld des Lichtmikroskops untersucht.

Versuche mit Diaphanol zur Erweichung des Chitins (nach Vorschrift in ROMEIS 1948) erwiesen sich nur manchmal und zufällig als erfolgreich. Es konnte keine allgemein gültige, optimale Wirkungsdauer gefunden werden. Bei gleich langer Einwirkung und Vorbehandlung war vergleichbares Material manchmal noch hart, manchmal bereits mazeriert.

5.3. Histologie und Sekretionsweise im Adultstadium

Grundsätzlich entspricht die Giftdrüse von *I. maculatus* in ihrem Bau demjenigen der bisher beschriebenen Arten. Es handelt sich um den «definitiven» (oder «komplexen») Typus, hingegen ist, anders als

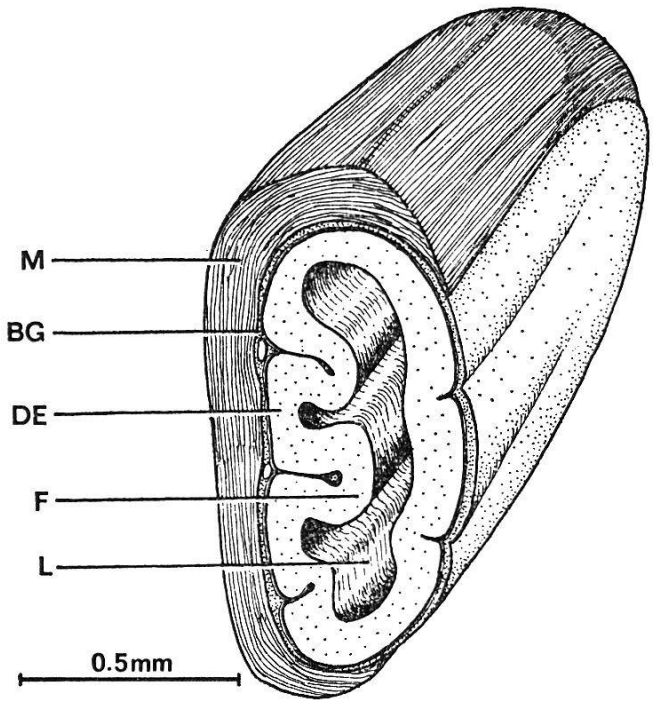


Abb. 8. Bau der Giftdrüse von *I. maculatus*. Schematische Darstellung einer einzelnen, aus dem Telson herauspräparierten und durch Querschnitt eröffneten Drüse. (M = Muskelhülle, BG = Bindegewebshülle oder «Basalmembran», DE = Drüsenepithel, F = dessen Faltungen, L = Lumen.)

bei den meisten Buthiden, nur eine geringe Anzahl von Falten (in der Regel 2 bis 3), und zwar nur auf der medialen Seite der Drüse, vorhanden (Abb. 8). In seiner ganzen Oberfläche ist das Drüsenepithel gleichartig; um die Histologie im einzelnen zu studieren, ist es gleichgültig, aus welcher Drüsenregion die Schnitte stammen. Es handelt sich um ein einschichtiges Zylinderepithel mit einer durchschnittlichen Höhe von rund 100 μ. Die von feinsten Gefäßen durchzogene Bindegewebshülle der Drüse (die «Basalmembran» oder «Membrana propria» der ältern Autoren) weist eine Dicke von etwa 5 μ auf. Zwischen den hohen Zylinderzellen, die die eigentlichen Drüsenzellen darstellen, finden sich hauptsächlich in basaler Lage, aber auch apikal und, etwas seltener, in verschiedenen Zwischenhöhen andere, nicht sezernierende Zellen. Es handelt sich hierbei um den Typus von Zellen, der von PAWLOWSKY (1913) als Stützzellen, von BÜCHERL (1964 b) als Ersatzzellen bezeichnet wurde. Von diesen wird später noch die Rede sein.

In Abb. 9 ist eine Gruppe von Drüsenzellen und ihre Sekretionsweise schematisch dargestellt. Die Zeichnungen a und e stellen das Epithel so dar, wie es in den weitaus häufigsten Fällen auf den Schnitten angetroffen wird. Bei oberflächlicher Betrachtung der sezernierenden Zellen entsteht der Eindruck, daß diese zumindest in zweierlei Gestalt vorliegen, in der Gestalt A mit schmaler Basis und breitem Apex und in der Gestalt B mit umgekehrten Proportionen. Sie unterscheiden sich auch im Inhalt; währenddem sich derjenige der Form B kaum anfärbt,

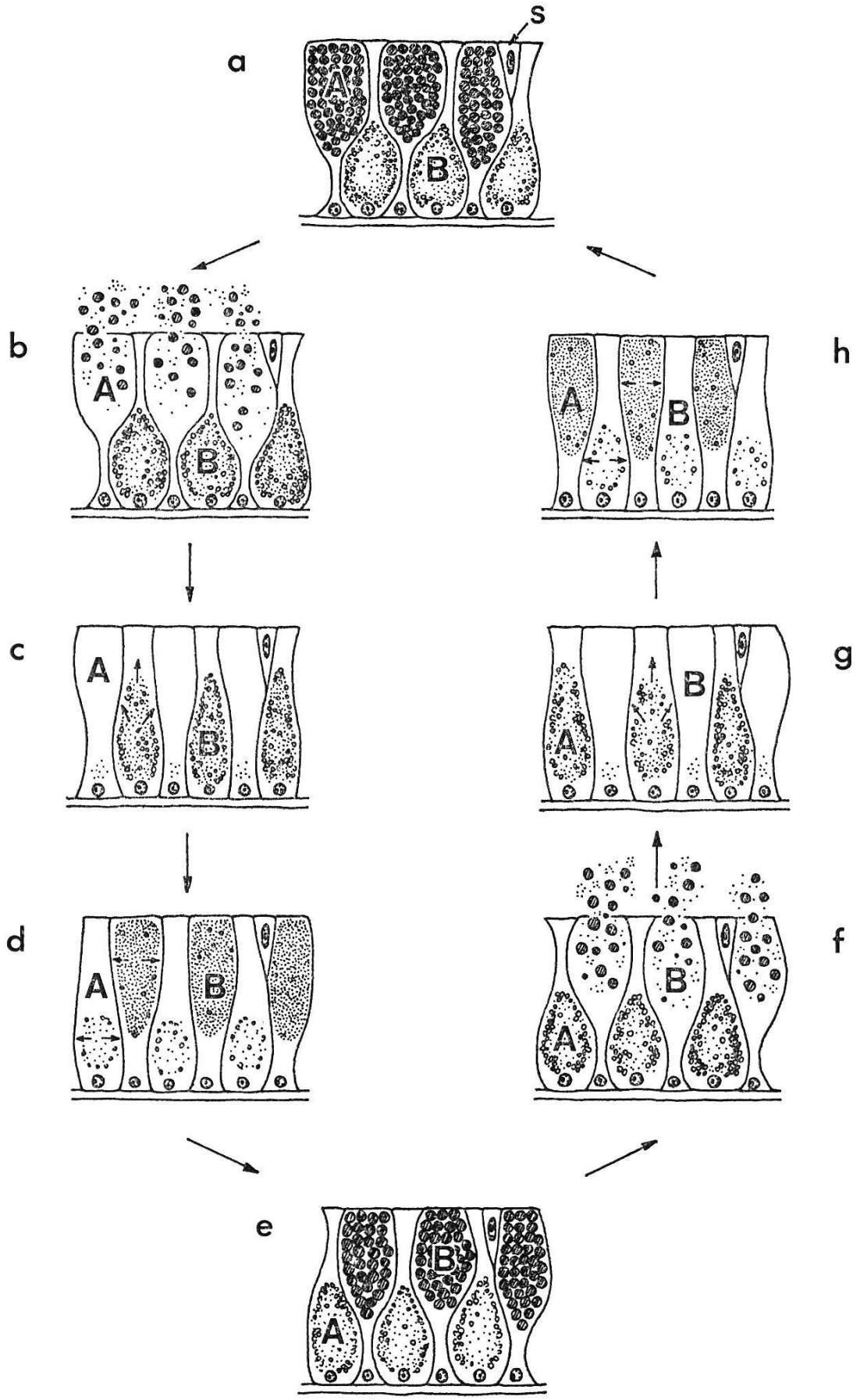


Abb. 9. Sekretionsphasen der Giftdrüsen von *I. maculatus*. Schematische Darstellung eines Ausschnitts aus dem Drüsenepithel. (Oberhalb der Zellen: Lumen der Drüse, unterhalb: «Basalmembran». A, B = Drüsenzellen unterschiedlicher Sekretionsphasen, s = «Stützzelle» nach der Definition von PAWLOWSKY [1913], = ausgediente, degenerierende Drüsenzellen, die nächstens ins Lumen ausgestoßen wird.) Weitere Erklärungen im Text (p. 64 ff.).

präsentiert sich die Form A bei Azanfärbung mit stark dunkelroten Sekrettropfen. Wohl aufgrund eines derartigen Bildes kam KUBOTA (1918) zur Ansicht, das Drüsenepithel von *Mesobuthus martensi* setze sich aus drei verschiedenen Typen von sezernierenden Zellen zusammen. Aufgrund genauerer Untersuchung kam ich zum Schluß, daß es sich bei den Gestalten A und B um denselben Zelltypus in verschiedener Aktivitätsphase handelt. Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit denjenigen von BÜCHERL (1964 b) und SAMANO-BISHOP & GOMEZ-FERRIZ (1964), die bei den von ihnen untersuchten Arten ebenfalls nur eine einzige Sorte von sezernierenden Zellen beschrieben.

Soweit ich es beurteilen kann, handelt es sich bei Gestalt A (Abb. 9 a) um eine sekretionsbereite Zelle, deren Inhalt bei Einsatz des Giftapparates ins Lumen abgegeben werden kann. Bei Gestalt B dürfte es sich um eine Zelle handeln, die in einer früheren Phase steht, bei der also die Sekretprodukte in der basalen Region noch in Bildung begriffen sind. Daß es sich bei den Einschlüssen der Zellen A und B um chemisch verschiedenartige Substanzen handeln muß, zeigt ihre weiter oben bereits genannte Färbereaktion mit Azan. Bei einem Skorpion, der vor der Fixierung während eines Monats nicht gefüttert wurde und der den Giftapparat auch sonst nicht einsetzte, zeigte sich, daß sich die Sekretprodukte zum Teil auch bei Zellen der Gestalt B, in der basalen Hälfte, rot anfärbten; dies läßt vielleicht darauf schließen, daß hier eine «Reife» des Sekretes stattgefunden hat und daß in diesem Fall die ungewöhnliche Lage der Sekretgrana lediglich auf eine Platzfrage zurückzuführen war.

In der Regel aber scheint diese «Reifung» des Sekretes erst im Zusammenhang mit seiner Verschiebung gegen den Apex zu erfolgen (Abb. 9 c), nachdem die benachbarten Zellen ihre Sekretprodukte ans Lumen abgegeben haben (Abb. 9b und f). Im Zustand, wie er in den Zeichnungen d und h dargestellt ist, erscheint das Sekret, obgleich noch nicht grobkörnig, doch schon rot.

Es handelt sich also um Drüsenzellen, in denen die Sekretproduktion in der basalen Hälfte, d. h. in Kernnähe, stattfindet, die fertigen Produkte aber, soweit der Platz reicht, in der apikalen Region gelagert werden. Dabei kann sich die apikale Region auf Kosten der benachbarten Zellen stark ausdehnen. Wenn auf diese Weise die apikale Seite des Epithels platzmäßig ausgefüllt ist, scheint in der Regel die weitere Produktion oder die «Reifung» auf der basalen Seite unterbrochen zu werden. Erst eine Entleerung von sekretionsbereiten Zellen zieht wieder eine apikale Verschiebung der halbfertigen Produkte in den andern Zellen und damit auch eine Reifung dieser Produkte nach sich. Es ist in diesem Zusammenhang verständlich, daß Zustände, wie in den Zeichnungen c–d/g–h dargestellt, die vermutlich rasch ablaufen, wesentlich seltener zu finden sind als der Zustand in Zeichnungen a und e.

Bei der Entleerung der sekretionsbereiten Zellen (b, f) reißt, wohl ausgelöst durch Kontraktion des Drüsen-Muskelmantels sowie dank eines erhöhten Zell-Innendruckes, der Apex an einer Stelle auf. Zellwände und -kern bleiben erhalten, und in der basalen Region setzt von neuem die Sekretproduktion ein. Es konnten niemals apikale Zellabschnürungen beobachtet werden, wie sie von SAMANO-BISHOP & GOMEZ-FERRIZ (1964) geschildert wurden. Obwohl mir klar ist, daß natürliche Zellvorgänge selten eindeutig einem bestimmten Lehrbuchschema zugeordnet werden können und daß demgemäß sowohl für die eine als für die andere Definition Anhaltspunkte vorliegen, muß nach meinem Dafürhalten die vorliegende Sekretionsweise am ehesten als «merokrin» bezeichnet werden.

Zu bemerken ist noch, daß im Lumen üblicherweise kein Gift gefunden wird. Im Gegensatz also zu den Spinnen werden hier die Fertigprodukte noch in den Zellen gespeichert. Es ist denkbar, daß angesichts des hohen Protease-Gehaltes des Giftes eine länger dauernde Lagerung im Lumen ohne Eigenschädigung des Drüsengewebes nicht möglich wäre. Es muß aus diesem Grund auch angenommen werden, daß das Gift seine volle Wirkungskraft erst im Augenblick des Austritts aus der Zelle (durch Oxydation oder andere chemische Reaktion?) erlangt und es sich also bei den gespeicherten Sekretgrana noch um eine Giftvorstufe handelt.

Selbst bei mehrmaligem Einsatz des Giftapparates werden nicht alle sekretionsbereiten Zellen entleert. Über die Faktoren, die bestimmen, welche Zellen oder Zellgruppen beim einzelnen Stich zur Entladung kommen, kann nichts ausgesagt werden.

Was die Stütz- oder Ersatzzellen anbetrifft, so bin ich der Meinung, daß es sich auch bei diesen grundsätzlich um Drüsenzellen handelt. Eine Stützfunktion kann ich ihnen jedenfalls nicht zuordnen. Diejenigen Zellen, die zwischen den Basen der sezernierenden Zellen in Kontakt mit der Stützlamelle («Basalmembran») stehen, unterscheiden sich von den übrigen durch einen etwas größern Zellkörper und besitzen einen großen, runden und stark anfärbbaren Ruhekern. Es ist denkbar, daß es sich hierbei um echte Ersatzzellen handeln könnte, wie BÜCHERL (1964 b) vermutet. Die Existenz von Ersatzzellen ist ohne weiteres verständlich, da auch bei anderer als holokriner Sekretion laufend ausgediente Zellen ersetzt werden müssen.

Hingegen kann den apikal und auf verschiedener Höhe zwischen den Drüsenzellen liegenden kleinen und abgeflachten Zellen wohl keine Ersatzfunktion zukommen. In Anbetracht ihrer Kerne, die im Falle der auf Zwischenhöhen liegenden Zellen stark zusammengedrückt sind, im Falle der apikal liegenden Zellen voluminös und von lockerem Inhalt, erscheint es wahrscheinlich, daß es sich hierbei um ausgediente Drüsenzellen handelt, die ins Lumen ausgestoßen werden. Den Beweis der

Richtigkeit dieser Hypothese könnten wohl erst elektronenoptische Untersuchungen bringen. Jedenfalls scheint ein Unterschied zu den Drüsen von *Tityus serrulatus* und *T. bahiensis* zu bestehen, wo nach BÜCHERL (1964 b) der Kern einer ausgedienten Zelle zusammen mit den letzten Sekretprodukten ins Lumen ausgeschieden wird.

5.4. Entwicklung der Giftdrüsen

Im Laufe dieser Untersuchungen wurde auch die embryonale und postembryonale Entwicklung der Giftdrüsen verfolgt. Es liegen zwar bisher in der Literatur (vgl. Einleitung zu Kap. 5) erst wenige Anhaltspunkte zur Histogenese dieser Organe vor, die jedoch keine besonderen Probleme aufzuwerfen scheint. Deshalb seien hier nur die wichtigsten Punkte kurz dargestellt.

Die ersten Anlagen der Giftdrüsen lassen sich auf Schnitten von etwa 40 bis 45tägigen Embryonen erkennen, bei denen die Extremitäten bereits ausgebildet sind und die volle Anzahl der Körpersegmente erreicht ist. Das Telson und häufig auch die nächstvorderen Postabdominalsegmente weisen in diesem Stadium auf beiden Seiten eine in der Längsachse liegende schwache Einfaltung der Körperoberfläche auf, die sich beinahe über die ganze Segmentlänge erstreckt. Die Körperwand wird von einer breiten Lage dichtgepackter embryonaler Zellen gebildet. Im Innern der Segmente finden sich nebst der Anlage des Dorsalgefäßes nur wenige Zellen, die in der vorderen Hälfte des Segmentes in zwei lockeren Strängen dorsoventral angeordnet sind. Es handelt sich hierbei um Myoblasten, die die spätere Dorsoventralmuskulatur bilden. Während in den übrigen Postabdominalsegmenten (außer der Darmanlage im Zentrum) keine weiteren Strukturen beobachtet werden können, ist im Telson entlang der Längsfalte eine kompakte Ansammlung embryonaler Zellen zu bemerken, die mit der Körperwand in Berührung steht und wohl durch eine Verdickung der Wand in der Region der Falte entstanden ist (Abb. 10 b). Dichte und Anordnung der Zellen sowohl der Drüsenanlage als auch der Epidermis lassen es als unwahrscheinlich erscheinen, daß es sich um eine eigentliche Einfaltung oder Einstülpung, unter Abschnürung von Material, handle. Der Vorgang läßt sich am ehesten als «Wucherung» der Epidermis im Anschluß an die Entstehung der Falte verstehen. Jedenfalls sind die Drüsen also ektodermalen Ursprungs, wie PAWLOSKY (1913) bereits vermutete, während die posthum veröffentlichte Arbeit von PEREYASLAWZEWA (1907) eher auf eine mesodermale Entstehung schließen ließe.

Im Laufe der weiteren Entwicklung trennt sich die Drüsenanlage von der Epidermis ab, bleibt jedoch eng an diese angelehnt und vergrößert sich durch Mitose der Zellen (Abb. 10 c). Während in den übrigen Segmenten die beiden Muskelstränge ihre gerade, dorsoven-

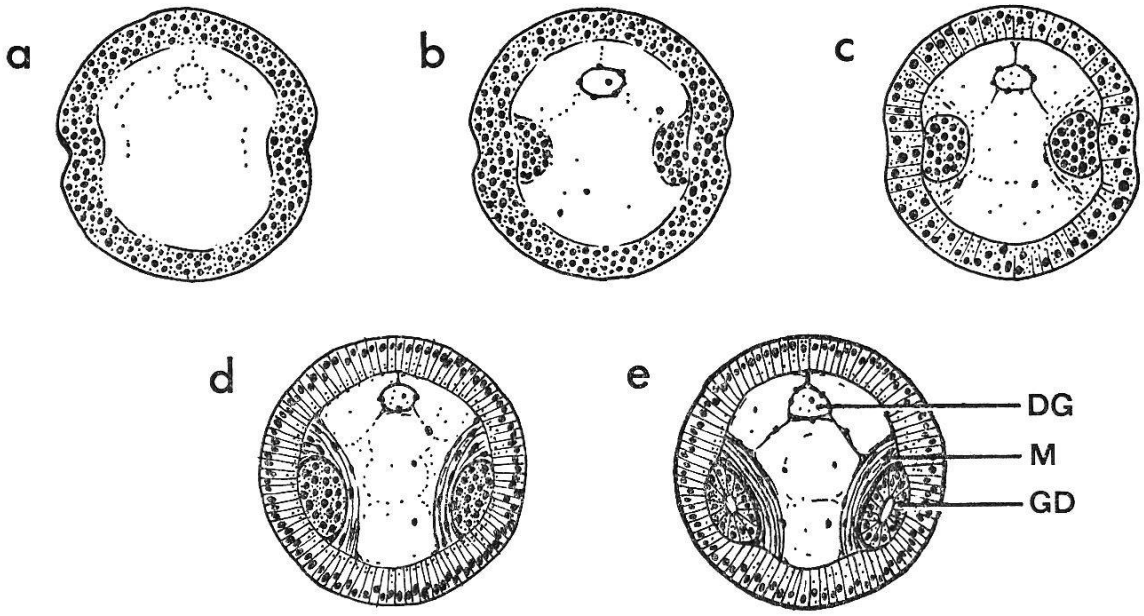


Abb. 10. Anlage und embryonale Entwicklung der Giftdrüsen von *I. maculatus*. Schematisierte Telson-Querschnitte verschiedener embryonaler Entwicklungsstadien: a) ca. 40tägig, b) 45tägig, c) 50tägig, d) 60tägig und e) ca. 70tägiger Embryo (kurz vor Geburt). DG = Dorsalgefäß, M = Muskelhülle, GD = Giftdrüse. Weitere Erklärungen im Text (p. 68).

trale Richtung beibehalten, wachsen sie im Telson dorsal und ventral nach außen, dehnen sich über die ganze Länge des Segmentes aus und umhüllen auf diese Weise die Drüsenanlagen.

Die Ausführgänge scheinen, unabhängig von den Drüsen, durch Einstülpung von der Spitze des Telsons her zu entstehen und gegen die Drüsen vorzustoßen. Schon bei den frühesten Stadien, bei denen die Ausführgänge verfolgt werden konnten, waren beide in ihrer gesamten Länge vollständig getrennt.

Erst bei den spätesten Stadien (etwa 65 Tage Embryonalentwicklung) besitzen die Giftdrüsen ein Lumen, das allerdings noch einen geringen Durchmesser aufweist (Abb. 10 e). Der Aufbau der Drüsen entspricht dem von PAWLOWSKY (1913) für «*Buthus*» *crassicauda* gezeigten. Bis zur Geburt und auch während der ganzen Dauer des Larvenstadiums werden die Drüsen keiner weiteren Veränderung unterworfen. Erst nach der ersten Häutung beginnt die Sekretion der Drüsenzellen; diese werden gleichzeitig etwas niedriger, wodurch sich das Lumen vergrößert.

Wenn aus irgendeinem Grund die zweite Häutung ausbleibt (vgl. Absch. 4.4.4., p. 46), kann das Drüsenepithel bereits im zweiten Stadium (N_1) eine erste Längsfalte bilden. In der Regel tritt eine solche Oberflächenvergrößerung des sezernierenden Epithels erst im Stadium N_2 oder N_3 auf. Die maximale Anzahl von drei Falten wird erst im Adultstadium erreicht.

Die Befunde bei *I. maculatus* entsprechen also der Feststellung von PAWLOWSKY (1913), daß die Skorpione mit funktionsuntüchtigem Gift-

apparat geboren werden und ein wesentlicher Teil der Entwicklung der Drüsen erst in der postembryonalen Phase abläuft.

5.5. Diskussion zur Funktion der Giftdrüsen

Im Laufe dieser Arbeit wurde versucht, gewisse Anhaltspunkte zu erhalten bezüglich der Frage, welchem Funktionskreis der Giftapparat der Skorpione primär, d. h. ursprünglich, zuzuordnen sei, nämlich dem Funktionskreis der Beute oder demjenigen der Verteidigung.

Bei den meisten aktiv giftigen Tieren wirft eine solche Zuordnung keine größern Probleme auf. Giftapparate, die sich primär dem Funktionskreis des Beuteerwebs zuordnen lassen, stehen in der Regel in direktem Zusammenhang mit den Mundwerkzeugen. Bei den hierbei vorliegenden Giften liegt die Hauptwirkung in einer raschen Immobilisierung der in Frage kommenden Beutetiere. Derartige Giftapparate werden daneben meist auch zur Verteidigung eingesetzt, jedoch häufig nur zögernd.

Giftapparate, deren primäre Funktion in der Verteidigung liegt, haben eine von den Mundwerkzeugen unabhängige Stellung an der Körperoberfläche oder stehen mit dem Enddarm in Beziehung. Sie werden niemals zum Zweck des Beuteerwerbs eingesetzt und haben somit rein defensive Bedeutung. In manchen Fällen kommen hierbei Substanzen zur Anwendung, die lediglich abschreckende Wirkung besitzen.

Im Falle der Skorpione ist aufgrund der erwähnten Merkmale keine eindeutige Zuordnung möglich. Es ist bekannt, daß verschiedene Skorpionenarten sowohl beim Beutefang als auch bei der Verteidigung eine sehr unterschiedliche Bereitschaft zum Stechen zeigen (VACHON 1949, ALEXANDER 1959 b, HEATWOLE 1967). Neben gewissen Arten mit schwach entwickeltem Giftapparat, die überhaupt nicht stechen (z. B. *Opisthacanthus lepturus*), gibt es solche, die entweder nur bei starker Bedrohung (z. B. *Euscorpius italicus, Isometrus maculatus, Opisthophthalmus*) oder nur beim Beutefang (*Opisthacanthus, Cheloctonus*) stechen, während andere – zumeist solche mit sehr wirksamem Gift (v.a. Buthidae) – in beiden Fällen außerordentlich stechfreudig sind. Das unterschiedliche Verhalten steht (abgesehen von der Toxicität des Giftes) sehr oft im Zusammenhang mit der unterschiedlich starken Ausbildung der Pedipalpenscheren (ALEXANDER 1959 b, HEATWOLE 1967).

Obschon der Giftapparat in verschiedener Weise eingesetzt wird, ist er doch in allen 5 Familien von prinzipiell gleicher Gestalt. Wir wollen daher von der Annahme ausgehen, daß seine ursprüngliche Funktion überall dieselbe war.

Aufgrund seiner Stellung müßte der Giftapparat der Skorpione, der von den Mundwerkzeugen entfernt in der Nähe der Analöffnung gelegen ist, zur zweiten Gruppe von Giftapparaten gezählt werden, die

primär zum Funktionskreis der Verteidigung gehören. Im Gegensatz zu den Vertretern dieser Gruppe setzt der Skorpion seinen Giftapparat jedoch sowohl zur Verteidigung als auch zum Beuteerwerb ein.

Die Chemie der Skorpionengifte wurde in den letzten Jahren sehr eingehend untersucht (MIRANDA et al. 1960, 1964; ROCHAT et al. 1967). Die kürzlich publizierten neuesten Resultate (ZLOTKIN et al. 1971 a/b) zeigen, daß für die Giftwirkung am Beutetier einerseits und am Versuchs-Säugetier andererseits zwei verschiedene neurotoxische Komponenten des Gesamtgiftes verantwortlich sind: der «larvae-contraction-paralysis-factor» (gemessen in «contraction-paralysis-units», CPU) beim (Arthropoden-) Beutetier und der «mice-lethal-factor» (gemessen als LD_{50}) beim Säugetier. Die Tatsache, daß manche Gifte außerordentlich gute CPU-Werte aufweisen, obwohl sie bezüglich der Maus-LD_{50} bedeutungslos sind, weist eher darauf hin, daß Skorpionengifte in erster Linie für den Beuteerwerb konzipiert sein dürften.

Was *I. maculatus* anbetrifft, so konnte durch eigene Untersuchungen folgendes festgestellt werden: dieser Skorpion setzt seinen Giftapparat in drei Fällen ein: 1. zur Verteidigung, 2. bei kannibalistischen Kämpfen, 3. bei Beutetieren, die relativ groß sind und sich heftig zur Wehr setzen. Auch bei starker Bedrohung sticht er nicht bereitwillig, sondern zumeist erst nach längerer Zeit, wenn sich sonst keine Möglichkeit zur Flucht bietet. Die Hauptfunktion des Giftapparates liegt aber in der Verteidigung, da die beiden übrigen Fälle seltene Ausnahmen darstellen. Hieraus lassen sich jedoch noch keine Schlüsse auf die ursprüngliche Funktion ziehen; diesbezügliche Hinweise können am ehesten aus der Kenntnis der Entwicklung des Giftapparates gewonnen werden.

Eine in Erwägung gezogene Möglichkeit, daß die Skorpione ursprünglich einen rein defensiven, in allen Segmenten paarig an der Körperoberfläche angeordneten Giftapparat besessen hätten (in der Art wie er heute bei Diplopoden existiert), erscheint nach dem Studium der frühen Embryonalentwicklung als unwahrscheinlich. Wohl konnte festgestellt werden, daß in den Praeanalsegmenten manchmal seitliche Längsfalten im Integument auftreten, wie sie im Telson während der Bildung der Drüsenanlagen zu beobachten sind; ob diese Falten jedoch für die Entwicklung der Drüsen im Telson überhaupt von Bedeutung sind, erscheint fraglich. In keinem Fall konnte in einem Praeanalsegment eine Verdickung der Körperwand gefunden werden, wie sie im Telson als Vorstufe der Drüsenanlagen auftritt. Es ist daher zu vermuten, daß es sich bei der Bildung des Giftapparates um eine eigene, besondere Potenz des Telsons handelt.

Von der Embryonalentwicklung der Giftdrüsen her war das Problem also nicht zu lösen, hingegen ergaben sich gewisse Anhaltspunkte aus der Postembryonalentwicklung. Im Larvenstadium sind die Drüsen noch nicht funktionstüchtig. Dies ist verständlich, indem in dieser Phase

weder Ernährung noch Verteidigung notwendig sind. Die Giftproduktion setzt im ersten Nymphenstadium, nach Erhärtung des Integuments, ein. Gleichzeitig damit beginnen sich die Jungen selbständig zu ernähren, und es wäre zu erwarten, daß sie sich auch zu verteidigen haben. Es zeigte sich jedoch, daß bei *I. maculatus* in diesem Stadium niemals der Stachel zur Verteidigung eingesetzt wird. Bei sämtlichen experimentellen Eingriffen war Flucht die einzige Reaktion. Dies erscheint auch sinnvoll, da bei der geringen Körpergröße und vorhandenen Giftmenge, abgesehen von dem kleinen Stachel, wohl bei keinem natürlich auftretenden Feind eine Wirkung erzielt werden könnte. Kannibalismus tritt unter den Geschwistern nicht auf; bei fast spielerisch anmutenden Kämpfen, deren Zeuge ich manchmal war, wurde das Postabdomen zwar als mechanisches Instrument, nicht aber der Stachel benützt. Auf der andern Seite konnte verschiedentlich beobachtet werden, daß in diesem Stadium schon bald der Stachel zur Immobilisierung von Beutetieren (zappelnden Fliegen) eingesetzt wurde. Erst bei Nymphen-2 wurden Belästigungen durch Einsatz des Giftapparates abgewehrt.

Aufgrund der geschilderten Tatsachen und eigenen Beobachtungen neige ich zu folgendem Schluß: der Giftapparat der Skorpione hat ursprünglich wohl primär im Funktionskreis des Beuteerwerbs gestanden und ist erst sekundär auch zur Verteidigungswaffe geworden; hierbei ist bei einzelnen Arten sogar ein gewisser Funktionswandel eingetreten, indem der Einsatz bei der Verteidigung zur Hauptfunktion wurde.

Diese Schlußfolgerung begründet sich vor allem auf folgende zwei Punkte: 1. daß der Giftapparat der Skorpione auch beim Beuteerwerb eingesetzt wird (und zwar auch dann, wenn seine Hauptfunktion in der Verteidigung liegt), was bei einem ursprünglich defensiven Giftapparat wohl nicht der Fall wäre; 2. darauf, daß er (bei *I. maculatus*) nach Erreichen der Funktionstüchtigkeit zuerst beim Beuteerwerb zum Einsatz kommt und erst später bei der Verteidigung.

Die Stellung fern vom Mund ist zwar für einen primär dem Beuteerwerb dienenden Giftapparat ungewöhnlich, wirkt sich in diesem besonderen Fall jedoch keineswegs nachteilig aus. Dank der außerordentlichen Beweglichkeit des Postabdomens kann der Stachel ohne weiteres in Mundnähe geführt werden und gleichzeitig mit den Mundwerkzeugen in Funktion treten. Die vom Mund unabhängige Lage wirkt sich insofern sogar von Vorteil aus, als das Gift gezielt in jeden Körperteil des Beutetieres injiziert werden kann, ohne daß dieses auf umständliche Art umplaziert werden müßte.

6. Zur systematischen Stellung von *Isometrus maculatus* (De Geer)

Als erster unterteilte THORELL (1876) die Familie der Buthidae (damals «Androctonoidae» benannt) in zwei Unterfamilien, diejenige der Androctonini und diejenige der Centrurini. Zu den Androctonini zählte er die Gattungen *Buthus* Leach und *Androctonus* H. & E.; zu den Centrurini die Gattungen *Centrurus* H. & E., *Rhopalurus* Thor., *Phassus* Thor. (= heute *Tityus* C. L. K.), *Isometrus* H. & E., *Uroplectes* Ptrs., *Lepreus* Thor. und *Tityus* C. L. K. (die letzten 3 sind heute in der Gattung *Uroplectes* Ptrs. vereinigt). Als wichtigstes Merkmal für die Zugehörigkeit zu den Androctonini galt das Vorhandensein von je 2 Zähnen auf Ober- und Unterseite des unbeweglichen Chelicerenfingers. Wesentlich für die Centrurini war der Besitz von höchstens 1 Zahn auf der ventralen Seite dieses Gliedes. Als weiteres wichtiges Merkmal der Centrurini wurde der Dorn unter dem Stachel genannt. THORELL bemerkte überdies die unterschiedliche Gestaltung der Pedipalpenschneide bei gewissen Gattungen der Centrurini, konnte dieses Kriterium jedoch nicht für die ganze Unterfamilie als gültig erklären.

THORELL's Arbeit bildete in der Folge die Grundlage zur Neubeschreibung zahlreicher Skorpionengattungen, von denen viele aufgrund der Zähne am unbeweglichen Chelicerenfinger zu den Androctonini eingeteilt wurden. Es wurden nun auch neue Merkmale, vor allem das Fehlen oder Vorhandensein von Tibialspornen, berücksichtigt und in THORELL's Diagnosen der Unterfamilien einbezogen. Dabei übersah man jedoch, daß sich unter THORELL's Centrurini auch Formen mit deutlich ausgebildeten Tibialspornen befanden.

KRAEPELIN (1890) bemerkte die Uneinheitlichkeit der beiden Unterfamilien und insbesondere auch der Gattung *Isometrus* (in ihrem damaligen Umfang). Er unterteilte die Familie Androctonidae neu in die drei Unterfamilien der Androctonini, der Isometrini und der Centrurini. Die charakteristischen Merkmale waren: für die Androctonini das Vorhandensein von Tibialspornen am letzten oder den beiden letzten Beinpaaren und die einfache Gestaltung der Pedipalpenschneide, ohne zusätzliche parallele Seitenreihen; für die Isometrini die Palpenschneide gleich wie bei den Androctonini, die Tibialsporne hingegen fehlend; für die Centrurini eine Pedipalpenschneide mit zusätzlichen parallelen Seitenreihen von Körnchen, Tibialsporne ebenfalls fehlend. Demgemäß ordnete er in die Unterfamilie der Centrurini einzig die Gattung *Centrurus* H. & E., in die Unterfamilie der Isometrini die Gattungen *Isometrus* H. & E. und *Phassus* Thor. und zu den Androctonini alle übrigen Gattungen, einschließlich der aus früheren *Isometrus*-Arten neugebildeten Gattung *Archisometrus*, ein,

1899 faßte KRAEPELIN die Isometrini und Centrurini zu einer einzigen Unterfamilie, Centrurini, zusammen und benannte gleichzeitig

nach dem Vorschlag POCOCK's (1893) die Unterfamilie der Androctonini in Buthinae sowie die gesamte Familie in Buthidae um. Die beiden Unterfamilien waren nun nur noch durch das Vorhandensein oder Fehlen der Tibialsporne zu unterscheiden. 1900 sonderte POCOCK die altertümliche Gattung *Ananteris* Thor., deren Kämme keine Fulcra aufweisen, als vorläufig einzige Gattung einer neuen Unterfamilie, den Ananterinae, ab.

1905 revidierte KRAEPELIN die Systematik ein weiteres Mal, wobei er das Fehlen oder Vorhandensein von Tibialspornen als unsicheres Merkmal ausschied und sich in erster Linie auf die Gestaltung der Pedipalpenschneide stützte. Auf diese Weise war er genötigt, die Unterfamilie der Tityinae neu zu schaffen und die Gattung *Isometrus* den Buthinae zuzuordnen. Diese neue Einteilung KRAEPELIN's ist heute noch gültig (MILLOT & VACHON 1949). Ein Gegenvorschlag (HOFFMANN 1932) fand keine weitere Anwendung.

Die Zuordnung der Gattung *Isometrus* zu den Buthinae ist unbefriedigend. Es ist einzig das Merkmal der einfachen Pedipalpenschneiden, das nach der geltenden Ordnung für diese Einteilung spricht. Alle übrigen morphologischen Kriterien, die bisher von Systematikern herangezogen wurden, nämlich das Fehlen von Tibialspornen, das Vorhandensein eines einzigen Zahnes auf der Ventralseite des unbeweglichen Chelicerenfingers und der Besitz eines Dornes unter dem Stachel, sprechen für eine engere Beziehung zu den Tityinae/Centrurinae. Weitere morphologische Merkmale, auf deren Bedeutung erst VACHON (1940) hingewiesen hat, sind, mit Ausnahme der nordafrikanischen Skorpione (VACHON 1952), noch zu wenig bearbeitet, als daß bereits eine endgültige Stellungnahme möglich wäre. Es darf aber darauf hingewiesen werden, daß sowohl die Stellung der Trichobothrien wie auch die Gestalt des Paraxialorganes (bzw. der Spermatophore) zu zeigen scheinen, daß die Gattung *Isometrus* innerhalb der Buthinae eine Sonderstellung einnimmt. Eine distale Stellung der Trichobothrien dt und db (gegenüber et und est) auf dem unbeweglichen Scherenfinger, wie sie *I. maculatus* (GYSIN & LE CORROLLER 1968) und zumindest auch *I. madagassus* Roew. (VACHON 1969) aufweisen, wird bei keinem typischen Buthinen angetroffen. Hingegen findet sich dieselbe Anordnung dieser Trichobothrien bei *Lychas burdoi* (Sim.), bei *Tityus serrulatus* L. & M. (eigene Beobachtung) und bei *Babycurus büttneri* Karsch (VACHON 1940), während die einzige, mir zur Verfügung stehende *Centrurus*-Art (*Rhopalurus laticauda* Thor.) in dieser Beziehung abweicht. Es ist bemerkenswert, daß die 3 genannten Arten, die diese Besonderheit mit *Isometrus* gemeinsam haben, ebenfalls einen Dorn unter dem Stachel besitzen.

Das Paraxialorgan von *I. maculatus* (GYSIN & LE CORROLLER 1968) weicht in seiner Morphologie ebenfalls von den typischen Buthinae ab. In seiner Einfachheit dürfte es einer Form entsprechen, aus welcher sich

diejenigen der typischen Buthinae und der Tityinae/Centrurinae ableiten lassen.

Abgesehen von den Merkmalen, die die Systematiker verwenden, weicht *Isometrus (maculatus)* auch in seinem Habitus stark von den echten Buthinae ab. Neben *Lychas* haben hingegen manche *Tityus*- und *Centrurus*-Arten einen ausgesprochen an *Isometrus* erinnernden Habitus. Auch der ungewöhnlich ausgeprägte Geschlechtsdimorphismus von *I. maculatus* kehrt in einigen dieser Formen wieder.

Soll die Systematik die natürliche Evolution der Gattungen und Arten zum Ausdruck bringen, dürfen nicht ausschließlich morphologische Merkmale berücksichtigt werden. Auch die Lebensweise und das Verhalten sind in gewissem Maße von der Stammesgeschichte geprägt. Gerade bei *Isometrus,* wo die herkömmlichen Kriterien der Systematik die natürlichen Affinitäten der Gattung nicht mehr aufzeigen, kann das vergleichende Studium der Biologie wertvolle Anhaltspunkte bieten. *I. maculatus* muß, seiner Lebensweise nach, als Borkenskorpion («bark scorpion», STAHNKE 1966) bezeichnet werden (vgl. p. 6). Unter den typischen Buthinae finden wir alle Formen der Anpassung an sehr unterschiedliche Lebensräume; dennoch handelt es sich bei den allermeisten Arten, soweit ihre Biologie bekannt ist, um ausgesprochene Bodenskorpione («ground scorpions», STAHNKE 1966; oder «burrowers», ALEXANDER 1959 b), die ein rein solitäres Leben führen. Völlig abweichend davon ist das Verhalten der Tityinae/Centrurinae, bei denen es sich, wie bei *Isometrus,* um Borkenskorpione handelt. Genau wie dieser suchen sie bevorzugterweise Unterschlupf in pflanzlichem Material und zeigen dabei negative Geotaxis (vgl. p. 6); sie leben häufig gesellig, und zahlreiche Arten sind ebenfalls synanthrop (BAERG 1961, STAHNKE 1966, BÜCHERL 1968).

Auch die Fortpflanzungsbiologie von *I. maculatus,* die im Rahmen dieser Arbeit untersucht wurde, gibt einige Anhaltspunkte: Paarungsvorspiele und «Kopulation» gleichen denjenigen der Tityinae/Centrurinae. Abweichend von den typischen Buthinae sind vor allem die folgenden Punkte: (a) das einleitende Kontaktnehmen des Männchens, das bevorzugt gegen die Cauda des Weibchens gerichtet ist; (b) das als «juddering» bezeichnete Verhalten während der «Promenade»; (c) der Umstand, daß das Männchen die ganze «Promenade» rückwärtsschreitend vollzieht; (d) das vom Männchen gezeigte «post-mating»-Verhalten. ALEXANDER (1959 a) hat bereits festgestellt, daß erstaunlicherweise das Paarungsverhalten von *Uroplectes triangulifer* Thor. in vielen Zügen mit demjenigen von *Tityus trinitatis* Poc. übereinstimmt, hingegen von demjenigen des nach der geltenden Systematik näherstehenden *Parabuthus planicauda* Poc. und andern typischen Buthinae deutlich verschieden ist. Dies ist umso bemerkenswerter, als die Gattung

Uroplectes ebenfalls zur nähern Verwandtschaft von *Isometrus* zu gehören scheint (vgl. p. 77, 78).

I. maculatus scheint einen ganzjährigen Fortpflanzungszyklus zu besitzen, und aufgrund einer einzigen Spermienaufnahme erfolgen mehrere Geburten hintereinander. Die einzigen, mir bekannten Literaturangaben, die diese beiden Tatsachen auch für andere Arten bestätigen, betreffen die Gattungen Tityus (BÜCHERL 1956, MATTHIESEN 1968 b) und Centrurus (WILLIAMS 1969).

Die Dauer der Tragzeit ist bei *I. maculatus* mit durchschnittlich 76 Tagen als kurz zu bezeichnen. Ähnlich kurze (und z. T. noch kürzere) Zeiten haben nur SHULOV & AMITAI (1960) bei *Orthochirus innesi* ssp. *negebensis* Shul. & Am. registriert. Jedoch kann die Gattung *Orthochirus* auch nicht als typisch für die Buthinae bezeichnet werden, da sie (und mit ihr die nahestehenden Gattungen [VACHON 1952] *Butheolus, Butheoloides* [= *Anoplobuthus*?] und allem Anschein nach auch *Microbuthus* und *Nanobuthus*) in zahlreichen wichtigen Merkmalen von diesen abweicht. Die Tragzeiten der echten Buthinae sind in der Regel bedeutend länger (z. B. AUBER 1963: *Buthus occitanus* (Am.) 296 Tage[2]. Nur THORNTON (1956) gibt für *Leiurus quinquestriatus* (H. & E.) eine solche von 155 Tagen an. Alle Angaben über *Tityus* und *Centrurus* hingegen scheinen für eine relativ kurze Tragdauer zu sprechen (z. B. BAERG 1961: *Centrurus insulanus*. 145 Tage, MATTHIESEN 1960: *Tityus bahiensis* 115 Tage).

Die «Larven» von *I. maculatus* sind bei ihrer Geburt bereits stark pigmentiert, während alle übrigen Buthinae, deren Geburtsvorgang bekannt ist, weißliche oder gelbliche, vollkommen pigmentlose Junge zur Welt bringen. Andrerseits zeigen auch die Larvenstadien einiger *Tityus*- und *Centrurus*-Arten deutliche Spuren einer Pigmentierung (LUCAS 1891, BAERG 1961, BÜCHERL 1963, WILLIAMS 1969). Es muß jedoch bemerkt werden, daß die Haltung des Postabdomens bei den neugeborenen *I. maculatus* von derjenigen der *Centrurus*-Larven verschieden ist. In diesem Punkt (dem einzigen, den ich außer der Pedipalpenschere anführen kann), stimmt *I. maculatus* völlig mit *Buthus occitanus* überein (vgl. PROBST 1967).

Die geschilderten Eigenheiten von *I. maculatus* und seine offensichtliche Affinität zu den Tityinae/Centrurinae zeigen deutlich, daß seine Einteilung zu den Buthinae, die lediglich auf der Gestalt der Pedipalpenschneide basiert, eine willkürliche ist. Auch eine Zuordnung zu den Tityinae (die wohl noch eher in Betracht gezogen werden könnte als eine solche zu den Centrurinae, wenn man nicht gar die beiden Unterfamilien wieder vereinigen wollte), wie sie im System von KRAEPELIN (1890) verwirklicht war, wäre angesichts der unterschiedlichen Pedi-

---

[2] Oder 281 Tage (?), lt. Summary derselben Arbeit.

palpenschere problematisch. Es darf jedoch darauf hingewiesen werden, daß Ansätze zu einem Übereinandergreifen der Schrägreihen auf der Palpenschneide auch bei einzelnen Arten der Buthinae vorhanden sind. Außer bei *Grosphus* ist dies bei den Gattungen *Lychas* (*scutatus* C. L K.), *Babycurus* (*büttneri* Karsch [Abb. bei KRAEPELIN 1890] und *B. neglectus* Kraep. [WERNER 1934]) und *Uroplectes (fischeri* Karsch, eigene Beobachtung) der Fall. Damit weichen diese Gattungen in einem weiteren Merkmal (außer den bereits geschilderten) von den typischen Buthinae ab.

Isometrus ist eine Gattung, die zahlreiche primitive Eigenschaften aufweist. Dazu zähle ich: (a) die Giftdrüsen, deren Epithel nur eine geringe Anzahl von Falten zeigt. Ähnlich primitive Drüsen besitzen außerdem *Lychas, Compsobuthus acutecarinatus* (Sim.) und *Orthochirus scrobiculosus* (Grube) (PAWLOWSKY 1924 b); (b) den Dorn unter dem Stachel (der bei den Tityinae/Centrurinae erhalten blieb, bei den typischen Buthinae jedoch verlorenging); (c) den einfachen Bau der Spermatophore, bzw. der Paraxialorgane; (d) die geringe Anzahl der Kammzähne; (e) die einfache Bezahnung der Pedipalpenschneide. Aus dieser Form kann einerseits diejenige der höher entwickelten Buthinae abgeleitet werden (Erhöhung der Anzahl der Schrägreihen durch deren Verkürzung, Vermehrung und/oder Verstärkung der End- und Seitenkörnchen), andererseits auch diejenige der Tityinae (Vermehrung und Übereinanderschieben der Schrägreihen). Die komplizierte Anordnung bei den Centrurinae kann sich entweder direkt aus der von *Isometrus* oder über die der Tityinae entwickelt haben.

Die Gattung *Lychas* C. L. K. (= *Archisometrus* Kraep.) wurde bereits von KRAEPELIN (1890) als nahe verwandt mit *Isometrus,* jedoch als phylogenetisch älter bezeichnet. Sie ist von sehr ähnlichem Habitus wie *Isometrus* und zeigt in Gefangenschaft (eigene Beobachtung an *L. burdoi* Sim.) ein analoges Verhalten. In sämtlichen, als primitiv aufgezählten Merkmalen stimmen *L. burdoi* und *I. maculatus* vollkommen überein. In einem wichtigen Punkt sind sie jedoch verschieden: *Lychas* besitzt, im Gegensatz zu *Isometrus,* an den beiden hintersten Beinpaaren Tibialsporne.

Die primitivsten rezenten Vertreter der Familie der Buthidae stellen – jedenfalls in bezug auf den Bau ihrer Kämme – die Ananterinae dar. Es ist nun bemerkenswert, daß die Gattung *Ananteris* Thor. zumindest 3 der oben aufgeführten Merkmale mit *Lychas* und *Isometrus* gemeinsam hat (Dorn unter dem Stachel, Pedipalpenschneide, Kamm-Zähne), während mir über ihre Giftdrüse und ihr Paraxialorgan nichts bekannt ist. Alle drei Gattungen zeichnen sich zudem durch das Vorhandensein eines einzigen Zahnes auf der Ventralseite des unbeweglichen Chelicerenfingers aus. In diesem Zusammenhang ist jedoch von besonderer

Bedeutung, daß *Ananteris,* wie *Lychas,* an den beiden hinteren Beinpaaren (allerdings kleine) Tibialsporne trägt.

Damit wird es äußerst wahrscheinlich, daß auch die Tibialsporne primitive Gebilde darstellen. Die Tatsache, daß die fossilen *Palaephonus* Th. & L. (KRAEPELIN, 1905) und *Isobuthus kralupensis* (Th. & L.) (Abb. in MILLON & VACHON 1949) ebenfalls derartige Sporne besitzen (an allen vier Beinpaaren) und die Beobachtung, daß sie bei gewissen Buthinen (*Buthiscus* Bir., *Apistobuthus* Finn.) heute erst im Verschwinden begriffen sind, unterstützen diese Vermutung.

Somit wäre die Entwicklung aller Buthidae von bespornten Formen ausgegangen und hätte einerseits in einer Reduktion der Sporne bis zum gänzlichen Verlust (*Isometrus,* Tityinae/Centrurinae), andererseits aber in einer Beibehaltung oder sogar Vergrößerung (typische Buthinae) bestanden.

Unter dieser Annahme läßt sich eine direkte Entwicklungslinie

$$\textit{Ananteris} \xrightarrow[\text{Fulcra}]{\text{Bildung von}} \textit{Lychas} \xrightarrow[\text{Tib. sporne}]{\text{Verlust der}} \textit{Isometrus}$$

aufstellen. Es darf dazu noch bemerkt werden, daß beispielsweise bei *Lychas burdoi* die Fulcra der Kämme außerordentlich klein sind, so daß diese Art tatsächlich eine musterhafte Übergangsform zwischen *Ananteris* und *Isometrus* (*maculatus*) darstellt.

Aus der Gattung *Lychas* leitet KRAEPELIN (1890) auch die Gattungen *Babycurus* und *Odonturus* ab. Beide besitzen (wie *Lychas*) einen Dorn unter dem Stachel, im Gegensatz zu diesem jedoch 2 ventrale Zähne am unbeweglichen Chelicerenfinger. Bei *Odonturus* sind Tibialsporne am dritten und vierten Beinpaar vorhanden, bei *Babycurus* nur am vierten. In die Nähe dieser Gattungen gehört allem Anschein nach auch die Gattung *Uroplectes* Ptrs., die noch beim System von THORELL 1876, zusammen mit *Isometrus,* unter den «Centrurini» eingereiht war. Bei der Mehrzahl ihrer Arten trägt das Telson noch einen Dorn unter dem Stachel; Tibialsporne sind vorhanden, dagegen zeigt der unbewegliche Chelicerenfinger auf seiner Unterseite keine Zahnbildung.

Im vorliegenden Kapitel wurde aufgezeigt, daß all diese Gattungen, insbesondere aber *Isometrus* und *Lychas* innerhalb der heute gültigen Unterfamilie der Buthinae eine besondere Stellung einnehmen und in manchen Beziehungen den Tityinae/Centrurinae näher stehen als den typischen Buthinae. *Isometrus* und *Lychas* können als primitive Formen angesehen werden, die gegenüber den Ananterinae nur wenig fortgeschritten sind.

Es muß daraus geschlossen werden, daß die Gattungen *Lychas* und *Isometrus* (sowie vermutlich auch *Babycurus, Odonturus* und *Uroplectes*) eine eigene, altertümliche Gruppe darstellen, entweder entstanden

aus gemeinsamen Vorfahren der Buthinae und Tityinae/Centrurinae oder an der Basis des Astes der beiden letzten stehend. *Lychas* soll in seiner heutigen Gestalt bereits im Bernstein gefunden worden sein (KRAEPELIN 1905). Es ist deshalb denkbar, daß diese Gattung oder zumindest eine sehr ähnliche Form als letzter gemeinsamer Vorfahr der Unterfamilien Buthinae, Tityinae und Centrurinae angesehen werden darf. So, wie sich diese Gruppe von Gattungen im Augenblick präsentiert, erscheint sie, jedenfalls bezüglich der herkömmlichen Kriterien der äußeren Morphologie, noch sehr uneinheitlich. Das augenfälligste gemeinsame Merkmal besteht im Besitz eines Dorns unter dem Stachel. Im übrigen muß abgewartet werden, ob sich mit den neuen Methoden der modernen Systematik die Sonderstellung dieser Formen eindeutig erfassen und in einer gültigen Diagnose ausdrücken läßt.

Aus diesem Grund verzichten wir vorläufig auf einen konkreten Vorschlag hinsichtlich einer Abtrennung und allfällig erforderlichen Namensgebung, in der Hoffnung, daß die von VACHON (1952) eingeleitete Revision der Buthinae in naher Zukunft weitergeführt werde und auch die zur Diskussion stehenden Gattungen berücksichtige[3].

Literatur

ABD-EL-WAHAB, A. (1952). Notes on the morphology of the scorpion *Buthus quinquestriatus* (H. & E.). – (Thesis) Publ. Inst. Fouad I. du Désert, Heliopolis, 129 pp.

ABUSHAMA, F. T. (1968). Observations on the mating behaviour and birth of *Leiurus quinquestriatus* (H. & E.), a common scorpion species in the Central Sudan. – Rev. Zool. Bot. afr., *77,* 37–43.

AESCHLIMANN, A. (1968). La ponte chez *Ornithodorus moubata* Murray (Ixodoidea, Argasidae). – Rev. suisse Zool., *75,* 1033–1039.

ALEXANDER, A. J. (1956). Mating in scorpions. – Nature (Lond.), *178* (4583), 867–868.

ALEXANDER, A. J. (1957). The courtship and mating of the scorpion *Opisthophthalmus latimanus.* – Proc. zool. Soc. Lond. *128,* 529–544, 1 pl.

ALEXANDER, A. J. (1959 a). Courtship and mating in the Buthid scorpions. – Proc. zool. Soc. Lond., *133,* 145–169.

ALEXANDER, A. J. (1959 b). A survey of the biology of scorpions of South Africa. – Afric. Wild Life, *13,* 99–106.

ANGERMANN, H. (1955). Indirekte Spermatophorenübertragung bei *Euscorpius italicus* Hbst. (Scorpiones, Chactidae). – Naturwissenschaften *42,* 303.

ANGERMANN, H. (1957). Über Verhalten, Spermatophorenbildung und Sinnesphysiologie von *Euscorpius italicus* Hbst. und verwandten Arten (Scorpiones, Chactidae). – Z. Tierpsychol., *14,* 276–302.

AUBER, M. (1963). Reproduction et croissance de *Buthus occitanus* (Amx.). – Ann. Sci. nat., Zool. (12), *5,* 273–286.

BAERG, W. J. (1954). Regarding the biology of the common Jamaican scorpion. – Ann. entom. Soc. Amer., *47,* 272–276.

---

[3] Eine Arbeit von VACHON über *I. maculatus* und andere Arten der Gattung ist z. Zt. in Druck.

BAERG, W. J. (1961). Scorpions: Biology and effect of their venom. – Agric. exp. Stat. (Univ. Ark.), Bull. 649, 34 pp.

BERLAND, L. (1955). Les Arachnides de l'Afrique noire française. – Init. afr. *12,* Dakar, I.F.A.N., 130 pp.

BLANCHARD, E. (1852). Arachnides. In: L'organisation du règne animal. 30 fasc., Paris, Masson, 1851–64, *15,* 1–232.

BODENHEIMER, F. S. (1927). Zitiert in WEBER (1968).

BÜCHERL, W. (1956). Escorpiões e escorpionismo no Brasil. V. Observações sôbre o aparelho reproductor masculino e o acasalamento de *Tityus trivittatus* e *Tityus bahiensis.* – Mém. Inst. Butantan, *27,* 121–155,

BÜCHERL, W. (1963). Das Haus der Gifte. – Stuttgart, Franck'sche Verl.handl., 181 pp.

BÜCHERL, W. (1964 a). Biologia de artropodos peçonhentos. – Mém. Inst. Butantan, *31,* 85–94.

BÜCHERL, W. (1964 b). Histologia das glandulas de veneno de algumas aranhas e escorpiões. – Mém. Inst. Butantan, *31,* 77–84.

BÜCHERL, W. (1968). Brazilian scorpions and spiders: I. Biology of scorpions and effects of their venoms. – Rev. bras. Pesquisas méd. biol., *1,* 181–186.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1951). Notes on Arachnida: 16. The behaviour of a scorpion. – Entom. month. Mag., *87,* 105.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1961). Observations on the biology of the scorpion, *Leiurus quinquestriatus* (H. & E.) in the Sudan. – Entom. month. Mag., *97,* 153–155.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1965). The scorpion. – Science J., July 1965, 35–41.

DYAR (1890). Zitiert in WEBER (1968).

FABRE, J. H. (1907). Souvenirs entomologiques (9) – Paris, Delagrave, 374 pp. (édition définitive, illustrée: Paris, 1923).

FREYVOGEL, T. A. (1960). Einige meteorologische Daten aus Süd-Tanganyika. – Acta trop., *17,* 365–374.

FREYVOGEL, T. A. (1967). The work at the Rural Aid Centre (R.A.C.), Ifakara, Tanganyika. – Acta trop., *21,* 91–95.

FREYVOGEL, T. A., MARETIČ, Z. & HONEGGER, C. G. (1968). Zur Biologie und Giftigkeit der ostafrikanischen Vogelspinne *Pterinochilus* spec. – Acta trop. *25,* 217–255.

GANIN (1867). Zitiert in PAWLOWSKY (1913).

GYSIN, J. & LECORROLLER, Y. (1968). Contribution à l'étude systématique du scorpion *Isometrus maculatus* (De Geer, 1778). – Arch. Inst. Pasteur Alg., *46,* 64–75.

GYSIN, J. & LE CORROLLER, Y. (1969). Mycoses chez le scorpion *Androctonus australis Hector.* – Arch. Inst. Pasteur Alg., *47,* 83–92.

HEATWOLE, H. (1967). Defensive behaviour of some Panamanian scorpions. – Caribbean J. Sci., *7,* 15–17.

HOFFMANN, C. C. (1932). Los scorpiones de México. (= Monografias para la entomologia médica de México, Nr. 2). Part II: Buthidae. – An. Inst. Biol., Univ. Méx., *3,* 243–361.

JOYEUX-LAFFUIE, J. (1882). Sur l'appareil venimeux et le venin du scorpion *(Scorpio occitanus).* – C. R. hebd. Acad. Sci., *95* (II), 866–869.

JOYEUX-LAFFUIE, J. (1883). Appareil venimeux et venin du scorpion. – Arch. Zool. exp. gén. (2), *1,* 733–783.

JUNQUA, CL. & VACHON, M. (1968). Les Arachnides venimeux et leurs venins. – Acad. roy. Sci. Outre-Mer, Sci. nat. méd. (N.S.), *17,* 1–136.

KÄSTNER, A. (1969). Lehrbuch der speziellen Zoologie, Bd. *1,* Wirbellose, 1. Teil, 3. Aufl. – Stuttgart, G. Fischer.

KINZELBACH, R. (1965). Über das «Waschen» von *Iurus dufoureius* Brullé. – Zool. Anz., *176,* 12–23.

KINZELBACH, R. (1967). «Waschen» bei Skorpionen. – Nat. und Mus., *97,* 9–16.

KRAEPELIN, K. (1890). Revision der Skorpione. I. Familie der Androctonidae. – Jahrb. Hamb. wiss. Anst., *8,* 143–286, Taf. I–II.

KRAEPELIN, K. (1899). Scorpiones und Pedipalpi. – Das Tierreich, *8,* 265 pp.

KRAEPELIN, K. (1905). Die geographische Verbreitung der Skorpione. – Zool. Jahrb., Abt. Syst., *22,* 321–364.

KRAEPELIN, K. (1912). Neue Beiträge zur Systematik der Gliederspinnen, III. B. Die Skorpione, Pedipalpen und Solifugen Deutsch-Ostafrikas. – Jahrb. Hamb. wiss. Anst., *30,* Beih. 2, 167–187.

KUBOTA, S. (1918). An experimental study of the venom of the Manchurian scorpion. – J. Pharmacol. exp. Therap., *11,* 379–388

LAUNOY, L. (1903). Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion. – Ann. Sci. nat., Zool. (8), *18,* 1–224, 2 pl.

LAURIE, M. (1891). Some points in the development of *Scorpio fulvipes.* – Quart. J. micr. Sci. (N.S.), *32,* 587–597, pl. 40.

LAURIE, M. (1896). Some nearly hatched specimens and a late embryo of *Opisthophthalmus.* – Proc. roy. phys. Soc. Edinburgh, *13,* 162–166, pl. IV.

LUCAS, H. (1890). Note sur la fécondité du genre du scorpion. – Bull. Soc. entom. France (6), *10,* p. XLVI.

MCALISTER, W. H. (1965). The mating behaviour of *Centruroides vittatus* Say (Arachnida, Scorpionida). – Tex. J. Sci., *17,* 307–312.

MACCARY, A. (1810). Mémoire sur le scorpion qui se trouve sur la montagne de Cette ... – Paris, Gabon, 48 pp.

MAGALHAES, O. (1935, 1946). Zitiert in BÜCHERL (1964 b).

MATHEW, A. P. (1948). Nutrition in the advanced embryo of the scorpion *Palamnaeus scaber* Thor. – Proc. Ind. Acad. Sci., Sect. B., *27,* 111–118.

MATHEW, A. P. (1957). Mating in scorpions. – J. Bombay nat. Hist. Soc., *54,* 853–857.

MATHEW, A. P. (1967). Hormonal control of reproduction in a scorpion. – J. anim. Morphol. Physiol. (Bombay), *14,* 149.

MATTHIESEN, F. A. (1960). Sôbre o acasalamento de *Tityus bahiensis* (Perty, 1834) (Buthidae, Scorpiones). – Rev. Agric. (Piracicaba), *35,* 341–346.

MATTHIESEN, F. A. (1962). Parthenogenesis in scorpions. – Evolution, *16,* 255–256.

MATTHIESEN, F. A. (1968 a). On the sexual behaviour of some brazilian scorpions. – Rev. bras. Pesquisas méd. biol., *1,* 93–96.

MATTHIESEN, F. A. (1968 b). On the male reproductive organs in some brazilian scorpions. – Rev. bras. Pesquisas méd. biol., *1,* 273–274.

MATTHIESEN, F. A. (1969). Le développement post-embryonnaire du scorpion Buthidae: *Tityus bahiensis* (Perty, 1834). – Bull. Mus. nat. Hist. nat. (2), *41,* 1367–1370.

MAURANO, H. R. (1915). Zitiert in BÜCHERL (1964 b).

MELLO-CAMPOS, O. (1925). Zitiert in BÜCHERL (1964 b).

MERLE, J. (1968). Fonctionnement ovarien et réceptivité sexuelle de *Drosophila melanogaster* après implantation de fragments de l'appareil génital mâle. – J. Insect Physiol., *14,* 1159–1168.

MINGAUD, G. (1905). Note sur la ponte du scorpion roussâtre, *Buthus europaeus* L. – Bull. Soc. Étud. Sci. nat. Nîmes, *33,* 168–170.

MINGAUD, G. (1906). Note sur la ponte de *Euscorpius flavicaudis.* – Bull. Soc. Étud. Sci. nat., Nîmes, *34,* p. XXIX.

MILLOT, J. & VACHON, M. (1949). Ordre des scorpions. In: Grassé, Traité de Zoologie, *6,* 386–436.

MIRANDA, F., ROCHAT, H. & LISSITZKY, S. (1960). Sur la neurotoxine du venin

des scorpions. I. Purification à partir du venin de deux espèces de scorpions nord-africains. – Bull. Soc. Chim. biol., *42,* 379–391.

MIRANDA, F., ROCHAT, H. & LISSITZKY, S. (1964). Sur les neurotoxines de deux espèces de scorpions nord-africains: III. Déterminations préliminaires aux études de structure sur les neurotoxines (scorpamines) d'*Androctonus australis* L. et de *Buthus occitanus* Am. – Toxicon, *2,* 123–138.

PARRISH, C. (1966). The biology of scorpions. – Pacif. Discov. (Calif. Acad. Sci.), *19* (2), 2–11.

PAULIAN, R. (1936). Contribution à l'étude de la croissance relative du scorpion languedocien. – Arch. Zool. exp. gén., Notes et Revue, *78,* 92–98.

PAWLOWSKY, E. (1913). Scorpiotomische Mitteilungen. I. Ein Beitrag zur Morphologie der Giftdrüsen der Skorpione. – Z. wiss. Zool., *105,* 157–177, Taf. X–XI.

PAWLOWSKY, E. (1914). Contribution à la structure et le développement des glandes venimeuses des scorpions. – Rev. russe Entom. (Russk. entom. obozr.), *14,* 57–71 (russisch).

PAWLOWSKY, E. (1924 a). Skorpiotomische Mitteilungen. IV. Zur Morphologie der weiblichen Genitalorgane der Skorpione. – Zool. Jahrb., Anat., *46,* 493–506.

PAWLOWSKY, E. (1924 b). Studies on the organization and development of scorpions. – Quart. J. micr. Sci., *68,* 615–640.

PAWLOWSKY, E. (1925). Zur Morphologie des weiblichen Genitalapparates und zur Embryologie der Skorpione. – Ann. Mus. zool. Acad. Sci. URSS, *26,* 137–205, Taf. VI–X.

PEREYASLAWZEWA, S. (1907). Le développement du scorpion *Androctonus ornatus.* – Ann. Sci. nat., Zool. (9), *6,* 151–214.

PETRUNKEVITCH, A. (1964). «Scorpion», in: Encycl. Brit., *20,* 135–137.

PFLUGFELDER, O. (1930). Zur Embryologie des Skorpions *Hormurus australasiae* (F.). – Z. wiss. Zool., *137,* 1–29.

PHISALIX, M. (1922). Animaux venimeux et venins. – Paris, Masson, 2 vols. (Arachnides: vol. 1, 207–314).

PIZA DE TOLEDO, S. (1939). Obervações sôbre o aparelho reprodutor e a reprodução de *Tityus bahiensis.* – J. Agron., Piracicaba, *2,* 49–59.

POCOCK, R. J. (1893). Notes on the classification of scorpions, followed by some observations upon synonymy, with descriptions of new genera and species. – Ann. Mag. nat. Hist. (6), *12,* 303–313.

POLJANSKY, J. (1903). Zur Embryologie des Skorpions. (Dotter und Embryonalhüllen.) – Zool. Anz., *27,* 49–58.

PROBST, P. (1967). Der Geburtsvorgang beim Skorpion *Isometrus maculatus* (DeGeer) (Buthidae). – Rev. suisse Zool., *74,* 616–619.

PROBST, P. (1968). Mehrmalige Trächtigkeit und Dauer der Tragzeit beim Skorpion *Isometrus maculatus* (DeGeer) (Fam. Buthidae). – Rev. suisse Zool., *75,* 1066–1070.

ROCHAT, C., ROCHAT, H., MIRANDA, F. & LISSITZKY, S. (1967). Purification and some properties of the neurotoxins of *Androctonus australis Hector.* – Biochem. *6,* 578–585.

ROMEIS, B. (1948). Mikroskopische Technik, 15. Aufl., München, Oldenbourg, 695 pp.

ROSIN, R. (1965). A new type of poison gland found in the scorpion *Nebo hierichonticus* E. S. (Diplocentridae, Scorpiones. – Riv. Parassit. (Roma), *27,* 111–122.

ROSIN, R. & SHULOV, A. (1963). Studies on the scorpion *Nebo hierichonticus.* – Proc. zool. Soc. Lond., *140,* 547–575.

SAMANO-BISHOP, A. & GOMEZ-DE-FERRIZ, M. (1964). Estudio morfologico, histologico e histoquimico de la glandula venenosa de algunas especies de alacranes. – An. Inst. Biol. Univ. Méx., *35,* 139–155.

SCHULTZE, W. (1927). Biology of the large Philippine forest scorpion. – Philippine J. Sci., *32,* 375–398, 4 pl.

SERFATY, A. & VACHON, M. (1950). Quelques remarques sur la biologie d'un scorpion de l'Afghanistan: *Buthotus alticola* (Pocock). – Bull. Mus. Hist. nat. Paris (2), *22,* 215–218.

SHRIVASTAVA, S. C. (1965). Molting in a scorpion. I. Changes in the newly molted cuticle of *Palamnaeus bengalensis.* – Ann. entom. Soc. Amer., *58,* 612–617.

SHULOV, A. (1956). Observations on the mating habits of two scorpions, *Leiurus quinquestriatus* H. & E. and *Buthotus judaicus* E. S. – Proc. X. intern. Congr. Entom., Montreal 1956, *1,* 877–880 (publ. 1958).

SHULOV, A. & AMITAI, P. (1958). On mating habits of three scorpions: *Leiurus quinquestriatus, Buthotus judaicus* and *Nebo hierichonticus.* – Arch. Inst. Pasteur Alg., *36,* 351–369.

SHULOV, A. & AMITAI, P. (1959). On the mating habits of two species of scorpions, *Leiurus quinquestriatus* H. & E. and *Buthotus judaicus* E. S. – Bull. Res. Counc. Israel, Sect. B (Zool.), *8,* 41–42.

SHULOV, A. & AMITAI, P. (1960). Observations sur les scorpions *Orthochirus innesi* E. S. 1910, ssp. *negebensis* nov. – Arch. Inst. Pasteur Alg., *38,* 117–129.

SHULOV, A., ROSIN, R. & AMITAI, P. (1960). Parturition in scorpions. – Bull. Res. Counc. Israel, Sect. B, *9,* 65–69.

SMITH, F. R. (1927). Observations on scorpions. – Science, *65,* p. 64.

SMITH, G. T. (1966). Observations on the life history of the scorpion *Urodacus abruptus* Poc. and an analysis of its home sites. – Aust. J. Zool., *14,* 383–398.

SOUTHCOTT, R. V. (1955). Some observations on the biology, including mating and other behaviour, of the Australian scorpion *Urodacus abruptus* Poc. – Trans. roy. Soc. S. Austral., *78,* 145–154.

STAHNKE, H. L. (1966). Some aspects of scorpion behaviour. – Bull. S. Calif. Acad. Sci., *65,* 65–80.

THORNTON, I. W. B. (1956). Notes on the biology of *Leiurus quinquestriatus* (H. & E., 1829). – Brit. J. Anim. Behav., *4,* 92–93.

THORELL, T. (1876). On the classification of scorpions. – Ann. Mag. nat. Hist. (4), *17,* 1–15.

VACHON, M. (1940). Sur la systématique des scorpions. – Mém. Mus. nat. Hist. nat. (N. S.), *13,* 241–259.

VACHON, M. (1949). In MILLOT, J. & VACHON, M. (1949).

VACHON, M. (1950). Remarques préliminaires sur l'alimentation, les organes chélicériens, le biberon et la tétine de l'embryon du scorpion: *Ischnurus ochropus* C. L. Koch. – Arch. Zool. exp. gén., Notes et Revue, *86,* 137–156.

VACHON, M. (1952). Etudes sur les scorpions. – Alger, Inst. Pasteur. 482 pp. (Als Fortsetzungspubl. in Arch. Inst. Pasteur Alg. 1948–51, *26–29*).

VACHON, M. (1957). Notes biologiques sur quelques scorpions en captivité (jeûne, sommeil, reproduction). – Bull. Mus. Hist. nat. Paris (2), *29,* 83–87.

VACHON, M. (1969). Compléments à la description d'*Isometrus madagassus* Roewer, 1943 (Scorpiones, Buthidae). – Senckenberg. biol., *50,* 417–420.

VACHON, M. (in Vorb.) Zitiert in GYSIN & LECORROLLER (1968).

VARELA, J. C. (1961). Gestación, nacimiento y eclosión de *Bothriurus bonariensis* var. *bonariensis* (Koch, 1842) (Bothriuridae, Scorpiones). – Rev. Fac. Hum. Cienc., Univ. Rep. Montevideo, (19), 225–244.

WATERMAN, J. A. (1950). Scorpions in the West Indies, with special reference to *Tityus trinitatis.* – Caribbean med. J., *12,* 167–177.

WEBER, H. (1968). Lehrbuch der Entomologie (Nachdruck der Ausgabe von 1933). – Stuttgart, G. Fischer, 726 pp.

WERNER, F. (1934). Scorpiones und Pedipalpi. In: H. G. Bronn's Klass. Ord. Tierr., *5,* IV (8). Leipzig, Akad. Verl., 490 pp.

WILLIAMS, S. C. (1969). Birth activities of some North American scorpions. – Proc. Calif. Acad. Sci. (4), *37,* 1–24.

WRIGHT, R. H. (1965). Desert Arachnids emerge. – Nat. Hist. (J. Amer. Mus. nat. Hist.), *74,* 54–57

ZAHL, P. A. (1968). Scorpions, living fossils of the sands. – Nat. geogr. Mag., *133,* 436–442.

ZLOTKIN, E., FRAENKEL, G., MIRANDA, F. & LISSITZKY, S. (1971 a). The effect of scorpion venom on blowfly larvae. – A new method for the evaluation of scorpion venoms potency. – Toxicon, *9,* 1–8.

ZLOTKIN, E., MIRANDA, F., KUPEYAN, C. & LISSITZKY, S. (1971 b). A new toxic protein in the venom of the scorpion *Androctonus australis Hector.* – Toxicon, *9,* 9–13.

ZOLESSI, L. C. DE. (1956). Observaciones sobre el comportamiento sexual de *Bothriurus bonariensis* (Koch). – Bol. Fac. Agr. Montevideo, *35,* 3–10.

ZWICKY, K. T. (1968). A light response in the tail of *Urodacus,* a scorpion. – Life Sci., *7,* 257–262.

Résumé

À propos de la biologie sexuelle et du développement des glandes venimeuses chez le scorpion *Isometrus maculatus* (De Geer, 1778) (Scorpiones: Buthidae).

1o Le scorpion *I. maculatus,* provenant de Tanzanie (Afrique orientale) a été élevé au laboratoire. Les méthodes appliquées sont décrites.

2o À propos de la biologie générale de ce scorpion dans la nature et en captivité, quelques aspects tels que distribution, biotopes naturels, mœurs et comportement sont rapportés. Des observations faites sur les soins du corps et le cannibalisme sont décrites en détail. Au stade adulte, une « sex-ratio » de 3 femelles par mâle a été trouvée, rapport qui est discuté.

3o L'accouplement, observé plusieurs fois dans son écoulement complet, est décrit en détail et comparé avec les données trouvées dans la littérature. Uniquement les femelles non-gravides, et en particulier les femelles vierges, sont prêtes à l'accouplement. Bien que la femelle n'ait besoin que d'une seule fécondation durant toute sa vie, lui permettant de mettre au monde 5 portées de jeunes scorpions, une copulation supplémentaire est possible pendant quelques jours suivant une parturition. La signification de ces copulations « facultatives » est incertaine. Des résultats comparables d'études expérimentales chez d'autres arthropodes nous fournissent certaines indications.

Souvent le comportement des mâles vis-à-vis de femelles disposées à l'accouplement est plutôt passif. Si cela est le cas, les femelles prennent l'initiative et favorisent la réalisation d'une copulation. Les préludes nuptiaux, en général, sont de très courte durée. L'attention du mâle est surtout attirée par la queue de la femelle, sur laquelle il porte ses efforts principaux. La « dance » ou « promenade à deux » est également de courte durée ; elle se distingue de celle d'autres espèces par la distance limitée qu'elle comprend. Le mâle ne se déplace qu'à reculons en entraînant la femelle. La déposition du spermatophore et la prise des spermies se déroulent très rapidement. Le spermatophore, de structure simple, est de très petite taille par rapport au corps.

4o Semblable aux Scorpionidae, l'ovario-utérus présente 3 formes différentes de follicules: (a) forme « rudimentaire », avant le développement d'un embryon, (b) forme « embryonnaire », avec un embryon en cours de développement, (c) forme « post-partum », après la naissance de l'embryon entièrement développé (= « corpus luteum »). Au cours de sa vie, une femelle peut mettre au monde (en 5 portées) un total d'environ 100 petits à la suite d'une seule fécondation. La durée de gesta-

tion, assez constante, est de 76 jours en moyenne. Le développement des embryons peut être poursuivi à travers la paroi ventrale intacte de la femelle fécondée. Les modifications de l'aspect externe des embryons pendant le développement intra-utérin sont décrits dans une liste chronologique. Celle-ci permet de déterminer l'âge des embryons selon des caractères externes.

5o Le procès de la parturition est décrit en détail d'après un grand nombre d'observations pratiquées sur le déroulement complet de l'évènement. *I. maculatus* naît dans un état avancé, parfaitement mobile, le tégument pigmenté. En partie les embryons déchirent leur chorion déjà à l'intérieur du corps maternel et apparaissent nus à l'orifice génital. Il en résulte une sorte de « pseudo-viviparité » qui n'est pas à confondre avec la viviparité véritable observée chez les Scorpionidae. Quant au soins à la progéniture, la mère, en général, se borne à défendre les petits et à les porter sur le dos. Ceci leur assure une parfaite protection et des conditions microclimatiques optimales. Quelques individus, cependant, semblent en plus fournir aux petits de la nourriture, apparemment préparée dans une certaine mesure.

6o Le développement post-embryonnaire est caractérisé par 6 mues, donc 7 stades (1 larvaire, 5 nymphaux, 1 adulte). Toutefois, environ 5 à 10 % des femelles sont aptes à la néoténie ; elles acquièrent la maturité sexuelle à la 5e mue déjà. La signification de cette observation est discutée.

La durée des stades pendant l'élevage au laboratoire est citée. Dans la nature, la maturité est probablement atteinte en 250 jours, lors de l'élevage au laboratoire, en 280–300 jours au moins. Vraisemblablement, le cycle vital d'*I. maculatus* ne se prolonge pas sensiblement au-delà de 2 ans.

Pour quelques parties représentatives du corps (pince de la patte-mâchoire, carapace, 5e segment post-abdominal) la croissance est illustrée par des tables et des graphiques. Il est démontré que le dimorphisme sexuel prononcé du stade adulte n'est réalisé que par les deux dernières mues. La longueur de la carapace est à peu près la même pour les deux sexes ; elle peut servir à une détermination approximative des stades post-embryonnaires. Les indices de croissance sont particuliers, tant pour chaque mue que pour les parties différentes du corps. La moyenne de toutes les mues se monte à 1.3 (= augmentation de 30 % par mue).

7o La glande venimeuse d'*I. maculatus* appartient au « type compliqué », alors que son épithèle ne montre qu'un petit nombre de plissures. L'épithèle sécréteur est composé d'un seul type de cellules qui peuvent être dans diverses phases de sécrétion en changeant considérablement de forme. Le mode de sécrétion doit être attribué au type mérocrine.

Le développement des glandes venimeuses pendant la période embryonnaire et post-embryonnaire est décrit en grandes lignes. Au début de la deuxième moitié de la gestation (chez l'embryon âgé de 40–45 jours), on arrive à reconnaître les ébauches des glandes en forme de deux accumulations cellulaires compactes, d'origine ectodermale, situées le long d'une plissure longitudinale sur chaque côté du tégument telsonnaire. Ces ébauches grandissent, tout en restant appuyées au tégument. Les canaux excréteurs se forment indépendamment des glandes en prenant naissance de deux invaginations ectodermales à la pointe du telson. Les deux canaux sont entièrement séparés dès leur formation initiale. Les enveloppes musculaires internes des glandes se développent aux dépens des ébauches musculaires dorso-ventrales. Ce n'est que quelques jours avant la naissance que se forme une cavité discrète à l'intérieur de la glande venimeuse. À la naissance, cependant, les glandes ne fonctionnent pas encore et restent inactives pendant le stade larvaire. Les cellules ne commencent à produire du venin qu'après la première mue. Les plissures internes de l'épithèle sécréteur, qui en augmentent la surface, apparaissent dès le second stade nymphal.

Un certain nombre de faits et de considérations sembleraient justifier la thèse selon laquelle, tout d'abord, l'appareil venimeux des scorpions aurait été un

élément servant à la capture de la proie. Au cours de l'évolution seulement, cet organe, chez certaines espèces, est devenu avant tout un élément de défense.

8o La position systématique actuelle d'*I. maculatus* fait sujet de discussion. La classification aujourd'hui valable qui place l'espèce dans la sous-famille des Buthinae est insatisfaisante. Un certain nombre de caractères morphologiques et biologiques importants éloignent *Isometrus* (ainsi que quelques autres genres, tels que *Lychas, Babycurus, Odonturus, Uroplectes*) des Buthinae typiques, mais le rapprochent des Centrurinae/Tityinae. En vue d'études systématiques entreprises actuellement par d'autres chercheurs, on renonce ici à résoudre le problème de manière plus profonde.

Summary

On the reproduction of the scorpion *Isometrus maculatus* (De Geer, 1778) and on the development of its venom glands. (Scorpiones: Buthidae).

1. *I. maculatus,* a scorpion species collected in Tanzania (East Africa) was bred and reared under laboratory conditions. The methods used are described.

2. Concerning the general biology of this scorpion under natural and laboratory conditions, some data are given on its geographical distribution, biotopes, and behaviour. Cannibalistic behaviour and body cleaning are fully described. In the adult stage a "sex ratio" of 3 females to 1 male was determined; this result is discussed.

3. The courtship and mating behaviour was entirely observed several times. It is described in detail and compared to the findings of previous authors. Mating occurs only with non-pregnant females, i.e. mainly with virgin ones. In spite of the females' capacity of giving birth to five litters of young scorpions following a single insemination, additional mating is observed with females within a few days after the birth of their young. The significance and effect of such additional inseminations are not known, but are discussed and compared with some results from experiments on the reproduction in other arthropods.

Males often behave rather passively when pairing. Willing females in such cases take the initiative, and by "female courting" they procure successful mating. (Male) courting is of short duration and mainly directed at the female's "tail". Mating ("scorpion dance", "promenade à deux"), too, is unlike that found in other species, being of short duration and occurring over a small area. The male exclusively steps backwards, pulling the female with him. Deposition of the spermatophore and the consumption of sperm by the female procede very quickly. The spermatophore is simple in structure and, compared with the length of the body is very small.

4. Similar to the findings in Scorpionidae, 3 different forms of follicles are found in the "ovario-uterus": (a) "rudimentary", before an embryo develops, (b) "embryonic", with an embryo in the course of development, and (c) "postpartum", after a fully developed embryo has been born (= "corpus luteum"). One female can produce (by 5 litters) a total of about 100 young. Consecutive gestations follow each other without interruption, due to a single insemination. The gestation period is rather constant, with an average of 76 days. Development of the embryos can be pursued through the intact ventral shields of a pregnant female. A "time-table" of development is given which enables age identification of the embryos by external features.

5. The process of parturition is described in detail, too, *I. maculatus* is born in an advanced condition, with a pigmentary integument, and fully mobile. Some young break their chorion already within the female's body and thus appear from

the genital aperture without a birth-membrane. This "pseudo-viviparity" must not be confused with true viviparity as known in the Scorpionidae. Care of the young, as a rule, only consists in defence and in carrying them on the back, thus providing the best protection and optimal micro-climatic conditions for them. Some individuals, however, further seem to provide their young with appropriate food.

6. Post-embryonic development is characterized by 6 moults and thus 7 instars (1 larval, 5 nymphal, 1 adult). About 5 to 10 per cent of the females, however, have a potency to neoteny; they reach maturity already by their 5th moulting. The significance of this observation is discussed.

The duration of instars in laboratory rearing is given. It is assumed that, under natural conditions, maturity is attained after about 250 days; in laboratory rearing it lasted 280–300 days at least. The entire life cycle of *I. maculatus* is probably not much more than 2 years.

For some representative parts of the body (pedipalpal claw, cephalothorax = carapace, and 5th postabdominal segment) the growth is illustrated by tables and diagrams. It is shown that the distinct sexual dimorphism does not become evident before the last two moults. Growth of the carapace is virtually equal in both sexes. The measurements of the carapace can be used for an approximate determination of post-embryonic instars of both sexes. Growth indices are particular for each moult and for each part of the body. The mean growth index counted over all moults rates at 1.3 per moult (i.e. increase of 30 per cent).

7. The venom glands of *I. maculatus* belong to the "complex type"; their epithelium, however, shows but a small number of folds. The epithelium contains a single type of secretory cells which can be in different phases of secretion; thereby their morphology varies considerably. The mode of secretion can be termed as merocrine.

Embryonic and post-embryonic development of the venom glands is outlined. In the initial stages of the second half of embryonic development (i.e. in embryos of 40 to 45 days), primordial glands are found as two longish accumulations of campact cells of ectodermal origin, lying along a longitudinal fold at either side of the lateral integument of the telson. These primordia increase in size, staying adjacent to the integument. The two excretory ducts are formed independently of the glands, from invaginations of the integument at the tip of the telson. From the very beginning, on the whole of their length, the two ducts are completely separate. The inner muscular wrapper of the gland is formed from presumptive dorso-ventral muscular tissue. Only a short time before hatching a minute cavity appears within the glands. Nevertheless the glands are not functional at the time of birth and stay inactive throughout the larval stage. Only after the first moult, cells begin to secrete venom. The folds, which increase the surface area of the epithelial layer, are formed from the second nymphal stage onwards.

On account of various facts and considerations it is assumed that the venom apparatus of the scorpions had primarily been used in catching prey. Only in the course of evolution has it come – in certain species – to being mainly used in defensive behaviour.

8. Systematic classification of *I. maculatus* is discussed. The position of this species within the subfamily of Buthinae is unsatisfactory. In a number of important morphological and biological characters *Isometrus* (and with him several other genera: *Lychas, Babycurus, Odonturus, Uroplectes*) differs from typical Buthinae, but is similar to Centrurinae/Tityinae. No final conclusion is presented, however; more systematic study has to be done.