

Zur Entwicklung und Funktion der Lendenwirbelsäule bei der Panzerspitzmaus *Scutisorex somereni* (Thomas, 1910)

Von A. A. AHMED und M. KLIMA

Zentrum der Morphologie, Universitätsklinik Frankfurt am Main

Eingang des Ms. 25. 4. 1977

Die Lendenwirbelsäule der afrikanischen Panzerspitzmaus ist ganz eigenartig aufgebaut. Sie ist enorm lang; sie besteht aus insgesamt 11 Wirbeln. Alle Wirbel sind außerordentlich groß. Die lateralen Teile der Wirbelbögen sind zu breiten knöchernen Platten umgewandelt worden, an deren Oberfläche sich kleine, regelmäßig angeordnete Fortsätze befinden. Durch diese Fortsätze sind die benachbarten Wirbel wie Zahnräder miteinander verbunden. So wird die Lendenwirbelsäule zu einem kräftigen festen Stab, der dennoch eine, für die Bewegung nötige Elastizität besitzt.

Wie LANG und CHAPIN (nach ALLEN 1917) berichten, glaubten die Angehörigen des Stammes Mangbetu, daß die Panzerspitzmaus magische Kräfte besitze, und daß ein Talisman von ihr gegen Verletzungen schütze. Sie nützten mit großer Begeisterung jede Gelegenheit aus, um die Widerstandskraft der Panzerspitzmaus gegen Belastung und Druck vorzuführen. „Nach dem üblichen Tumult verschiedener Beschwörungen stellte sich ein voll ausgewachsener Mann von etwa 70 kg barfuß auf die Spitzmaus und versuchte, die ganze Zeit sein Gewicht auf einem Fuß auszubalancieren. Dabei stieß er für einige Minuten fortgesetzt Schreie aus. Das arme Tier meinte mit Sicherheit, seinem Ende entgegenzusehen. Aber sobald ihr Peiniger von ihr heruntersprang, entkam die Spitzmaus nach einigen zitternden Bewegungen unversehrt. Die Widerstandsfähigkeit der Wirbelsäule zusammen mit der starken konvexen Krümmung hinter der Schulter bewahren offensichtlich das Herz und andere innere Organe davor, zerquetscht zu werden.“ Es ist ganz gut möglich, daß vielleicht auch andere kleine Säugetiere solch eine Behandlung ohne Schaden überleben würden. Aber abgesehen davon, besitzt die Panzerspitzmaus tatsächlich eine außergewöhnlich starke Wirbelsäule, die so eigenartig ist, daß man dafür unter den Säugetieren kein ähnliches Beispiel findet.

Es gibt keine ähnliche Struktur bei den Säugetieren, und es gibt auch keine Form unter den Spitzmäusen, die uns irgendeinen Anhaltspunkt für die Entstehung dieser einzigartigen Wirbelsäule liefern könnte. Über ihre Funktion und Bedeutung konnte man nur Vermutungen anstellen. Völlig unbekannt war bis jetzt die embryonale Entwicklung. Wir hatten die Gelegenheit, eine Reihe von *Scutisorex*-Embryonen zu untersuchen. Bei einigen Entwicklungsstadien war es möglich, die Morphogenese der Wirbelsäule ganz exakt zu beobachten.

Material und Methode

Für unsere embryologischen Untersuchungen standen insgesamt 12 Schnittserien von Embryonen der Art *Scutisorex somereni* (Thomas, 1910) zur Verfügung. Die Embryonen wurden entweder sagittal oder transversal geschnitten, die Dicke der Schnitte beträgt 10 μ . Es wurde die Azan-Färbung angewendet. Als Vergleichstiere standen uns Embryonen der Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) zur Verfügung. Von zwei *Scutisorex*- und einem *Neomys*-Embryonen bauten wir plastische Modelle der Lendenwirbelanlagen.

Es wurden außerdem noch die Wirbel der erwachsenen Exemplare von *Scutisorex* und *Neomys* miteinander verglichen, und zwar die des mittleren Abschnittes der Lendenwirbelsäule, L 6 von *Scutisorex* und L 4 von *Neomys*. Gleichzeitig wurden zum Vergleich die Lendenwirbel des Menschen herangezogen. Die Flächen wurden mit Hilfe von Haff-Kompensations-Polar-Planimeter Nr. 317 E gemessen.

Sämtliche Angaben zu dem verwendeten Material und zu den Modellen sind in den Materiallisten (Tabelle 1 bis 3) zusammengestellt.

Tabelle 1

Materialliste der Skelete von adulten Tieren

Nr.	Art	Sex.	Skeletteile	Herkunft	Sammlung
1	<i>Scutisorex somereni</i>		Rumpfskelet ohne Schädel u. Extremitäten	Irangi/Kivu (Dr. F. DIE- TERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
2	<i>Neomys anomalus</i>		Ein komplettes Skelett	Reiskirchen b. Gießen	S. ECKARDT, Frankfurt/M.

Tabelle 2

Materialliste der Schnittserien von Embryonen

Nr.	Art	Kennziffer	SSL in mm	Schnittrichtung	Herkunft	Sammlung
3	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 41	5,0	sagittal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIE- TERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
4	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 40	6,2	transversal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIE- TERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
5	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 43	23	transversal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIE- TERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
6	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 42	24	sagittal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIE- TERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
7	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 45	25	transversal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIE- TERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
8	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 44	29	sagittal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIE- TERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
9	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 46	32	sagittal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIE- TERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
10	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 47	32	transversal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIE- TERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
11	<i>Neomys fodiens</i>	342 a	18 (?)	transversal	Neusiedel	Prof. Starck Frankfurt/M.
12	<i>Neomys fodiens</i>	342 b	20 (?)	transversal	Neusiedel	Prof. Starck Frankfurt/M.

Tabelle 3

Liste der Modelle

Nr.	Art	Kennziffer	SSL in mm	Modell	Vergrößerung
13	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 43	23	L 5-, L 6- und L 7-Wirbel transversal	50-fach
14	<i>Scutisorex somereni</i>	MK 46	32	L 6-Wirbel die linke Hälfte sagittal	50-fach
15	<i>Neomys fodiens</i>	342 b	20	L 3-, L 4- und L 5-Wirbel, transversal	50-fach

Befunde

Morphologie der Lendenwirbelsäule bei den erwachsenen Exemplaren

Die Anzahl der Wirbel variiert bei den verschiedenen Familien der Säugetiere und innerhalb derselben sehr stark. Es werden durchschnittlich 6 bis 7 Lendenwirbel gezählt, bei vielen Säugetieren ist jedoch ihre Anzahl niedriger. Die Gesamtzahl der präsakralen Wirbel der Säugetiere liegt ursprünglich bei 26, im Gegensatz zu anderen Vertebraten besteht jedoch die Tendenz, diese Zahl herabzusetzen (KÄMPFE—KITTEL—KLAPPERSTÜCK 1970). Daran gemessen ist die Zahl der Wirbel bei *Scutisorex* enorm hoch. An dem Skelet, das uns zur Verfügung stand, konnten wir 11 Lendenwirbel und insgesamt 32 präsakrale Wirbel feststellen. Diese Zahlen entsprechen den Angaben von ALLEN (1917). Die Wirbelsäule von *Neomys* besteht dagegen nur aus 6 Lendenwirbeln und insgesamt 26 präsakralen Wirbeln. Beim Menschen sind es in der Regel 5 Lendenwirbel und insgesamt 24 präsakrale Wirbel.

Die außergewöhnlich lange Wirbelsäule von *Scutisorex* wird bei der normalen Körperhaltung bei lebenden Tieren im Sinne einer Kyphose sehr stark gebogen (KINGDON 1974). Diese Kyphose bestimmt auch die ganze Körperform des Tieres (Abb. 1). An dem Skelet, das uns zur Verfügung stand, konnten wir jedoch diese Krümmung nicht feststellen, was offensichtlich auf die Präparationstechnik zurückzuführen ist. Die Lendenwirbelsäule bildet einen sehr starken, ziemlich gerade verlaufenden Stab mit leichter Krümmung in der Übergangszone zum Thorax (Abb. 2).

Die Form der Lendenwirbel von *Scutisorex* ist bemerkenswert. Abb. 3 zeigt den Vergleich mit den typisch ausgebildeten Lendenwirbeln der Säugetiere am Beispiel des Menschen, der Sumpfspitzmaus und der Panzerspitzmaus. Die Zentren (Corpus vertebrae) der Lendenwirbel von *Scutisorex* sind relativ klein. Auch der dorsale Teil des Neuralbogens (Arcus vertebrae) und der aus ihm ragende Dornfortsatz (Proc. spinosus) weichen in ihrer Form und Größenordnung nicht sehr weit von den Verhältnissen bei den übrigen Säugetieren ab. Sehr stark umgewandelt sind die lateralen Teile des Wirbelbogens. Sie bilden massive Knochenplatten, die sich weit in laterale, dorsale und ventrale Richtung erstrecken. Man kann zwei voneinander getrennte Abschnitte dieser Platten unterscheiden. Der nach dorsal gerichtete Abschnitt (Pars dorsolateralis) entspricht im Grunde einem stark vergrößerten Bereich der Gelenkfortsätze, Zygapophysen (Procc. articulares). Die eigentlichen Gelenkfortsätze, die Prezygapophysen (Procc. articulares sup.) und die Postzygapophysen (Procc. articulares inf.) sind jedoch nur auf den basalen Teil dieses dorsolateralen Abschnittes beschränkt und verhältnismäßig klein. Der Proc. accessorius läßt sich nicht erkennen.

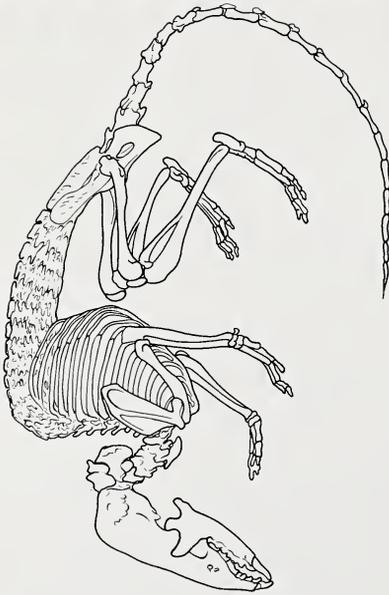
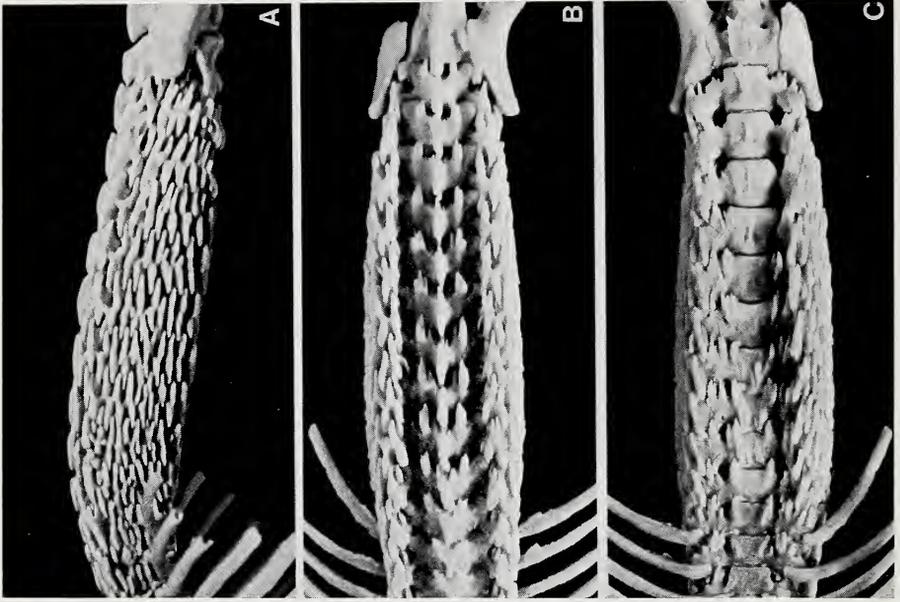


Abb. 1. Skelet und Körperform von *Scutisorex* in natürlicher Lage; Umrißzeichnungen nach den Abbildungen von KINGDON (1974). — Abb. 2. *Scutisorex somereni* (Materialliste Tab. 1, Nr. 1). Lumbalwirbelsäule von lateral (A), dorsal (B) und ventral (C)

Der nach ventral gerichtete Abschnitt (Pars ventrolateralis) nimmt den Platz des Rippenfortsatzes (Proc. costarius) ein. Dieser ventrolaterale Abschnitt ist besonders groß.

Die beiden erwähnten Abschnitte des Wirbelbogens, die Pars dorsolateralis und die Pars ventrolateralis, bilden eine zusammenhängende Struktur. Das Relief der kranialen wie auch der kaudalen Fläche ist von kleinen Höckerchen (Tubercula) gebildet. Der breite laterale Rand endet mit feinen Fortsätzen, die als „tooth-like processes“ (SCHULTE 1917), „interlocking spines“ (ALLEN 1917) oder einfach „spines“ (WALKER 1964) bezeichnet werden; wir nennen sie Bälkchen (Trabeculae). Die Längsachse dieser Bälkchen verläuft in der kraniokaudalen Richtung, die Spitzen der Bälkchen ragen über die Ränder des eigenen Wirbels und schieben sich zwischen die Bälkchenspitzen des benachbarten Wirbels. Die Zahl der Bälkchenspitzen variiert bei dem von uns untersuchten Material zwischen 8 bis 13. In der Regel ist die Zahl der nach vorne gerichteten Bälkchenspitzen höher als die der nach hinten gerichteten. Die meisten Bälkchen gabeln sich nach vorne in zwei Äste (Abb. 3 und 4).

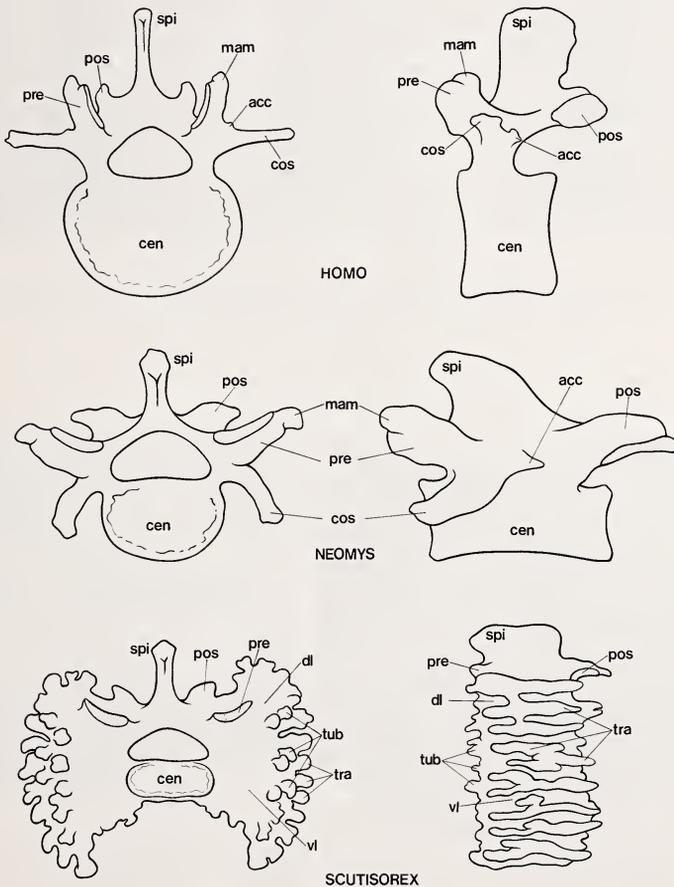


Abb. 3. Grundbauplan eines Lendenwirbels von *Homo*, *Neomys* und *Scutisorex*, links von kranial, rechts von lateral gesehen. Vergleich und Beschriftung der wichtigsten Teile: acc = Proc. accessorius; cen = Centrum o. *Corpus vertebrae*; cos = Proc. costarius; dl = Pars dorsolateralis; mam = Proc. mamillaris; pos = Postzygapophyse o. Proc. articularis superior; pre = Prezygapophyse o. Proc. articularis superior; spi = Proc. spinosus; tra = Trabeculae; tub = Tubercula; vl = Pars ventrolateralis

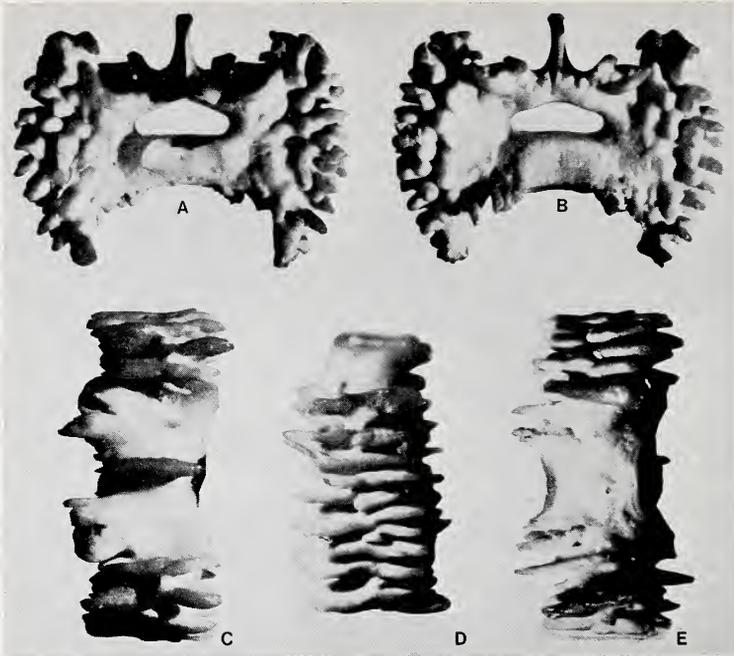


Abb. 4. Lendenwirbel L 6 von *Scutisorex somereni* (Materialliste Tab. 1, Nr. 1) in der Ansicht von kranial (A), kaudal (B), dorsal (C), lateral (D) und ventral (E). Die rechte Seite der Abbildungen C, D und E zeigt nach kranial

Die Bälkchen der benachbarten Wirbel sind miteinander durch Muskelfaserbündel verbunden, was wir vor allem in Schnittpräparaten von Embryonen gut beobachten konnten. Es handelt sich offensichtlich um Muskelzüge des lateralen Traktes der autochthonen Rückenmuskulatur. SCHULTE (1917) vermutete, daß sie dem *Musculus iliocostalis* zugehören. Wir sind jedoch der Meinung, daß sie eher den *Musculi intertransversarii mediales lumborum* und den *Musculi intertransversarii laterales lumborum* entsprechen.

Auf der dorsalen Seite, in der Rinne zwischen dem *Proc. spinosus* und der *Pars dorsolateralis* des Wirbelbogens, liegt der mediale Trakt der autochthonen Rückenmuskulatur. Die ventrale Rinne wird von dem *Musculus psoas major* und *minor* und von dem *Musculus quadratus lumborum* ausgefüllt, was auch SCHULTE feststellen konnte. Eine exakte myologische Untersuchung steht bis jetzt aus.

Tabelle 4

Vergleich der relativen Größenverhältnisse der Lendenwirbel beim Menschen, bei der Sumpfspitzmaus und bei der Panzerspitzmaus

Als Bezugsgröße dient die Fläche des Foramen vertebrale (= 100 %)

Lendenwirbel	Fläche des Foramen vertebrale	Wirbeloberfläche in der kranio-kaudalen Projektion	Vergrößerungsfaktor
<i>Homo</i> L 3	100 %	973,44 %	10
<i>Neomys</i> L 4	100 %	683,10 %	7
<i>Scutisorex</i> L 6	100 %	2188,89 %	22

Wenn man die Proportionen eines Lendenwirbels beim Menschen, bei der Sumpfspitzmaus und bei der Panzerspitzmaus miteinander vergleicht, sieht man deutlich, wie außergewöhnlich groß die knöchernen Masse des Wirbels der Panzerspitzmaus (Abb. 3) ist. Wir haben versucht, diese relativen Größenverhältnisse etwas genauer auszudrücken, indem wir die gesamte knöchernen Fläche eines Wirbels in der kraniokaudalen Projektion mit der Fläche des Foramen vertebrale verglichen. Dieser Vergleich zeigte, daß die knöchernen Teile eines Lendenwirbels bei der Panzerspitzmaus 22mal größer sind als die Fläche des Foramen vertebrale, bei der Sumpfspitzmaus dagegen nur 7mal und beim Menschen nur 10mal (Tab. 4).

Entwicklung der Lendenwirbelsäule bei den Embryonen

Bei den jüngsten Embryonen 5,0 und 6,2 mm SSL, die uns zur Verfügung standen, handelt es sich um ein viel zu junges Stadium, um Genaueres über die Morphogenese des Wirbels zu erfahren. Erst bei späteren Embryonen konnten wir die Morphogenese der Wirbel, insbesondere der Wirbelbögen beobachten.

Nach TÖNDURY (1958) entstehen die Wirbelbögen aus den Procc. dorsales oder neurales des primitiven Wirbels und enden ursprünglich frei im Bindegewebe seitlich vom Rückenmark. Diesem Stadium entsprechen in unserem Material die *Scutisorex*-Embryonen von 23 bis 25 mm SSL und die *Neomys*-Embryonen von 20 mm SSL (Abb. 5 bis 7). Der Entwicklungsmodus bei *Neomys* ist mit dem des Menschen zu vergleichen. Die Wirbelanlage besteht aus einem großen Wirbelkörper, aus dem in der Richtung nach lateral und dorsal zwei schmale Äste der Wirbelbogenanlage herausragen. Sie greifen um das Rückenmark herum, bleiben aber dorsal noch offen. Sie sind schräg nach kaudal gerichtet. Aus jedem Wirbelbogenast erheben sich seitlich zwei Erhöhungen. Eine liegt ventral und stellt offensichtlich die Anlage des künftigen Proc. costarius dar. Die zweite liegt dorsal, ist in zwei Höckerchen, einen vor-

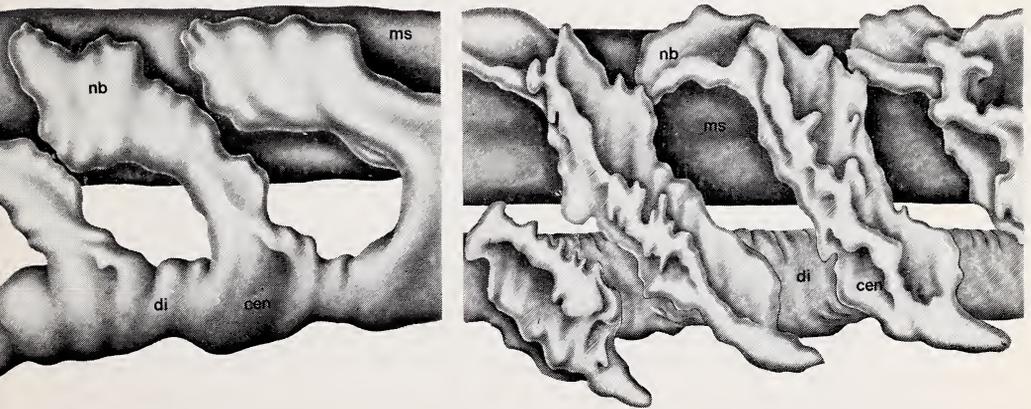


Abb. 5. Modelle der Wirbelsäulenanlage der Embryonen von *Neomys fodiens*, 20 mm², SSL (links) und von *Scutisorex someveni*, 23 mm SSL (rechts). Beide Modelle in Ansicht von lateral, die rechte Seite blickt nach kranial. Es sind bei der *Neomys* die Lendenwirbel L 3 bis L 5, bei der *Scutisorex* die L 5 bis L 7 abgebildet. Die Centren (cen) und die Zwischenwirbelscheiben (di) bilden einen noch ziemlich einheitlichen Stab. Die paarigen Anlagen der Neuralbogen (nb) sind noch nicht miteinander verbunden, sie enden frei seitlich vom Rückenmark (ms) und zeigen dabei weit nach kaudal (Materialliste Tab. 3, Nr. 14 und 16).

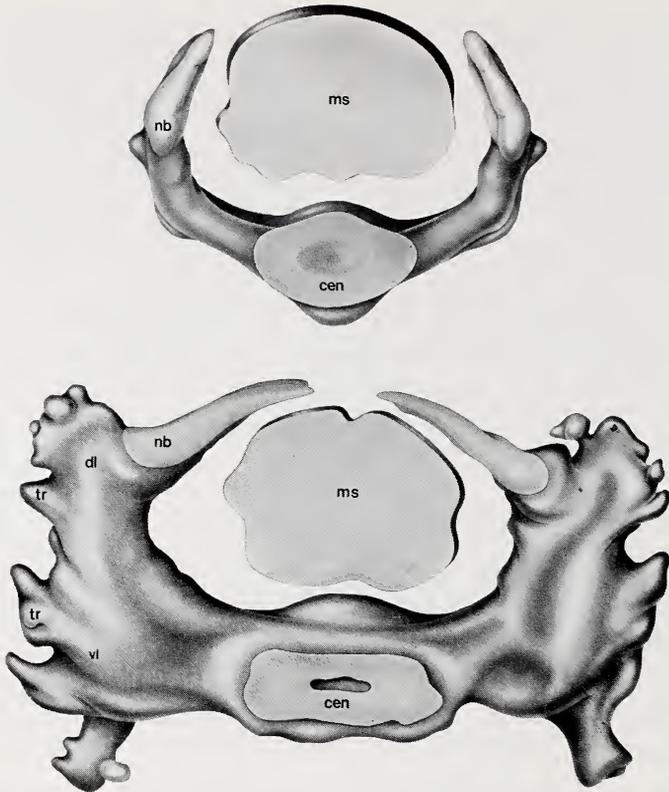


Abb. 6. Modelle der Lendenwirbelanlage der Embryonen von *Neomys fodiens*, 20 mm² SSL (oben) und von *Scutisorex somereni*, 23 mm SSL (unten). Beide Modelle in Ansicht von kaudal. Es handelt sich bei der *Neomys* um den L 4-Wirbel, bei der *Scutisorex* um den L 6-Wirbel. Die paarigen Anlagen der Neuralbogen (nb) sind noch nicht miteinander verbunden. Beachte die großen Anlagen der Pars lateralis (dl und vl) mit der Andeutung der Bälkchen (tr) bei der *Scutisorex* (Materialliste Tab. 3, Nr. 14 und 16)

deren und einen hinteren, unterteilt und entspricht offenbar den künftigen Zygapophysen.

Der *Scutisorex*-Embryo von 23 mm SSL, von dem wir ein Modell gebaut haben, ist etwa mit den eben genannten *Neomys*-Embryonen vergleichbar. Die Wirbelbogenanlagen reichen zwar etwas weiter nach dorsal um das Rückenmark herum als das bei den *Neomys*-Embryonen der Fall ist, aber auch sie bleiben noch geöffnet. Die Wirbelkörperanlage ist groß und breit, noch breiter aber sind die basalen Teile der Anlage der Wirbelbögen (Abb. 6). Schon in diesem frühen Entwicklungsstadium bilden die Wirbelbögen breite massive Platten, die links und rechts seitlich vom Wirbelkörper und vom Rückenmark liegen. Ähnlich wie bei den *Neomys*-Embryonen lassen sich auch bei *Scutisorex*-Embryonen in diesen seitlichen Teilen der Wirbelbögen deutlich zwei Erhebungen unterscheiden. Diese Erhebungen sind bei *Scutisorex*-Embryonen von besonders großen Gewebsmassen gebildet. Man kann eine größere Pars ventrolateralis und eine kleinere Pars dorsolateralis unterscheiden. Allem Anschein nach ist in der großen Pars ventrolateralis das Material des Proc. costarius enthalten, die Pars dorsolateralis entspricht offensichtlich dem Teil des Wirbelbogens,

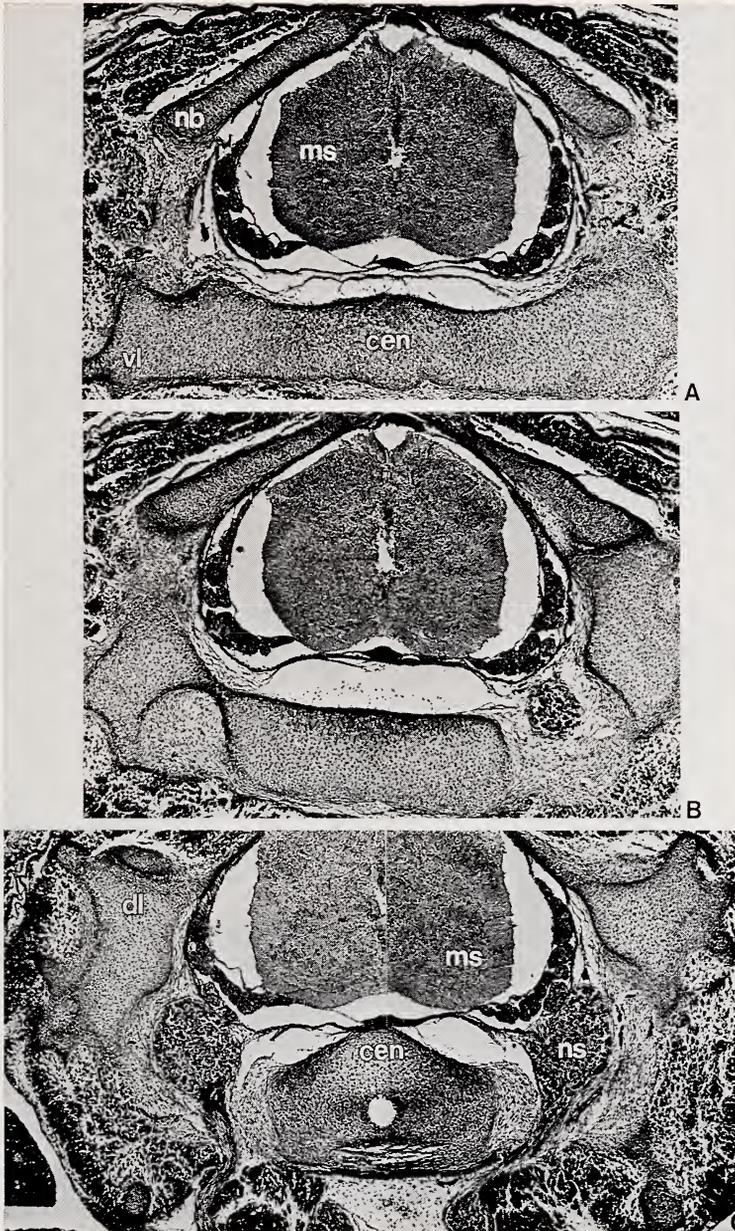


Abb. 7. *Scutisorex somereni*, Embryo, 23 mm SSL (Materialliste Tab. 2, Nr. 5). Querschnitte durch die Anlage des Lendenwirbels L 6 in verschiedener Höhe

aus dem sich unter anderem die Zygapophysen entwickeln. Die dorsalen Enden der Wirbelbögen sind dagegen sehr schmal; sie legen sich von dorsal her an das Rückenmark an, wobei sie schräg nach hinten gerichtet sind, ähnlich wie bei den *Neomys*-Embryonen. Das Relief der lateralen Teile der Wirbelbögen ist vielfach gegliedert.

In der Randzone sieht man zahlreiche Vorsprünge, die ihrer Form und Anordnung nach den Anlagen der künftigen Bälkchen entsprechen.

Die ganze Wirbelanlage besteht bei den *Scutisorex*-Embryonen wie auch bei den *Neomys*-Embryonen aus jungem Knorpelgewebe. Es sind noch keine Knochenkerne vorhanden.

Im Laufe der weiteren Entwicklung verschmelzen die beiden Wirbelbogenäste dorsal in der Medianlinie zu einem geschlossenen Wirbelbogen. Dieser Entwicklungsstufe entsprachen in unserem Material die ältesten Embryonen von *Scutisorex* von 29 und 32 mm SSL (Abb. 8 bis 10).

Wie das Modell des 6. Lendenwirbels (Abb. 8 und 9) zeigt, haben die lateralen Platten der Wirbelbögen an Größe sehr stark zugenommen. Besonders die Pars ventrolateralis ist sehr stark angewachsen, und zwar nicht nur in der lateralen Richtung, sondern sie reicht auch sehr stark nach ventral. Die Pars dorsolateralis ist dagegen nicht so groß. Die beiden sind voneinander durch einen breiten Einschnitt getrennt. Die Grenze der Pars ventrolateralis in der Richtung nach medial zum Wirbelkörper wird ebenfalls durch einen tiefen Einschnitt gebildet. Der Wirbelkörper im Vergleich zu den mächtigen Platten der Wirbelbögen wirkt relativ klein. Der dorsale Abschnitt des Wirbelbogens, dessen beide laterale Äste in der medianen Linie verschmelzen, ist stark nach kaudal gebogen. Die lateralen Äste des Wirbelbogens sind nicht mehr nach dorsokaudal gerichtet wie bei dem früheren Stadium, sondern sie stehen senkrecht zu der Längsachse der Wirbelsäule. Am Relief der Wirbelbogenplatten, besonders auf dem breiten, seitlichen Rand, kann man deutlich die Anlagen der Tubercula und Trabeculae erkennen, die dann bei den Erwachsenen die gleiche Stelle und Form einnehmen. Besonders deutlich sieht man diese Anlagen aus lateraler Richtung



Abb. 8. *Scutisorex somereni*, Embryo, 32 mm SSL. Modell des L 6-Wirbels, Ansicht von kaudal. In diesem Stadium sind die paarigen Anlagen des Neuralbogens (nb) in der Medianebene schon verschmolzen. Beachte die besonders stark entwickelte Pars lateralis (pl) des Wirbels, die sich deutlich in einen dorsolateralen (dl) und in einen ventrolateralen (vl) Abschnitt gliedern läßt (Materialliste Tab. 3, Nr. 15)

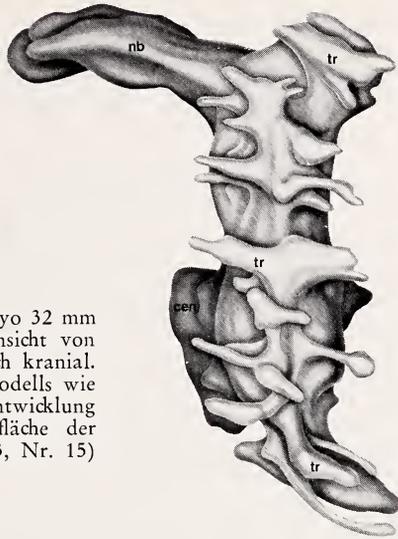


Abb. 9. *Scutisorex somereni*, Embryo 32 mm SSL. Modell des L 6-Wirbels, Ansicht von lateral. Die rechte Seite blickt nach kranial. Diese Seitenansicht des gleichen Modells wie in Abb. 8 zeigt deutlich die Entwicklung der Bälkchen (tr) an der Oberfläche der Pars lateralis (Materialliste Tab. 3, Nr. 15)

(Abb. 9). Die Bälkchen (Trabeculae) sind etwa in der gleichen Anzahl wie bei den Erwachsenen vorhanden, und sie zeigen auch denselben Verlauf. Sie verlaufen in der Richtung der Längsachse der Wirbelsäule und ihre Spitzen ragen schon in diesem frühen Stadium sehr weit kranial oder kaudal aus der Ebene des Wirbelbogens.

Die ganze Wirbelanlage besteht aus einem reifen Knorpel, der nicht nur die großen basalen Teile des Wirbels bildet, sondern auch in den ganz feinen Einzelheiten des Oberflächenreliefs anzutreffen ist. Wie Abbildung 10 zeigt, sind auch die letzten Ausläufer der Bälkchen chondral präformiert. In diesem Stadium kann man das erste Zeichen der beginnenden Ossifikation beobachten. Ein unpaarer Blasenknorpelkern befindet sich in der Mitte des Wirbelkörpers. Paarig ausgebildete Ossifikationskerne

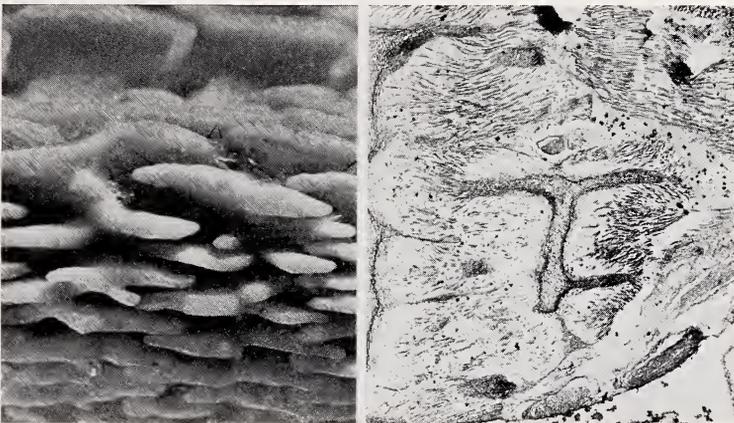


Abb. 10. *Scutisorex somereni*. Bälkchen (Trabeculae) von zwei aufeinanderfolgenden Lendenwirbeln beim erwachsenen Tier (Materialliste I, N. 1) im Vergleich mit den Bälkchen eines Embryos (Materialliste Tab. 2, Nr. 9) im Sagittalschnitt. Beachte die Muskelfasern zwischen den Bälkchen

liegen in den basalen Teilen der Wirbelbögen nahe an ihrem medialen Rand. Um diese paarigen Wirbelbogenkerne herum liegt eine dünne perichondrale Knochenmanschette, die den gleichen Ossifikationsmodus zeigt wie bei den Diaphysen der Röhrenknochen. Diese Ossifikationsvorgänge im Wirbelbogen stimmen mit den Angaben von TÖNDURY (1940), LARCHER (1947) und SCHIEDT (1955) überein.

Diskussion

Die Vermehrung der Wirbelzahl und die Verlängerung der Lendenwirbelsäule

Betrachtet man die überlange Lendenwirbelsäule und die besondere Form der Wirbel von *Scutisorex*, drängt sich automatisch die Frage nach dem Sinn einer solchen Einrichtung auf. Man möchte wissen, welche Funktion dieses einmalige Skeletteil hat und ob dies als eine besondere Adaptation der Panzerspitzmaus zu werten ist.

ALLEN (1917) und SCHULTE (1917), die als erste über die Wirbelsäule der Panzerspitzmaus berichtet haben, sind in diesem Punkt zu keinem Ergebnis gekommen. Sie waren zwar in der Lage, ihre anatomischen Befunde mit einigen Feldebetrachtungen in Zusammenhang zu bringen, sie fanden jedoch keine plausible Erklärung. Nach der Meinung von ALLEN kann man die Funktion oder den Zweck nur durch ein fundiertes Wissen über die Lebensgewohnheiten des Tieres ermitteln.

In den wenigen Standardwerken, die die Panzerspitzmaus überhaupt erwähnen (WALKER 1964; HERTER 1967; LESSERTISEUR u. SABAN 1967), steht zu dieser Frage so gut wie nichts. In den meisten vergleichend-anatomischen Handbüchern (IHLE-KAMPEN-NIERSTRASZ-VERSLUYS 1927; WEBER 1927; BÖKER 1935; REMANE 1936; ROMER 1956; KÄMPFE-KITTEL-KLAPPERSTÜCK 1970) wird die Panzerspitzmaus nicht einmal erwähnt.

HEIM DE BALSAC und LAMOTTE (1957) erwähnen im Zusammenhang mit der vergrößerten Wirbelsäule der Panzerspitzmaus die Rückenböcke der Cervidae, deren abnorme Geweihbildung auf Hodenverletzungen und damit auf Störungen des normalen Hormonspiegels zurückzuführen sind. Sie schreiben: «Cette hyperostose relève selon toute vraisemblance d'une mutation portant sur les glandes endocrines et qui a modifié le métabolisme pohosphocalcique tel qu'il se presente normalent chez les autres Soricidae.»

Anhand der Abbildungen von ALLEN (1917) ordnet KAISER (1970) die verdickten Wirbel von *Scutisorex* zu den sog. Pseudopachyostosen, die er als „artliche Knochenverdickung ohne artliche Sklerotisierung“ charakterisiert. Er schafft für diese Erscheinung sogar eine besondere Kategorie „Pseudopachyostose vom Typ *Scutisorex*: Eigenartige Versteifung und Umbildung der Wirbelsäule“, ohne sich jedoch über die morphologische oder funktionelle Bedeutung dieser Erscheinung näher zu äußern.

Erst KINGDON (1974) unternahm den undankbaren Versuch, diese Frage durch die Untersuchung der Biologie des Tieres zu klären. Bei aller Achtung vor der Originalität und der Menge seiner Beobachtungen können wir uns jedoch seinen Schlußfolgerungen nicht anschließen. KINGDON schreibt wörtlich: “I believe that the explanation for the peculiar backbone of *Scutisorex* is to be found in the need for a swampdwelling animal to get its body well clear of the ground.” Dies scheint eine zu simple teleologische Erklärung zu sein. Man kann sich kaum vorstellen, daß die Tendenz des Tieres, den Körper in der entsprechenden Höhe über dem nassen Boden zu halten, der einzige ausschlaggebende Faktor für die Entstehung solch einer gravierenden morphologischen Abweichung von der Norm sein sollte. Außerdem bewohnen zahlreiche Säugetiere ein sumpfiges Milieu, ohne dabei ähnliche Strukturen entwickelt zu haben. Unseres Erachtens muß man SCHULTE (1917) zustimmen, der

schreibt, daß ". . . the absence of analogous modifications in members of other orders of similar habitus gives little ground for designating them as adaptations".

Im übrigen ist die Vorliebe der Panzerspitzmaus für sumpfige Gebiete nicht eindeutig bestätigt worden. DIETERLEN und HEIM DE BALSAC (Manuskript), die einen bemerkenswerten Beitrag über die Ökologie der Soriciden des Kivu-Gebietes geleistet haben, schreiben dazu: „*Scutisorex* ist eindeutig ein Bewohner des Primärwaldes . . . Sümpfe aber, ob mittelhoch oder montan gelegen, meidet er strikt . . . *Scutisorex* lebt nicht etwa im Felsengeröll, gegen dessen Bedrohung ihm das stabile Skelet nützlich sein soll, wie schon behauptet wurde, sondern in Urwäldern.“

Wenn man schon die Frage nach der Funktion der verlängerten Lendenwirbelsäule der Panzerspitzmaus nicht befriedigend beantworten kann, dann kann man sich wenigstens den Entwicklungsmodus dieser Abweichung von der Norm einigermaßen konkret vorstellen. TÖNDURY (1968) charakterisierte die allgemeinen Verhältnisse im Lendenabschnitt der Wirbelsäule wie folgt: „Der 5. Lumbalwirbel liegt an der entwicklungs geschichtlich unruhigsten Stelle der Wirbelsäule und zeigt häufig Angleichsformen an den 1. Sakralwirbel. In 92–95% finden sich 24 präsakrale Wirbel, in 5–8% beobachtet man entweder die Einbeziehung des 1. Kreuzbeinwirbels in die Lendenwirbelsäule, welche dann abnorm lang ist, oder des 5. Lendenwirbels in das Kreuzbein. Man spricht von der Lumbalisation von S 1, bzw. Sakralisation von L 5 . . .“ Dies kann man sicherlich als eine allgemein geltende Regel annehmen. Änderungen im Sinne einer Lumbalisation bzw. einer Sakralisation sind bei den Säugetieren nicht selten. Einmalig ist jedoch eine Verlängerung der Lendenwirbelsäule um mehr als die doppelte Zahl der Lendenwirbel, wie das bei dem *Scutisorex* der Fall ist.

KINGDON (1974) schreibt: “The migration of the pelvis backwards is the only explanation for *Scutisorex* possessing twice as many lumbar vertebrae as other shrews.” Auch SCHULTE (1917) erwähnt zuerst diese Möglichkeit und schreibt, daß die Längenzunahme des präsakralen Wirbelsäulenabschnittes im allgemeinen nur schwerlich anders erklärt werden kann als durch eine Verschiebung des Beckens in kaudaler Richtung während der Evolution der Art. Später räumt aber SCHULTE ein, daß das Verhältnis von Becken und Wirbelsäule bereits vom ersten Auftreten im Embryo an definitiv festgelegt wird, und daß die Anzahl der beteiligten Wirbel bei *Scutisorex* zu hoch ist, um sie nur durch ein Verschieben des Beckens zu erklären. Es gibt keine Übergangsformen; es gibt keinen Anhaltspunkt für eine stufenweise erfolgte Zunahme der Wirbelzahl. SCHULTE kommt zu der Schlußfolgerung, daß die Ursache für die Vermehrung der Lendenwirbelzahl in rudimentären Faktoren zu suchen ist, die entweder als eine Einzelmutation oder als eine ganze Folge von Mutationen zu verstehen sind. Wie noch weiter erläutert wird, sprechen auch unsere Befunde für diese Auffassung.

Angesichts dieser Tatsachen wirkt die Auffassung von KINGDON (1974) nicht gerade überzeugend. KINGDON geht davon aus, daß eine typische Spitzmaus einen im Vergleich zu den Beinen über das normale Maß weit auseinandergestreckten Körper und Kopf besitzt. Ein so gebauter Körper ist zwar gut dazu geeignet, durch am Boden liegende Hindernisse zu kriechen, kann jedoch nicht eine hochstehende Haltung einnehmen, wie sie für die meisten Vierfüßler normal ist. Wie schon aus einer ganz kurzen Beobachtung zu ersehen ist, lassen die Spitzmäuse ihren Körper zu Boden sinken, wenn sie sich nicht bewegen. Anders die Panzerspitzmaus. Durch die Verlagerung der Extremitäten unter den Körper ist sie in der Lage, sich hoch über dem Boden schreitend zu bewegen. Außerdem zeigt ihre Wirbelsäule eine ausgeprägte Krümmung. Bei einer normalen Körperhaltung liegt die Längsachse der Brustwirbelsäule senkrecht zum Boden in einem Winkel von 90°, so daß die hintere Thoraxapertur nach oben zeigt. Würde eine gewöhnliche Spitzmaus mit ihren in der Regel 5

oder 6 Lumbalwirbeln auf diese Weise aufrecht hingestellt, wäre sie gezwungen, entweder auf ihren Vorderfüßen zu laufen, oder eine für sie höchst ungewöhnliche Haltung einzunehmen. Auf diese veränderte Lage des Brustkorbes sollten die Vorfahren der Panzerspitzmaus mit einer Verlängerung der Lumbalwirbelsäule reagieren. KINGDON schreibt: “. . . the ancestors of *Scutisorex* coordinated the changing orientation of their chest with an extension of the lumbar region. This was achieved by the simple expedient of sliding the pelvis down the vertebral column.”

Unserer Meinung nach kann man KINGDON in einem Punkt zustimmen. Es besteht zweifellos ein Zusammenhang zwischen der enorm langen Lendenwirbelsäule und der außergewöhnlich starken Kyphose im Brustbereich. Uns scheint jedoch die Erklärung logischer, daß die Krümmung erst als Folge und sozusagen als Ausgleich für die überlange Lendenwirbelsäule entstanden ist.

Die besondere Form der Lendenwirbel

Umstritten ist die Frage nach der Größe und nach der besonderen Form der Lendenwirbel. Eine einfache Vermehrung der Wirbelzahl ohne gleichzeitige Vergrößerung der einzelnen Wirbel und besonderer Formumkonstruktionen würde bestimmt große Probleme mit sich bringen. Eine so gebaute Wirbelsäule würde zu schwach und instabil sein. Eine logischerweise zu erwartende höhere mechanische Beanspruchung wird durch die Vergrößerung der knöchernen Teile der Wirbel und durch die Entwicklung von besonderen Fortsätzen gewährleistet. KINGDON (1974) schreibt zu diesem Problem folgendes: “A simple multiplication of vertebrae in a hypothetical ancestor of *Scutisorex* would have introduced problems of instability and structural weakness. The solution seems to have been a general broadening and thickening of the vertebrae together with the formation of extraordinarily complex spicules along the outer margins of the lumbar vertebrae, these preclude any rotation and place some limit on movement in the lateral plane and would seem expressly designed to encourage stability and give structural strength to the spine.” Unserer Meinung nach reicht aber diese Erklärung nicht völlig aus. Man kann die berechtigte Frage stellen, ob eine weniger massive und weniger aufwendige Struktur die gleiche Aufgabe genauso gut erfüllen könnte. Denn vom biomechanischen Standpunkt aus gesehen stellt die Lumbalwirbelsäule der Panzerspitzmaus eine Struktur dar, die weit über die Bedürfnisse des eigenen Körpers hinausgeht. Ein klarer Beweis dafür sind die extremen Belastungsproben, die das Tier bei den Trampeltänzen der Mobutu erleiden muß, wie wir in der Einleitung erwähnt haben.

Bei vielen Säugetieren kann man aus der charakteristischen Form der Wirbel auf die Besonderheiten der Bewegungsart schließen (SLIJPER 1946; KUMMER 1959, 1960; ANKEL 1967; JÜSCHKE 1972). Bei *Scutisorex* konnten wir keine eindeutigen Zusammenhänge in diesem Sinne feststellen. Die Größe und Form der Lendenwirbel bei *Scutisorex* erlauben offensichtlich keine starke Biegung in diesem Abschnitt der Wirbelsäule. Die gesamte Beweglichkeit des Tieres wird aber dadurch nicht beeinträchtigt, wie aus den Beobachtungen von KINGDON (1974) an einer lebenden Panzerspitzmaus hervorgeht. Die größte Bewegungsfreiheit der Lendenwirbelsäule wird zweifellos im Sinne einer Ventralflexion möglich.

Entwicklungsmodus der Lendenwirbel in der frühen Ontogenese

Bei der Diskussion, welche bekannten Wirbelemente sich an der Umwandlung der Lendenwirbel von *Scutisorex* beteiligen, können wir zum ersten Male gesicherte Angaben aufgrund unserer embryologischen Untersuchungen angeben. In einigen Punkten stimmen unsere Befunde mit den Ansichten von ALLEN (1917) und SCHULTE

(1917) überein. Die Deutung des Dornfortsatzes (*Proc. spinosus*) und der beiden Zygapophysen (*Prezygapophyse* und *Postzygapophyse*) bereitet keine Schwierigkeiten. Diese Strukturen sind mit den entsprechenden Fortsätzen bei den normal entwickelten Wirbeln bei anderen Säugetieren gut zu vergleichen.

Problematischer ist es im lateralen Bereich des Wirbels. SCHULTE spricht von einem *Proc. transversus*, der angeblich seitlich vom *Proc. spinosus* liegt. In diesem Fall kann es sich höchstens um Materialreste des rudimentären *Proc. accessorius* handeln. Wir konnten zwar in unserem Material keine entsprechenden Anlagen dieses Fortsatzes finden, es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß das Material des *Proc. accessorius* zusammen mit dem vermerkten Material der beiden Zygapophysen den großen oberen Teil der lateralen Platte des Wirbels bildet, die sogenannte *Pars dorsolateralis*. Die *Pars ventrolateralis*, die noch größer ist, bildet sich nach unseren Untersuchungen aus dem Material des *Proc. costarius*.

Völlig falsch sind die bisherigen Vorstellungen über den Entwicklungsmodus der Bälkchen (*Trabeculae*). ALLEN (1917) behält zwar recht, wenn er schreibt, daß die Bälkchen morpologisch nicht homolog mit irgendeinem der bekannten Wirbelelemente sind, er liegt jedoch falsch, wenn er sie weiter mit den Exostosen von anderen Skelettelementen vergleicht: ". . . They suggest the exostosis often present in vertebrales as a senile or pathological condition. Possibly in the present case they may be construed as a normal exostosis . . ." Auch SCHULTE (1917) vertritt im Grunde dieselbe Ansicht und vermutet in den Bälkchen ossifizierte Muskelteile oder Bänder. Er schreibt über die Bälkchen: ". . . they are not covered with cartilage but are embedded in the ligamentous tissue which surrounds the spine . . . That the spicules are the result of ossification in this tissue or in attached tendons is an assumption hard to avoid."

Unsere Untersuchungen jedoch haben völlig überraschend gezeigt, daß die Bälkchen nicht desmal ossifizieren, sondern daß sie knorpelig angelegt sind, und daß sie einen homokontinuierlichen Teil der Wirbelanlage bilden. Schon in dem Stadium, in dem der Wirbelbogen noch nicht abgeschlossen wird, zeichnen sich die Bälkchen im Relief der lateralen Wirbelbogenabschnitte ab. Im späteren Entwicklungsstadium, bei dem die Wirbelbogenäste zu einem einheitlichen Wirbelbogen geschmolzen sind, sind die Bälkchen schon ganz deutlich bis in die letzten Einzelheiten ausgebildet und bestehen aus reifem Knorpelgewebe. Nach diesem Befund können also die Bälkchen keine zusätzlichen, exostotischen, erst unter funktionellem Reiz spät in der Ontogenese entstandenen Elemente sein. Sie entstehen in der frühen Ontogenese gleichzeitig mit den übrigen Wirbelteilen als gleichwertige Elemente eines embryonalen Knorpelskeletes. Diese frühzeitige Manifestation in der Ontogenese läßt vermuten, daß nicht nur die Vermehrung der Wirbelzahl und die Vergrößerung der Wirbel, sondern auch die Entstehung aller Formbesonderheiten der Lumbalwirbel von *Scutisorex* ein Prozeß sein mußte, der sich etwa gleichzeitig und in einer relativ kurzen Zeitspanne irgendwann in der Phylogenese abgespielt hat. Man kann in diesem Prozeß kaum eine Adaptation erkennen. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß sich die modifizierte Lendenwirbelsäule der Panzerspitzmaus in irgendeiner Weise als vorteilhaft erwiesen hat, auch wenn wir nicht in der Lage sind, diesen adaptiven Vorteil zu sehen. Die Morphologie und Morphogenese der Wirbelsäule bei der weiten Verwandtschaft der afrikanischen Spitzmäuse ist so gut wie unbekannt. Vielleicht gibt es doch Formen, deren Wirbelsäule eine Übergangsform wenigstens andeuten könnte. Auch unsere Kenntnisse über die Biologie der afrikanischen Spitzmäuse sind mangelhaft. Aus diesen Gründen kann man vorerst keine gesicherte Aussage über die wahre Bedeutung dieser besonderen Formabweichung geben.

Danksagung

Herrn Dr. F. DIETERLEN, Stuttgart, sind wir für freundliche Überlassung des Materials von *Scutisorex* und für anregende Diskussion zu großem Dank verpflichtet. Die *Neomys*-Embryonen stammen aus der Sammlung von Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. D. STARCK, Frankfurt am Main, das *Neomys*-Skelet aus der Sammlung von Herrn S. ECKARDT, Frankfurt am Main. Beiden Herren sprechen wir an dieser Stelle unseren herzlichen Dank aus, ebenso wie Herrn H. SCHNEEBERGER, Frankfurt am Main, der die Zeichnungen der Modelle anfertigte.

Zusammenfassung

Zum ersten Male wird über die Morphogenese der unter den Säugetieren einmalig gebauten Lendenwirbelsäule der Panzerspitzmaus berichtet. Die außergewöhnlich lange Lendenwirbelsäule von *Scutisorex* besteht aus 11 Wirbeln (bei den übrigen Säugetieren normalerweise aus 5 bis 6 Wirbeln). Die Bögen der ungewöhnlich großen Wirbel sind zu massiven knöchernen Platten umgewandelt. Der äußere Rand dieser Platten ist in zahlreiche schmale, in der Längsachse der Wirbelsäule verlaufende Fortsätze gegliedert. Durch diese Fortsätze sind die benachbarten Wirbel zahnradartig miteinander verbunden. Im Gegensatz zu der bis heute herrschenden Meinung, zeigten unsere Untersuchungen, daß sämtliche Knochenvorsprünge der Wirbel nicht etwa als sekundäre Exostosen entstehen, sondern, daß sie schon in den frühen embryonalen Stadien angelegt und bis in die letzten Einzelheiten deutlich knorpelig präformiert sind. Die Bedeutung dieser Befunde wird diskutiert.

Summary

*The development and function of the lumbar vertebral column
in the Hero Shrew Scutisorex somereni (Thomas, 1910)*

The morphogenesis of the lumbar vertebral column in *Scutisorex*, which is unique among mammals, was examined for the first time. The Hero shrew has an extraordinarily long lumbar vertebral column which in contrast to other mammalia consists of 11 vertebrae (e.g. *Neomys* 6, *Homo* 5). The arches of the vertebrae, which are rather large, have been transformed into massive bony plates, especially in their lateral parts. The extraordinary proportions of the vertebrae are already clearly visible in the early embryonic stages. The differences between *Scutisorex* and the corresponding stages of *Neomys* are remarkable. The outer margin of the plate-like lumbar vertebrae is transformed into slender bony spines (trabeculae). They obviously stand for higher stability of the whole lumbar vertebral column. In contrast to the prevailing opinion, the spines do not emerge as secondary exostoses but are preformed cartilaginously already in the early embryonic stages.

Literatur

- AHMED, A. A. (1976): Die Entwicklung der Lendenwirbelsäule bei der Panzerspitzmaus *Scutisorex somereni* (Thomas, 1910). Inaug. Diss., Frankfurt a. M.
- ALLEN, S. A. (1917): The skeletal characters of *Scutisorex* Thomas. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 37, 769—784.
- ANKEL, F. (1967): Morphologie von Wirbelsäule und Brustkorb. *Primatologia. Handbuch der Primatenkunde* 4. Basel: S. Karger.
- BÖKER, H. (1935): Vergleichende Biologische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. Jena: Gustav Fischer.
- DIETERLEN, F.; HEIM DE BALSAC, H.: Taxonomie und Ökologie der Soriciden des Kivu-Gebietes (Manuskript).
- HEIM DE BALSAC, H.; LAMOTTE, M. (1957): Évolution et phylogénie des Soricidés africains (suite et fin). *Mammalia* 21, 15—49.
- HERTER, K. (1967): Die Insektenesser. In: Grzimeks Tierleben. Bd. 10. München: Kindler Verlag.
- IHLE, J. E. W.; KAMPEN, P. N. VAN; NIERSTRASZ, H. F.; VERSLUYS, J. (1927): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin: Springer Verlag.
- JÜSCHKE, S. (1972): Untersuchungen zur funktionellen Anpassung der Rückenmuskulatur und der Wirbelsäule quadrupeder Affen und Känguruhs. *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.* 137, 47—85.
- KAISER, H. E. (1970): Das Abnorme in der Evolution. *Acta biotheoretica* 17, 1—623.
- KÄMPFE, L.; KITTEL, R.; KLAPPERSTÜCK, J. (1970): Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.

- KINGDON, J. (1974): East African mammals. An Atlas of Evolution in Africa. II Part A (Insectivores and Bats), 85—91. London/New York: Academic Press.
- KUMMER, B. (1959): Bauprinzipien des Säugerskelettes. Stuttgart: Thieme Verlag.
- KUMMER, B. (1960): Beziehungen zwischen der mechanischen Funktion und dem Bau der Wirbelsäule bei quadrapeden Säugetieren. Z. Tierzücht., Züchtgbiol. 74, 159—167.
- LARCHER, F. (1947): Beitrag zur Entwicklung der Lendenwirbelsäule beim Menschen. Med. Diss., Zürich.
- LESSERTISSEUR, J.; SABAN, R. (1967): Squellette axial. In: GRASSE, *Traité de Zoologie*. 16, 584—708.
- REMANE, A. (1936): Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. In: BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH, *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Berlin und Wien.
- ROMER, A. A. (1956): *The vertebrate body*. 3 rd. Ed. Philadelphia: W. B. Saunders Comp.
- SCHIEDT, E. (1955): Beitrag zur Ossifikation der Wirbelsäule. Langenbecks Arch. Klin. Chir. 280, 241—260.
- SCHULTE, W. (1917): A Note on the Lumbar vertebrae of *Scutisorex* Thomas. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 37, 785—792.
- SLIJPER, E. J. (1946): Comparative biological-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. Kon. Ned. Akad. Wet., Verh. (Tweede sectie), 42, 1—128.
- TÖNDURY, G. (1940): Beitrag zur Kenntnis der kleinen Wirbelgelenke. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 110, 568—575.
- TÖNDURY, G. (1958): *Entwicklungsgeschichte und Fehlbildungen der Wirbelsäule*. Stuttgart: Hippokrates Verlag.
- TÖNDURY, G. (1968): In: RAUBER/KOBSCHE, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*. 3 Bände. Bd. I. Stuttgart: Thieme Verlag.
- WALKER, E. P. (1964): *Mammals of the world*. I. Baltimore: Hopkins Press.
- WEBER, M. (1927): *Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia*. 2. Aufl. Jena: Gustav Fischer.

Anschriß der Verfasser: Prof. Dr. MILAN KLIMA und Dr. AHMED ALI AHMED, Zentrum der Morphologie, Universitätsklinik, Theodor-Stern-Kai 7, D-6000 Frankfurt a. M.

Genetic divergence between populations of the pocket gopher, *Thomomys umbrinus* (Richardson)

By J. L. PATTON and JULIANA H. FEDER

Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley

Receipt of Ms. 11. 5. 1977

Introduction

The restrictions imposed on vertebrate species with fossorial life styles (such as low individual vagility, small population size, and strong environmental selective regimes) suggest that such species should display marked levels of population subdivision in genetic characters on a regional basis. Where this question has been examined, the observed patterns have followed the prediction.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Ahmed Ahmed Ali, Klima Milan

Artikel/Article: [Zur Entwicklung und Funktion der Lendenwirbelsäule bei der Panzerspitzmaus *Scutisorex somereni* \(Thomas, 1910\) 1-17](#)