

# Fortpflanzungsbiologie

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Acta Tropica**

Band (Jahr): **29 (1972)**

Heft 1

PDF erstellt am: **17.05.2024**

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

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 Sammelmethode 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 Centurinae zeigt. ALEXANDER (1959 a) entdeckte, daß das Paarungsspiel von *Uroplectes triangulifer* mehr Ähnlichkeiten mit demjenigen von *Tityus trinitatis* aufweist als mit dem des systematisch nächstehenden *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 Kühlschrankschalen 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 Kühlschrankschalen, 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 Kühlschrankschalen 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 Rücken 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 «Borkensskorpione» (vgl. p. 6) handelt. Bei den meisten Borkensskorpionen tritt, im Gegensatz zu den «Bodensskorpionen», 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 *Ornithodoros 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

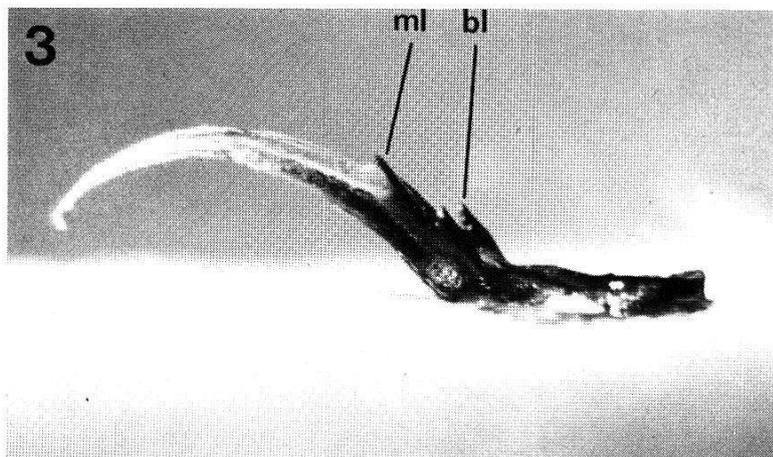
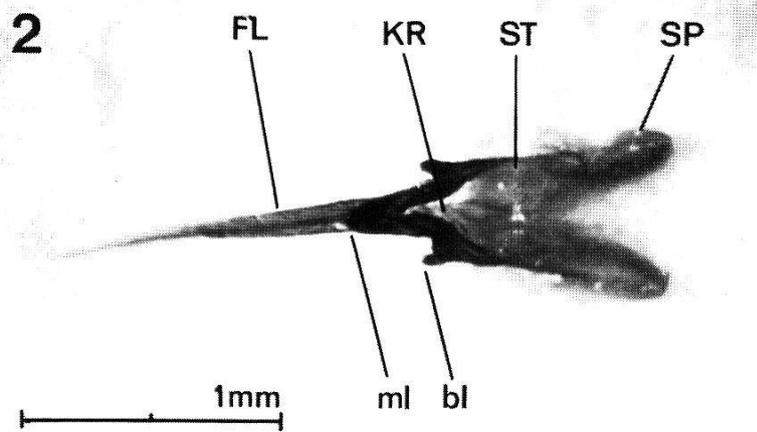
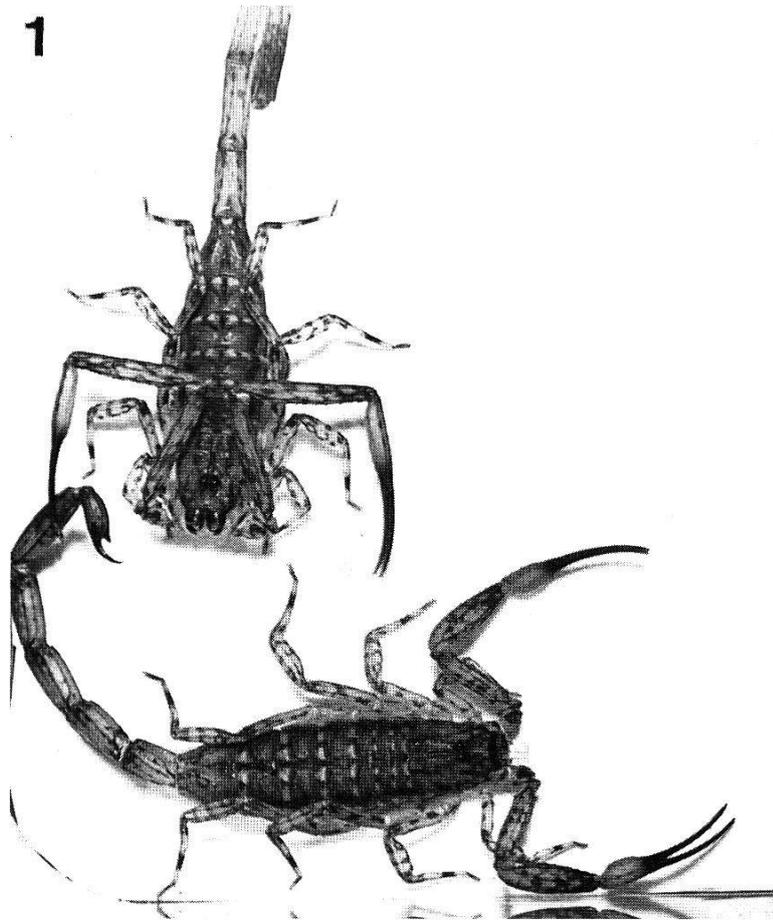
*I. maculatus* zeichnet sich durch einen ausgesprochen starken Geschlechtsdimorphismus aus (Abb. 5, p. 44), der vor allem das Postabdomen und die Pedipalpenschere betrifft. Es muß angenommen werden, daß sowohl Männchen als auch Weibchen einen Geschlechtspartner bereits aus einer gewissen Distanz erkennen 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



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 schnellte 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 zaghaf, dann zielstrebig, 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 abwechselungsweise 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  $\frac{1}{2}$  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 Pedipalpenschere. 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 Pedipalpenschere 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 hüt 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 gelblich-bräunlicher 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 Kämmen 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 Spermatocleutrams 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 Spermatocleutrum 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 Spermatocleutrum 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 CORROLLER (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.  $45^\circ$ ) 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 Haemolymph 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 seziierten 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 Zellschicht 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 trüchtigem 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 (1959 b) 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 Photographieren (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 trüchtige 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 Rücken 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 Kämmen 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 oberen 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 trüchtige 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 Geburtmembran 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: *Euscorpium italicum*; 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 entsprechenden 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 Körperpflege 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 *Euscorpilus 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 inneren 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 entsprechen 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 minimalen Veränderungen ohne weiteres vernachlässigt werden.

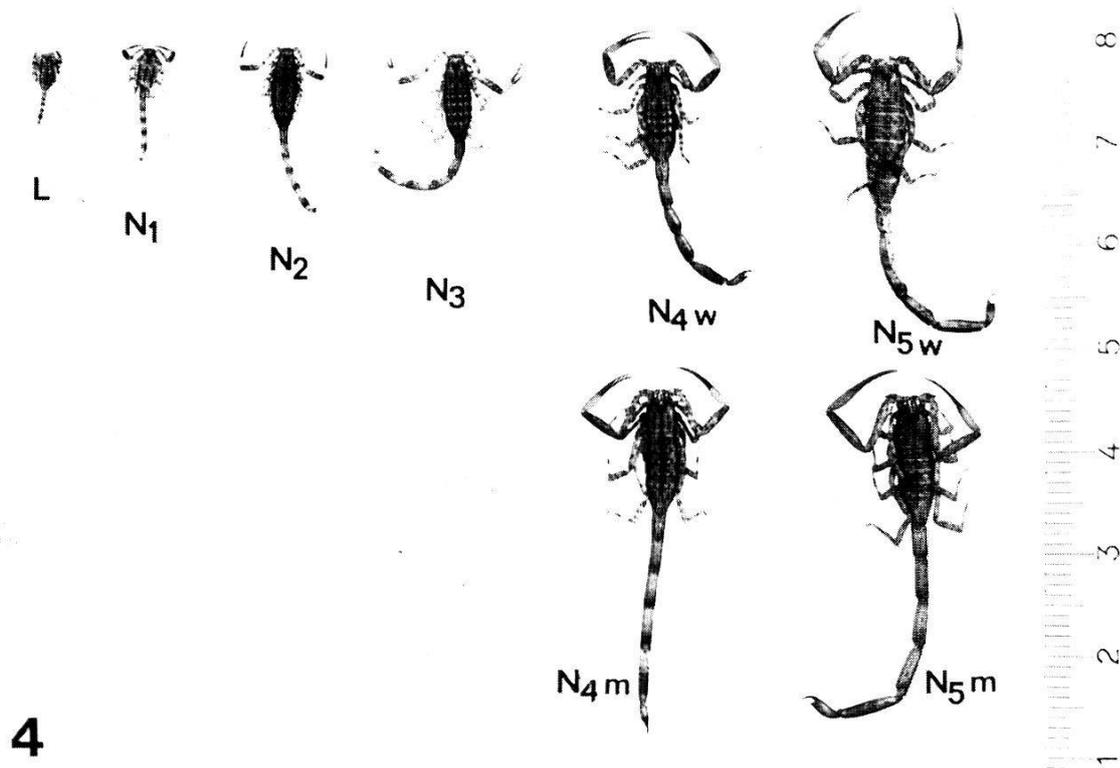
Während der Dauer dieser Versuche (November 1966 bis Februar 1969) sind von 45 beobachteten Weibchen im ganzen 78 Würfe zur Welt gebracht worden. Davon wurden 36, im Hinblick auf die Aufzucht, besonders intensiv gepflegt, während die übrigen 42 nicht speziell betreut wurden. Von den letzteren erreichte 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

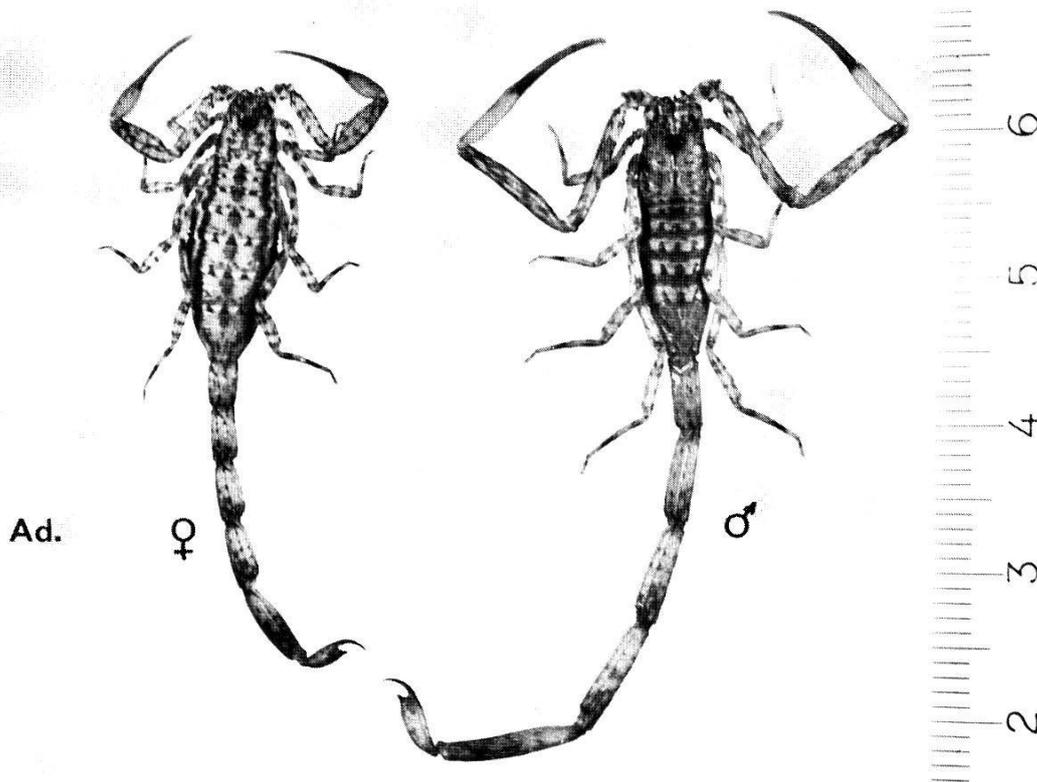
Bei einem Gesamtdurchschnitt von 16,8 Tieren pro Wurf ergibt sich angesichts der 4 Tiere, die als einzige das letzte Stadium erreicht haben, eine Überlebensrate von nur 0,66 %. Ähnlich schlechte Werte hat MATTHIESEN (1969) erhalten. ANGERMANN (1957) hat nur zwei Würfe aufgezogen und dabei eine Sterblichkeit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



4



5

Abb. 4. *I. maculatus*: Juvenilstadien. (L = Larve, N = Nymphenstadien; ab N<sub>4</sub> 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  $4\frac{1}{2}$  Monate nach der Häutung 9 Junge zur Welt, das andere starb vorher, wobei die Sektion jedoch bereits ziemlich weit entwickelte Embryonen aufzeigte.

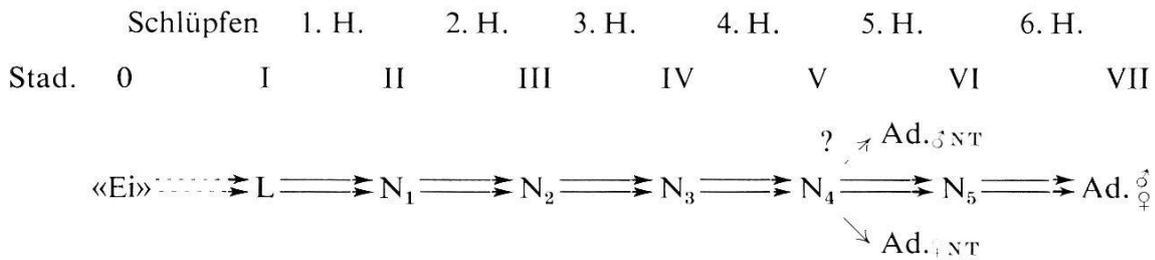
Diese «frühreifen» Weibchen waren aufgrund ihrer Maße deutlich von den normalentwickelten zu unterscheiden (vgl. Tabelle 3, Ad. ♀<sub>NT</sub>). In einer Stichprobe von 40 in der Freiheit aufgewachsenen adulten Weibchen wurden 3 gefunden, deren Maße von den übrigen stärker abwichen, jedoch gut denen 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 ♀<sub>NT</sub>).

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 *Iso-metrus 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  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  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  $20^\circ\text{C}$  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)

Tier No.	2. Häutung ( $\rightarrow N_2$ )		3. Häutung ( $\rightarrow N_3$ )		4. Häutung ( $\rightarrow N_4$ )		5. Häutung ( $\rightarrow N_5$ )		6. Häutung ( $\rightarrow Ad.$ )		
	Datum	Dauer <sup>1</sup>	Datum	Dauer	Datum	Dauer	Datum	Dauer	Datum	Dauer	
U 1	4.4.67	41	11.5.67	37	12.7.67	62	144	-	-	-	-
2	4.4.67	41	8.5.67	34	26.6.67	49	128	-	-	-	-
3	11.4.67	48	-	(>121) <sup>3</sup>	-	-	-	-	-	-	-
4	11.4.67	48	14.5.67	33	4.7.67	51	136	30.8.67	57	16.11.67	78
5	15.4.67	52	14.5.67	29	21.6.67	38	123	17.9.67	88	4.2.68	140
6	17.4.67	54	-	(>91)	-	-	-	-	-	-	-
7	21.4.67	53	14.5.67	23	-	-	85	-	-	-	-
8	23.4.67	60	-	(>44)	-	-	-	-	-	-	-
9	3.5.67	70	31.5.67	28	-	-	102	-	-	-	-
10	28.4.67	65	24.5.67	26	4.7.67	41	136	17.12.67	125	-	-
11	2.5.67	69	-	(?)	-	-	-	-	-	-	-
12	4.5.67	71	9.6.67	36	14.8.67	66	177	-	-	-	-
13	13.5.67	80	-	(>89)	-	-	-	-	-	-	-
14	8.5.67	75	-	(>183)	-	-	-	-	-	-	-
15	22.5.67	89	-	(>149)	-	-	-	-	-	-	-
$\phi$	n = 15	61,4	n = 8	30,75	n = 6	51,2	140,7	n = 3	90,0	n = 2	109,0
		65,4		90,5					221,7		316,0

<sup>1</sup> Dauer des vorangegangenen Stadiums (Tage).

<sup>2</sup> Absolutes Alter bei der Häutung (Tage seit Geburt).

<sup>3</sup> 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  $9\frac{1}{3}$  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

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

<sup>1</sup> Anzahl Würfe.

<sup>2</sup> 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 <sub>1</sub>	45–50 Tage	
III	N <sub>2</sub>	35–40 Tage	
IV	N <sub>3</sub>	35–40 Tage	
V	N <sub>4</sub>	50–60 Tage	
VI	N <sub>5</sub>	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 unbekanntem Gründen mit mitten in der Entwicklung stehenden Embryonen, zum größeren 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-



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 1½ 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 Individuums 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<sub>2</sub> 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 Pedipalpen-schere, Cephalothorax (Carapax) und 5. Postabdominalsegment («Cauda-V») der Postembryonal-Stadien, nach Geschlechtern getrennt; Stichproben von je mindestens 6 Individuen)

	♂					♀				
	Schere		Cepth.	Cauda-V		Schere		Cepth.	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 <sub>1</sub>	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 <sub>2</sub>	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 <sub>3</sub>	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 <sub>4</sub>	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 <sub>5</sub>	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.						7,50	1,26	4,25	4,90	1,29
♀ <sub>NT</sub>						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 Pedipalpen-schere, 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)

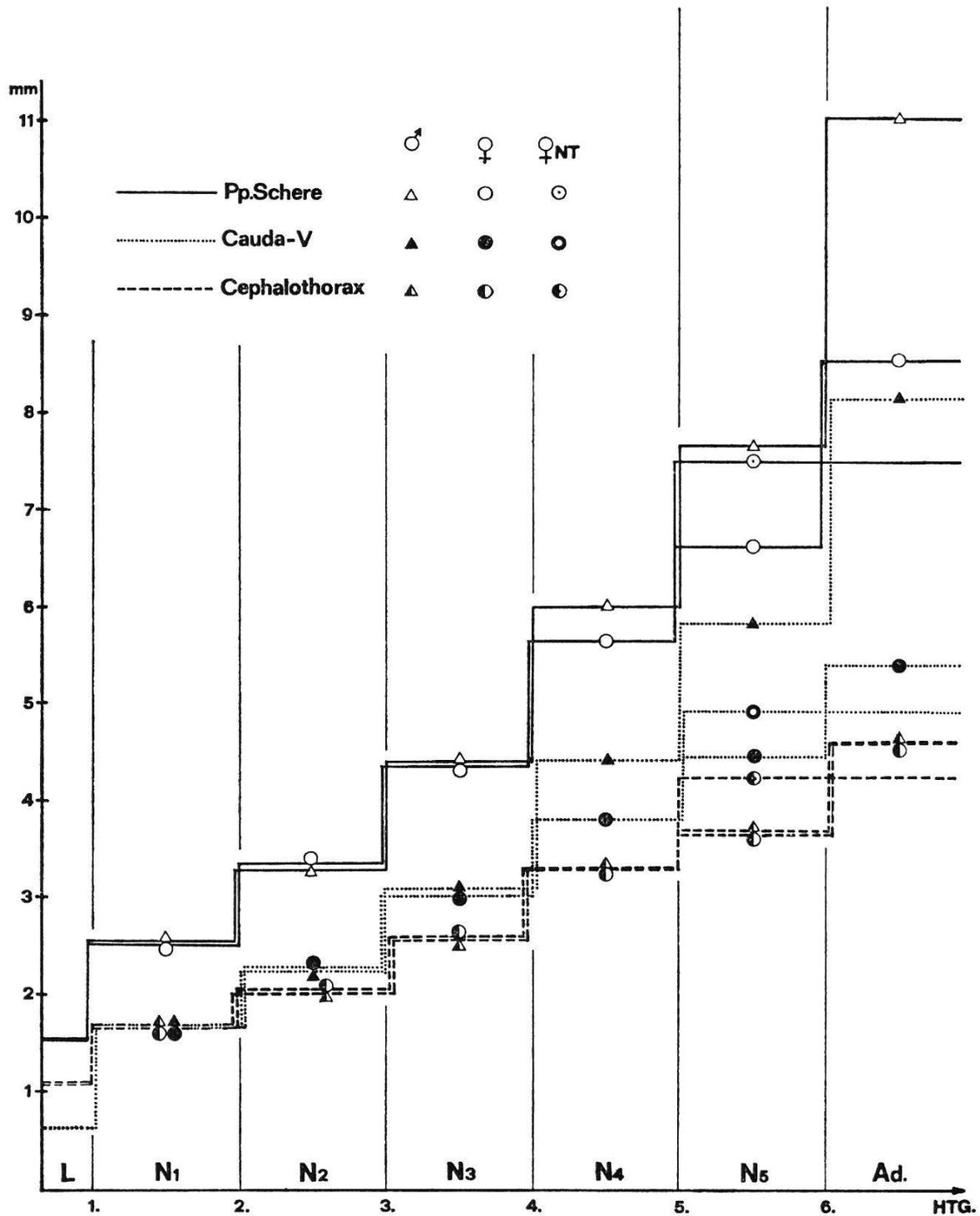


Abb. 6. Postembryonales Wachstum bei *I. maculatus*: Durchschnittliche Länge von Pedalpenschere, 5. Postabdominalsegment und Cephalothorax der Postembryonalstadien, nach Geschlechtern getrennt (Werte von Tab. 3).

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 Pedalpenschere (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

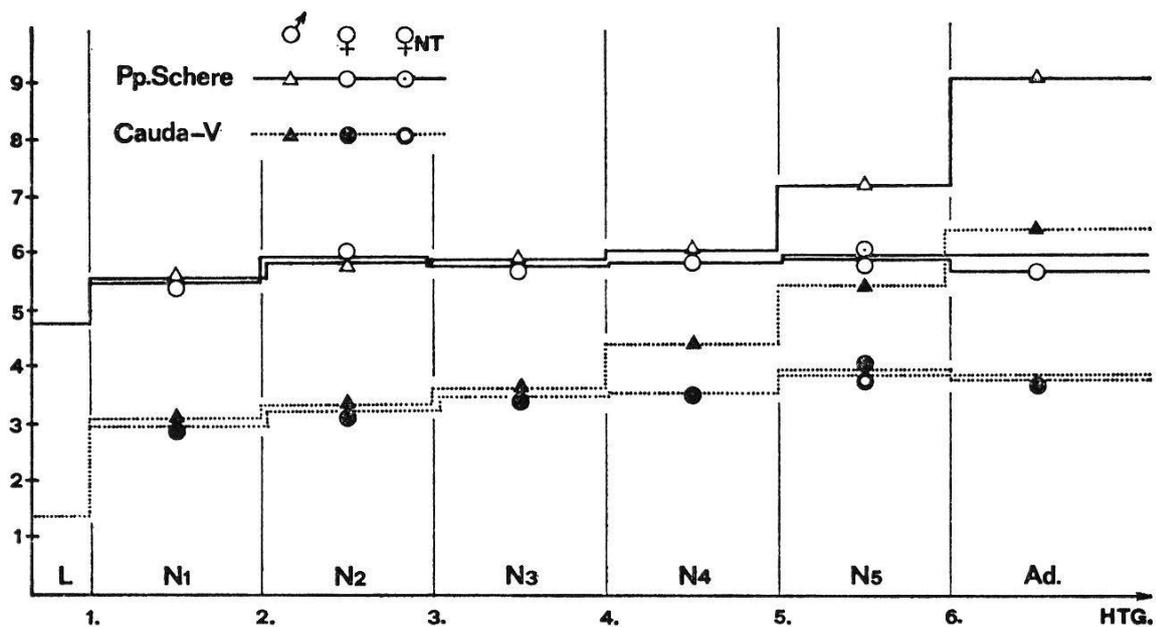


Abb. 7. Postembryonales Wachstum bei *I. maculatus*: Mittelwerte der relativen Länge (Verhältnis Länge zu Breite) von Pedalpenschere und 5. Postabdominalsegment der Postembryonalstadien, nach Geschlechtern getrennt.

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 Harrisii* (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	Cepth.	Cauda-V	Schere	Cepth.	Cauda-V
1. Htg. L→N <sub>1</sub>	1,5 1,35 1,70	1,4 1,20 1,55	2,4 2,20 2,60	wie ♂		
2. Htg. N <sub>1</sub> →N <sub>2</sub>	1,27 1,25 1,27	1,25 1,22 1,27	1,38 1,35 1,42	1,27 1,24 1,30	1,25 1,24 1,27	1,35 1,30 1,40
3. Htg. N <sub>2</sub> →N <sub>3</sub>	1,34 1,30 1,40	1,30 1,27 1,33	1,36 1,29 1,42	1,33 1,31 1,34	1,26 1,20 1,31	1,36 1,30 1,39
4. Htg. N <sub>3</sub> →N <sub>4</sub>	1,36 1,28 1,44	1,25 1,22 1,29	1,43 1,34 1,51	1,28 1,25 1,32	1,25 1,18 1,33	1,27 1,15 1,31
5. Htg. N <sub>4</sub> →N <sub>5</sub>	1,33 1,26 1,38	1,18 1,15 1,22	1,38 1,32 1,43	1,27 1,24 1,29	1,21 1,18 1,23	1,22 1,17 1,26
→Ad. ♀ <sub>NT</sub>	—	—	—	1,33	1,28	1,29
6. Htg. N <sub>5</sub> →Ad.	1,39 1,36 1,44	1,24 1,20 1,31	1,40 1,38 1,44	1,29 1,28 1,31	1,24 1,21 1,27	1,20 1,15 1,26
∅ 2.-6. Htg. (ohne ♀ <sub>NT</sub> )	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 größtmäßig 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 <sub>1</sub>	6	→ 25
III	N <sub>2</sub>	25	→ 55
IV	N <sub>3</sub>	50	→ 105
V	N <sub>4</sub>	100	→ 200
VI	N <sub>5</sub>	190	→ 320
VII	Ad.		→ 300–350 nicht trüchtige ♀♀ 400–500 trüchtige ♀♀ 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<sub>1</sub>, 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<sub>3</sub> 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 ein Viertel auf. Abgesehen von einigen Scorpionidae, deren Embryonalentwicklung ganz andere Voraussetzungen schafft, haben die meisten Skorpionenarten eine relative Geburtsgröße, die um  $\frac{1}{5}$  bis  $\frac{1}{6}$  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  $\frac{1}{3}$  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