

Der "Speiakt" von "Naja nigricollis"

Autor(en): **Freyvogel, Thierry A. / Honegger, Conrad G.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Acta Tropica**

Band (Jahr): **22 (1965)**

Heft 4

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-311273>

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.

Der «Speiakt» von *Naja nigricollis*.¹

Von THIERRY A. FREYVOGEL und CONRAD G. HONEGGER.

Einleitung.

Die Namen der Umgangssprache für *Naja nigricollis* Reinhardt wie «Speikobra», «Spitting Cobra», «Cracheur» legen nahe, daß diese Schlange bei der Feindabwehr ihr Gift ausspuckt. Sie lassen vermuten, daß das «ausgespiene» Gift mit Speichel vermischt sei. Demgegenüber äußerten Schlangenkennner wie FITZSIMONS (3) und ROSE (11) die Meinung, daß dieses lediglich mit Muskelkraft ausgespritzt werde und daß dabei weder Speichel noch ein Luftstrom von Bedeutung seien. Ihre Beobachtungen beziehen sich allerdings in erster Linie auf die Ringhals-Kobra *Hemachatus haemachatus*. Außerdem wurden diese Feststellungen unseres Wissens durch keine weiteren Untersuchungen gestützt. Ein Filmstreifen (12), auf welchem wir den «Speiakt» von *Naja nigricollis* mehrmals festhielten und den wir im folgenden soweit als möglich zu analysieren versuchen, brachte wegen der Geschwindigkeit des Bewegungsablaufs unklare Resultate. So drängte es sich auf, das «ausgespiene» Gift vor allem in seiner Toxicität und chemischen Zusammensetzung mit demjenigen zu vergleichen, welches beim «Biß» der Schlange, unmittelbar ab Zahn, gesammelt werden kann.

Material und Methoden.

Filmanalyse. Der Abschnitt unseres Farbfilms² (12), welcher den «Speiakt» zeigt, wurde an unserem Feldlaboratorium in Ifakara (Ulanga Area, Tanzania) im Jahre 1961 mit einer ausgewachsenen Speikobra aufgenommen. Das Tier wurde in einer Holzkiste mit Vorderwand aus Glas der Sonne exponiert, von einem Gehilfen zum «Speiakt» mehrmals gereizt und dabei im Schnellgang (64 Bilder/Sekunde) gefilmt. Zur Analyse des Streifens wurden die Einzelbilder schwarz/weiß kopiert und nebeneinander aufgeklebt. Zur Beurteilung der teilweise sehr geringfügigen Bewegungen der Schlange diente eine Marke an der Glasscheibe als Bezugspunkt.

Herkunft und Haltung der Schlangen. Für die weiteren Untersuchungen im Jahre 1964 standen uns insgesamt 7 Exemplare von *Naja nigricollis* zur Verfügung. Davon waren 5 ausgewachsen und 2 juvenil. Sie wurden von der ortsansässigen Bevölkerung aus der unmittelbaren Umgebung Ifakaras beschafft. Wir hielten sie in Holzkästen, deren Ober- und Unterseite zur Lüftung mit meh-

¹ In verkürzter Form an der Jahresversammlung 1965 der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft vorgetragen.

² Den Herren O. Casty und H. Stricker, Basel, sprechen wir an dieser Stelle für ihr wertvolle Hilfe bei der Verarbeitung des Films unsern besten Dank aus.

reren Löchern durchbohrt waren und deren Vorderseite aus zwei Glasschiebern bestand. Damit war die erforderliche Sicherheit gewährt und die Beobachtung der Schlangen beim «Speiakt» möglich. Um zu vermeiden, daß die Schlangen ihr Gift in unerwünschten Momenten «ausspien», wurden die Scheiben in der Regel mit Holzfaserplatten verdeckt und die Kobras auf diese Weise vor Neugierigen geschützt. Ohne zu wissen, ob dies für die Giftproduktion von Bedeutung ist, boten wir den Tieren reichlich Wasser an; jedoch fütterten wir sie während der verhältnismäßig kurzen Untersuchungszeit von etwa zwei Monaten nicht.

Bau des Giftzahns. Zur Darstellung des Giftkanals im Zahn stellten wir einen Sagittalschliff her. Wir hielten uns dabei an die Methode von FROST³ (6).

Giftgewinnung. Unserer Fragestellung entsprechend wandten wir hiezu zweierlei Methoden an. Um die größtmögliche Menge «gespienen» Giftes zu erhalten, wurden die Schlangen einzeln, etwa 30 Minuten lang, mit Scheinangriffen unsererseits so häufig zum «Speien» provoziert, bis sie auf den Reiz nicht mehr reagierten. Das «ausgespiene» Gift war nach einer Stunde an der Glascheibe etwas angetrocknet und wurde dann mit einer Rasierklinge abgeschabt. Zur Gewinnung «gebissenen» Giftes taugte das bei Giftschlangen sonst übliche «Melken» nicht; selbst, wenn eine *Naja nigricollis* in den Rand des vorgehaltenen Gefäßes biß und auf ihre Giftdrüsen starker Druck ausgeübt wurde, gab das Tier kein Gift ab. Dagegen gelang es, die Schlangen mit Hilfe elektrischer Reize (Gleichstrom, 6 V, besser 12 V) bis zur Erschöpfung der Giftreserve zu bringen. Die Elektroden wurden an den äußern Rand des Glasgefäßes befestigt; der Oberkiefer wurde so darübergehalten, daß die Fänge der Gefäß-Innenwand anlagen und die Schleimhautscheiden die Elektroden berührten; durch Betätigen eines Schalters wurden dem Tier Serien von drei Stromstößen im Abstand von etwa 10 Sekunden verabfolgt. Nach einer Pause von jeweils drei Minuten wiederholten wir die Stromstöße ein zweites und ein drittes Mal; in der Regel war der Giftvorrat nach der zweiten oder spätestens nach der dritten Serie erschöpft.

Die nachfolgende Behandlung war für das «ausgespiene» wie für das beim «Biß» abgegebene Gift dieselbe: es wurde anfänglich während 24, später während mindestens 48 Stunden im Vakuum über Calciumchlorid getrocknet und hernach für jede Schlange einzeln gewogen. Von diesem Zeitpunkt an wurden alle beim «Speiakt» gewonnenen Giftportionen vereinigt, desgleichen die beim «Biß» erhaltenen Portionen, und als zwei Sammelgifte im

³ Für seine freundlichen Ratschläge in diesem Zusammenhang danken wir Herrn Prof. R. Schenk, Basel.

Exsiccator über konzentrierter Schwefelsäure im Eisschrank aufbewahrt.

Bestimmung der Toxizität. Diese geschah bei intravenöser (i.v.) und subcutaner (s.c.) Injektion nach der Methode von Spearman-Kaerber (in FINNEY, 2)⁴ an weißen Mäusen. Einige Versuche erfolgten in Ifakara, wofür wir Mäuse aus den Central Veterinary Research Laboratories in Dar es Salaam erhielten⁵. Die restlichen Tests führten wir in Basel durch und benützten dabei Mäuse des SIM-Stammes (SANDOZ-Inzucht-Maus).

Fraktionierung der Gifte. Hierzu diente uns die Sephadex-Gel-Filtration (4, 10). Die Versuchsbedingungen im einzelnen waren dieselben, wie sie HONEGGER (7) andernorts schon beschrieben hat. Wir benützten die Glassäule des Typs «Pharmacia» (Uppsala, Schweden) von 1 m Länge und 2,5 cm Durchmesser. Das Sephadex-Gel G-100 P «Pharmacia» wurde in der Höhe von 90 cm eingefüllt. Die Trennung erfolgte absteigend, bei einem Durchfluß von 135 ml in der Stunde, reguliert von einer Mikropumpe «Bühler» (Tübingen, Deutschland). Die Fraktionen wurden automatisch, mit halbstündlichem Wechsel, im «Radi-Rac»-Fraktionensammler (LKB Produktor AB, Stockholm, Schweden) aufgefangen. Gleichzeitig wurden die UV-Absorptionskurven bei 253,7 m μ vom «Uvicord» (LKB) und vom «Direct Current Recorder» (LKB) aufgezeichnet. Zur Auftrennung gelangten jeweils 200 mg Gift. Die Trockensubstanz wurde in 12 cc 0,1 M Ammonacetatpuffer pH 4,9 gelöst, auf die Säule gebracht und mit demselben Puffer chromatographiert.

Versuch einer Filmanalyse.

Beim Nahen eines potentiellen Feindes versucht die «Speikobra» in der Regel unbemerkt davonzukriechen. Ist ihr dies unmöglich oder wird sie überrascht, richtet sie sofort Kopf, Hals und einen Teil des Thorax auf, spreizt den Halsschild und nimmt damit die für alle Kobra-Arten wohlbekannte Imponier-Haltung ein. Dabei züngelt sie häufig und schnell aufeinander und folgt mit Kopfbewegungen denjenigen des Gegners andauernd. Ihr Sehvermögen scheint verhältnismäßig gut entwickelt zu sein. Wagt sich der Feind noch näher heran oder führt er raschere Bewegungen

⁴ Herrn Dr. P. Schmid, Birmensdorf/Zürich, sei auch hier für seine vielfältigen Bemühungen um die statistische Auswertung der Resultate bestens gedankt.

⁵ Für die großzügige Versorgung mit Mäusen möchten wir den Herren Drs. G. Smith und C. Zeller, Dar es Salaam, unsern herzlichen Dank abstatten.

aus, kommt es unvermittelt zum «Speiakt», der zuweilen von lautem Zischen begleitet wird. Das nächste, was der Beobachter mit Sicherheit erfassen kann, ist, daß die Schlange bei weit geöffneter Trachea den Rachen langsam schließt, jedoch weiterhin in der Imponier-Haltung verharrt. Sie gibt diese erst auf, wenn sich der Feind entfernt oder aber, um plötzlich selbst die Flucht zu ergreifen.

Obgleich der unter den gewöhnlichen technischen Voraussetzungen aufgenommene Streifen in einzelnen Punkten keine Klarheit schafft, können ihm doch einige Hinweise, insbesondere über den zeitlichen Ablauf der Handlung, entnommen werden. Diese wird deshalb anschließend anhand der aufeinanderfolgenden Einzelbilder beschrieben. In Fig. 1 finden sich davon die Bilder 1, 3, 5 und 7 nachgezeichnet.

Bild 1 (s. Fig. 1). Die Schlange ist in Verteidigungs-Stimmung: die Halspartie ist aufgerichtet und der Schild gespreizt. Sie hält den Kopf horizontal. Sie züngelt bei geschlossenem Rachen. Das rechte Auge ist für den Betrachter sichtbar; vermutlich sieht also auch die Schlange ihren «Feind».

Bild 2. Halspartie und Schild bleiben unverändert. Der Rachen wird mit größter Geschwindigkeit aufgesperrt, was daraus hervorgeht, daß das Bild stellenweise unscharf erscheint. Dabei wird einzig der Oberkiefer nach oben gerissen; der Unterkiefer bewegt sich nicht. Kein Auge ist mehr zu sehen. Die Schlange muß also im Augenblick der Aufnahme 1 zuletzt gezielt haben; möglicherweise wurde zur selben Zeit der Reflex zum «Speiakt» ausgelöst.

Bild 3 (s. Fig. 1). Die Halspartie wird um wenig gehoben, der Unterkiefer leicht nach oben gezogen. Die Bewegung des Oberkiefers hielt an, so daß der Rachen nun noch weiter offensteht. Es erscheinen zwei Giftstrahlen, deren Ursprung nicht zu erkennen ist.

Bild 4. Die geringe Hebung der Halspartie dauert an. Der Unterkiefer wird nach unten bewegt, wodurch das Ende der Trachea sichtbar wird. Diese ist geschlossen oder höchstens zu einem dünnen senkrechten Spalt geöffnet. Die zwei Giftstrahlen treffen bereits auf der Scheibe vor der Schlange auf. Sie fallen etwas nach unten ab, und zwar stärker als in den Bildern 3 und 5.

Bild 5 (s. Fig. 1). Die Halspartie steht still. Ober- und Unterkiefer sind noch weiter gespreizt. Die Trachea erscheint vollkommen geschlossen. Die beiden Giftstrahlen sind vom Rand des Schlangenkopfes an bis zur Scheibe hin sichtbar, auf welcher sie zwei längliche, senkrecht verlaufende Tropfen-Gruppen bilden.

Bild 6. Der Rachen erreicht seinen größten Öffnungswinkel. Der Kopf wird als Ganzes etwas nach unten geneigt. Das rechte Auge wird wieder sichtbar. Es wird kein Gift mehr abgegeben. Die Trachea ist weit offen, ihr Ende kreisrund.

Bild 7 (s. Fig. 1). Halspartie und Kopf sind deutlich abgesunken. Der Rachen wird langsam geschlossen. Die Trachea bleibt offen.

Bilder 8—19. Die Halspartie sinkt weiterhin leicht ab. Der Rachen schließt sich allmählich ganz. Die Schlange beobachtet den «Feind» weiter.

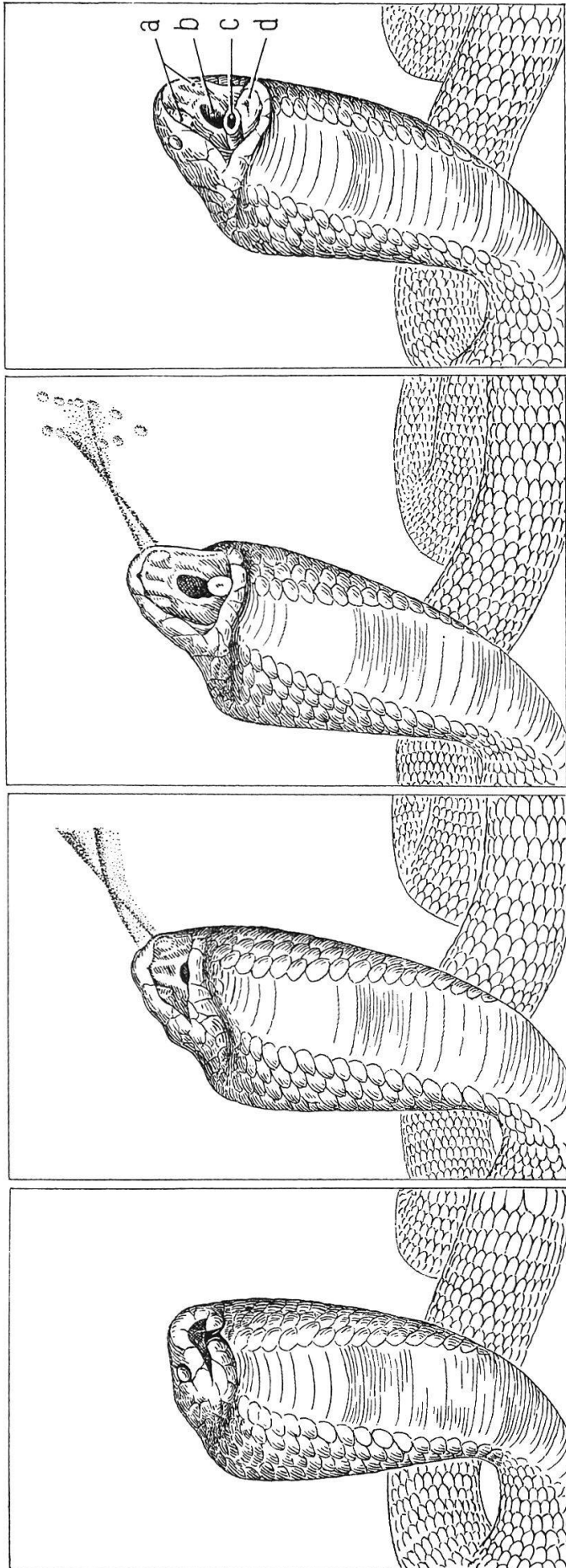


Fig. 1. Der «Speiakt» von *Naja nigricollis*; Bilder 1, 3, 5, 7 eines im Schnellgang aufgenommenen Filmes.

a Zahnscheiden; b Munddach (Parasphenoid/Pterygoide); c Trachea; d Zungenscheide.

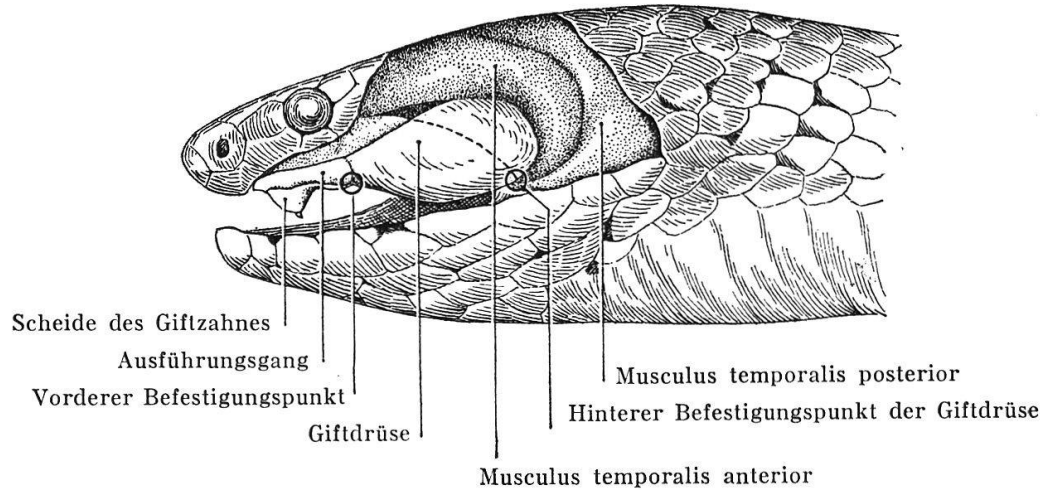
Zeitlich erstreckt sich der ganze Ablauf über 19 Bilder, also über 19/64 Sekunden. Vom Auslösen des Reflexes (Bild 1) bis zum Auftreffen des Giftes am Feind in 1,5 bis 2 m Entfernung verstreichen etwa 5/64 Sekunden. Während 3/64 Sekunden (Bilder 3—5) wird Gift ausgestoßen. Die Giftstrahlen erscheinen in Bild 4 etwas stärker abgelenkt als in den Bildern 3 und 5; möglicherweise erfolgt die Giftabgabe mit wechselnder Intensität.

Bei oberflächlicher Betrachtung der photographischen Kopien des Filmes kann man den Eindruck gewinnen, einer der «Giftstrahlen» stamme aus dem Hintergrund des Rachens (5, p. 41). Man müßte etwa an einen «Richtstrahl» aus Speichel oder sogar aus Magensekreten denken. Bei näherem Hinsehen erweist es sich jedoch als unmöglich, auf unserm Filmstreifen die Herkunft des Giftes zu bestimmen. Mit Sicherheit kann lediglich festgestellt werden, daß es sich mindestens um zwei Strahlen handelt, was auf die Giftzähne als Ursprungsort hindeutet. Ferner sei festgehalten, daß die Trachea während der Giftabgabe (Bilder 3 bis 5) geschlossen ist. Damit wird die Auffassung, das Gift werde von einem Luftstrom ans Ziel getragen, sehr unwahrscheinlich. Die Beobachtung lebender Schlangen unterstützt diese Aussage, indem sie zeigt, daß der «Speiakt» nicht notwendigerweise von Zischlauten begleitet sein muß. Das Zischen stellt ein Imponiergebaren, der «Speiakt» ein Verteidigungsverhalten dar; beide können voneinander unabhängig ablaufen.

Der Giftapparat.

Der Giftapparat von *Naja nigricollis* entspricht grundsätzlich den Beschreibungen, welche andere Autoren für verschiedene Proteroglyphe gegeben haben (9, 11). Wir gehen deshalb nur auf einige wenige Punkte ein, denen im Zusammenhang mit dem «Speiakt» Bedeutung zukommt.

Die Giftdrüse hat alveoläre Struktur. Sie ist von einer derben Bindegewebshülle umgeben. Wie aus Fig. 2 hervorgeht, liegt sie unmittelbar unter der Kopfhaut, hinter und unterhalb des Auges. Sie wird vor allem vom *Musculus temporalis anterior* festgehalten; zwei weitere Befestigungspunkte befinden sich an ihrer ventralen Kante, je einer vorne und hinten an der Bindegewebshülle der Drüse. Der Zentralkanal mündet in den Ausführungsgang, dessen Durchmesser im histologischen Präparat $\frac{1}{2}$ mm mißt. Der *Musculus temporalis anterior* umfaßt die Giftdrüse von vorne-oben hinten herum und, ferner, etwa zur Hälfte auf der Innenseite (Fig. 2: gestrichelte Linie). Kontrahiert sich dieser Muskel, drückt er in-



Gestrichelt: Verlauf des *Musc. temp. ant.* auf der Drüsen-Innenseite

Fig. 2. Giftapparat von *Naja nigricollis*.

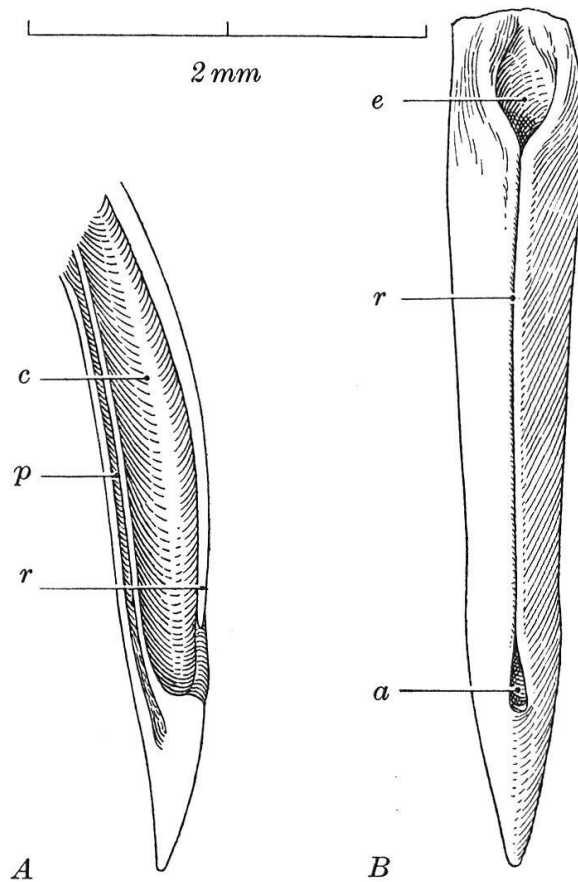


Fig. 3. Giftzahn von *Naja nigricollis*. A Längsschliff. B Vorderansicht. a Austrittsöffnung des Giftes. c Giftkanal. e Eintrittsöffnung des Giftes. p Pulpa. r Rinnenrand.

folgedessen die Giftdrüse zusammen, etwa wie eine menschliche Faust einen Gummiballon komprimiert. Dadurch muß das Gift durch den Ausführungsgang in den Zahn gepreßt werden.

Die Giftzähne⁶ sind auf der Vorderseite gefurcht (Fig. 3). Die Ränder der Furche berühren sich, so daß ein beinahe geschlossener Kanal entsteht (9, p. 256). Druckversuche mit Wasser zeigen, daß der Schlitz nicht ganz dicht ist. Fig. 3A zeigt, wie es ISE-MONGER (8, p. 126) schematisch schon gezeichnet hatte und wie es ähnlich für *Hemachatus haemachatus* gilt (3, 11), daß der Kanal im spitzen Winkel endet, so daß das Gift nach vorne, auf den Feind zu, ausgestoßen wird. Sein Durchmesser beträgt an der engsten Stelle etwa $\frac{1}{4}$ mm und ist damit im Vergleich zum Außendurchmesser des Zahnes beträchtlich größer, als aus den bisher veröffentlichten Zeichnungen hervorging (8, 11). Auf diese Weise wird das Gift beim Durchfluß wenig gebremst.

Ein Modell des einseitigen Giftapparates wurde für uns am Physikalisch-Chemischen Institut der Universität hergestellt⁷. Es bestand aus einem die Giftdrüse darstellenden Gummiballon (Saug- und Druckballon), einem kurzen Glasrohr (Innendurchmesser 2 mm) als Ausführungsgang und einem echten, am Ende des Glasrohres eingekitteten Giftzahn von *Naja nigricollis*. Ein Manometer ermöglichte es, den von der menschlichen Hand als dem *Musculus temporalis anterior* ausgeübten Druck abzulesen. Der Versuch wurde mit Wasser durchgeführt, dessen Viskosität etwas geringer sein dürfte als diejenige frisch abgegebenen Giftes. Mit dieser einfachen Apparatur gelang es ohne weiteres, einen Wasserstrahl beinahe im spitzen Winkel zur Längsachse des Zahnes über eine Distanz von nahezu 2 m zu verspritzen, wobei sich an der Glasscheibe ähnliche Tropfenbilder ergaben wie beim natürlichen «Speiakt». Dazu reichte ein Druck von $1,5 \text{ kg/cm}^2$ aus, eine Leistung, welche dem *Musculus temporalis anterior* zweifellos zuzumuten ist.

Giftmenge.

A. Beim «Biß» abgegebenes Gift. Mit der bei andern Giftschlangen üblichen Methode des «Melkens», ohne Anwendung elektrischen Stromes, gaben von 5 adulten *Naja nigricollis* nur zwei Tiere

⁶ Vgl. dazu die hervorragende Arbeit von BOGERT, C. M. (1943). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 81, pp. 285-360, die uns leider erst nach Fertigstellung des Manuskripts zukam.

⁷ Wir sind dafür den Herren Prof. M. Thürkauf und H. Dürr zu herzlichem Dank verpflichtet.

TABELLE 1.

Menge des beim «Biß» abgegebenen Giftes
(unter Anwendung von 12 V Gleichstrom).

Schlange	nach 8 Tagen Pause	nach 14 Tagen Pause
D	28 mg	102 mg
F		90 mg
G	50 mg	77 mg
H	70 mg	120 mg
I	60 mg	170 mg
Durchschnitt	52 mg	112 mg

wägbare Mengen Giftes ab; sie betragen 2 mg bzw. 28 mg. Unter Verabfolgung von 6 V-Stromstößen lieferten dieselben 5 Tiere in 9 Entnahmen Quantitäten zwischen 0 und 120 mg, bei einem Durchschnitt von 28 mg. Unter Anwendung von 12 V Gleichstrom (s. Tabelle 1) betrug nach einer Ruhepause von 14 Tagen die höchste gewogene Giftmenge 170 mg, die niedrigste 77 mg. Der Durchschnitt lag bei 112 mg. Nach nur 8tägiger Ruhepause betrug der Durchschnitt 52 mg, also rund die Hälfte. Die Dauer der Ruhe-

TABELLE 2.

Menge des beim «Speiakt» abgegebenen Giftes.

Abgegebene Giftmenge	Anzahl «Speiakte»	durchschnittliche Giftmenge pro «Speiakt»
46 mg	21	2,2 mg
50 mg	10	5,0 mg
100 mg	21	4,8 mg
25 mg	6	4,2 mg
45 mg	13	3,5 mg
67 mg	20	3,4 mg
60 mg	14	4,3 mg
135 mg	20	6,8 mg
23 mg	9	2,6 mg
88 mg	21	4,2 mg
73 mg	28	2,6 mg
70 mg	13	5,4 mg
62 mg	22	2,8 mg
15 mg	13	1,2 mg
Total 859 mg	Total 231	Gesamt- durchschnitt 3,7 mg

phase, welche man den Schlangen zwischen den Entnahmetagen einräumt, ist infolgedessen von großer Bedeutung [vgl. dazu (1)]. Aus Zeitmangel konnte nicht geprüft werden, ob nach längeren als 14 Tage dauernden Pausen noch größere Giftmengen erhältlich wären.

B. *Beim «Speiakt» abgegebenes Gift.* Tabelle 2 gibt an, wie häufig die Schlangen unsere Provokationen mit einem «Speiakt» beantworteten und wieviel Gift sie dabei insgesamt ausschleuderten. Das Tier, welches am längsten reagierte, «spie» 28mal hintereinander. Die größte Menge wurde von einem andern Tier produziert und betrug 135 mg, was — im Vergleich zu Tabelle 1 — zeigt, daß die betreffende Schlange annähernd ihren ganzen Giftvorrat «verspritzte». Die durchschnittliche Menge beim einzelnen «Speiakt» schwankte zwischen 1,2 mg und 6,8 mg; der Durchschnitt aller Versuche betrug 3,7 mg.

Obwohl das vorliegende Zahlenmaterial wenig umfangreich ist, scheint doch zu gelten, daß die einzelne Schlange nicht mehr Gift «ausspeien» als «ausbeißen» kann; die maximalen Werte von 135 mg und 170 mg entsprechen sich verhältnismäßig gut. Es ist deshalb unwahrscheinlich, daß das «gespiene» Gift mit einem wesentlichen Anteil Speichels vermischt wäre.

Toxizität.

Tabelle 3 faßt die Resultate der Toxizitäts-Prüfungen zusammen. Es geht aus ihnen hervor, daß die Wirksamkeit des Giftes von der Art seiner Angabe unabhängig ist; die LD_{50} war dieselbe für das «gespiene» und das beim «Biß» abgegebene Gift. Für Mäuse des SIM-Stammes lag die LD_{50} nach i.v. Applikation bei 1,2 γ , nach s.c. Verabreichung bei ca. 2 γ . Die Mäuse aus Dar es Salaam erwiesen sich als wesentlich empfindlicher: die LD_{50} i.v. betrug 0,6 γ , also die Hälfte der LD_{50} für SIM-Mäuse.

Über die Zeit, welche für die Wirkung tödlicher Dosen erforderlich war, orientiert Tabelle 4. Unterschiede bestanden je nach der Applikationsweise. I.v. injiziert wirkt sich das Gift deutlich rascher aus als s.c. Im einen Fall sterben die ersten Mäuse nach 10 Minuten, im andern frühestens nach 25 Minuten. In beiden Fällen allerdings stirbt die überwiegende Mehrzahl der Versuchstiere innert drei Stunden nach der Injektion. Dagegen läßt sich auch in der Wirkungsgeschwindigkeit keinerlei Unterschied zwischen «gebissenem» und «gespienem» Gift feststellen.

TABELLE 3.

Die Toxicität des Giftes von *Naja nigricollis* für weiße Mäuse.

Datum	Herkunft des Giftes	Applikation	Mäusestamm	Anzahl Mäuse pro Dosis	Gewicht der Mäuse in g (Durchsch.)	LD ₅₀ in γ	LD ₅₀ in γ pro g Mausgewicht
26. 8.	«Speiakt»	i.v.	Dar es Salaam	3	21	12,2 (10,6—14,0)	0,58
26. 8.	«Biß»			2	24,5	14,1 (—)	0,58
29. 8.	«Biß»			4	18,5	11,3 (9,0—14,0)	0,61
19. 11.	«Speiakt»	s.c.	SIM Basel	4	20,5	23,7 (21,6—26,0)	1,2
19. 11.	«Biß»			4	20,5	24,3 (21,9—26,9)	1,2
4. 11.	«Speiakt»	s.c.		2	22,4	48,7 (39,7—59,7)	2,2
19. 11.	«Speiakt»			4	19,3	42,2 (38,5—46,2)	2,2
19. 11.	«Biß»			4	19,3	36,5 (31,3—42,7)	1,9

TABELLE 4.

Zeit bis zum Tod für Mäuse des SIM-Stammes.

Dosis in γ	Herkunft des Giftes	nach i.v. Injektion (Gewicht der Mäuse durchschn. 20,5 g)				nach s.c. Injektion (Gewicht der Mäuse durchschn. 19,5 g)			
17,8	«Speiakt»	7 ¹ / ₂ h				—			
23,7	«Speiakt»	2 h				—			
	«Biß»	2 ¹ / ₂ h	2 ¹ / ₂ h	27 h		13 h	13 h		
31,6	«Speiakt»	30'	40'	2 h	2 h	3 h	3 h	3 h	
	«Biß»	15'	50'	50'		2 ¹ / ₂ h	2 ¹ / ₂ h		
42,2	«Speiakt»	45'	45'	45'	45'	1 h	3 h	3 h	3 h
	«Biß»	10'	15'	15'	25'	3 h	3 h	3 h	
56,2	«Speiakt»	15'	20'	20'	25'	40'	1 h	1 h	
	«Biß»	10'	15'	20'	(85')	1 ¹ / ₄ h			
75,0	«Speiakt»	10'	10'	15'	15'	25'	1 ¹ / ₄ h	3 h	3 h
	«Biß»	10'	10'	15'	15'	1 h	1 h	1 h	1 h
100,0	«Speiakt»	—				30'	40'	40'	40'
	«Biß»	—				1 h	1 h	1 ¹ / ₄ h	4 h

Die angegebenen Zeiten entsprechen der Anzahl der bei jedem Versuch verstorbenen Mäuse.

Sephadex-Gel-Filtration.

Die UV-Absorptionskurven sind in Fig. 4 dargestellt. Ihr Verlauf läßt auf eine sehr ähnliche chemische Zusammensetzung beider Gifte schließen. Im Hinblick auf die vorliegende Fragestel-

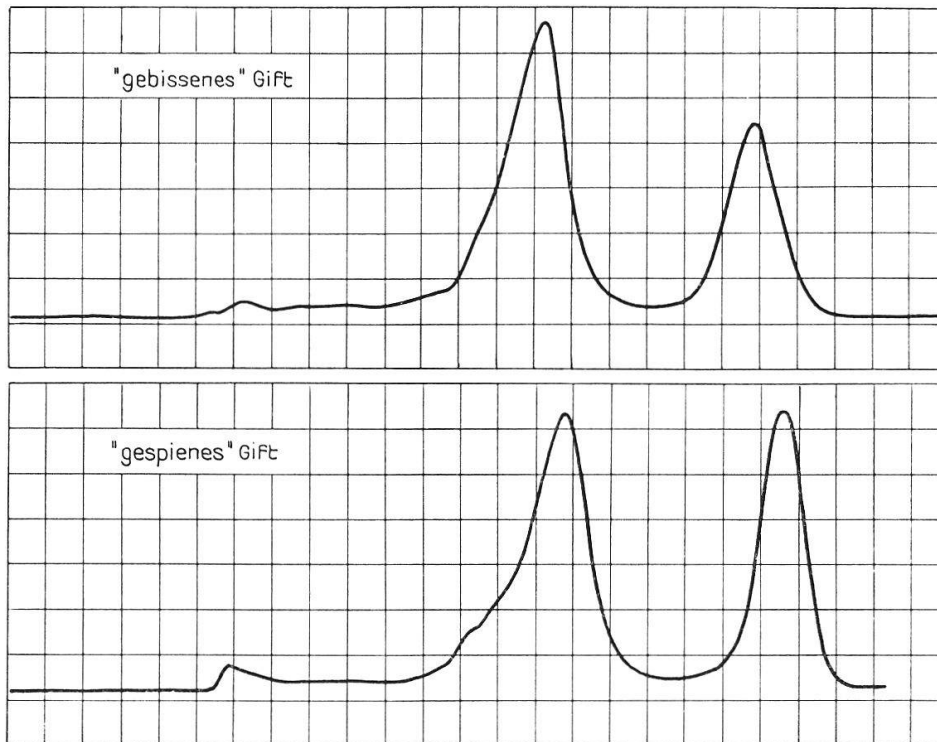


Fig. 4. UV-Absorptionskurven (253,7 m μ).

lung erachten wir dieses Resultat als genügend und verzichteten deshalb auf eine weitergehende Fraktionierung. Geringfügige Unterschiede sind unter Berücksichtigung des Umstands, daß wir mit Sammelgiften arbeiteten, ohnehin zu erwarten; mit feineren Arbeitsweisen ließen sie sich möglicherweise genauer erfassen. Auch diese Methode scheint zu zeigen, daß dem «gespienen» Gift keine andern Substanzen wie Speichel oder Magensekret beige-mischt sein können.

Diskussion.

Den Ausgangspunkt zu unserer Arbeit bildete die Frage, ob die Speikobra *Naja nigricollis* ihr Gift beim «Speiakt» lediglich mit Muskelkraft ausspritzte, ob sie die Flugbahn des Giftes mit einem Luftstrom unterstützte oder ob sie das Gift in der Tat «ausspuckte», wobei eine Vermischung mit Speichel oder allenfalls Magensekret vorauszusetzen wäre.

Eine genauere Beobachtung lebender Schlangen beim «Speiakt» zeigte zunächst, daß dieser mit kaum hörbarem Laut und jedenfalls unabhängig vom Imponier-Zischen erfolgen kann. Selbst wenn man eine Schlange hinter dem Kopf festhält und sie auf den Boden preßt, so daß sie den Rachen kaum aufsperrt und weder Luft noch Speichel ausstoßen kann, vermag sie ihr Gift immer noch über einen knappen Meter zu bringen, so weit also,

als die Flugbahn nicht behindert wird. Filmaufnahmen erwiesen überdies, daß die Trachea während des «Speiakts» geschlossen sein kann. Alle diese Punkte legen nahe, daß ein Luftstrom für den «Speiakt» weder notwendig ist noch die Regel darstellt.

Gäbe es neben dem Gift- noch einen «Richtstrahl» aus dem Schlund, müßten auf einer nahe vorgehaltenen Scheibe 3 Spritzer auftreffen; man beobachtet aber immer nur zwei, was auf die beiden Giftzähne als Ursprung hinweist. Wären dem «ausgespienen» Gift Substanzen wie Speichel oder Magensekret beigemischt, müßte eine Kobra mehr Gift «ausspeien» als «ausbeißen» können; vor allem wäre das «gespiene» Gift weniger konzentriert und deshalb wohl schwächer wirksam; auch enthielte es zusätzliche chemische Fraktionen. Die Menge des «ausgespienen» Giftes aber blieb unter derjenigen des beim «Biß» abgegebenen. Beide Gifte erwiesen sich zudem als für weiße Mäuse gleich wirksam und ergaben bei der Fraktionierung sehr ähnliche Absorptionskurven.

Wir schließen infolgedessen, daß beim «Speiakt» das Gift nicht «ausgespien», sondern vielmehr durch die zwei Giftzähne ausgespritzt wird und daß dazu — ohne Beihilfe eines Luftstromes — die Kraft der Giftdrüsenmuskeln ausreicht. Das angefertigte Modell beweist, daß solches dank der Anordnung und dem Bau des Giftapparates möglich ist.

Literatur.

1. DEORAS, P. J. (1963). Studies on Bombay snakes: Snake farm venom yield records and their probable significance. In: *Venomous and poisonous animals and noxious plants of the pacific region*. Ed. by H. L. KEEGAN and W. V. MACFARLANE, p. 337-349. — Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press
2. FINNEY, D. J. (1964). *Statistical method in biological assay*, 2nd ed. — London: Griffin Co. Ltd.
3. FITZSIMONS, V. F. M. (1962). *Snakes of Southern Africa*. — London: Macdonald Co. Ltd.
4. FLODIN, P. & PORATH, J. (1961). Molecular sieve processes. In: HEFTMANN, *Chromatography*. — New York: Reinhold Publishing Corp.
5. FREYVOGEL, T. A. (1962). «Nyoka, Bwana!» — *Zoologischer Garten Basel*, 89. Jahresbericht, p. 39-47
6. FROST, H. M. (1958). Preparation of thin undecalcified bone sections by rapid manual method. — *Stain Technology* 33, 273-277
7. HONEGGER, C. G. (1965). Studies on basic proteins from the central nervous system. — *Ann. New York Acad. Sci.* 122, 199-208
8. ISEMONGER, R. M. (1962). *Snakes of Africa, Southern, Central and East*. — Johannesburg: Thomas Nelson and Sons Ltd.
9. PAWLOWSKY, E. N. (1927). *Gifttiere und ihre Giftigkeit*. — Jena: Verlag von Gustav Fischer
10. PORATH, J. & FLODIN, P. (1959). Gel Filtration: A method for desalting and group separation. — *Nature* 183, 1657-1659

11. ROSE, W. (1955). Snakes—mainly South African. — Cape Town: Maskew Miller Ltd.
12. Film «Venomous animals of East Africa», aufgenommen von T. A. FREY-VOGEL und R. GEIGY. Schweizerisches Tropeninstitut Basel.

Summary.

1. It has been found that *Naja nigricollis* does not "spit" its venom, but ejects it through its two poison fangs by muscular force. The venom is neither mixed with saliva nor with anything else. Air pressure does not play a role in the ejection.

2. 5/64th of a second separates the impact of the venom on the enemy from the release of the spit-reflex. Venom is produced during 3/64th of a second. In this time the trachea is closed.

3. After an interval of fourteen days an adult *Naja nigricollis* ejects upon an electric stimulus on the average 112 mg (maximum 170 mg) venom. If an animal is stimulated incessantly, it can "spit" twenty-eight times in succession, in this way it can eject up to 135 mg venom; on the average 3.7 mg are ejected in one discharge.

4. For mice of the SIM strain the LD₅₀ per 1 g body-weight of the mouse is 1.2 γ at i.v. application; 1.9-2.2 γ at s.c. application. The effect of the venom at i.v. application is more rapid than at s.c. application. For mice from Dar es Salaam the LD₅₀ i.v. per g is 0.58-0.61 γ . There is no difference in the effectiveness of venom which had been "spit" and venom produced by bite.

5. At 253.7 μ the UV-absorption curves of "spit" venom and that produced by bite are the same.

6. With the help of a model it could be demonstrated that a pressure of 1.5 kg/cm² is needed to eject venom at a distance of 2 m. According to the structure and arrangement, the venom producing apparatus is certainly capable of performing this without difficulty.

Résumé

1° Il a été établi que *Naja nigricollis* ne « crache » pas son venin, mais qu'il le projette par les 2 crochets venimeux, grâce à la force musculaire. Le venin n'est mélangé ni à de la salive ni à aucune autre substance.

2° 5/64ème de seconde sépare l'arrivée du venin à l'ennemi du déclenchement du réflexe de cracher. La production du venin dure 3/64ème de seconde. Pendant ce temps, la trachée reste fermée.

3° Après une période de repos de 14 jours, un *Naja nigricollis* adulte, soumis à une excitation électrique, produit en moyenne 112 mg de venin (maximum : 170 mg). Si l'excitation est maintenue, un animal peut « cracher » jusqu'à 28 fois consécutivement et expulse un totale de 135 mg de venin ; en moyenne, un « crachement » consiste en 3,7 mg de venin.

4° Pour les souris de la souche SIM, les valeurs de LD₅₀ sont, par 1 g de poids : i.v. 1,2 γ ; s.c. 1,9-2,2 γ . Ainsi l'action par voie intraveineuse est-elle plus rapide que par voie sous-cutanée. Pour les souris de Dar es-Salam, LD₅₀, i.v. se situe de 0,58-0,61 γ par g de poids. Aucune différence entre l'action du venin « craché » et l'action du venin injecté par morsure n'a été enregistrée.

5° Pour 253,7 μ , les courbes d'absorption UV sont identiques pour le venin « craché » comme pour le venin injecté par morsure.

6° Un modèle a montré qu'il faut développer une force de 1,5 kg/cm² pour projeter le venin à 2 m de distance. Selon sa morphologie et son anatomie, l'appareil venimeux de *Naja nigricollis* est capable, sans difficulté, d'accomplir une telle performance.