© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

längeren Unterbrechungen stunden- und tagelang fort. Verhindert Regenwetter das Ausziehen des Schwarmes und werden mehrere Königinnen in den Zellen „reif", so quaken sie ebenfalls. Sie „wagen" aber nicht auszukriechen, so lange die tütende im Stock ist, da sie jedoch der Nahrung bedürfen, schneiden sie mit den Mandibeln einen kleinen Schlitz und stecken den Rüssel heraus und werden so von den Bienen gefüttert.

Es würde mich hier zu weit führen, auf diese interessanten Verhältnisse weiter einzugehen.

Können wir hier ein unzweifelhaftes Gehörsvermögen konstatieren, so auch bei folgendem Experiment.

Angsttöne der Königin. Setzt man eine fremde Königin einem weisellosen Volke zu, indem man sie einfach auf eine Wabe laufen lässt, so fallen die zunächst befindlichen Bienen über sie her und beissen sie in die Beine oder reiten auf ihr, um sie zu ersteechen. Schnellen Laufes enteilt die kräftige Königin ihren Verfolgern, sie wird aber stets von neuem gepackt und stößt nun in ihrer „Angst" laute Töne aus, die das ganze Volk alsbald in Aufregung bringen. Man könnte hier auch Geruchseinwirkung vermuten aber eine fremde Königin in einem Käfig bringt niemals ein ganzes Volk in Aufregung, zumal nicht, wenn es weisellos ist. Es sind hier wohl zweifellos die ängstlichen Töne, die diese Erregung des ganzen Volkes bewirken. Wir haben hier also wiederum eine unverkennbare Reaktion auf Gehörseindrücke.

(Drittes Stück folgt.)

Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung unserer einheimischen Molche.

Von Dr. **Maria Gräfin v. Linden** in Bonn.

Litteraturverzeichnis.

[1] E. D. Cope, A synopsis of the species of the Teïd Genus *Cnemidophorus*, in: Transactions of the Americ. Philos. Soc. New Series XVII, 1893.

[2] Dr. S. Ehrmann, Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbeltiere in ihrer Entwicklung nebst Bemerkungen über Blutbildung und Haarwechsel (Bibliotheca medica, D. II, Heft 6; referiert: Biol. Centralbl., Bd. XIX, Nr. 6).

[3a] G. H. Th. Eimer, Ueber das Variieren der Mauereidechse. Berlin 1881.

[3b] Derselbe, Ueber die Zeichnung der Vögel und Säugetiere. (Vortrag, gehalten auf der Versammlung des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg zu Nagold am 24. Juni 1882), Stuttgart, E. Schweizerbart, 1883.

[3c] Derselbe, Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens, I. Teil: Jena 1888. II. Teil: Leipzig 1897.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

[3d] Derselbe, Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen I, II. Jena 1889, 1895.

[4] K. Escherich, Ueber die Gesetzmäßigkeit im Abändern der Zeichnung bei Insekten. Deutsche entomologische Zeitschrift, 1892.

[5] F. Gasco, Intorno alla storia dello sviluppo del *Tritone alpestre*. Annali del Museo civico di storia naturale di Genova. Vol. XVI.

[6] Dr. F. Knauer, Das Lebendiggebären bei *Salamandra maculata* Schr. und die Farbenveränderung bei den Jungen in der Zeit des Beginns bis zum Abschlusse der Metamorphose. Zool. Anz., 1. Jahrg, 1878; Zool. Garten, 20. Jahrg., 1879.

[7] Franz Leydig, Ueber die Molche (*Salamandrina*) der württembergischen Fauna. Mit 3 Tafeln. Archiv f. Naturgeschichte, 33. Jahrg., Bd. 1, 1867.

[8a] M. v. Linden, Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, LXI. Bd. (Tübinger zool. Arbeiten, Bd. II, Nr. 1) Inaug.-Diss.

[8b] Dieselbe, Untersuchungen über die Entwicklung der Zeichnung des Schmetterlingflügels in der Puppe. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, LXV. Bd., 1. Heft, 1898.

[9] W. J. Moenkhaus, Variation of North American Fishes: 1. The Variation of *Etheostoma caprodes* Rafinesque (Americ. Naturalist, XXVIII, 1894).

[10] H. Simroth, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie, XLII. Bd.

[11] Mauro Rusconi, Amours des Salamandres aquatiques et développement du têtard de ces Salamandres depuis l'oeuf jusqu'à l'animal parfait. In 4°. Avec cinq planches. Milan 1821.

[12] Dr. Gustav Tornier, Die Kriechtiere Deutsch-Ost-Afrikas. Beiträge zur Systematik und Descendenzlehre. Mit 5 Tafeln und 11 Textfiguren. Berlin 1897. Geographische Verlagsbuchhandlung. Dietrich Reimer (Ernst Vohsen).

[13] Franz Werner, Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbeltiere. Mit 6 Taf. Zoologische Jahrb., Abt. f. Systematik, Bd. VI, 1892.

[14a] Dr. J. Zenneck, Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie LVIII. Bd., Inaug.-Diss., 1894, 3. Heft).

[14b] Derselbe, Die Zeichnung der Boiden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, LXIV. Bd., 1./2. Heft, W. Engelmann, 1898.

Ueber die Entwicklung der Amphibienzeichnung liegen bis jetzt zwei Arbeiten vor, die allgemeiner gehaltenen „Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbeltiere“ von F. Werner [13] und eine mehr ins Einzelne gehende Studie der Rappienzeichnung von G. Tornier [12]. Die Schlussfolgerungen, zu welchen beide Forscher in Bezug auf die Fragen nach der ursprünglichsten Zeichnungsform innerhalb der genannten Tiergruppe und nach dem Weg der Umbildung dieser Grundzeichnung gelangten, sind einander widersprechend und stehen auch beide im Gegensatz zu den von Eimer für die Wirbeltiere ganz all-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gemein aufgestellten Zeichnungsgesetzen. Es schien mir aus diesem Grunde nicht uninteressant, die größtenteils an der Hand phylogenetischer Studien gewonnenen Ergebnisse nachzuprüfen. Im Gegensatz zu meinen Vorarbeitern auf diesem Gebiet fasste ich indessen die Ontogenie der Zeichnung, ihre Entwicklung während des individuellen Lebens der Tiere ganz besonders ins Auge. Auf diesem Wege hoffte ich die strittigen Punkte klar legen zu können, umsomehr als aus den Untersuchungen Eimer's an Wirbeltieren [3] und aus meinen eigenen an Schmetterlingen [8b] hervorgeht, dass das biogenetische Gesetz auch für die Entwicklung der Tierzeichnung Giltigkeit besitzt. Um nun aber zu einem möglichst einwandfreien Resultat zu gelangen und nicht etwa von einer durch abgekürzte Entwicklung entstellten Phylogenese irregeleitet zu werden, dehnte ich meine Untersuchungen auf alle vier bei uns einheimischen *Triton*-Arten aus und zog auch die mir zugänglichen in der Litteratur zerstreuten Beobachtungen oder Darstellungen von Veränderungen der Amphibien-Zeichnung während des Larvenlebens zum Vergleiche heran. Die ersten Entwicklungsreihen von *Triton*-Larven züchtete ich in Tübingen im Frühjahr 1898; in diesem Jahre machte ich hier in Bonn Kontrolversuche mit *Molge taeniata* und *alpestris*, welche die Tübinger Ergebnisse vollkommen bestätigten. Ehe ich indessen auf die Resultate meiner Untersuchungen eingehe, muss ich eine kurze Uebersicht über die bisher vertretenen Anschauungen über die Entwicklung der Tierzeichnung, speziell über die Entwicklung der Zeichnung der Amphibien, geben.

Die von Eimer für die gesamten Wirbeltiere und ebenso für einen Teil der Wirbellosen aufgestellten Zeichnungsgesetze gründen sich, wie bekannt, auf seine Studien der Varietätenbildung bei *Lacerta muralis* [3a]. Eimer hatte, indem er sich mit dieser durch die Veränderlichkeit ihres Kleides ausgezeichneten Eidechse eingehender beschäftigte, gefunden, dass bei der Umgestaltung ihres Farbenmusters nur wenige ganz bestimmte Richtungen eingeschlagen werden, und dass die Entwicklung der Zeichnungsmerkmale mit einer ebenso bestimmt gerichteten Umbildung anderer anatomischer Eigenschaften Hand in Hand zu gehen pflegt. Es war ihm gelungen zu zeigen, dass die ontogenetisch und phylogenetisch ursprünglichsten Formen der Mauereidechse längsgestreift sind und dass sich diese Längsstreifen im weiteren Verlauf der individuellen und ebenso in der Stammesentwicklung in längsgerichtete Fleckenreihen auflösen, dass die Fleckenreihen zu Querstreifen verschmelzen und die Querstreifung zu einer Netzzeichnung und endlich zu Einfärbigkeit führt. Eimer erkannte somit bei *Lacerta muralis* in der Längsstreifung die niederste, in der Einfärbigkeit die höchste Zeichnungsstufe. Er fand ferner, dass die neuen Zeichnungscharaktere stets am Schwanzende der Tiere zuerst auftreten und von hier aus allmählich nach vorne rücken, so dass am Kopfe die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

primitiven Längsstreifen am längsten zu beobachten sind. Neben dieser postero-anterioren Entwicklung nahm Eimer auch eine supero-inferiore Entwicklung an, die sich darin äußert, dass die Zeichnung des Rückens der des Bauches in ihrer Umbildung voranzueilen pflegt. Es ergab sich weiter, dass die jüngeren Individuen in der Entwicklung ihres Zeichnungsmusters vor den älteren, namentlich vor den alten Männchen, zurückstehen (Alterspräponderanz) und dasselbe gilt von der Zeichnung des Weibchens im Vergleich zum Männchen (männliche Präponderanz). Dieselbe Regelmäßigkeit in der Aufeinanderfolge der verschiedenen Zeichnungsformen beobachtete Eimer auch bei andern Wirbeltieren, namentlich bei Raubtieren und bei Raub- und Schwimmvögeln [3b, c]. Die gleichen Gesetze gelten aber auch für die Entwicklung der Zeichnung bei Schlangen (Boiden) [14b], Sauriern (Genus *Cnemidophorus*) [1] und Fischen [9[. Ja sogar die Wirbellosen lassen bei der Umwandlung ihrer Zeichnung ähnliche Entwicklungsrichtungen erkennen. Ich verweise nur auf die Arbeiten Eimer's über Schmetterlinge [3c, d] und auf die anderer Autoren über Käfer [4], Mollusken [8a u. 10].

Es muss uns nun bei dieser weitgehenden Analogie in der Umbildung der Tierzeichnung einigermaßen befremden, dass wie Werner und Tornier annehmen, innerhalb einer Wirbeltiergruppe, bei den Amphibien, plötzlich die ganze Zeichnungsfolge auf den Kopf gestellt sein sollte. Aus dem kurzen Ueberblick, den uns Eimer in seiner „Lacerta muralis“ über die Amphibienzeichnung giebt, ersehen wir zwar, dass er auch innerhalb dieser Tiergruppe an eine Bestätigung seiner Zeichnungsgesetze glaubt, die eingehenderen Untersuchungen Werner's und Tornier's führen indessen zu ganz abweichenden Ergebnissen, die allerdings, da sie gegenseitig keineswegs übereinstimmen, zur Nachprüfung auffordern. Nach Werner leitet sich die Zeichnung der Urodelen von einer unregelmäßigen Fleckenzeichnung ab, deren Elemente sich allmählich immer deutlicher in drei Reihen anordnen. Diese drei Längsreihen von Flecken bilden endlich drei Längsstreifen, die immer breiter werden und allmählich den größten Teil der Oberseite des Tieres einnehmen, indem sie die Grundfarbe des Tieres auf zwei schmale, dorsale Längsreihen von Flecken beschränken; auch die Ventralseite wird endlich schwarz. Mit der Ueberhandnahme der dunklen Färbung hört auch bei *Salamandra maculosa* die Regelmäßigkeit in der Anordnung der Flecken auf; es entsteht die typische Form dieser Art, schwarz mit mehr oder weniger zahlreichen, unregelmäßigen und großen Flecken von gelber Farbe. Von einer solchen vorwiegend schwarzen Form wäre dann die konstant melanistische Hochgebirgsart *Salamandra atra* abzuleiten. Aehnliche Zwischenformen, welche die Zeichnung von *S. atra* mit dem unregelmäßig gefleckten *Spelerpes ruber* (als niederste Stufe) ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

binden, finden sich auch noch bei anderen als den als Beispiele aufgeführten Landsalamandern. Auch für die Molche nimmt Werner an, dass die Zeichnung der heute lebenden Arten von einer den Salamandern ähnlichen, von einer unregelmäßig gefleckten Stammform abzuleiten sei. Die Zeichnung der Anuren wird danach diesen Befunden entsprechend, von Werner als eine sehr hochstehende bezeichnet. Die von ihm als die ursprünglichsten Formen angesehenen Arten tragen längs angeordnete Fleckenreihen, häufiger ist hier indessen die noch höher stehende Längszeichnung zu finden.

Nach den Anschauungen Werner's würde also die Zeichnung bei Amphibien — und wie er verallgemeinert, überhaupt bei Wirbeltieren — mit unregelmäßiger Fleckung beginnen und durch Längsfleckung, Längsstreifung bezw. Querstreifung zur Einfärbigkeit führen.

Diese Ansicht besonders, dass die ontogenetische Ausbildung der Zeichnung mit Fleckbildung auf farblosem Grunde beginne, hält auch Tornier für eine sehr große Gruppe von Tieren als durchaus wahrscheinlich und zwar für alle diejenigen, welche ihre Entwicklung als „Embryonen" d. h. so beginnen, dass sie im Anfang ihres Lebens in Eihüllen, oder in dem Mutterleib eingeschlossen sind. Dagegen giebt es nach Tornier „eine sicher ebensogroße Gruppe von Wirbeltieren, deren Ontogenese nicht mit Fleckenbildung, sondern mit Einfärbigkeit beginnt und deren Zeichnung stets aus dieser Einfärbigkeit entsteht". Es zählen zu diesen Gruppen, wie Tornier anführt, alle Wirbeltiere, welche ihre Ontogenese im Tageslicht und als selbständige Larven beginnen: vor allem die Froscharten mit sehr wenig Ausnahmen und die weitaus meisten Urodelen. Tornier stützt diese Ansicht auf die Beobachtungen Jarich's und Winkler's, welche nachgewiesen haben, dass schon in den Froscheiern Pigment liege und dass jede weitere Ausbildung der Froschlarven durch Ausbildung von Pigment begleitet werde, welches später sämtliche Epidermis- und Cutiszellen anfüllt und die Larven bis zur Metamorphose, oder bis nahe an dieselbe einfarbig dunkel und gewöhnlich tiefschwarz erscheinen lasse. Aus diesen total gefärbten Larven entwickeln sich dann die ebenso stark, oder weniger, oder garnicht gefärbten erwachsenen Individuen. Diesen zwischen den Embryonen und Larven bestehenden Unterschied während des ersten Entwicklungsstadiums ihres Farbkleides führt Tornier darauf zurück, dass die ersteren, so lange sie im Mutterleib oder in der Eihülle eingeschlossen sind, vom Lichte abgeschlossen sind, und erst nach dem Ausschlüpfen oder kurz vorher in Existenzbedingungen gelangen, welche Pigmentbildung ermöglichen. Die Larven dagegen, welche nach kurzem Eileben am Tageslicht ihr Leben fristen, können ihre Hautfärbung deshalb viel früher erwerben, und wenn sie „wie die Frosch- und Urodelenlarven, dabei noch viele

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Charaktere ihrer Ureltern rekapitulieren, dann können wir wohl annehmen, dass ihre Farbkleidentstehung mehr phylogenetische Züge enthält, als die der Embryonen". Auf diese Annahme glaubt nun Tornier die Vermutung stützen zu dürfen, dass das Farbkleid der Urwirbeltiere ihren ganzen Körper gleichmäßig bedeckt hat und schwarzfärbig war, das letztere deshalb, weil bei allen Wirbeltierklassen sämtliche Hautfarben aus schwarz ihren Ursprung nehmen. „Mit mir", fährt Tornier fort, „wird dies jeder Forscher annehmen müssen, der der Ueberzeugung ist, dass das Pigment nicht durch Einwanderung in die Haut, sondern in ihr selbst entsteht. Wenn es dort entsteht, dann müssen bei den Urwirbeltieren sämtliche Hautpartien die Fähigkeit in sich gehabt haben, Pigment zu erzeugen, da noch jetzt zahllose Nachkommen dieser Urwirbeltiere ein den ganzen Körper deckendes Farbkleid tragen. Aus der Thatsache aber, dass auch heute noch sehr viele Wirbeltierarten ganz schwarze und buntgefärbte Individuen nebeneinander beherbergen und aus der zweiten Thatsache, dass bei den meisten Wirbeltierarten Melanismus auftreten kann, und aus der dritten Thatsache, dass die Färbung der Tiere so variabel ist, dass sie zur Artcharakterisierung nicht herangezogen werden darf, schließe ich weiter, dass die meisten Wirbeltierarten mit universeller schwarzer Körperfärbung begonnen haben oder beginnen konnten".

. . . „Man mag mit diesen Schlüssen übereinstimmen oder nicht, jedenfalls ist so viel zweifellos festgestellt, dass bei fast allen Fröschen die ontogenetische Entwicklung des Farbkleides mit universeller Schwarz- oder Dunkelfärbung des Körpers beginnt". „Einige Frösche", führt Tornier des weiteren aus, „behalten auch als Erwachsen diese „Urfärbung" bei, andere ändern sie beim Uebergang aus dem Larven- ins Jugendstadium so um, dass bei ihnen an bestimmten Körperstellen ein Teil des ursprünglichen Hautpigments verloren geht und die Färbung des betreffenden Hautstücks dadurch heller wird. Die gezeichneten Formen entstehen demnach durch „Verblassen der Urfärbung".

Von dieser Anschauung ausgehend, dass für die Amphibien dunkle Einfärbigkeit der Ausgangspunkt für alle spätere Zeichnung sei, teilt Tornier die Rappien in fünf Gruppen und diese wieder in einzelne Entwicklungsreihen, deren Vertreter das von ihm gefundene „Descendenzgesetz" veranschaulichen sollen. Bei dieser Zusammenstellung vermissen wir indessen, den durch ontogenetische Untersuchungen zu erbringenden Nachweis, dass das Amphibienkleid wirklich mit Einfärbigkeit beginne, auch bietet die, wie Tornier selbst hervorhebt, sehr große Variabilität der übrigen anatomischen Merkmale kaum die genügende Sicherheit, dass die von Tornier gewählte Zusammenstellung der Farbenvarietäten keine willkürliche sei.

Tornier sagt wohl bei Beschreibung der ersten Gruppe: „Die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf dem Rücken gleichmäßig schwarz gefärbten Larven dieser Individuen, werden später auf dem ganzen Rücken gleichmäßig heller, er äußert sich indessen nicht weiter, ob ihm wirklich Rappienlarven aus diesem Formenkreis vorgelegen haben. Ich glaube vielmehr aus einer vorhergehenden Bemerkung auf das Gegenteil schließen zu dürfen, da Tornier an dieser Stelle schreibt: „Alle Rappien beginnen ihre Farbkleidentwicklung aus gemeinsamer universeller Grundlage d. h. als schwarze Larven. Diese erwerben, wie es scheint, ziemlich frühzeitig das Kleid der erwachsenen Individuen, das nach sehr verschiedenen Mustern angelegt wird". Ich halte die Begründungen der Anschauungen Tornier's für viel zu unbestimmt, um durch sie eine Theorie aus dem Felde zu schlagen, wie es die Eimer'sche Zeichnungstheorie ist, die durch eingehende Untersuchungen innerhalb der verschiedensten Tiergruppen ihre Bestätigung gefunden hat. Das Tornier'sche „Descendenzgesetz" steht aber auch im Gegensatz zu den Ansichten Werner's, die ihrerseits sich mehr den Eimer'schen Befunden anschließen. Da nun Werner und Tornier hauptsächlich nur die Variationen erwachsener Tiere für ihre Schlussfolgerungen verwertet haben, so scheint es mir notwendig, um über die Zeichnungsfrage bei den Amphibien ins Klare zu kommen, der Ontogenie dieser Tiere größere Aufmerksamkeit zu schenken und festzustellen, ob sich bei der individuellen Entwicklung, wie Eimer annimmt: Längsstreifung, Fleckung, Querstreifung — Einfärbigkeit, oder nach Werner: Unregelmäßige Fleckung, Längsfleckung, Längsstreifen bezw. Querstreifen — Einfärbigkeit, oder nach Tornier: Einfärbigkeit, Fleckung — Längsstreifung, folgt. Ich habe mir vorgenommen, für die Tritonen in erster Linie diese Frage zu lösen und werde im Nachfolgenden die Ergebnisse meiner Untersuchungen und der Befunde anderer, soweit sie aus der Litteratur zu erschließen sind, mitteilen.

Die Ontogenese der Zeichnung bei *Molge taeniata* Schneid., *palmata* Dugès, *alpestris* Laur. und *cristata* Laur.

Wenn wir die ausgewachsenen Tiere unserer einheimischen Molche miteinander vergleichen, so erscheinen deren Farbkleider auf den ersten Blick so verschieden, dass der Versuch dieselben auf ein einziges Grundschema, auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückzuführen, ziemlich aussichtslos vorkommen muss. Auf der einen Seite stehen die hellgefärbten Molche *taeniata* und *palmata*, auf der anderen die durch großen Pigmentreichtum ausgezeichneten *M. alpestris* und *cristata*. Es ist wohl nicht zu bestreiten, dass zwischen der Zeichnung von *taeniata* und *palmata* einerseits und *cristata* und *alpestris* andererseits einige Uebereinstimmung herrscht; die größte Schwierigkeit besteht indessen darin, die vier Arten untereinander durch ihre Zeichnungs-

©Biologiezentrum Linz; download unter www.biologiezentrum.at

merkmale in Beziehung zu bringen. Noch aussichtsloser wird diese Aufgabe, wenn wir die Tiere zu einer Zeit beobachten, wo sie ihr Hochzeitskleid angelegt haben und Männchen und Weibchen derselben Art in ihrem Aeußern schon so sehr von einander abweichen, dass man sie kaum für zusammengehörig halten möchte. Bei *M. taeniata* fällt es indessen bei genauerer Beobachtung auf, dass auch die Hochzeitskleider, die besonders den Männchen ein charakteristisches Aussehen verleihen, sehr variabel sind und sich bei einzelnen Individuen dem weiblichen Farbkleid auffallend nähern. Die auf dem grauen Grunde gewöhnlich mehr oder weniger unregelmäßig zerstreuten Flecke, ordnen sich hier auf dem Rücken in 2 deutliche Längsstreifen an, die ihrer Lage nach dem bei dem weiblichen Tier vom Kopf bis zur Schwanzspitze verlaufenden Streifenpaar vollkommen entsprechen. Andererseits finden sich bei den Weibchen von *taeniata* statt der beiden Längsstreifen nicht selten Längsreihen langgezogener Flecke. Dieselben Streifen beobachten wir auch bei dem Männchen und Weibchen von *M. palmata* und eine Andeutung derselben, ist bei genauer Betrachtung der Zeichnung des *M. alpestris*-Weibchens leicht zu erkennen. Schwieriger ist es, die Flecken in der Zeichnung der *M. cristata* auf diese Streifenanlage zurückzuführen, da sie meistens weniger regelmäßig in Reihen angeordnet sind.

Die Seitenflächen unserer Molche sind mit kleineren oder größeren Flecken bedeckt, die bei dem Weibchen von *alpestris* eine Netzzeichnung, beim Männchen von *cristata* Querstreifen bilden.

Ob nun diese Flecken und die aus ihnen entstehenden Zeichnungsformen wie die Elemente der Rückenzeichnung von einem gleichartigen Grundschema abzuleiten sind, kann kaum entschieden werden, ohne dass wir die Resultate benützen, welche das Studium der ontogenetischen Entwicklung der Zeichnung an die Hand giebt.

1. Entwicklung der Zeichnung von *Molge taeniata* Schneid.

Die jüngste Stufe von *M. taeniata*, auf welcher bei schwacher Vergrößerung am Embryo Pigmentzellen in den tieferen Schichten der Haut zu beobachten waren, sehen wir in Fig. 1 dargestellt. Der Kopf der noch im Ei eingeschlossenen Larve ist zu dieser Zeit undeutlich vom Rumpf getrennt, die Extremitäten sind durch kleine Vorwölbungen der Körperhaut angedeutet, die Kiemen bestehen aus drei Paar kurzen Hautausstülpungen, in denen noch kein Blut zirkuliert. Auf dem Rücken der Larve verlaufen vom Kopf bis zum Schwanz zwei gelblich gefärbte Zonen, die durch einen helleren, an Stelle des Kammes stehenden Streifen getrennt werden. In diesen gelblich erscheinenden Rändern liegen die dunkeln stark verästelten Pigmentzellen, die in je zwei Längsstreifen angeordnet sind. Die Ausläufer der Pigmentzellen sind

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zu diesem Zeitpunkt noch nicht untereinander verbunden, oder sie enthalten noch kein Pigment und entziehen sich dadurch der Beobachtung, jedenfalls lösen sich diese Streifen bei Anwendung stärkerer Vergrößerung in Punktreihen auf. Die beiden rechts und links des Kammes gelegenen Streifen enthalten eine größere Zahl von Pigmentzellen als die Seitenstreifen und sind von diesen durch einen unpigmentierten Zwischenstreifen getrennt. Ich zähle bei der mir vorliegenden

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

Figuren 1—3. *Molge taeniata* Schneid.

Fig. 1. *Molge taeniata*-Larve im Ei. Erste mikroskopisch wahrnehmbare Zeichnung. circa 15 : 1.

Fig. 2. *Molge taeniata*-Larve im Ei, 1—2 Tage älter. Es lassen sich makroskopisch 2 Längsstreifen unterscheiden. circa 15 : 1.

Fig. 3. *Molge taeniata*-Larve im Ei. Ventralansicht. circa 15 : 1.

Larve auf dem Rücken 3—4 ziemlich regelmäßig angeordnete Längsreihen von Zellen. Die beiden an den Seiten verlaufenden Streifen werden nur aus je einer Zellreihe gebildet. Die auf dem Rücken befindlichen pigmentierten Streifen setzen sich, wie wir aus Figur 1 ersehen können, auf den Kopf des Embryo bis über das Auge fort. Auf dieser frühen Entwicklungsstufe besteht also die Zeichnung des Embryo von *M. taeniata* aus vier pigmentierten Zonen, die selbst wieder aus einer Anzahl Streifchen gebildet werden. Allein schon nach kurzer Zeit, 1—2 Tage (die schnellere oder langsamere Entwicklung ist sehr abhängig von der Temperatur des Wassers), hat der Embryo ein sehr verändertes Aussehen angenommen. Wir sehen jetzt schon mit bloßem Auge vier deutliche Längsstreifen, von denen zwei auf dem Rücken verlaufen und sich kontinuierlich von der Supraorbitalgegend bis zur Schwanzspitze fortsetzen und zwei an den Seiten, die ein kurzes Stück vor den Kiemen beginnen und bis zum Schwanzansatz nach hinten reichen. Ein Vergleich mit Fig. 1 zeigt, dass die beiden Rückenstreifen durch die Verbindung der die pigmentierte Rückenzone darstellenden Reihen von dort noch vereinzelt stehenden Pigmentzellen entstanden sind, und dass ebenso die Seitenstreifen den Seitenstreifen des jüngeren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stadiums entsprechen. Auf der Bauchseite der noch im Ei eingeschlossenen Larve beobachten wir in der Gegend des Bulbus arteriosus ebenfalls eine Anhäufung von Pigmentzellen, die mit den Seitenstreifen in Verbindung zu stehen scheint. Auch an der Mundspalte sind Pigmentzellen aufgetreten. Fig. 3.

Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6.

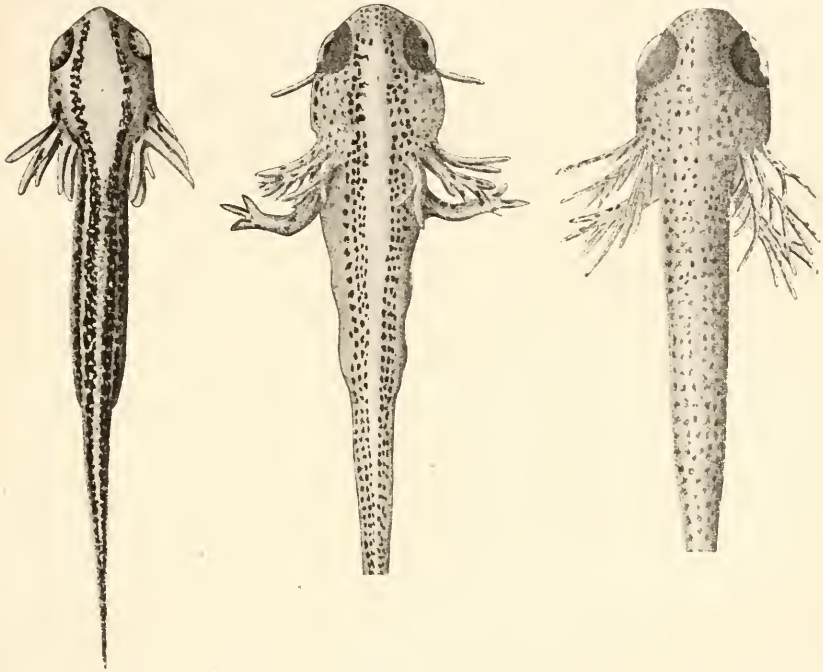

Fig. 4. *Molge taeniata.* Ausgeschlüpfte Larve 3—4 Tage nach dem Verlassen des Eies. circa 11 : 1.

Fig. 5. *M. taeniata*-Larve 8 Tage nach dem Verlassen des Eies. Die Längsstreifen sind in Fleckreihen aufgelöst. ca. 11 : 1.

Fig. 6. *M. taeniata*-Larve 4 mm lang. Wenige Tage älter als die Larve in Fig. 5. Die Punktierung ist gleichmäßig geworden. Die Pigmentzellen ordnen sich z. T. in Querreihen an. ca. 11 : 1.

Die nächste Abbildung Fig. 4 stellt eine Larve dar, die das Ei bereits seit 3—4 Tagen verlassen hat. Ihre Zeichnung ist jedoch im Wesentlichen unverändert geblieben, neu ist nur die Pigmentierung der Kiemen und der vorderen Extremitäten. Unter dem Mikroskop beobachten wir indessen ein Netz von dunkeln Pigmentzellen, welche sich in den tieferen Schichten der Haut ausbreiten und die Rückenstreifen von der Schwanzspitze bis in die Region des Schultergürtels miteinander verbinden.

Der Kamm der Larve, der über diesem Netzwerk von Pigmentzellen steht und im Aufblick nicht zur Geltung kommt, besteht in diesem Stadium aus einer Hautfalte, welche fast farblos ist und ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

schiedene in ihrer Form den Pigmentzellen ähnliche, aber jetzt noch ungefärbte Zellen enthält. Diese Zellen werden, wie ich jetzt schon vorausschicken will, später gelblich und verwandeln sich schließlich in echte Pigmentzellen, indem sich, wie es scheint, der anfangs lichtgelbe Zellinhalt zu dem für die übrigen Pigmentzellen charakteristischen gelbbraunen Farbstoff umbildet.

Auf der Bauchseite der Larve ist aus der in der Bulbusgegend gelegenen Pigmentanhäufung ein Komplex von Farbzellen entstanden, der nahezu das ganze Herz bedeckt.

Das Wachstum der Larven war nun in den folgenden Tagen, in der Zeit, in welche die Entwicklung der Vorderextremitäten und die Verzweigung der Kiemen fällt, ein außerordentlich rasches. Darauf ist auch die plötzliche Umwandlung zurückzuführen, welche regelmäßig in dieser Zeit mit der Zeichnung der Tiere vor sich geht. Die vor wenigen Tagen noch längsgestreifte Larve, wird plötzlich gefleckt, d. h. die Längsstreifen haben sich in längsverlaufende Punktreihen aufgelöst, weil offenbar die Vermehrung der Chromatophoren mit dem Flächenwachstum des Tieres nicht gleichen Schritt hält, vergl. Fig. 5. Von den Larven, von welchen die ersten am 3. Mai 1898 das Ei verlassen hatten, fand ich einzelne schon am 11. Mai in dieser Weise verändert, am 13. Mai hatten bereits alle die Fleckzeichnung angenommen und zwar sowohl diejenigen, welche im Schatten gestanden hatten, als auch die, welche dem Licht ausgesetzt waren. Die Punkte sind zuerst noch deutlich in Längsreihen angeordnet und liegen entsprechend den Längsstreifen in vier Zonen. In Figur 5 sind nur die Rückenzonen sichtbar, weil die beiden seitlich gelegenen im Aufblick durch die starke Wölbung des Körpers verdeckt werden. Nach einigen Tagen ist indessen von der Anordnung der Pigmentzellen in Zonen nichts mehr zu sehen, die Larve wird, wohl dadurch, dass die Pigmentzellen auseinander rücken, gleichmäßig gefleckt. Diese Verschmelzung der Zonen beginnt, wie schon in Fig. 5 angedeutet ist, am Hinterende der Larve und die Trennung der Rückenstreifen bleibt, wie aus Fig. 6 ersichtlich, am Kopf am längsten erhalten. Aus Fig. 6 ersehen wir außerdem, wie sich die Flecken in Querreihen anzuordnen beginnen. Die feine Punktierung der Larven wird nun im weiteren Laufe der Entwicklung, die von einer starken Vermehrung der Pigmentzellen begleitet ist, immer dichter, wir beobachten sie noch an Tieren, die ihre Kiemen verloren haben und nahezu ausgewachsen sind, wir erkennen sie beim geschlechtsreifen Weibchen und beim Männchen, nachdem es sein Hochzeitskleid abgelegt hat. Wo die Pigmentzellen gleichmäßig verteilt bleiben, tragen sie dazu bei, die Grundfarbe des Tieres zu bestimmen, an andern Stellen entstehen, indem sich die Farbzellen enger gruppieren, neue Zeichnungsmerkmale wie die Figuren 7, 7a, 7b veranschaulichen.

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In Fig. 7 schließen sich die Elemente der primären Fleckzeichnung zu größeren Komplexen zusammen, die auf dem Rumpf den Eindruck

Fig. 7. Fig. 7a. Fig. 7b. Fig. 8.

Fig. 7. *Molge taeniata*-Larve 3mal vergrößert, vorn: Beginn der Bildung quergerichteter Flecke.
Fig. 7a. *M. taeniata*-Larve 3mal vergrößert.
Fig. 7b. *M. taeniata*-Larve 3mal vergrößert, vorn: Bildung bleibender Längsstreifung.
Fig. 8. *M. taeniata*-♂ nach der Brunst. Nat. Gr.

von Querstreifen auf den Schwanz den von größeren kreisförmigen Flecken machen. Diese Querstreifen, die bei der in Fig. 7 abgebildeten Larve in der 10—11 Zahl vorhanden sind, zeichnen sich gewöhnlich durch symmetrische Anordnung aus und entsprechen der Zahl nach, den bei dem ausgewachsenen männlichen *Triton* in Fig. 8 noch schwach angedeuteten die Flecken verbindenden Querstreifen. Die Querstreifen sind, wie Figur 7 zeigt, an ihrem proximalen Ende dunkler als in ihrem übrigen Verlauf, und es liegt nahe, anzunehmen, dass diese Konzentrationspunkte den in Fig. 8 deutlich ausgesprochenen Flecken entsprechen. Die Fleckenreihen des erwachsenen Molches deuten aber ihrerseits die Stellen an, wo die primären Längsstreifen der Larve gelegen hatten. Am Kopf der Larve gruppieren sich die Pigmentzellen weder zu Flecken noch zu Querstreifen, hier entstehen wieder deutliche Längsstreifen ihrer Lage nach den ursprünglichen und auch beim erwachsenen Tier noch vorhandenen Streifen entsprechend (vergl. Fig. 8 u. 9). Bei einem Teil der Larven (vergl. Fig. 7b) kommt es indessen nicht zur Bildung von Flecken oder Querstreifen. Hier entstehen mehr oder weniger deutliche Längsstreifen, die sich mit den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

primitiven Rückenstreifen und den besonders beim erwachsenen weiblichen Tier hervortretenden Rückenstreifen identifizieren lassen. Eine dritte zwischen diesen Rückenstreifen gelegene sehr feine Längslinie entspricht wohl der Pigmentierung des Kammes. Ob die Molchlarven, bei denen die Längslinien so besonders deutlich ausgebildet sind, weibliche Tiere waren oder nicht, habe ich leider nicht festgestellt.

Fig. 9b.

Fig. 9a.

Fig. 10.

Fig. 9a u. 9b. *Molge taeniata* - ♂ im Hochzeitskleid. Nat. Gr. In Fig. 9b beziehen sich die Nummern auf die Zonen I—VI der Eidechsenzeichnung.

Fig. 10. *M. taeniata* ♀. Nat. Gr.

Je älter nun die Larven werden, desto deutlicher prägen sich die bleibenden Zeichnungsmerkmale aus, ohne indessen irgend welche weitere typische Umwandlung zu erfahren. Die Stellen, an denen bei der kleinen Larve zum ersten Mal Pigment auftrat, bleiben auch beim erwachsenen Tier in erster Linie der Sitz der Zeichnungsmerkmale. Beim Weibchen erhält sich die ursprünglichere Längsstreifung, beim Männchen erreicht besonders im Hochzeitskleid die Fleckung ihre höchste Entwicklung.

Fassen wir die im vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen über die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung von *M. taeniata* zusammen, so erhalten wir kurz folgende Formenreihe: Die erste bei der Larve makroskopisch sichtbare Zeichnung besteht aus 4 Längs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

streifen. Diese entsteht durch die Verschmelzung von in Längsreihen angeordneten und auf vier Zonen verteilten Pigmentzellen, deren Vorhandensein in noch früheren Stadien durch das Mikroskop nachgewiesen werden kann. Die zweite Zeichnungsstufe die makroskopisch zur Geltung gelangt, ist eine feine Punktierung, die wohl durch schnelles Wachstum der Körperoberfläche bei langsamerer Vermehrung der Pigmentzellen zu stande kommt. Die Längsstreifen werden in Punktreihen aufgelöst. Zuerst stehen die Punktreihen noch in vier Zonen, allmählich wird aber die Punktierung eine gleichmäßige und, indem sich die Pigmentzellen vermehren, eine immer dichtere. Hierbei zeigen sich einzelne Stellen des Körpers und zwar gerade wieder diejenigen, wo die primitiven Längsstreifen auftreten, besonders begünstigt, es bilden sich hier Anhäufungen von Chromatophoren, die entweder in Streifen, oder aber in Fleckenreihen angeordnet sind. Diese Streifen und Flecken stellen die bleibende Zeichnung dar. In der Zeichnung des erwachsenen Tieres bleiben somit die ursprünglich pigmentierten Stellen der bevorzugte Sitz der Zeichnungsmerkmale. Die Zeichnung des Männchens, wie die des Weibchens entwickelt sich aus einem und demselben Grundschema aus vier durch Verschmelzung mehrerer Farbzellreihen entstandenen Längsstreifen. Bei dem Weibchen (Fig. 10) herrscht die Neigung zur Bildung von Längsstreifen vor, beim Männchen (Fig. 8 u. 9) das Bestreben Flecken zu erzeugen. Diese Entwicklungsrichtung erreicht beim Männchen im Hochzeitskleid (Fig. 9a und Fig. 9b) ihren höchsten Ausdruck, unterliegt aber, wie wir sahen, individuellen Schwankungen. Nach der Paarungszeit werden sich die Kleider beider Geschlechter wieder sehr ähnlich (Fig. 8).

2. Entwicklung der Zeichnung von *Molge palmata* Dugès.

Das Material, welches mir von dieser Art zur Verfügung gestanden hat, war leider ziemlich beschränkt, so dass ich selbst nur wenige Entwicklungsstufen der Larvenzeichnung beobachtet habe, und mich, um die weiteren Stadien der Zeichnung zu schildern, an die Beschreibung halten werde, welche uns durch Leydig [7] für die Entwicklung aller Molche der württembergischen Fauna gegeben worden ist.

Die erste Zeichnung der Larve von *M. palmata* besteht zuerst aus zwei Längsstreifen, die aber, wie in Fig. 11 ersichtlich, schon bei dem ganz jungen Embryo durch ein tiefer liegendes Chromatophorennetz im hinteren Teil des Körpers zu einer breiten pigmentierten Zone verbunden sind. Bei der dem Ei entschlüpften Larve beobachten wir ähnlich wie bei *M. taeniata* eine Auflösung dieser Rückenstreifen in drei sehr eng stehende Punktreihen Fig. 12, die den ganzen Rücken der Larve bedecken. Die beiden Seitenstreifen, welche zum Unterschied von *M. taeniata* der *palmata*-Larve in den frühesten Stadien fehlen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind in dieser und in den späteren Entwicklungsperioden ebenfalls wahrzunehmen. Bei Larven, die eine Woche älter waren, ordneten sich diese Punkte ähnlich, wie wir es bei der vorher beschriebenen Art gesehen hatten, segmentweise in Querstreifen an, die wie dort eine Verbindung zwischen Rücken- und Seitenstreifen herstellen.

Fig. 11. Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14.

Fig. 11—14. *Molge palmata* Dugès.

Fig. 11. *Molge palmata.* Larve im Ei. Die erste aus Längsstreifen bestehende Zeichnung. circa 11 : 1.

Fig. 12. *M. palmata.* Ausgeschlüpfte Larve. Die Streifung hat sich in eine regelmäßige Punktierung verwandelt. ca. 11 : 1.

Fig. 13. *M. palmata.* ♀. Nat. Gr.

Fig. 14. *M. palmata.* ♂ im Hochzeitskleid. Nat. Gr.

Bis hierher reichen meine eigenen Beobachtungen. Nach Leydig wird nun die Grundfarbe der Oberseite der halberwachsenen Larven aus Mitte oder Ende Juli hell olivenbraun, und der Schwanz zeigt auf hell olivenfarbenem Grunde ein dichtes Netz dunkler Pigmentierung. Es scheinen sich also die Pigmentzellen, welche anfangs nur die Zeichnung des Tieres bilden, wie bei *taeniata* ebenfalls über den ganzen Körper ziemlich gleichmäßig auszubreiten und die Grundfarbe der Larve zu bestimmen. Ob nun die bleibende Zeichnung in ähnlicher Weise entsteht wie bei *M. taeniata*, darüber wird von Leydig nichts erwähnt; es scheint mir dies indessen schon deshalb sehr wahrscheinlich zu sein, weil hier wie dort die Streifen und Fleckenzeichnung des erwachsenen Tieres ihrer Lage nach der Zeichnung der Larve vollkommen entsprechen und weil auch die Zeichnung der *Molge palmata* besonders der weiblichen Tiere der-

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jenigen des ♀ von *M. taeniata* nahezu identisch genannt werden kann. Die Rückenstreifen des ♀ *palmata* nehmen allerdings einen mehr zackigen Verlauf als bei *taeniata*, allein dieses Zeichnungsmerkmal ist auch bei *taeniata* variabel, und ich habe z. B. in der Sammlung des Bonner Museums Larven von *taeniata* gesehen, bei denen die Binde ganz *palmata*-artig gezackt erschien. Jedenfalls sehen sich die weiblichen Tiere von diesen beiden Molchen so ähnlich, dass es schwer wird, sie auseinander zu kennen, wenn sie in einem Gefäß beisammen sind. Das erwachsene Männchen von *palmata* ist wie das von *taeniata* gefleckt Fig. 14. Die einzelnen Flecken sind aber kleiner, als bei der vorigen Art. Sie stehen bei einigen Exemplaren in vier

Fig. 15. Fig. 16. Fig. 17.

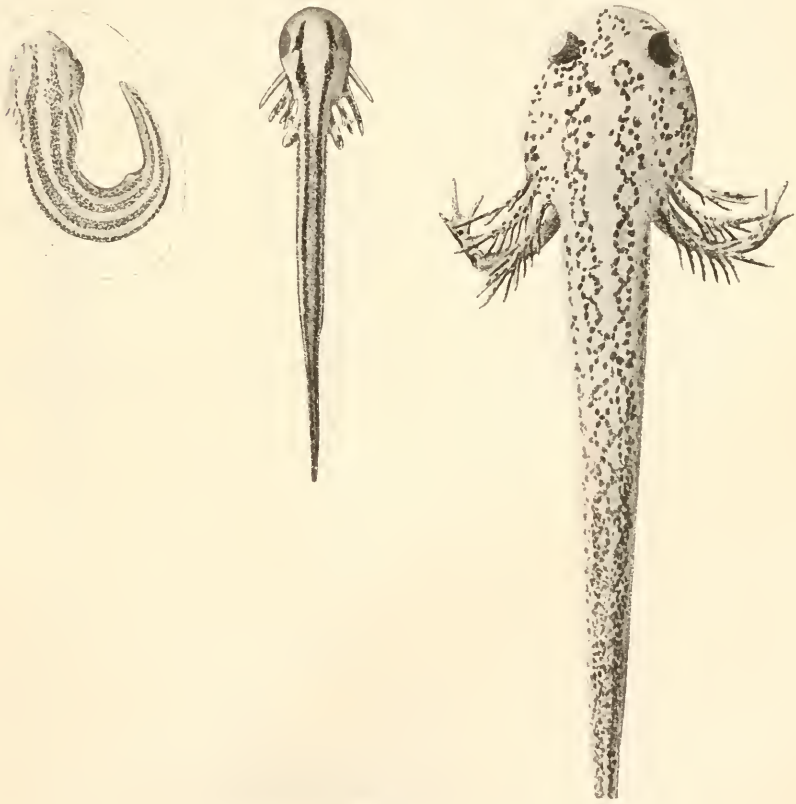

Fig. 15—20, *Molge alpestris* Laur.

Fig. 15. *Molge alpestris.* Larve im Ei. Erste Zeichnungsanlage aus 4 Längsstreifen bestehend. ca. 11 : 1.

Fig. 16. *M. alpestris.* Ausgeschlüpfte Larve. 1—2 Tage nach dem Verlassen des Eies. ca. 11 : 1.

Fig. 17. *M alpestris.* Larve circa 14 Tage nach dem Verlassen des Eies. Auflösung und Umbildung der Längsstreifen für Netzzeichnung. ca. 20 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deutlichen Längsreihen, bei andern erscheinen sie unregelmäßiger zerstreut. Nach der Brunst entwickeln sich auch beim Männchen die für das Weibchen charakteristischen Zackenbinden auf dem Rücken und nur die Seiten des Bauches bleiben gefleckt.

3. Entwicklung der Zeichnung von *Molge alpestris* Laur.

Auch die Zeichnung von *M. alpestris* beginnt, wie Fig. 15 zeigt, mit Längsstreifung und zwar beobachten wir, wie bei der gleichalterigen Larve von *M. taeniata* vier Streifen, von denen zwei auf dem Rücken und zwei auf den Seiten des Körpers verlaufen. Die Zeichnung der jungen *alpestris*-Larve tritt indessen schon in diesem Stadium viel deutlicher hervor als bei *taeniata*, einmal weil die Eier und Embryonen ziemlich viel größer sind, dann aber auch, weil deren Haut sich jetzt schon durch größeren Pigmentreichtum auszeichnet. Auch in Fig. 16 bei einer Larve, die das Ei schon 1—2 Tage ver-

Fig. 18.

Fig. 19a.

Fig. 19b.

Fig. 20.

Fig. 18. *Molge alpestris.* Larve circa 16 Tage nach dem Verlassen des Eies. Bildung von Querstreifen. ca. 20:1.
Fig. 19a, b. *M. alpestris.* ♀ nach der Häutung gezeichnet. Nat. Gr.
Fig. 20. *M. alpestris.* ♂ nach der Brunst. Nat. Gr.

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

lassen hat, sind die vier Streifen unverändert erhalten geblieben, aber wie in Fig. 4 bei *M. taeniata* werden die Rückenstreifen durch ein tiefer liegendes Chromatophorennetz miteinander verbunden.

Der größeren Neigung bei *M. alpestris* Pigment zu bilden, ist es wohl auch zuzuschreiben, dass hier das Stadium, in welchem die Längsstreifen, wie bei *M. taeniata* und *M. palmata*, in Punktreihen zerfallen, viel weniger deutlich ausgesprochen ist, obwohl das Wachstum der Larven in diesem Alter ebenso schnell verläuft, wie bei *taeniata*. Wir beobachten allerdings auch eine Auflockerung der Längsstreifen, eine deutliche Punktierung tritt indessen nur am Kopf und an den Seiten auf. Auf dem Rücken ordnen sich die Chromatophoren zu Querstreifen oder zu einer eigentümlichen Netzzeichnung an, welche auf dem Schwanz besonders engmaschig wird. Wie bei *taeniata* und *palmata* die ursprüngliche Zeichnungsform am Kopf am deutlichsten erhalten bleibt, so beobachten wir auch hier bei der Larve von *alpestris* noch ziemlich ursprünglich verlaufende Punktreihen, während sich auf dem übrigen Körper die Umbildung zur Netzzeichnung schon vollzogen hat. Die Larven, welche ich in Fig. 17 und 18 abgebildet habe, veranschaulichen sehr deutlich diese postero-anteriore Umbildung und zeigen wie das Schwanzende des Körpers schon fast zur Einfärbigkeit fortgeschritten ist. Während sich nun ein immer dichteres Pigmentzellennetz über den Körper der älteren Larve verbreitet, treten, wie wir es bei *M. taeniata* gesehen hatten, einzelne Stellen durch besonderen Pigmentreichtum vor anderen deutlich hervor. Diese Pigmentanhäufungen befinden sich, wie uns die Zeichnungen F. Gascos [5] veranschaulichen, an Stelle der vier ursprünglichen Längsstreifen. Sie haben die Gestalt quer gestellter Flecken, die bei einzelnen Exemplaren zu einer netzartigen Zeichnung verschmelzen. Diese Zeichnung, die beim erwachsenen Tier erhalten bleibt, aber wegen der fortschreitenden Entwicklung der Grundfarbe nur wenig sichtbar ist, kommt später unmittelbar nach der Häutung der Tiere und dann beim ♀ am besten zur Geltung (Fig. 19a, b). Das Männchen von *M. alpestris* ist auf dem Rücken mit Ausnahme des Kammes während der Brunst zu vollständiger Einfärbigkeit fortgeschritten, nachdem er das Hochzeitskleid abgelegt hat, wird indessen die Fleckung auch hier wieder sichtbar (Fig. 20). Eine ausgesprochene Fleckung bleibt bei ♂ und ♀ von *M. alpestris* nur im Seitenstreifen bestehen und wird hier durch eine weiße Umrandung jedes einzelnen Fleckchens noch besonders auffallend gemacht.

4. Entwicklung der Zeichnung von *Molge cristata* Laur.

Die erste makroskopisch sichtbare Zeichnung, die ich bei den Larven von *M. cristata* angetroffen habe, war eine ausgesprochene

© Biodiv. Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Punktierung. Die einzelnen Pigmentzellen, welche die Punkte darstellen, waren aber in Längsreihen angeordnet, und standen in vier Zonen (vergl. Fig. 21). Zwei Punktreihen verliefen rechts und links

Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23.

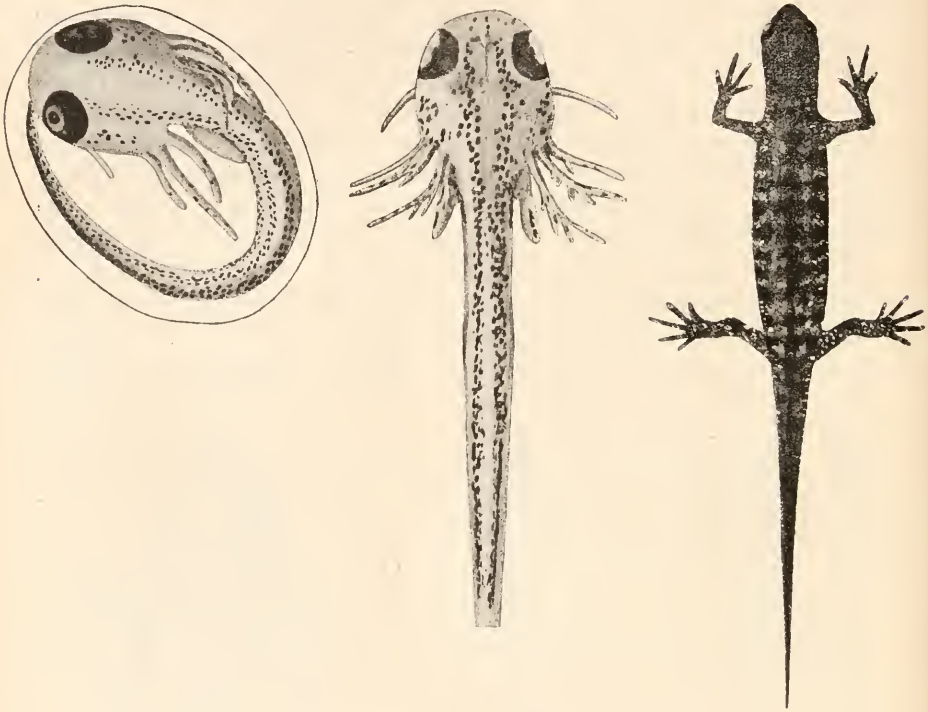

Fig. 21—25. *Molge cristata* Laur.
Fig. 21. *Molge cristata.* Larve im Ei Erste Zeichnungsanlage. ca. 20 : 1.
Fig. 22. *M. cristata.* Larve circa 9 Tage nach dem Verlassen des Eies. ca. 11 : 1.
Fig. 23. *M. alpestris.* ♀. Nat. Gr.

von der Mittellinie über den Rücken hinweg und reichten von der Mitte der Supraorbitalgegend bis zur Schwanzspitze, zwei weitere Punktreihen verliefen je an einer Seite der Larve und erstreckten sich vom hinteren Augenrand bis in die Beckengegend. Die Punktreihen entsprechen somit ihrer Lage nach wiederum den Streifen der Larve von *M. taeniata* und der andern im vorhergehenden betrachteten Formen. Es scheint mir nun, dass diese Punktierung, welche wir an den noch im Ei befindlichen Larven beobachten, dem Entwicklungsstadium der Zeichnung identisch ist, welches die junge Larve von *M. taeniata* Fig. 1 darstellt, denn Leydig beschreibt die Zeichnung der älteren, aus dem Ei geschlüpften Larven als Längsstreifung. Aus Fig. 22 ist es auch ersichtlich, dass die Punktreihen in der That später zu Längsbinden zusammenfließen. Die folgenden Entwicklungsstadien der *cristata-*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Zeichnung gleichen sehr den Umwandlungen, wie sie sich in der Zeichnung von *M. alpestris* vollziehen. Wir beobachten, wie dort eine erhebliche Vermehrung des Pigmentes und eine Anordnung der Farbzellen zu Querlinien. Zum Teil bleiben auch beim erwachsenen Tiere die Querlinien bestehen, nachdem sie sich vorher erheblich verbreitert und bis über die Hälfte des Bauches verlängert haben. Auf dem Rücken lösen sie sich meist in Flecke auf. Dadurch, dass bei *M. cristata* beim erwachsenen Tier die Querzeichnung vorherrscht, kommt hier die ursprüngliche Anlage von Längsstreifen nur wenig zur Geltung.

Fig. 24. Fig. 25a und Fig. 25b.

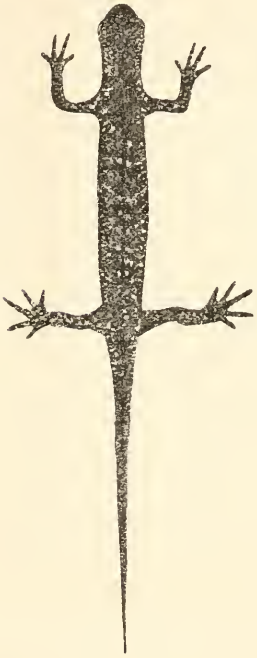

Fig. 24. *Molge cristata.* ♂. Nat. Gr.
Fig. 25a, b. *M. cristata.* ♀ von unten und oben gezeichnet. Nat. Gr.

Zusammenfassung.

Ich hatte mir Eingangs die Frage vorgelegt, welche der drei bestehenden Zeichnungstheorien (Eimer's, Werner's und Tornier's) wohl am meisten mit den Ergebnissen in Einklang zu bringen sei, die für die Entstehung der Amphibienzeichnung aus ihrer Ontogenie abgeleitet werden müssen. Wenn ich nun die Resultate meiner Untersuchungen an unseren einheimischen Molchen zusammenstelle, so zeigt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

es sich, dass weder unregelmäßige Fleckung noch Einfärbigkeit den Ausgangspunkt für die Zeichnung unserer Molche bilden, sondern dass in der Ontogenie aller vier Arten, die Eimer'sche Ansicht, dass auch hier wie bei andern Wirbeltiergruppen Längszeichnung zuerst auftrete, vollauf bestätigt wird.

Uebereinstimmend finden wir bei allen unsern Molchen, dass die Zeichnung der Larven in ihren Anfängen aus Pigmentzellen besteht, welche in Längslinien angeordnet sind. Je nachdem nun die Chromatophoren näher oder weniger nahe zusammenstehen, je nachdem ihre Fortsätze weit ausgebreitet bezw. bis in ihre äußersten Spitzen pigmentiert sind, oder kurz und pigmentarm erscheinen, bezeichnen wir die Zeichnung als Streifung oder Punktierung, und ich stimme der Auffassung Zenneck's [14b] vollkommen bei, der die Frage, ob Längsstreifen oder Fleckenreihen das Ursprünglichere sei, als nebensächlich bezeichnet und es allein für wesentlich hält, festzustellen, ob im einzelnen Fall longitudinale d. h. der Längsaxe des Körpers parallel laufende, oder transversale d. h. zu dieser senkrecht stehende Elemente, den Ausgangspunkt für die Zeichnung bilden. Da nun die Zellen, welche den Farbstoff tragen, nach den Untersuchungen Ehrmans [2] zuerst der Ausläufer entbehren, und das Pigment in ihrem centralen Teil aufzutreten beginnt, so können wir als wahrscheinlich annehmen, dass hier Punktierung, bei welcher jede Pigmentzelle zur Geltung kommt, theoretisch als eine primäre, Streifung hingegen, die durch Verbindung der Zellen untereinander entsteht, als eine sekundäre Zeichnungsform aufzufassen ist. Vollzieht sich das Wachstum und die Pigmentbildung in den Farbzellen sehr schnell, so werden wir makroskopisch nur Längsstreifung wahrnehmen, vollzieht sich der Vorgang der Pigmentierung langsamer, so werden wir auch die primäre Punktierung beobachten können.

Ich spreche mit Absicht von Punktierung und nicht von Fleckung, da die letztere Zeichnungsform nicht aus einfachen Elementen besteht, wie die erstere, und eine viel höhere Stufe der Entwicklung darstellt.

Deutliche Längsstreifen beobachten wir mit unbewaffnetem Auge bei den noch im Ei eingeschlossenen Larven von *M. taeniata*, *palmata* und *alpestris*. Die Larve von *M. cristata* ist in diesem Alter noch punktiert. Bei *taeniata*, *alpestris* und *cristata* treten die Elemente der Zeichnung in vier Zonen auf, d. h. es finden sich zwei Streifen oder Gruppen von Punktreihen auf dem Rücken der Larve, rechts und links vom Kamm und zwei weitere an den Seitenflächen des Bauches. Die auf dem Rücken verlaufenden Streifen oder Punktreihen erstrecken sich von der Nasen- oder Supraorbitalgegend bis zur Schwanzspitze, die Seitenstreifen reichen dagegen nur von dem hintern Augenrand oder nur von der Kiemengegend bis zum Beckengürtel. Die aus dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ei geschlüpften Larven bleiben nur kurze Zeit längsgestreift. Nach wenigen Tagen lösen sich die Streifen in Punkt- und Fleckenreihen auf, eine Umwandlung, welche sich wohl infolge des schnelleren Wachstums der Larve vollzieht und das Eimer'sche Zeichnungsgesetz auf das schönste bestätigt. Die Larven erscheinen jetzt dem Auge fein gefleckt. Bei *M. alpestris* und *cristata* kommt die Fleckung weniger deutlich zum Ausdruck, weil sich hier die Pigmentzellen frühzeitiger als bei den anderen Formen zu Querstreifen oder zu einer netzförmigen Zeichnung anordnen. Diese Quer- und Netzzeichnung pflegt, neben einer allgemeinen Pigmentvermehrung und dadurch hervorgerufenen Dunkelfärbung der Larven, immer deutlicher hervorzutreten. Indem sich eine wachsende Anzahl von Farbzellen an der Zeichnung beteiligen, breitet sich schließlich die Netz- oder die Querzeichnung, welche anfangs nur in den Rückenstreifen angelegt war, auch auf die Seiten des Bauches und bei *cristata* z. B. sogar auf die Bauchfläche aus. Bei *M. taeniata* und *palmata* bleibt die Längsrichtung der Zeichnungselemente auch beim erwachsenen Tier vorherrschend und wir können verfolgen, wie sich aus den segmentarisch angeordneten Querstreifen der jungen Larve eine auf dem Rücken in Längsreihen angeordnete Fleckung des erwachsenen Männchens herausbildet. An den Seiten pflegen die Flecken weniger regelmäßig zu stehen.

Die Auflösung der Längsstreifen in Flecken, die Gruppierung dieser letzteren zu Querstreifen oder zu einer mehr oder weniger ausgesprochenen Netzzeichnung, das Verschwinden der die ursprünglichen Längsstreifen trennenden Bänder vollzieht sich in der Regel zuerst am Hinterende der Larve und verbreitet sich ganz allmählich auch über die vorderen Teile des Körpers. Am Kopf bleiben die ursprünglicheren Zeichnungsformen am längsten erhalten, also gilt hier das Gesetz postero-anteriorer Umbildung. Ebenso färbt sich der Rücken früher aus als Seiten und Bauchfläche (Gesetz der supero-inferioren Umbildung).

Am wichtigsten bei der Ausgestaltung der Zeichnung unserer Molche ist die Thatsache, dass diejenigen Körperstellen, an denen die ersten Chromatophoren beim Embryo aufgetreten sind, die also für Pigmentbildung unter besonders günstigen Bedingungen stehen müssen, stets der Ort neuer Pigmentansammlung bleiben, während die die Streifen trennenden anfangs unpigmentierten Zonen später häufig zum Verblassen neigen. Wir können sagen, dass aus der Fleckung, die auf die ursprünglichen Längsstreifen folgt, die neue bleibende Zeichnung hervorgeht und dass sich diese von den Rücken- und Seitenstreifen aus nach unten verbreitet. So bilden sich die Flecken und Streifen der Molche *taeniata* und *palmata*, so bildet sich aber auch die Zeichnung der *M. alpestris* und *cristata*, die sich allerdings nur wenig von der viel dunkleren Grundfarbe abhebt. Es ist noch zu erwähnen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass bei sämtlichen Tritonen in der Fleckung und Querstreifung eine symmetrische Anordnung, in gewissem Sinne, eine Segmentierung zum Ausdruck kommt. Wie diese regelmäßige Anordnung, die besonders anfangs in der Larvenzeichnung auffallend ist, erklärt werden soll, ist mir noch nicht verständlich, möglicherweise steht die Lagerung der Chromatophoren in Beziehung zu der Myomerenbildung. Eigentümlich ist es ferner, dass auch an den Füßen, besonders an den Zehen unserer Molche, Pigmentflecke, vorzüglich am Ende der einzelnen Phalangen, zu stehen pflegen.

Trotzdem, dass die Zeichnung unserer Molche in ihren Anfängen nahezu vollkommen gleichartig ist, gestalten sich die Kleider der ausgewachsenen Tiere in recht verschiedener Weise aus. Die späteren Verschiedenheiten sind einmal darauf zurückzuführen, dass die Zeichnung einer Art auf niederer Stufe der Entwicklung stehen bleibt als die einer andern, und dass hauptsächlich die Fähigkeit, Farbstoff zu erzeugen, bei den Molchen recht wechselnd ist.

Am pigmentärmsten sind *M. taeniata* und *palmata*; beide Formen stehen auch in ihrer Zeichnung, besonders in der Zeichnung des Weibchens, auf sehr niederer Stufe. Viel größer ist die Fähigkeit, Farbstoffe zu erzeugen, bei *M. alpestris* und *cristata*. Bei letzterem ist nicht nur die Rückenseite, sondern auch der Bauch am dunkelsten pigmentiert. Auf Grund ihrer Färbungs- und Zeichnungsmerkmale stehen sich einerseits *M. taeniata* und *palmata*, andererseits *M. alpestris* und *cristata* näher, ähnlich verhält es sich in Bezug auf andere morphologische Merkmale, die Form des Schädels, der schlankere bezw. plumpere Körperbau, die glatte oder körnige Haut, das Vorhandensein oder Fehlen von Schwimmhäuten etc. *M. alpestris* und *cristata* haben außerdem beide die Neigung, weiße Fleckchen auf dem Rücken zu bilden, eine Entwicklungsrichtung die bei *M. alpestris* in Anfängen zu beobachten ist, bei *M. cristata* aber ihren Höhepunkt erreicht.

Es wird sich zum Schluss noch die Frage aufwerfen, ob wir die von Eimer aufgestellten Zeichnungsgesetze, welche in der Ontogenie der Molchzeichnung ihre Bestätigung finden, auch als maßgebend für die Entwicklung der Zeichnung bei anderen Urodelen oder gar bei Anuren betrachten dürfen.

Haben wir die Berechtigung anzunehmen, dass, weil bei den vier untersuchten *Triton*-Arten die Zeichnung mit Längsstreifung beginnt und hierauf in Fleckung, Querstreifung und Netzzeichnung übergeht, auch innerhalb anderer Gruppen diese Reihenfolge eingehalten wird? Ich glaube aus dem, was z. B. von F. Knauer [6] über die Farbenveränderungen bei den Larven von *Salamandra maculata* bekannt geworden ist, was ferner Sobotta an *Menobranchus lateralis* beobachtet hat, mit großer Wahrscheinlichkeit auf einen ähnlichen Entwicklungsmodus schließen zu dürfen, ich finde auch, dass die Zeichnung der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

halberwachsenen Frösche uns eine derartige Annahme aufdrängt. Dass die Zeichnungsentwicklungsfrage für die Amphibien überhaupt in dem Eimer'schen Sinn erfolgen muss, scheint mir ferner aus den Untersuchungen Ehrmann's hervorzugehen, in denen er auf histologischem Wege den Beweis liefert, dass die Amphibienzeichnung nur aus Längszeichnung sich entwickeln kann.

(Schluss folgt.)

Victor Henri, Ueber die Raumwahrnehmungen des Tastsinns. Ein Beitrag zur experimentellen Psychologie.

Berlin. Reuther und Reichard (XII, 228 S., 8°). Mk. 7.50.

Vorliegende Arbeit Henri's bildet eine Monographie über alle bisher auf dem Gebiete des Raumsinns der Haut von ihm und andern Forschern angestellten Untersuchungen. Das erste Kapitel giebt eine kritische Uebersicht über die bisher angestellten Experimente, beginnend mit E. H. Weber's grundlegenden Zirkelversuch von 1829, und bespricht dann die theoretische Verwertung der Ergebnisse. Der Verfasser scheidet streng den Raumsinn der Haut, der Aufschluss über die Ausdehnung eines berührenden Gegenstandes giebt, und die Lokalisation, die den berührten Punkt der Haut angiebt. Die eigentlichen Lokalisationsversuche sind diejenigen, bei denen nach der genauen Lage der gereizten Hautstelle gefragt wird. Hierüber hat H. selbst in den Laboratorien von Binet, Wundt, G. E. Müller u. a. m. zahlreiche Versuche angestellt, die er eingehend schildert.

Bei stets geschlossenen Augen hatte die Versuchsperson die berührte Hautstelle mit der freien Hand aufzusuchen, oder aber einen auf der Haut mit Farbe markierten Punkt zu betrachten und nach Schließung der Augen mit der Hand zu treffen. Auch die Aufzeigung (ohne Berührung) eines mit Worten beschriebenen ausgezeichneten Punktes der Körperoberfläche (Gelenke, Nägel, Knochenvorsprünge) und ähnliche Verfahrungsarten werden besprochen. Näher auf die infolge der Kompliziertheit der Versuchsbedingungen recht schwierigen Ergebnisse einzugehen ist hier in diesem Blatte nicht der Ort. Trotzdem der Verf. verschiedene Vorgänger hat, so bleibt ihm das unbestreitbare Verdienst, die Arbeitsmethoden bedeutend verfeinert und viele neue Beobachtungen sorgfältig analysiert zu haben. So besteht ein von ihm neu eingeschlagenes Verfahren darin, dass nach Wiedereröffnung der Augen die Aufzeigung des gereizten Punktes nicht an dem Körperteil selbst, sondern an einer Photographie oder einem Gipsabguss desselben geschieht. Da nun die Lage des gereizten Punktes nach seinem mutmaßlichen Abstand von hervorragenden Stellen (Kanten, Gelenken u. dergl. m.) beurteilt wird, und diese Abstände regelmäßig zu niedrig geschätzt werden, so darf man von einem gesetzmäßigen Verhalten der hierbei auftretenden Fehler sprechen. Auffallende Verwechslungen treten auf, wenn Gesichtseindrücke und Tastempfindungen in Konflikt geraten.

Im 3. Kap. bespricht Verf. Beobachtungen medizinisch-physiologischer Art, welche er aus der Litteratur gesammelt hat; sie beziehen sich auf die sog. zweckmäßigen Reflexe, auf die exzentrische Projektion und die

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Linden von Maria

Artikel/Article: Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung unserer einheimischen Molche. 144-167