

Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Amphibien.

Von

Dr. med. E. Jacobshagen,
Assistent am Anatomischen Institut Jena.

Mit 42 Figuren im Text.

Einleitung.

Der Kopfdarm der Amphibien hat, soviel bisher bekannt ist, bei allen Formen einen Magen an seinem hinteren Abschnitt ausgebildet. Dieser endet allgemein mit einem Schließmuskel, dem Pylorus. Eine Pylorusklappe sah ich indessen nur bei *Siren lacertina*. *Necturus maculatus* und *Rana adspersa* zeigten erste Ansätze einer solchen. Wo sie fehlt, läßt sich meist aus dem veränderten Schleimhautrelief doch leicht die Grenze zwischen Kopf- und Rumpfdarm feststellen. Nur bei sehr wenigen ist das ohne Untersuchung an mikroskopischen Schnitten nicht ganz einfach. Dazu gehört z. B. *Amphiuma*. Die Schwierigkeit rührt daher, daß diese wenigen Urodelen ein die Darmdrüsen kryptenartig umfassendes Faltennetz haben, das dem von RATHKE 1824 bei Fischen zuerst beschriebenen Kryptennetz der Magenschleimhaut höchst ähnlich sein kann. Hier muß man sich an das gröbere Relief halten, das, wie in der Pars pylorica der Fische und der meisten höheren Wirbeltiere, bei Amphibien aus ephemeren, unter dem Kryptennetz gelegenen Längswülsten besteht. Im Rumpfdarmanfang setzen sie sich in die konstanten Falten des Netzreliefs fort. Dieser Übergang vollzieht sich nicht ganz plötzlich, ist aber immerhin auch bei großen Tieren auf einen Raum von höchstens 2 mm beschränkt. Im Schnitt ist die Grenze eine haarscharfe, wie bei allen Wirbeltieren.

Der nun folgende Rumpfdarm ist von wechselnder Länge und darum ungleichem Verlauf. Der kurze Darm von *Siren*, *Proteus*, *Amphiuma*, *Hyla arborea* und wenigen anderen ist fast gerade. Bei den meisten ist er länger und darum in einige,

bei Cryptobranchus, Megalobatrachus und den meisten Anuren in zahlreiche Windungen gelegt. Konnte ich kürzlich bei Fischen zeigen, daß die Mehrzahl der Rumpfdärme eine ganz gesetzmäßige Lagerung zeigt, die wohl in den engen Bauchhöhlenverhältnissen dieser Tiere ursächlich ihre Ableitung findet, daß nur wenige Formen, wie die Welse etwa, eine regellose Anordnung der Darmwindungen aufweisen, so ist das bei Amphibien anders. Hier ist fast ausnahmslos der Darm regellos angeordnet, was wir uns, ebenso wie bei Welsen, aus der Geräumigkeit der Bauchhöhle erklären können. Der Ductus choledochus mündet fast immer ein ziemliches Stück vom Pylorus entfernt in den Darm.

Was die Länge des Rumpfdarms betrifft, so berechnete ich sie bei einer Anzahl auf die Länge der Tiere von der Schnauzenspitze bis zum Körperende. Da ich bei Urodelen den Schwanz mit einrechnete, darf man die Maße bei Urodelen und Anuren nicht miteinander direkt vergleichen.

Die Schwankung der Darmlänge innerhalb beider Gruppen zeigt folgende Zusammenstellung:

Urodelen.	K.-L.	Anuren.	K.-L.
1. Proteus anguineus	0,47	1. Hyla arborea	0,60—0,90
2. Amblystoma mexicanum	0,61	2. Chorophilus terrarum	0,93
3. Plethodon glutinosum	0,62	3. Engystoma carolinense	1,05
4. Spelerpes guttolineatus	0,65	4. Acris gryllus	1,09
5. Siren lacertina	0,79	5. Hyla carolinensis	1,16
6. Salamandra maculata	0,87	6. Rana temporaria	1,32
7. Molge cristata	0,95	7. Pelobates fuscus	1,33
8. Molge alpestris	0,95	8. Rana adspersa	1,36
9. Cryptobranchus allegahaniensis	1,31	9. Racophorus leucomystax	1,39
10. Megalobatrachus maximus	1,59	10. Leptobrachium Hasselti	1,41
		11. Hyla aurea	1,65
		12. Phrynobatrachus natalensis	1,68
		13. Hyla coerulea	1,68
		14. Bombinator bombinus	1,72
		15. Rana occipitalis	1,77
		16. Microhyla achatina	1,95
		17. Rana esculenta	2,07
		18. Rana hexadactyla	2,37
		19. Megalophrys montana	2,40
		20. Leptodactylus albilabris	2,62
		21. Bufo variabilis	2,67
		22. Bufo vulgaris	3,04
		23. Cystignathus ocellatus	3,23

Hinsichtlich der Sonderung des Rumpfdarmes in Mittel- und Enddarm ist zu bemerken, daß oft eine Enddarmklappe fehlt. Das ist der Fall zum Beispiel bei Siren, Necturus, Proteus, Megalobatrachus, Cryptobranchus, Batrachoseps, Salamandra, Molge cristata und Waltlii, bei Xenopus, Pelobates und Megalophrys. Nichts desto trotz haben doch fast alle einen Enddarm. Bei Anuren, Caducibranchiaten und Cryptobranchiaten bezeichnet eine plötzliche Lumenerweiterung die Grenze beider Rumpfdarmabschnitte. Bei vielen, bei Anuren z. B. immer, ist im Enddarm ein anderes Schleimhautrelief zu finden. Bei Perennibranchiaten ist die Sache aber schwieriger und es scheint in der Tat hier ein Enddarm völlig zu fehlen — ein bei Fischen ja unter den Teleosteen verbreiteter Befund.

Wo ein Enddarm entfaltet ist, ist er verhältnismäßig von ziemlich beträchtlicher Länge. Der Mitteldarm, der nach meinen Messungen den Enddarm bei Knochenfischen 2—20fach an Länge übertrifft — meist 3—10fach —, nach CUVIERS Angaben für die Säugetiere von mir als 1—5mal so lang als der Enddarm berechnet wurde, hat bei Amphibien ähnliche Maße.

Der Mitteldarm übertrifft den Enddarm bei:

1. Bufo vulgaris	um das 3,21 fache
2. Rana temporaria	„ „ 3,26 „
3. Bufo variabilis	„ „ 3,60 „
4. Spelerpes guttolineatus	„ „ 4,17 „
5. Salamandra maculata	„ „ 4,80 „
6. Cryptobranchus alleghaniensis	„ „ 4,93 „
7. Molge alpestris	„ „ 5,31 „
8. Molge Waltlii	„ „ 7,28 „
9. Hyla aurea	„ „ 8—9 „
10. Rana esculenta	„ „ 8—9 „
11. Cystignathus ocellatus	„ „ 8—9 „

Über das Vorkommen eines Blinddarmes am Enddarmanfang finden sich viele Angaben. So soll bei Pipa, Salamandra und einigen Bufonen ein Coecum zu finden sein. MECKEL bestritt das für Pipa, ich möchte es auch für die anderen tun. Ich bin der Meinung, daß man zu weit geht, wenn man die bisweilen sichtbare kleine, kranial gerichtete Ausbuchtung (von HALLER von Salamandra wohl falsch abgebildet — wenigstens habe ich bei zahlreichen untersuchten Salamandern keinen solchen Befund erhoben) als Blinddarm bezeichnet. Diese von mir auch mal bei

einem Exemplar von *Hyla arborea* gesehene Ausbuchtung möchte ich im Gegensatz zu GEGENBAUR — mit dessen Angaben meine Beobachtungen bei Amphibien überhaupt vielfach nicht passen wollen — doch als rein funktionell bedingte zufällige Bildungen ephemerer Natur ansehen. Wo ich „Blinddärme“ sah, war allemal der Enddarm anfang prall mit Inhalt gefüllt, niemals leer. Die Ausdehnung der runden Kuppe zwischen die dorsalen Mesenterialblätter scheint mir aber kein Argument gegen meine Annahme zu sein, wie GEGENBAUR meint. Schwerlich ist zwischen den Mesenterialblättern ein erheblicher Widerstand zu finden, während es auf der Hand liegt, daß die ventral gelegene, mächtige Harnblase der Urodelen im gefüllten Zustand stark auf den Darminhalt in dorsaler oder richtiger in dorso-anteriorer Richtung drücken muß, was leicht am Enddarm anfang zu einer Ausbuchtung des Lumens in jener Richtung führen kann. Die Homologisierung des Enddarmes der Amphibien aber mit dem der Selachier und der fingerförmigen Drüse mit dem angeblichen Amphibienblinddarm, wäre wohl noch einmal gründlich zu überlegen. Auf diesen schwierigen Punkt gehe ich einstweilen nicht ein, betone hier nur die Fragwürdigkeit dieser Homologie und, daß diese Homologisierung der Enddärme uns ja auch noch nicht berechtigte, die *Glandula digitiformis* der Selachier unbedingt bei den Amphibien im Rudiment wiederfinden zu müssen.

Der Enddarm ist oft birnförmig, wobei die weiteste Stelle nahe der BAUHINSchen Klappe, die engste in Afternähe liegt. Das ist im ganzen ein Funktionszustand. Den Enddarm anfang trifft man bei den meisten Amphibien gewöhnlich mit Inhalt stark angefüllt, seine Wände sind dünn und gespannt, sein Relief ist glatt, während das enge Endstück leer ist und sein Schleimhautrelief höher. Bei leerem Darm ist die bezeichnete Form so gut wie gar nicht sichtbar. Der Darm hat allgemein fast eine dünne Muskulatur. Nur bei Siren fand ich sie kräftiger. Sie besteht aus einer inneren Ring- und äußeren Längsmuskelschicht, deren Elemente glatte Muskelzellen sind. Die Schleimhaut aller Urodelen besitzt LIEBERKÜHNSche Drüsen. Anuren und Gymnophionen fehlen sie.

Teil I.

Beschreibung der Rumpfdarmreliefs.**A. Ordnung der Apoda.**

1. Unbestimmtes Tier, *Caecilia* ähnlich. Es fehlt eine Pylorusklappe, im übrigen ist die Grenze von Kopf- und Rumpfdarm aber doch leicht zu finden. Auch eine BAUHINSche Klappe fehlt und zugleich jede Abgrenzung eines Enddarmes. Den ganz einheitlichen, ziemlich dünnwandigen Darm bedeckt ein einfaches, niedriges Netzwerk von glattrandigen Falten. Seine Maschen haben bald längliche, bald rundliche, bald mehr polygonale Form und zwar ist die Verteilung dieser Formen ganz gesetzlos. Bei gleichmäßiger Darmfüllung scheint das Netz ziemlich gleich hoch von Anfang bis zum Ende zu sein. Sehr auffallend ist die Tatsache — die ich bei hunderten von untersuchten Teleostern niemals gesehen habe! — daß die Erniedrigung des Reliefs an Darmstellen praller Füllung bis zum völligen Schwund des ganzen Reliefs sogar nahe dem Rumpfdarmanfang führen kann. Im übrigen verweise ich auf Textfig. 1.



Textfig. 1. Rumpfdarmrelief des
Gymnophionen.

In der Literatur vermisste ich alle Angaben über das Relief von Gymnophionen.

B. Ordnung der Caudata.**1. Familie: Sirenidae.**

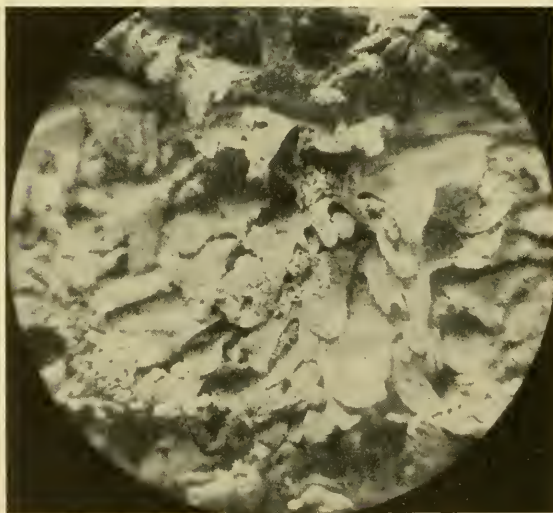
a) *Siren lacertina*. Ich sah eine unbedeutende Pylorusklappe; indessen habe ich bei zwei Exemplaren eine Enddarmklappe vermißt, wie auch CUVIER und MECKEL. Eine Enddarmgrenze fehlt, wenngleich eine eigenartige Anfüllung des letzten

Sechstels des Darmes eines Exemplars äußerlich das Bestehen eines Enddarmes hier anzudeuten schien. Das Relief ist höchst



Textfig. 2. Relief des Rumpfdarmanfanges eines Exemplares von *Siren lacertina*. (Leitz Obj. 1, Ok. 3.)

Schrägfalten, selten an Längsfalten, mit zungenartigen Fortsätzen versehen. Meist sind es drei bis vier, die von je einer Maschen-



Textfig. 3. Relief des Rumpfdarmanfanges eines zweiten Exemplares von *Siren lacertina* mit viel höheren zungenförmigen Fortsätzen. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

auch viele unvollständige Maschen sich zu zeigen, deren längste Achse dabei die der ventralen Maschen weit übertrifft. Die

sonderbar. Anfangs begegnet man einem Netzwerk von Falten, dessen polygonale Maschen bei einem der Exemplare an der dorsalen Darmwand über der Linie des Mesenterialansatzes und von da auf die lateralen Teile übergreifend stark quergezogen sind. Die Falten des Netzes sind ziemlich hoch und schmal und legen sich unter dem Druck der über sie vom Magen her kaudal sich fortbewegenden Speisemengen mit dem freien Rande nach hinten (s. Textfig. 2).

Dieser Rand ist nun nicht glatt, sondern besonders an Quer- und

Schrägfalten, selten an Längsfalten, mit zungenartigen Fortsätzen versehen. Meist sind es drei bis vier, die von je einer Maschen-

wand sich erheben. Die Aus-

dehnung des eben beschrie-

benen Reliefs kommt im

Höchstfalle einem Zwölftel der

Rumpfdarm-

länge gleich. Wo in diesem ersten

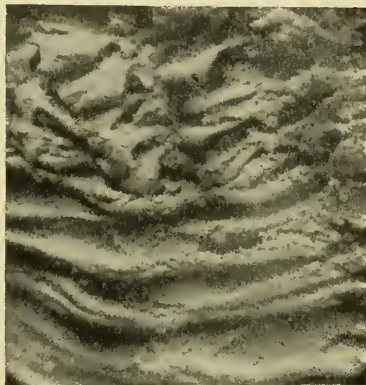
Abschnitt dorsal und lateral die

Maschen eine quergestreckte, schmale Form

angenommen haben, pflegen

an den Stellen

Unvollständigkeit der Maschen geht besonders aus einer Rückbildung schräger und längsverlaufender Falten hervor, seltener aus einer kleinen Unterbrechung der Querfalten. Wie an der Dorsalseite gehen auch hier Fortsätze von den Faltenrändern aus, aber sowohl die Falten als auch die Fortsätze sind ventral sehr viel niedriger geworden. In den seitlichen Teilen zeigen sich Übergänge. Den auf dieses erste Darmstück folgenden Abschnitt können wir mit der ventralen Darmwand des ersten bei dem einen meiner Exemplare hinsichtlich seines Reliefs vergleichen. Ziemlich dichtstehende, flache Querwülste

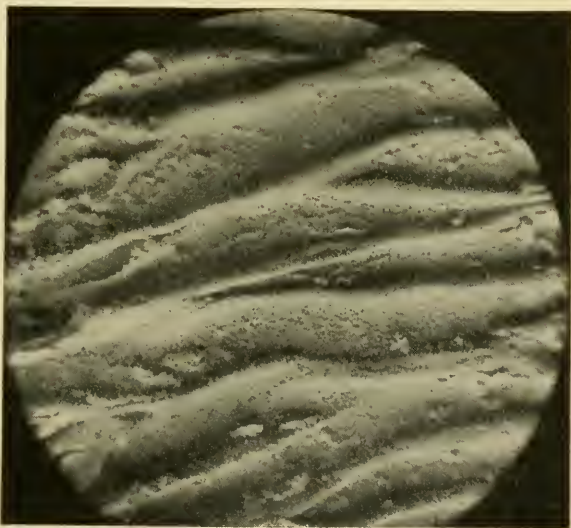


Textfig. 4. Verschwinden der Fortsätze im Relief des zweiten Exemplars von *Siren lacertina*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

von welligem Verlauf, die vielfach noch geschlossene Netzmaschen bilden, charakterisieren das Relief, das mit dem des ersten Stückes sich in derselben

Weise verbindet, wie der ventrale und dorsale Reliefteil des einen untersuchten

Tieres, fließende Übergänge! Dieses Relief (Textfig. 4 und 5) wird nun rasch flacher und macht sehr bald schon den Eindruck eines ganz ephemeren Gebildes, das es



Textfig. 5. Relief der Querwülste aus dem hinteren Rumpfdarm von *Siren lacertina*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

schließlich auch in der Tat ist, denn ich sah es an stark mit Darminhalt gefüllten Stellen völlig verstrichen und mit keiner Mikroskopvergrößerung mehr nach-

weisbar. Diese Beobachtung konnte ich an verschiedenen Stellen beider Exemplare machen. Die oben beschriebenen Querwülste haben keine Fortsätze mehr, wie das Relief des Darmanfangs. Gegen den zweiten Abschnitt hin verliert sich die Fortsatzhöhe vielmehr sehr rasch bis zu völligem Schwinden. Fortsätze tauchen bis zum After auf dem sich gleichbleibenden Relief auch nicht wieder auf. Gegenüber dem Gymnophionen haben wir also die Tatsache zu beachten, daß das Relief des Rumpfdarmanfangs weit verwickelter ist als das des späteren Abschnittes. Ein völliges Verstreichen des Reliefs am Darmanfang ist ganz ausgeschlossen, in den kaudalen Teilen tritt es dagegen leicht ein. Nun ist aber das Relief von Siren damit noch nicht fertig beschrieben. Wir haben nämlich hier noch eine feinere Bildung zu unterscheiden, ein zartes, engmaschiges Netzwerk, das sich vom Pylorus bis zum After nachweisen läßt. Es ist äußerst flach und hat kleine runde Maschen, in deren Tiefe die LIEBERKÜHNSchen Drüsen liegen. Dieses Relief, das dem von RATHKE 1824 zuerst beschriebenen Faltennetz, das die Magenkrypten umspinnt, höchst ähnlich ist, dient offenbar, wie ich schon 1911 (Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer Teil I, Jen. Zeitschr., Bd. XLVII, N. F. 40, p. 563, 564) andeutete, als ein besonderer Sicherungsapparat der Drüsen gegen Quetschung bei starken Füllungszuständen des Darmes. Eine Verschiedenheit dieses Reliefs in den einzelnen Darmteilen war nicht zu erkennen. Es bedeckt gleichmäßig, ohne je Fortsätze auszusenden, die gesamte freie Darmoberfläche, so auch die zottenartigen Fortsätze im ersten Anfang.

MECKEL zitiert eine Angabe CUVIERS, nach dem die Darm-schleimhaut schuppenförmige Warzen bilde. Das kann sich natürlich nur auf das Relief des ersten Darmanfanges beziehen.

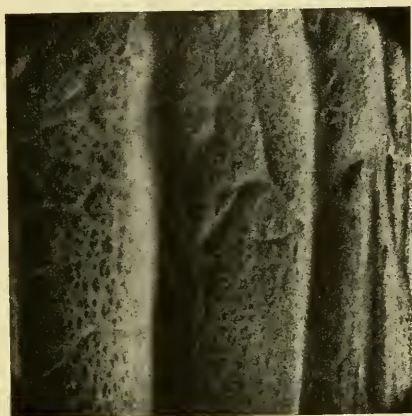
2. Familie: **Proteidae.**

a) *Necturus maculatus*. Eine deutliche Pylorusklappe fehlt, wenn auch schwache Querfältchen im Relief eine scharfe Grenze markieren können. Bei mehreren untersuchten Tieren wurde eine Enddarmklappe stets vermißt. Das Relief wird von einem Netz gebildet, dessen Maschen meist stark längsgestreckt sind, und in dem stets Längsfalten sehr überwiegen. Etwa 16 solcher Falten trifft man an einem Querschnitt. Alle Längsfalten sind schmal, mittelhoch und glattrandig, die Schräg- und Querfalten dagegen sind mehr leistenartig flach und treten nur im hinteren Darm-

sechstel, wenn es leer ist, wirklich kräftig hervor. Gewöhnlich ist das Relief in ganzer Darmlänge fast genau gleich hoch, ein ziemlich großes Exemplar zeigte im ersten Darmanfang einige kurze, lappenartige Fortsätze von den Längsfalten ausgehend. Das auch hier bestehende feine Drüsennetz hat etwas weitere Maschen und ist ungemein flach.

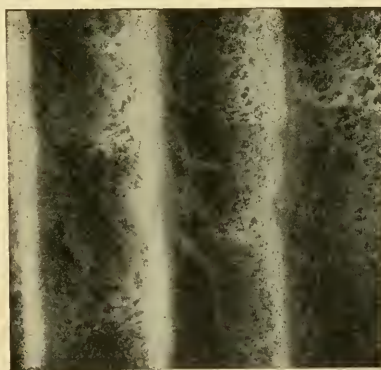
b) *Proteus anguineus*.

Eine Pylorusklappe fehlt, ebenso eine Enddarmklappe oder eine anderweitige Grenze des Enddarmes. Zwei Exemplare wurden untersucht. Wie bei *Siren* und *Necturus* besteht ein grobes Netz und ein zartes Drüsenmaschenwerk. Auch hier überwiegen im Hauptnetz die Längsfalten



Textfig. 6. Relief vom Anfang des Rumpfdarmes von *Proteus anguineus*. (Leitz Obj. 2, Ok. 2.)

an Höhe. Es sind ihrer nur etwa sechs, deren jede aber nicht etwa vom Rumpfdarmanfang bis zu seinem Ende reicht. Sie enden vielmehr nach einer gewissen Zeit und in ihrer Nähe setzt eine zweite sich zum After fort. Die Häufigkeit schräger und querer Falten ist örtlich und individuell verschieden, anfangs jedoch am größten. Die Höhe des Hauptreliefs ist weitgehend von der Darmfüllung abhängig, scheint aber fast im Anfang nicht höher zu sein als am Ende, solange der Darm ganz leer ist. Das feine Drüsennetz erinnert recht an *Siren*, ist aber wohl eine Spur höher. Die Falten des groben wie des feineren Reliefs sind glattrandig.



Textfig. 7. Relief aus dem zweiten Rumpfdarmdrittel von *Proteus anguineus*. (Leitz Obj. 2, Ok. 2.)

MECKEL fand im ganzen

Darm ansehnliche, dichtstehende Längsfalten, die besonders im vorderen Teil des Rumpfdarmes unter spitzen Winkeln untereinander zusammenfließen. Das feine Netz übersah MECKEL.

3. Familie: *Amphiumidae*.

a) *Megalobatrachus maximus*. Pylorus- und Enddarmklappe fehlen. Da ich nur ein Exemplar untersuchen konnte,



Textfig. 8. Relief aus dem Mitteldarm-anfang von *Megalobatrachus*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

lasse ich die Frage offen, ob die von mir gefundene ziemlich plötzliche Lumenerweiterung nahe dem Darmende als Enddarmgrenze tatsächlich gelten darf. Das Relief ist ein Doppelnetz und erinnert an *Proteus*. Indessen überwiegen die Längsfalten im Hauptrelief nicht so stark und es ist auch höher und gleichmäßiger entfaltet. Allein schon kurz vor der Mitte des Darmes treten die Schräg- und Querfalten an Höhe zurück und schwinden bald fast restlos, so daß nur Längsfalten im Hauptrelief bestehen. An der

vielleicht als Enddarm anzusprechenden plötzlichen Lumenerweiterung endeten diese Längsfalten sehr rasch, fast wie abgeschnitten.



Textfig. 9. Relief der Mitteldarmmitte von *Megalobatrachus*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)



Textfig. 10. Relief der „Enddarm“grenze von *Megalobatrachus*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

Von da an fehlt jede Spur eines groben Reliefs. Nur einzelne grobe, längsgerichtete Kontraktionsrunzeln unbeständiger Natur

sah ich da, die am Darmende allerdings zuletzt in konstante, ansehnliche Längsfalten übergingen. Ob der „Enddarm“ freilich nicht durch starke Füllung nur künstlich erzeugt war, will ich nicht außer Diskussion gestellt wissen. Das feine Drüsennetz ist sehr deutlich und zart und bedeckt gleichmäßig die ganze Schleimhautoberfläche.

b) *Cryptobranchus alleghaniensis*. Während auch hier eine Pylorusklappe fehlt, sah ich eine Enddarmgrenze in Gestalt eines minimalen ringförmigen Schließmuskels angedeutet. Das Relief wird von einem ziemlich flachen Faltennetz gebildet, dessen freie Ränder glatt sind. Seine Maschen sind unregelmäßig polygonal und nicht immer ganz geschlossen. Sie sind ziemlich weit. Schon am Anfang überwiegen die Längsfalten durch ihre Höhe, wenngleich nicht an jeder Stelle dieser Unterschied sehr deutlich ist. Aber bald treten die Schräg- und Querfalten an Höhe sehr zurück und späterhin bestehen bei flüchtiger Betrachtung nur Längsfalten. Dieses bedeutende Nachlassen der Höhe der queren Verbindungen setzt schon kurz vor der Mitte des Mitteldarmes ein und zwar erst unregelmäßig, nur an einzelnen Orten, dann allgemein. Die flachen, übriggebliebenen Reste aber stellen nur noch zarte Leisten dar, die einen rein queren Verlauf besitzen, und im letzten Darmdrittel dann allmählich überhaupt verschwinden. Aber auch die Höhe der Längsfalten hat in kaudaler Richtung nicht unerheblich abgenommen und sie verschwinden am Mitteldarmende. Im Enddarm, der bei meinem Exemplar stark gedehnt ist, bestehen nur einzelne flache Längsfalten, die an einer weniger erweiterten Stelle deutlich zu einem einfachen Netz verbunden sind. Außer diesem Relief findet sich im Mittel- und Enddarm auch das feine Drüsennetz, das sich an die Quer- und Schrägfältchen des Mitteldarmreliefs direkt anschließt. Auch seine zarten Leisten haben keinerlei Fortsätze. Dies feine Netz besitzt im Enddarm etwas weitere Maschen.

c) *Amphiuma means*. Eine Pylorusklappe kommt nicht vor, eine echte Enddarmklappe sah ich nicht. Das Endstück des Darmes war ziemlich plötzlich erweitert und zeigte abweichenden Reliefbefund. Ich kann aber aus Mangel an Material es nicht als ausgeschlossen betrachten, daß ein echter Enddarm fehlt und das, was ich sah, nur ein Zustandsbild darstellte. Auch hier ist das Relief ein Netz, das dem der zuletzt beschriebenen recht ähnlich ist. Die Längsfalten sind ziemlich hoch, schmal und glattrandig, oder auch mit flachen Einkerbungen versehen und über-

treffen überall die zarteren Schräg- und Querfalten ganz erheblich. Die Maschen sind sehr langgestreckt. Das feine Drüsennetz geht von den zarten Seitenfältchen aus, reicht an den lateralen Flächen der Längsfalten aber nicht bis zur Kuppe. Im „Enddarm“ traf ich kein konstantes grobes Netz. Hier fanden sich statt dessen unregelmäßige, quere und winklig gebogene, nach vorn konvexe Wülste vergänglicher Art, die recht dicht standen. Das etwas weitmaschiger gewordene Drüsennetz bedeckte diese Wülste vollkommen. Erst in den beiden letzten Fünfteln des „Enddarmes“ tauchte ein konstantes Relief, dem Hauptrelief des Darmanfangs vergleichbar, auf, das sich an die obersten Enden der ephemeren nach hinten gerichteten Wülste direkt anschließt und eins der zahlreichen Beispiele für die bei Amphibien noch so oft nicht erreichte Konstanz des Rumpfdarmreliefs abgibt. Es finden sich hier Längsfalten ansehnlicher Höhe, deren freier Rand ebenso wie im „Mitteldarm“ nicht von dem feinen Drüsennetz bedeckt ist. Dies verschwindet gegen die Faltenkuppe hin.

4. Familie: **Salamandridae.**

a) *Amblystoma mexicanum*. Eine Pylorusklappe vermißte ich stets, bei einem Tier auch die Valvula Bauhini, die ich bei zwei anderen aber wohl entwickelt sah. Im Mitteldarm besteht ein Netz. Anfangs sind seine Maschen langgestreckt und vollständig. Die an Höhe überragenden Längsfalten sind am freien Ende leicht wellig gekraust. Rasch ändert sich dies Bild. Die Längsfalten zeigen hin und wieder kurze Unterbrechungen, die Schräg- und Querfalten werden niedriger und bilden sich zurück, und bald bestehen nur noch Längsfalten. Dicht vor dem Enddarm sah ich bei zwei Exemplaren aber dann nochmals Schräg- und Querfalten auftreten, sogar häufig und ansehnlich werden. Im Enddarm findet man ephemere Längsrünzeln. Durch den ganzen Rumpfdarm verbreitet sich zudem ein feines Drüsennetz, das aber am Darmanfang entschieden etwas höher ist als später. Es bedeckt alle Falten mit.

b) *Plethodon glutinosum*. Hinsichtlich der Klappen herrschen die gleichen Zustände wie bei *Amblystoma*. Das Hauptrelief ist dasselbe wie bei *Amblystoma*, nur sind die Schräg- und Querfalten häufig unvollständig, werden rascher niedrig und verschwinden noch eher, und gänzlich. Das Drüsennetz ist weitmaschiger und bedeckt die Faltenkuppen nicht. Es lehnt sich an die Seitenflächen der Falten des Hauptreliefs an. Im Enddarm be-

steht das feine Relief unverändert fort, wogegen zwei Exemplare vom Hauptrelief kaum mehr etwas erkennen ließen. Beide Enddärme waren mit Inhalt stark gefüllt gewesen.

c) *Batrachoseps attenuatus* ließ keine Trennung des Rumpfdarmes in Mittel- und Enddarm erkennen. Das Relief ist ein glattrandiges, ziemlich hohes, langgestrecktes Netz, in dem Längsfalten vorherrschen. Die Maschen des feinen Netzes sind verhältnismäßig weit und rund, auch sind die sie umgrenzenden Falten höher als bei vielen anderen Urodelen.

d) *Spelerpes guttolineatus* hat einen ringförmigen Schließmuskel an Stelle der Enddarmklappe. Eine Pylorusklappe fehlt. Das Relief erinnert ganz an die vorigen. Nur ist der Rand der Längsfalten des Hauptnetzes im ersten Mitteldarmdrittel mit breit zungenförmigen Fortsätzen ausgerüstet, deren Höhe kaudalwärts rasch abnimmt. Auch die Längsfalten werden bald flacher, die Schräg- und Querfalten treten ganz zurück, so daß zuletzt fast nur Längsfalten zu finden sind. Im Enddarm sah ich nur regellose ephemere Wülste, ein Drüsennetz sah ich nur stellenweise. Meine Präparate waren aber mäßig. Jedenfalls wird es überall bestehen.

e) *Spelerpes bilineatus* zeigte eine flache BAUHINsche Klappe und sonst gleiche Befunde wie *guttolineatus*. Auch hier konnte ich über das Drüsennetz leider keinen sicheren Befund erheben.

f) *Desmognathus brimleyrium* besitzt eine flache Enddarmklappe. Das Relief ist im Mitteldarm ein schönes Doppelnetz. Im Hauptnetz sind die Maschen langgestreckt und die sie begrenzenden Falten haben glatte freie Ränder. Die Faltenhöhe ist anfangs beträchtlich, flacht rasch ein Stück ab und bleibt von da an gleich. Im Enddarmanfang sieht man fast nur flache Längsfalten, rasch aber folgt dann ein niedriges einfaches Netz mit leicht quergestreckten, rundlich-polygonalen Maschen, die analwärts allmählich in längsgestreckte übergehen. Zum Schluß werden die Querfalten spärlich. Vom Hauptnetz ausgehende zarte Fältchen bilden im Mittel- und Enddarm ein Drüsennetz, das ganz an das von *Triton alpestris* erinnert.

g) *Salamandra maculata* hat keine Pylorusklappe. Eine plötzliche Lumenerweiterung des letzten Darmfünftels dürfte aber wohl mit einiger Sicherheit dem Enddarm entsprechen. Das Relief stimmt mit dem der anderen Salamandriden ziemlich überein. Bei manchen Exemplaren sind die Hauptmaschen sehr lang-

gestreckt, die Längsfalten fast allein deutlich. Meist ist das Hauptrelief ziemlich flach. Merkwürdigerweise traf ich nicht im ersten, sondern nur im letzten Mitteldarmdrittel bei mehreren untersuchten Exemplaren die sonst immer glatten Faltenränder mit zierlichen lappigen, wohl auch einmal kurz zungenförmigen Fortsätzchen versehen, die im Enddarmanfang aber sogleich verschwinden. Das feine Netz lehnt sich an die Flächen der Längsfalten an, deren Kuppe es indessen, wie bei manchen anderen Urodelen, nicht bedeckt. Im Enddarm ist das Relief sonst wie im Mitteldarm, nur trifft man unter dem konstanten Relief gewöhnlich einzelne ephemere Runzeln.



Textfig. 11. Relief vom Mitteldarmende von *Salamandra maculata*.

h) *Salamandrina perspicillata* zeigt gleichen Befund.

i) *Molge cristata* stimmt völlig mit *alpestris* überein, nur schien mir das Drüsennetz eine Spur weitmaschiger zu sein.

Die Abgrenzung des Enddarms stimmt im Gegensatz zu *alpestris* mit der von *Salamandra* überein.



Textfig. 12. Mitteldarmrelief von *Molge cristata*. (Leitz Obj. 2, Ok. 2).



Textfig. 13. Enddarmrelief von *Molge cristata*. (Leitz Obj. 2, Ok. 2).

k) *Molge alpestris*. Eine Pylorusklappe fehlt. Eine unbedeutend erhöhte Netzquerfalte von unregelmäßigem Verlauf bildet

die erste Andeutung einer Valvula Bauhini. Der Enddarm zeichnet sich durch größeres Kaliber aus. Das Mitteldarmrelief wird zunächst von einem grobmaschigen Netz gebildet, in dem, wie bei allen Urodelen, die Längsfalten sich durch besondere Höhe und geraden Verlauf auszeichnen. Anfangs ist der Höhenunterschied von Längs-, Schräg- und Querfalten gering, wird aber rasch sehr ausgeprägt durch starke Höhenabnahme der Schräg- und Querfalten. Die Höhe der Längsfalten nimmt im Mitteldarm kaum ab. Im Enddarm sah ich bei einem Exemplare ein Netz, ähnlich wie im Enddarm von *M. cristata* (Textfig. 13), bei einem zweiten dagegen war von Schräg- und Querfalten so gut wie nichts zu sehen, nur parallele, schmale Längsfalten von ansehnlicher Größe zeigten sich. Im Mittel- und Enddarm besteht zudem ein feines Drüsennetz, wie es in Textfig. 12 u. 13 von *Molge cristata* dargestellt ist. Bei *M. alpestris* zeigte ein Exemplar im Mitteldarm ein weitmaschigeres Drüsennetz. Aus ihm gehen Fortsätze nicht hervor, seine Falten sind stets glattrandig.

e) *Molge viridescens* zeigte im ganzen gleichen Befund. Die Längsfalten im Hauptnetz waren anfangs leicht geschlängelt und zeigten manchmal bis zur Basis durchgreifende schmale Einschnitte. Da ich nur ein Exemplar untersuchte, kann ich nicht sicher sagen, ob das ein konstanter Unterschied gegen die beiden vorigen *Molge*-Arten ist.

m) *Molge Waltlii* besitzt auch keine BAUHINSche Klappe, sondern nur die plötzliche Enddarterweiterung. Das Relief erinnert ganz an die vorigen. Im Mitteldarm sah ich die Längsfalten nur zu Anfang ein Stück an Höhe abnehmen, dann blieben sie gleich. Während ein Tier, in dessen Enddarm ich viel Sand fand, nur unverbundene Längsfalten hier zeigte, waren die Zustände eines zweiten mit denen von *cristata* identisch. Das sekundäre, feine Netz verhält sich wie bei den übrigen.

C. Ordnung der Ecaudata.

I. Unterordnung: Aglossa.

1. Familie: Pipidae.

a) *Pipa americana* hat nach MECKEL im Mitteldarm überall dichtstehende, niedrige Längsfalten, die nur im Dickdarm etwas niedriger sind und längliche Maschen bilden.

2. Familie: **Xenopodidae.**

a) *Xenopus Muelleri* hat keine Pylorusklappe. Auch eine eigentliche Enddarmklappe fehlt. Indessen löst sich am Mitteldarmende jede Längsfalte in zwei feine Leisten auf, die sich bogenförmig zu den entsprechenden Leisten der benachbarten Falten hinüberziehen und sich mit ihnen in der Mitte vereinen. Im Anfang des Mitteldarms besteht das Relief aus einem einfachen Netzwerk schmaler, glattrandiger Falten mittlerer Höhe. Seine unregelmäßig gestalteten Maschen sind längsgestreckt. Sehr rasch aber treten in diesem Netz einzelne quere Falten durch ansehnlichere Höhe hervor und gleich danach überwiegen alle Querfalten an Höhe. Diese Querfalten verlaufen nicht gerade, sondern mehrminder stark zickzackförmig, wobei die nach vorn konvexen Faltenwinkel etwas größere Höhe haben. Wie spitz die Winkel der queren Zickzackfalten des Netzes sind, hängt stark ab vom Füllungszustand des Darmes. Bei leerem Darm ist der Winkel sehr spitz, bei stark gefülltem besteht eine fast gerade Querfalte. Dies Relief flacht nach und nach ab bis zum Mitteldarmende und zuletzt treten die Längsfalten des Netzes gegen die Querfalten in den Vordergrund, da ihre Höhe sich erhielt und leicht zunahm, als die anderen Falten flacher wurden. Unmittelbar vor dem Enddarm fehlen Querfalten bereits gänzlich. Im Enddarm besteht ein einfaches, glattrandiges Netzwerk, in dem hin und wieder einzelne Längsfalten besondere Höhe erreichen. Die Maschen sind meist langgestreckt rechteckig, einige auch mehr rundlich. Dicht vorm After wird das Relief höher. Das ganze Relief ähnelt sehr dem von *Rana* (s. dort).

II. Unterordnung: **Phaneroglossa.**

1. Familie: **Discoglossidae.**

a) *Bombinator bombinus*. Es findet sich eine flache, zarte, glattrandige Enddarmklappe. Ein einfaches Faltennetz mit ungleich hohen Falten bedeckt den Mitteldarmanfang. Sehr bald schon ändert sich in kaudaler Richtung dies Bild. Nur Längsfalten behalten eine ansehnlichere Höhe und alle Falten verlaufen entweder längs oder quer und nicht mehr in allen möglichen Richtungen. Zugleich werden die Netzmaschen enger (s. Textfig. 14 und 15). Im Enddarm sind die wieder geräumigeren Maschen polygonal, an einzelnen Stellen auch rundlich. Das nicht hohe

Relief dieses Abschnitts läßt einige Längsfalten im Netz hervortreten, ganz besonders geschieht dies nahe dem Darmende. Hier



Textfig. 14. Relief vom Mitteldarmanfang von *Bombinator bombinus*. (Leitz Obj. 1, Ok. 3.)



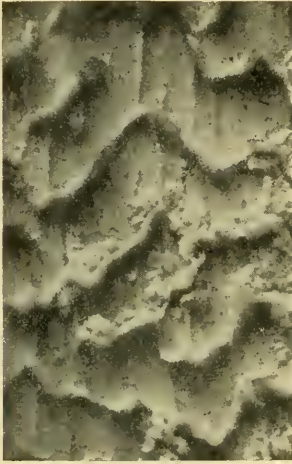
Textfig. 15. Relief aus dem Mitteldarmende von *Bombinator bombinus*. (Leitz Obj. 1, Ok. 3.)

bestehen ansehnliche, schmale Längsfalten, während zugleich die Querfalten an Höhe sehr zurücktreten.

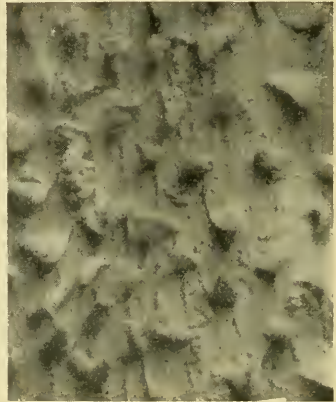
2. Familie: *Pelobatidae*.

a) *Pelobates fuscus*. Der Knoblauchkröte fehlen Pylorus- und Enddarmklappe. Ein plötzlich gedehntes Endstück kann wohl als Enddarm angesehen werden. Ähnlich wie bei *Xenopus* bald hinter dem Mitteldarmanfang besteht hier von vornherein ein einfaches Netz, in dem quere Zickzackfalten durch größere Höhe auffallen (Textfig. 16). Aber charakteristischerweise zeigen sie immer Unterbrechungen an einigen Stellen. Nur ein wenig hinter dem Rumpfdarmbeginn haben diese Unterbrechungen dann einen solchen Grad erreicht, wie ihn Textfig. 17 darstellt, nur an den Netzecken ist ein Rest der hohen Querfalten erhalten geblieben in Gestalt zungenförmiger Fortsätze. Die übrigen Faltenteile sind als unbedeutende Leisten, wie man sieht, zurückgebildet, die an einzelnen Stellen sogar auch noch geschwunden sind, so daß dann isolierte Fortsätze angetroffen werden! An einzelnen Stellen haben sich auch wohl nur Längsleisten erhalten. Betrachten wir den Darm ein Stückchen weiter kaudalwärts, so sehen wir die etwas höher gewordenen zungenförmigen Fortsätze, deren

Basis quer steht, zu Längsreihen angeordnet (Textfig. 18). Kurz vor der Mitteldarmmitte beginnt die Höhe der Fortsätze abzunehmen

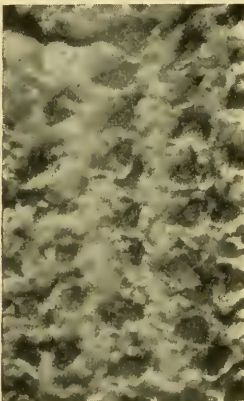


Textfig. 16. Relief nahe hinter dem Mitteldarmanfang von *Pelobates fuscus*. (Leitz Obj. 2, Ok. 3.)



Textfig. 17. Relief von *Pelobates* ein wenig später. (Leitz Obj. 2, Ok. 2.)

und es bahnen sich wieder Zustände an, die zum Faltennetz überleiten. Die Fortsätze sind zwar viel niedriger, aber breiter ge-



Textfig. 18. Relief gegen die Mitteldarmmitte zu von *Pelobates*. (Leitz Obj. 2, Ok. 2.)



Textfig. 19. Relief aus der Mitteldarmmitte von *Pelobates fuscus*. (Leitz Obj. 2, Ok. 2.)

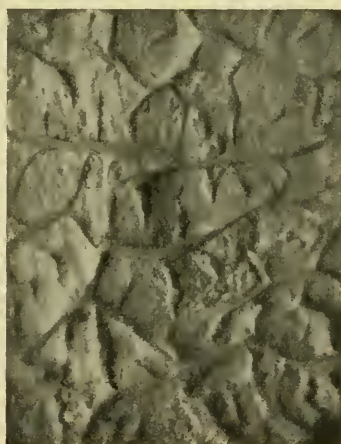
worden und ihre Basis ist oft nach vorn konvex oder geradezu winklig geknickt, ähnlich wie im Anfang des Darmes. Dazu stellen

sich die größtenteils geschwundenen Längs- und Schrägleisten wieder zwischen ihnen her. Ein eigenartiges Bild jener Zone ist in Textfig. 19 dargestellt. Auf der rechten Seite sieht man solche mit der breiten Basis nach hinten umgeknickte niedrige Fortsätze und sieht durch sie der Länge nach bereits eine Verbindungsfalte auftreten, die weiterhin eine Längsfalte im Netzrelief wird. In der Mitte sieht man eine isoliert auftauchende Längsfalte, links ähnlichen Befund wie rechts. Nach raschem Wiederauftreten von Netzteilen und weiterer Abflachung der Fortsatzhöhe entsteht dann ein regelrechtes Netzrelief eine kurze Strecke hindurch und dann schwindet auch dies fast ganz oder überhaupt ganz und im letzten Mitteldarmviertel ist die Schleimhaut oft glatt. Im erweiterten Enddarm sah ich nur Andeutungen eines ganz flachen einfachen Netzes.

b) *Leptobrachium Hasselti* hat auch keine Pylorusklappe und erinnert hinsichtlich des Reliefs an *Pelobates*. Anfangs be-



Textfig. 20. Relief aus dem Mitteldarmanfang von *Leptobrachium Hasselti*. (Leitz Obj. 2, Ok. 2.)



Textfig. 21. Relief aus dem zweiten Fünftel des Mitteldarms von *Leptobrachium*. (Leitz Obj. 2, Ok. 2.)

steht ein einfaches Netz, aber es besteht nur äußerst kurze Zeit, nur ein bis zwei Maschen lang. Die Faltenränder sind leicht gekräuselt und mit allerlei kurzen Fortsätzen versehen. Rasch löst sich dies Netz auf, indem seine Wände Unterbrechungen erfahren, die aber nicht vorwiegend die Querfalten betreffen, sondern ebenso alle anderen Falten, deren Reste nun auch Fortsätze tragen. Weiterhin, etwa im Anfang des zweiten Mitteldarmfünftels, be-

ginnen dann die Querfalten sich wieder herzustellen (Textfig. 21), während die Längsfaltenreste noch fortbestehen in Form spitzer zungen- oder dornartiger Gebilde, die stets zarter als die Querfalten sind. Weiter kaudal trifft man wieder ein ähnliches Netz wie im ersten Darmanfang, das aber schon kurz vor der Mitte des Mitteldarmes sich abflacht. Die Fortsätze bilden sich zurück und schwinden dann ganz, Längsfalten werden höher, die rein queren Verbindungen zwischen ihnen sind sehr niedrig und hören bald ganz auf. Hinter der flachen BAUHINSchen Klappe war die Schleimhaut des sehr stark mit Inhalt gefüllten Enddarmes vollkommen glatt, ein Befund, den ich bei Fischen niemals erhoben habe!

c) *Megalophrys montana*. Auch hier fehlt eine Pylorusklappe. Das Darmrelief ist dem von *Pelobates* verwandt, aber



Textfig. 22. Mitteldarmrelief von *Megalophrys* nicht weit hinter dem Pylorus. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)



Textfig. 23. Relief aus dem mittleren Mitteldarm von *Megalophrys montana*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

einfacher gestaltet. Es wird von einem einfachen Netz mit ziemlich weiten, ungleichen, rundlichen Maschen gebildet, die im ersten Anfang längs, dann aber sogleich quergezogen sind. Hier sind dann auch die Querfalten gewöhnlich durch etwas größere Breite und Höhe ausgezeichnet. Fortsätze gehen sehr selten einmal vom freien Faltenrand des wenig hohen Reliefs aus. Wo sie vorkommen, sind sie auffallend niedrig. Etwas mehr kaudalwärts werden die Querfalten nur streckenweise beträchtlich höher und zeigen immer an Maschenecken ihre höchste Erhebung. Außer-

ordentlich schreitet die angedeutete Differenzierung im Relief voran, während zugleich eine starke Abflachung der nicht erhöhten Falten zu unbedeutenden Leisten parallel geht. So entsteht ein Bild wie in Fig. 23. Später nimmt auch die Höhe der zottenartigen, dreieckigen Querfaltenreste an den alten Netzecken nicht unbedeutend ab, die sie verbindenden Leisten erhöhen sich wieder etwas und es entsteht ein regelrechtes Netz, in dem sogleich die Längsfalten durch geraden Verlauf und größere Höhe ein Übergewicht erlangen. Das ganze Relief ist aber viel flacher als am Mitteldarmanfang, seine Maschen sind enger, Fortsätze fehlen hier ganz. Nachdem unter weiterer Abflachung des Reliefs auch ein Schwinden der Querfalten eingesetzt hat, sieht man im letzten Viertel des Mitteldarms nichts mehr als flache, fast parallele Längsleisten, die unverbunden sind. Vor dem Enddarm, der sich plötzlich erweitert, findet sich an Stelle einer Klappe nur ein kaum kenntlicher flacher Ringwulst. Leider war der Enddarm sehr stark mit Inhalt angefüllt. Sein Relief war enorm abgeflacht. Ich sah nur größtenteils unzusammenhängende Faltenreste minimaler Höhe, die ich als Teile eines normalerweise bestehenden einfachen Netzes ansprechen zu dürfen glaube. Also auch hier eine nahezu glatte Schleimhaut bei starker Darmfüllung!



Textfig. 24. Relief im 3. Viertel des Mitteldarmes von *Megalophrys*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

3. Familie: *Bufo*idae.

a) *Bufo vulgaris*. Anfangs besteht hier ein einfaches mittelhohes Faltennetz mit rundlich-polygonalen Maschen. Meist sind die Falten leicht geschlängelt. Bald schon zeichnen sich einzelne Schräg- und Querfalten durch ihre Höhe aus und hernach sind die Querfalten regelmäßig höher als die übrigen. Im zweiten Drittel des Mitteldarmes werden die Querfalten dann freilich den anderen an Höhe wieder gleich, aber die Maschen bleiben doch noch etwas quergestreckt. Erst mit Beginn der zweiten Mitteldarmhälfte wird ihre Längsachse größer und die längsgezogenen Maschen werden nun von etwas höheren Längsfalten als Querfalten begrenzt.

Regelmäßig querverlaufende Falten von leistenartigem Charakter kontrastieren immer stärker gegen die auch erniedrigten Längsfalten. Den Enddarm trennte bei einem Exemplar ein sehr flacher Ringwulst vom Mitteldarm, ein zweites zeigte dagegen eine kurze Enddarmklappe. Das Relief des erheblich weiteren Enddarmes ist ein einfaches, glattrandiges Faltennetz von geringer Höhe. Seine Maschen sind polygonal. Einzelne Querfalten waren etwas höher als das sonstige Relief. Ich will noch hinzufügen, daß eines meiner Exemplare im Anfang des letzten Mitteldarmdrittels starke Darmfüllung zeigte. In der Mitte des gedehnten Stückes fand ich das Relief völlig geschwunden, nach vorn wie hinten begann es dann ganz flach und ging in das normale Relief über. Also war auch der Reliefcharakter im Mitteldarm ein anderer, als ich ihn je bei Fischen traf und näherte sich mehr den ephemeren Strukturen unseres Apodiden.

MECKEL gibt an, daß im Mitteldarmanfang Querfalten sehr dicht stehen, die allmählich durch wellenförmige Längsfalten in ganz gerade übergehen. Die Mastdarmschleimhaut ist plötzlich ganz glatt. MECKEL sagt, eine BAUHINSche Klappe fehle Bufo.

b) *Bufo calamita* hat eine BAUHINSche Klappe. Im einfachen Faltennetz des Darmanfangs sind die Maschen ungleich und ebenso ist es die Faltenhöhe. Auch hier laufen die Falten meist leicht geschlängelt. Viele Maschen sind unvollständig. Die ungleiche Höhe der Falten kann an derselben Falte auf kurze Entfernung um mehr als das vierfache verschieden sein. Auf diese kurze Zone folgt eine ebenso kurze, in der das Netz vollständiger ist, Schräg- und Längsfalten gleichmäßige Höhe haben, und lediglich die Querfalten sich durch im ganzen größere Höhe aber bei starker lokaler Ungleichheit auszeichnen. Die höchsten Stellen der Querfalten fallen fast durchweg in die Nähe von Netzecken. Von der Mitte des Mitteldarmes an flacht dieses Relief rasch ab und die Höhe der Querfalten ist eine ganz gleichmäßige; wird zunächst der der anderen Falten gleich und sinkt darauf unter die der mehr hervortretenden Längsfalten sogar herab. Schrägfalten finden sich kaum, alle Falten laufen längs oder quer. Kurz vor der flachen BAUHINSchen Klappe schwinden die Querfältchen. Im Enddarm finde ich ein glattrandiges einfaches Netz mit polygonalen Maschen.

c) *Bufo variabilis* schließt sich im Fehlen einer Pylorusklappe und dem Vorhandensein einer sehr flachen Enddarmklappe sowie durch sein Relief eng an die beiden vorigen. Im Netz

des Darmanfanges sind die Faltenränder leicht gekraust und mit unregelmäßigen Einschnitten versehen. Dabei sind die Falten hoch, die Maschen polygonal. Weiterhin treten auf Querfalten zumal, aber auch auf Längsfalten an Netzecken bedeutende Fortsätze hervor, während die übrigen Falten zu flachen Leisten reduziert sind. Dadurch wird stark an *Megalophrys* erinnert. Im zweiten Fünftel des Mitteldarmes sind diese Fortsätze, die sogar oft gekräuselt erscheinen, am allerhöchsten. Gegen die Mitteldarmmitte hin nimmt dann die Höhe der Fortsätze stufenweise ab, ihre Zahl wird zugleich geringer. Dadurch tritt das Netz wieder klarer heraus, von dessen Faltenbasen man nun vielfach kleine Fältchen in die Maschenräume verlaufen sieht, die dort verschwinden. Die Neigung zur Fortsatzbildung besteht aber noch bis ans letzte Drittel des Mitteldarmes. Hier erst schwinden jegliche Fortsätze. Das Netz wird gleichmäßig und sodann bekommen, wie sonst, die Längsfalten in ihm den Vorrang. Ein Schwund der Querfalten aber ist erst dicht vor dem Enddarm festzustellen, wo aber auch die Längsfalten niedrig geworden sind. Das Enddarmrelief gleicht dem von *B. calamita* anfangs. Kurz vor der Enddarmmitte beginnen dann Längsfalten zu überwiegen und es setzt langsam eine Rückbildung von Schräg- und Querfalten ein, die im letzten Drittel ganz fehlen. Ephemere Längsrundeln bestanden unter diesem konstanten Relief.

d) *Bufo aqua* weicht stärker von *B. vulgaris* ab. Hinsichtlich der Klappen bestehen zwar dieselben Zustände wie bei den beiden vorigen, aber das Relief zeigt charakteristische, eigene Merkmale. Man findet zu Anfang ein einfaches, flaches, nicht immer ganz vollständiges Netz mit teilweise geschlängelten Falten und leicht zackigem Rande. Einige Längs- und Querfalten treten etwas später durch größere Höhe hervor. Aus dem zackigen Rande erheben sich einzelne gröbere, dreieckige Fortsätze. Kurze Zeit später haben die Querfalten dann das Übergewicht, die Längsfalten sind niedrig, teilweise geschwunden. So sind nun die stark quergezogenen Maschen oft recht unvollständig. Bisweilen zeigen auch die Querfalten Unterbrechungen unbedeutender Länge. Liegen diese an mehreren benachbarten Falten hintereinander in einer Längslinie, so erscheint der Darm hier wohl wie zusammengenäht. Das flache Relief nimmt langsam noch an Höhe ab und im zweiten Viertel des Mitteldarmes wird der Schwund von Längsfalten sehr verbreitet, die in der zweiten Hälfte dann aber wieder hervorzutreten beginnen und

allmählich die Höhe der Querfalten erreichen, sie dann sogar übertreffen, da die Querfalten stärker abflachen, nachdem ein kurzes Stückchen ein gleichmäßiges Netz bestand. Sie werden

rein quer und flach, verschwinden aber erst kurz vor dem flachen Ringwulst gänzlich, der den Enddarmanfang bezeichnet. Das flache Enddarmrelief ist ein glattrandiges Faltennetz.



Textfig. 25. Relief des Mitteldarmanfangs von *Hyla coerulea*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

rein quer und flach, verschwinden aber erst kurz vor dem flachen Ringwulst gänzlich, der den Enddarmanfang bezeichnet. Das flache Enddarmrelief ist ein glattrandiges Faltennetz.

4. Familie: **Hylidae.**

a) *Hyla coerulea* bietet unter den Hyliden, die weitaus einfachsten Befunde. Eine Pylorusklappe fehlt, eine flache Enddarmklappe besteht. Durch starke Darmfüllung war das Mitteldarmrelief im ersten An-

fang weitgehend abgeflacht. Es wird hier von einem glattrandigen, einfachen Faltennetz mit längsgestreckten polygonalen oder rund-



Textfig. 26. Relief einer nur wenig späteren Stelle als in Textfig. 25 abgebildet. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)



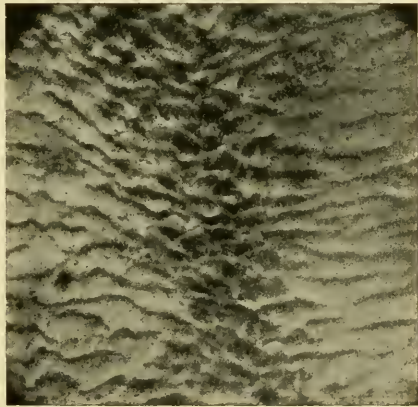
Textfig. 27. Relief des letzten Mitteldarmviertels von *Hyla coerulea*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

lich - polygonalen Maschen gebildet (Textfig. 25), deren Größe sehr verschieden ist. Weiter kaudal herrschen im Netz etwas verbreiterte und erhöhte Querfalten vor besonders im zweiten Mitteldarmdrittel (Textfig. 26). Wie man sieht, sind die Maschen

hier auch breiter geworden. Einige der Falten sind wohl am freien Rande leicht gekerbt und lappig. Erst dicht vorm letzten Mitteldarmdrittel werden wieder alle Falten gleich hoch und glattrandig. Wenig später überwiegen dann Längsfalten (Textfig. 27). Alle übrigen Falten verlaufen dann zuletzt rein quer und sind äußerst flache Leisten. Ein niedriges, glattrandiges einfaches Netz mit polygonalen Maschen deckt die Enddarmschleimhaut. Anfangs sind die Maschen oft quer, später immer langgezogen.

b) *Hyla carolinensis* weicht von diesem einfachen Befund schon ziemlich ab. Auch hier ist das Mitteldarmrelief in der Hauptsache ein einfaches Netzwerk, dessen Schräg- und Längsfalten aber größtenteils rückgebildet sind, während die queren Falten als flache, schmale Leisten im ganzen erhalten blieben (Textfig. 28 seitlich). Nur an einzelnen Stellen sind unbedeutende Netzbezirke noch erhalten.

Die Querfalten zeigen nun verschiedene Eigentümlichkeiten. Oft umziehen sie den ganzen Darm, die Mehrzahl indessen besitzt hin und wieder Unterbrechungen oft auf ansehnliche Strecken. Sodann weisen diese Querfalten von Zeit zu Zeit kleine Verdickungen und Erhöhungen auf, von denen man an einzelnen Orten erkennen kann, daß sie sich an Stellen früherer Netzecken zu zeigen pflegen. Seinen Hauptcharakter besitzt das Relief aber

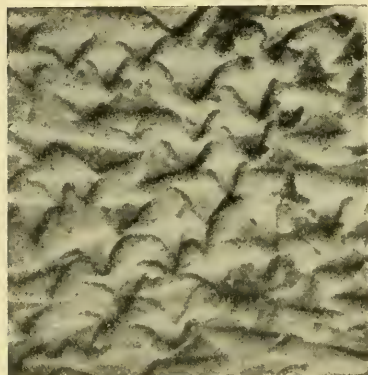


Textfig. 28. Relief nahe dem Mitteldarmanfang von *Hyla carolinensis*. (Leitz Obj. 2, Ok. 3.)

durch eine besonders entwickelte dorsale, schmale Längszone über der Ansatzlinie des Mesenteriums, in der sowohl das Netz vollständiger ist, als auch höher, und die verdickten und erhöhten Teile der Querfalten als lappige, breite Fortsätze ins Lumen hineinragen. Etwa vier bis fünf solche Fortsätze zeigen sich in dieser Zone in einer Querreihe stehend, anfangs sogar noch etwas mehr (sechs wohl auch sieben). Diese Längszone schwindet im zweiten Viertel des Mitteldarmes und zwar allmählich. Die Höhe der Falten und Fortsätze hat vorher abgenommen, die Vollständigkeit

der Maschen hört auf. Dieser Übergang der Längszone in das allgemeine Relief ist viel weniger plötzlich wie der Übergang der Längszone auf die lateralen Darmwände vorher. Im zweiten Viertel bilden sich dann auch die Verdickungen und Erhöhungen aller Querfalten zurück und unter langsamer Zunahme der Längsfalten entsteht sehr rasch ein regelrechtes Netz. Die Längsfalten in ihm werden sogleich parallel, alle anderen Falten rein quer, und die Längsfalten überwiegen nun an Höhe etwas. Hinter der glattrandigen BAUHINSchen Klappe am Enddarmende sieht man einige sehr hohe, parallele Längsfalten, sonst eine glatte Schleimhaut. Der Darm war stark gefüllt gewesen.

c) *Hyla arborea* hat ein noch höher differenziertes Relief. Wie bei allen Hyliden vermißte ich eine Pylorusklappe. Ein Exemplar zeigte eine flache BAUHINSche Klappe, ein anderes



Textfig. 29. Relief nahe hinter dem Mitteldarmanfang von *Hyla arborea*. (Leitz Obj. 2, Ok. 3.)

nichts davon. Im Mitteldarm-anfang sah ich kein Netz mehr ausgebildet, sondern fand nur isolierte Fortsätze mit querstehender, breiter Basis, deren Form bei dem einen Tier, dreieckig oder zungenförmig war (Textfig. 29) beim anderen, wo die Basis viel schmaler war, von vorn nach hinten abgeplattet zottenförmig. Hier waren die Fortsätze zugleich höher. Von der Fortsatzbasis gehen vielfach nach vorn oder hinten und schräg kurze Leistenrudimente ab, die schwachen Reste eines alten Netzwerkes, das auch hier sicher einst

wie bei *H. coerulea* bestand. Etwa im zweiten Darmachtel sind die Fortsätze höher geworden, erreichen hier ihre größte Höhe und enden manchmal, wenn sie eine sehr breite Basis haben, in zwei Spitzen, wie das auch in Textfig. 29 links in der Mitte sichtbar wird. Im zweiten Drittel des Mitteldarmes treten niedrige, schmale Leisten als Verbindung zwischen den Fortsatzbasen, rasch an Zahl zunehmend, hervor und nun besteht ein Bild wie bei *Megalophrys montana* (Textfig. 23). In einem niedrigen Netz sind die Querfalten die vorherbeschriebenen breiten Fortsätze. Die Längsfaltenhöhe nimmt aber rasch zu, die Fortsätze der Querfalten verkürzen sich ebenso rasch und

schwinden bis auf die Falten ganz. In dieser Region sieht man Fortsätze von den Längsfalten bisweilen ausgehen. Die Längsfalten überwiegen immer mehr und es entsteht das am Darmende übliche Netz mit reinen Quer- und Längsfalten, deren letztere die höchsten sind. Vor der BAUHINSchen Klappe ist auch dies Relief abgeflacht und die Quersfalten sind sogar ganz geschwunden. Im Enddarm besteht ein einfaches, flaches Netz, in dem gegen den Anus hin Längsfalten nicht unerheblich hervortreten. Die Faltenränder sind glatt.

d) *Hyla aurea* erinnert sehr stark an *arborea*. Wie bei einem Exemplar von *arborea* bestehen schmale, abgeplattete, fadenartige Fortsätze im Mitteldarmanfang und die gleichen sonstigen Befunde. Im Enddarm war die Schleimhaut ganz glatt. Hier war der Darm prall mit Nahrungsresten angefüllt, das Relief also wohl nur verstrichen. Es wird fraglos ein glattrandiges einfaches Netz sonst sein.

MECKEL macht über *Hyla* die generelle Angabe — er hatte wohl *arborea* im Auge — im Mitteldarmanfang fänden sich viele dichtstehende, aber niedrige Falten, „welche ansehnliche, unregelmäßig-viereckige Zellen bilden, und von denen sehr viele lange, spitze Zotten vorspringen. Diese verschwinden allmählich und die Falten gehen alle in dichtstehende, wellenförmige Längsfalten über, die sich auch, aber niedriger und weniger zahlreich, im Mastdarm finden“. Wie man sieht, ist diese Darstellung lückenhaft.

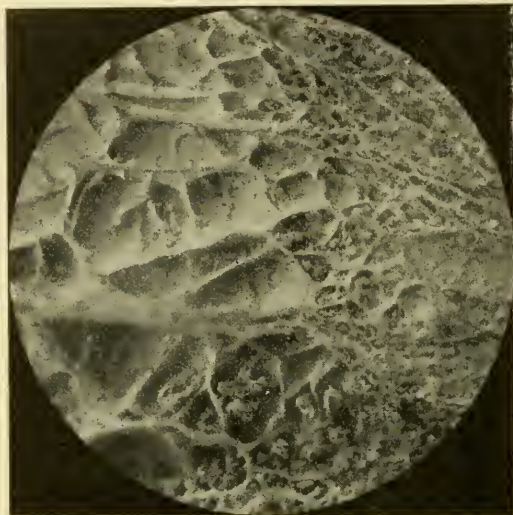
e) *Acris gryllus* besitzt wie *Hyla arborea* anfangs hohe, schöne, zottenartige Fortsätze in der gleichen Anordnung. Dagegen sieht man später Längsfalten im Netz vorherrschen. Eine nähere Beschreibung könnte wörtlich mit der von *arborea* übereinstimmen.

f) *Chorophilus terrarum*. Auch dies Tier ergibt den gleichen Befund für den Mitteldarm. Hinter der kurzen BAUHINSchen Klappe folgt ein flaches einfaches Netzwerk als Enddarmrelief. Über dies kann ich nähere Angaben nicht weiter machen, da mein Präparat nicht gut war.

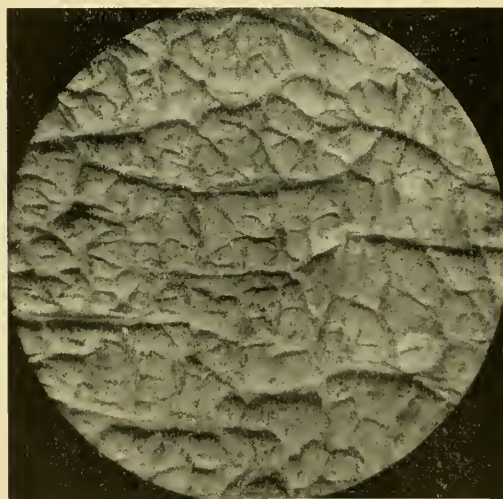
5. Familie: *Cystignathidae*.

a) *Cystignathus ocellatus*. Im Mitteldarm besteht ein einfaches, glattrandiges Netzwerk von mäßiger Höhe. Es umschließt rundliche oder polygonale, anfangs vorwiegend längsgestreckte Maschen. Obwohl eine Pylorusklappe fehlt, ist, wie Textfig. 30

zeigt, die Grenze zwischen dem Pylorusteil des Magens mit seinem engeren Kryptennetz und dem Netz des Mitteldarmanfanges leicht festzustellen. Aber



Textfig. 30. Relief der Kopfdarm-Rumpfdarmgrenze von *Cystignathus ocellatus*. (Leitz Obj. 2, Ok. 2.)



Textfig. 31. Relief gegen das Ende des ersten Mitteldarmdrittels von *Cystignathus ocellatus*. Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

die Falten beider Reliefs hängen zusammen und sind nicht, wie bei Fischen fast stets, getrennt. Im Netz des Rumpfdarmanfanges sieht man schon anfangs, daß die Falten nicht gleich breit und hoch, sondern einzelne mächtiger entfaltet sind. Etwa vom zweiten Zwölftel des Mitteldarmes an kann man feststellen, daß nun die erhöhten Falten immer nur

Querfalten sind, während die Längsfalten hier bereits nicht unbedeutend niedriger geworden sind (s. Textfig. 31), ja vielfach sogar Lücken zeigen, so daß benachbarte Maschen zusammenhängen.

Beachtenswert ist, daß nicht alle Querfalten sich durch größere Höhe auszeichnen, sondern nur ein Teil von ihnen. Schon kurz vor Anfang des zweiten

Rumpfdarmviertels ändert sich das Relief dahin, daß wieder alle Falten gleichhoch werden, indem besonders die Querfalten

zurücktreten, aber auch die Längsfalten sich ein wenig erhöhen. Die Längsfalten steigern ihre Höhe dann gleich darauf soweit, daß sie das Übergewicht über die anderen Falten bekommen, das sie behalten, denn schon im zweiten Viertel setzt eine Rückbildung der Querrältchen ein, die im letzten Viertel nahezu den Schwund der Fältchen herbeigeführt hat. Mein Exemplar zeigte aber dicht vor der flachen BAUHINSchen Klappe nochmals wieder etwas mehr und höhere Quersalten. Im Enddarm findet sich ein flaches einfaches Netz mit glatten Falten und ziemlich großen rundlich polygonalen Maschen. An gedehnten Darmstellen verstreicht es ganz.

b) *Leptodactylus albilabris* hat im Rumpfdarmanfang auch ein einfaches Netzwerk von ziemlicher Höhe, dessen Falten geschlängelt sind. Dies Relief wird sehr rasch flacher und die Falten verlieren die Schlängelung. Längsfalten treten deutlicher hervor und zwar zunächst durch einen mehr geraden Verlauf, dann auch durch ihre Höhe. Letztere nimmt aber nur gering zu, fällt nur darum so ins Auge, weil die Quersalten flacher geworden sind. Von dem beschriebenen Relief gehen im ersten Drittel von fast allen Falten, vorzüglich aber von den queren, kurze, stumpfe, lappenartige Fortsätze aus, die gegen das zweite Drittel hin verschwinden. Das Enddarmrelief scheint ein einfaches Netz zu sein. Der Zustand meines Präparates war leider hier sehr schlecht, so daß ich nichts weiter angeben kann.

6. Familie: **Engystomatidae.**

a) *Engystoma carolinense* erinnert in seinem Relief einerseits an *Cystignathus ocellatus*, andererseits an *Leptodactylus albilabris*. Anfangs sieht man ein ziemlich hohes einfaches Netz mit geschlängelten Falten. Gleich darauf sieht man die Maschen eine Querrichtung bevorzugen und die Quersalten stärker entwickelt. Von ihrem Rand erheben sich einzelne breit-zungenförmige Fortsätze von wechselnder Höhe, die späterhin aber wieder fehlen. Nach und nach wird das Relief ein gleichmäßig entwickeltes Netz und später ein Netz mit stärkerer Entwicklung der Längsfalten. Im Enddarm sah ich ein einfaches Netz. Über das letzte Drittel des Enddarmes kann ich aber keine Angaben machen, da mir dies Stück durch Unvorsichtigkeit verloren ging.

b) *Microhyla achatina* hat wie *Engystoma* eine BAUHINSche Klappe. Im Rumpfdarmbeginn trifft man ein einfaches Netz mit etwas langgezogenen polygonalen Maschen und zarten, verschieden

hohen, am freien Rand leicht wellig gekrausten Falten, aus denen sehr kurze dreieckige Fortsätze, zumal an den Netzecken ausgehen. Sehr bald schon sieht man, daß die Querfalten viel höher geworden sind als zuvor irgend eine Falte war, daß die Längsfalten enger stehen, rein longitudinal und fast parallel verlaufen und zu unbedeutenden Leisten, ähnlich wie bei *Pelobates* (Textfig. 16) abgeflacht sind. Der Querfaltenrand ist in unregelmäßigen Abständen und verschieden tief eingekerbt, zackig. Nun schwinden gleich darauf die Längsfältchen bis auf Bruchstücke, auch die Querfalten werden flacher und weisen einzelne Lücken auf, behalten aber ihre Fortsätze bei. Solche Fortsätzchen zeigen sich auch auf den geringen Resten der Längsleisten. Im letzten Mitteldarmdrittel konnte ich das Relief nicht untersuchen, da mir seine Präparation mißlang. Im Enddarm war unter dem Einfluß praller Füllung das Relief völlig geschwunden.

7. Familie: *Ranidae*.

a) *Rana esculenta* hat keine Pylorusklappe, die *BAUHINSche* Klappe ist sehr schwach und kurz. Im Darmanfang besteht ein einfaches Faltennetz von mittlerer Höhe (s. Textfig. 32). Allmählich überwiegen in ihm dann Querfalten an Höhe, während die Längsfalten niedriger werden. Am stark gefüllten Darm verlaufen die Querfalten fast rein quer oder in ganz flachen Zickzacklinien, am leeren Darm trifft man ein Bild wie in Textfig. 33, die Querfalten verlaufen in starkem Zickzack und bilden ein *M*. Die Zahl der nach vorn gewandten Winkel scheint stets zwei zu sein. Die Falte ist hier stets höher als in den nach hinten gewandten beiden Winkeln, was auch unsere Figur zeigt. Diese Verhältnisse hat *ECKER-WIEDERS-*



Textfig. 32. Relief des Mitteldarmanfanges von *Rana esculenta*.
(Leitz Obj. 1, Ok. 1.)

HEIM richtig angegeben. Nicht richtig aber ist die Ansicht, daß die die nach hinten konvergierenden beiden Winkel verbindenden Längsfältchen die Querfalte in zwei Teile zerlegen und man hier zwei parallele Reihen hintereinanderstehender, nach vorn konvexer

Taschenklappen vor sich habe, und der daran geknüpfte Vergleich dieser Bildung mit den Aortenklappen. Es handelt sich lediglich um eine andere Form der üblichen Netzkonstruktion, in der die Querfalten die fast parallel und rein longitudinal verlaufenden Längsfalten an Höhe weit übertreffen und die Längsfalten, die die nach hinten konvergierenden Winkel verbinden, keine besondere Auszeichnung vor allen anderen haben. Auch ist der Mechanismus nicht mit dem der Taschenklappen einfach zu vergleichen. Am stark gedehnten Darm bildet jedes \mathbf{M} eine fast gerade Linie, dann haben wir ein Netz mit rechteckigen Maschen vor uns, in dem jedes \mathbf{M} sich als eine ganz einheitliche Falte und nicht als zwei darstellt. Daß bei so starker Darmfüllung gerade an der gedehnten Stelle eine Rückwärtsstauung durch die angeblichen Klappen nicht wesentlich verhindert werden kann, ergibt sich sofort, denn die Faltenhöhe muß bei der Streckung natürlich abnehmen und spielt namentlich bei der dann erreichten Lumenweite keine bemerkenswerte Rolle. Die Darmwand darf man zumal bei Amphibien,



Textfig. 33. Relief ein wenig dahinter. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

wo man noch in späten Darmteilen oft kaum zerkleinerte, ansehnliche Käfer und dergleichen findet, nicht so einfach mit der Wand eines Blutgefäßes vergleichen. An beide werden mechanisch sehr verschiedenartige Anforderungen gestellt. Auf die physiologische Bedeutung der Einrichtung kommen wir noch später zurück. Schon vor der Mitte des Mitteldarmes nimmt die Höhe der Längsfältchen zu, die der Querfalten etwas ab. Am leeren Darm sieht man die zwei nach vorn konvexen Querfaltenwinkel sich einander nähern (Textfig. 34) und bald miteinander verschmelzen, wobei aus dem spitzen Winkel eine runde Kuppe zu werden pflegt. Die Längsfaltenhöhe nimmt weiter zu und bald sehen wir ein langgestrecktes Netz entstanden, in dem die Querfalten

eine sehr bescheidene Rolle spielen (Textfig. 35). Auch die Längsfaltenhöhe nimmt vor der BAUHINSchen Klappe wieder etwas



Textfig. 34. Relief kurz vor der Mitteldarmmitte. (Leitz Obj. 1, Ok. 2).

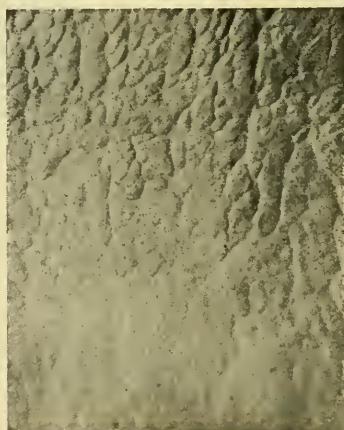


Textfig. 35. Relief aus dem Mitteldarmende. (Leitz Obj. 1, Ok. 2).

ab. Im Enddarm findet sich ein einfaches, glattrandiges, niedriges Faltennetz mit langgestreckten rundlich-polygonalen Maschen. An



Textfig. 36. Relief des Enddarmanfanges von *Rana esculenta*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

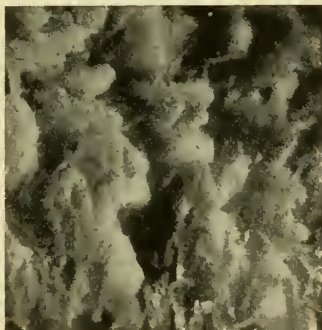


Textfig. 37. Relief des zweiten Enddarmdrittels an stark gedehnter Darmstelle. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

gedehnten Stellen (Textfig. 37) kann es fast ganz schwinden. Vor dem After pflegt das Relief höher als sonst im Enddarm zu sein.

b) *Rana mugiens* zeigt im Darmanfang ein kaum mittelhohes Netz, dem von *esculenta* ähnlich. Die Falten pflegen leicht geschlängelt zu sein. Bald werden die Maschen quergestreckt, und Querfalten, die noch unregelmäßig und leicht im Zickzack verlaufen, werden höher als die anderen. Und zwar sind nicht alle Querfalten erhöht sondern nur einige. Die nicht erhöhten zeigen sich dann zu unbedeutenden Leisten erniedrigt. Später folgt das gleiche \mathbf{M} Relief wie bei *esculenta*. Hier sah ich aber öfter zwei der benachbarten queren Zickzackfalten sich durch mächtige schräge Falten miteinander verbinden. Das spätere Relief stimmt mit dem von *esculenta* überein. Geringe Querfaltenreste bestehen im Netzrelief des Schlußteiles, in dem, wie immer, Längsfalten vorwalten bis zur BAUHINSchen Klappe. Das Enddarmrelief verhält sich ganz wie bei *esculenta*, unter ihm sah ich nur noch nahe dem After ephemere, gröbere Längs-Runzeln liegen.

c) *Rana occipitalis* schließt sich den beiden vorigen an. Im Anfangsnetz sind die Falten leicht geschlängelt (Textfig. 38) in ihrer Höhe etwas ungleich und am Rande leicht gezackt. Rasch werden die erst längsgestreckten Maschen quergestreckt und die Querfalten überwiegen die abgeflachten Längsfalten. Während die Mehrzahl der hohen Querfalten die ganze Peripherie des Darmes umzieht, selten an einer Stelle unterbrochen ist, zeigen die niedrigen Längsleisten, die ein Stück auf die Seitenflächen der Querfalten hinaufziehen, am Darmanfang häufiger Unterbrechungen. Schon im Anfang des zweiten Darmdrittels ist das Relief viel flacher und hier erfolgt der Übergang in das spätere Netz mit dem üblichen Hervortreten der Längsfalten genau wie bei *esculenta*. Im Enddarm herrscht auch Übereinstimmung mit den beiden vorigen. Vor dem After treten im Netz die Längsfalten in den Vordergrund und zwar erheblich. Bei *occipitalis* sieht man hier daneben eine starke Reduktion der Querfalten, die zum Schluß ganz fehlen.



Textfig. 38. Relief aus dem Mitteldarmanfang von *Rana occipitalis*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

d) *Rana temporaria* weicht schon mehr vom Typus *esculenta* ab. Von einem Netz sind im Darmanfang nur unvollständige Teile meist erhalten. Faltenreste tragen größtenteils den Charakter krauser Fortsätze, teilweise auch den eben sichtbarer Leistchen. Auch isoliert stehende zottenartige Gebilde, die an *Hyla* etwas erinnern, findet man bei manchen Tieren. In diesen Resten, aus denen man immerhin ein Netz sich leicht rekonstruieren kann, fallen Teile querter Falten durch ihre Häufigkeit auf. Nur wenig mehr kaudalwärts ist das Bild ziemlich verändert. Querfalten sind in großer Höhe und Ausdehnung erhalten, von den Längsfalten aber sind nur minimale Leistchen, die nicht mal von einer Querfalte zur nächsten reichen, übrig geblieben.



Textfig. 39. Relief gegen Ende des ersten Mitteldarmviertels von *Rana temporaria*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

Anfangs ist nicht jede Querfalte so ausgebildet, sondern nur jede zweite, wohl auch dritte. Dann ist die dazwischenliegende nur in Form eines meist dreieckigen, lappenartigen Fortsatzes erhalten (Textfig. 39), dessen Größe recht verschieden ist, bald aber sind alle Querfalten gleichmäßig entwickelt und jede von ihnen pflegt dann die ganze Darmperipherie zu umziehen. Die Höhe dieser Querfalten ist ziemlich gleichmäßig, Fortsätze fehlen. Oft sind Querfalten, wie bei *esculenta*, nach vorn Λ förmig geknickt, doppelte M Form habe ich fast nie bei *temporaria* gesehen. Dicht vor dem zweiten Drittel des Mitteldarmes geht dies Relief in ein Netz

über. Die Längsfalten treten nach und nach wieder vollständig und viel höher hervor, die Querfalten werden flacher. Das so entstehende Netz ist zunächst sehr unregelmäßig, dann aber, etwa in der Mitte des Mitteldarmes, werden Längsfalten und Querfalten in ihm säuberlich geschieden, es entsteht ein regelmäßiges Netz, in dem sehr rasch die Längsfalten dann auch die höchsten werden, wie bei allen anderen Anuren in dieser Gegend. Das unregelmäßige Netz kann auch wohl durch eine sehr kurze Zone mit geschlängelten Längsfalten in das ganz regelmäßige übergehen. Das ist individuell verschieden. Im Enddarm besteht ein ein-

faches, glattrandiges Netz mit ungleichgroßen und verschieden geformten Maschen. Seine Höhe ist nur mäßig.

e) *Rana adspersa* weicht noch weiter von *esculenta* ab. Ein flacher Wulst bezeichnet bei ihm den Pylorus und an ihn unmittelbar angelehnt trifft man im ersten Rumpfdarmstück eine Lage von ein bis zwei Netzmaschen (s. Textfig. 40). Die Falten dieses Reliefs sind äußerst flach und leistenartig. Gleich danach schwindet das Netz und es bestehen nur Reste eines solchen ähnlich wie bei *temporaria*. Aber hier war das ganze Relief flacher. Flache, leicht geschlängelte und sehr verschieden lange Querleistchen sind am häufigsten, einzelne längsgestellte, noch weit unbedeutendere Erhebungen entsprechen den Resten von Längsfalten. Etwas mehr kaudalwärts werden die Querfaltenreste länger, hängen öfter miteinander zusammen und bilden Zickzacklinien, zeigen vereinzelt auch Fortsätze geringer Höhe. Kurz vor dem zweiten Viertel des Mitteldarmes bekommen auch die längssten Faltenreste eine größere Basis und etwas größere Höhe und vereinen hin und wieder benachbarte Querfältchen, die unregelmäßiger in der Richtung werden als vordem. In der Verfolgung dieses Prozesses entsteht allmählich ein einfaches Netz flacher Leistchen, in dem nun in der ganzen hinteren Mitteldarmhälfte die Längsfalten die Hauptrolle spielen, die Zahl der Querfalten und ihre Höhe aber abnimmt. Dicht vor der flachen BAUHINSchen Klappe sah ich keine Querfalten mehr. Im Enddarm waren riesige Massen von Inhalt aufgestapelt. Das Relief war in ganzer Ausdehnung völlig verschwunden.

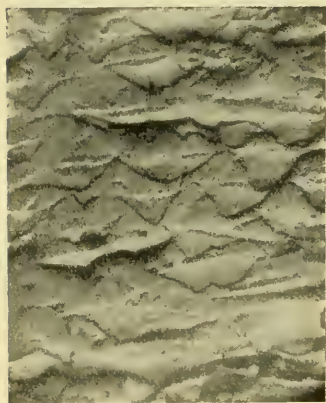


Textfig. 40. Relief des Mitteldarmanfanges von *Rana adspersa*.
(Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

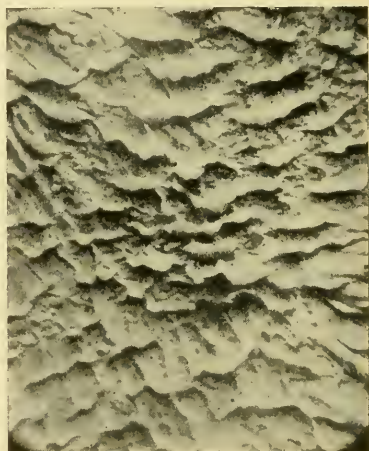
f) *Rana hexadactyla* endlich hat schon im ersten Darm-anfang weder ein Netz noch Reste eines solchen, sondern sogleich das Zickzackfaltenrelief, das *R. esculenta* hinter dem Netz des Darmanfanges aufweist. Hier besteht also sofort ein Netz mit stark überwiegenden Querfalten, die bei gedehntem Darm fast oder ganz gerade verlaufen, bei mäßiger Füllung aber im M. Hier sieht man nun häufig einen Zerfall der Zickzackfalte in

zwei nebeneinander liegende Winkel ($\Delta\Delta$), dies ist sogar bei der Mehrzahl der Falten so, wenigstens anfangs. Gegen die Mitte des Mitteldarmes dagegen findet man nur noch einheitliche Falten, die beiden Teile hängen wieder zusammen. Erst im Anfang des letzten Darmdrittels geht dies Relief in das bekannte Netz mit überwiegender Entwicklung von Längsfalten über. Nur eine Erweiterung und keine BAUHINSche Klappe oder ein entsprechender Wulst deutet den Beginn des Enddarmes an. Im prall gefüllten Enddarm sah ich nur in der analen Hälfte, die weniger gedehnt war, Reste eines einfachen, glattrandigen Netzes. Im Anfang war die Schleimhaut völlig glatt.

g) *Racophorus leucomystax*. Das Relief von *Racophorus* weicht von dem von *Rana* ab und erinnert in manchem mehr



Textfig. 41. Relief des zweiten Mitteldarmviertels von *Racophorus leucomystax*. (Leitz Obj. 1, Ok. 3.)



Textfig. 42. Relief nahe der Mitteldarmmitte von *Racophorus*. (Leitz Obj. 1, Ok. 2.)

an die Reliefs anderer Anurenfamilien. Ein Netz mit stark quergezogenen Maschen sieht man am Anfang. Während die Mehrzahl der Falten nur niedrige, zarte, glattrandige Leisten darstellen, überwiegen einige Querfalten über sie um das vielfache an Höhe. Diese schmalen, sehr hohen Falten sind nicht rings um die ganze Peripherie gleichmäßig hoch, sondern haben auch flachere Abschnitte. Ihr freier Rand ist leicht gezackt, die Basenlänge der hohen Querfalten nimmt kaudalwärts zu, ihre Höhe und die Tiefe ihrer Randeinschnitte in gleichem Sinne ab. Schon vor Beginn des zweiten Darmviertels sind nicht mehr alle Quer-

fallen so ausgebildet, sondern nur noch ein Teil von ihnen. Der andere Teil und auch Stücke der Längsleistchen können hier kleine Fortsätze darstellen, die dann meist an Netzecken stehen. Kurz danach ist ähnlich wie bei *Hyla arborea* jede Querfalte dann in einzelne dreieckige Fortsätze zerfallen, deren höchste Erhebung über Netzknotenpunkten liegt, die anderen Netzteile sind nur als minimale Leistchen erhalten, sogar vielfach ganz geschwunden. Etwa 8—16 solcher dreieckiger Fortsätze mit querstehender Basis gehen aus jeder Querfalte hervor, die auch in parallelen Längsreihen hinter einander stehen. Die Höhe der Fortsätze nimmt schnell ab und schon vor der Mitteldarmmitte sind sie recht flach geworden, während ihre Basis sich verlängerte. Bald sieht man wieder glattrandige Querfalten aus ihnen geworden, deren Höhe fortgesetzt abnimmt bei gleichzeitigem Höherwerden der Längsfalten. Auf rundlich-polygonale Netzmaschen folgen sehr bald längsgestreckte. Die Längsfalten bekommen größere relative Höhe. Absolut hat die Reliefhöhe dagegen abgenommen. Vor der flachen Enddarmklappe vermissemich zum Schluß Querfalten. Im Enddarm besteht ein prachtvolles einfaches, glattrandiges Netz, dessen Längsfalten im analen Drittel viel höher werden. Eine Reduktion der Querfalten in diesem Abschnitt besteht aber nicht.

h) *Phrynobatrachus natalensis* bietet unter den Raniden die einfachsten Befunde. Das mittelhohe Relief des Darmanfangs ist ein einfaches Netzwerk mit geschlängelten Falten und unregelmäßigen Maschen. Sehr bald überwiegen für kurze Zeit in ihm Querfalten an Breite und Höhe ein wenig und gleich danach wird das Netz wieder völlig gleichmäßig und geht in ein Relief mit Überwiegen der Längsfalten über, dessen Maschen sehr langgestreckt sind. Nirgends bestehen Fortsätze, nirgends besteht ein Faltenzerfall. Infolge starker Dehnung war das gesamte Enddarmrelief völlig verstrichen.

Über das Relief unbezeichneter *Rana*-Arten gibt es manche Angaben in der Literatur. Alle sind sehr lückenhaft und oberflächlich. Nach RUDOLPHI fehlen Zotten und es bestehen wellenförmige Fältchen. MECKEL findet im Darmanfang: „Vier Reihen schief von vorn nach hinten gerichteter, ansehnlicher, sehr dichtstehender Falten, die unter spitzen Winkeln abwechselnd von vorn nach hinten und von hinten nach vorn konvergieren und ineinandergreifen und nach hinten in einfache, viel niedrigere Längsfalten übergehen. Der Mastdarm ist anfangs plötzlich mit

äußerst feinen, zahlreichen Zellen bedeckt, in der weit größeren hinteren Hälfte nur durch Längsfalten ungleich.“ GEGENBAUR erwähnt den zickzackähnlichen Verlauf der Mitteldarmfalten bei *Rana*.

Teil II.

Vergleichende Zusammenfassung der Befunde.

Überblicken wir die oben beschriebenen Rumpfdarmreliefs der Amphibien, so fallen die Befunde unseres *Gymnophionen* als die weitaus einfachsten sogleich auf. Hier hat der Rumpfdarm keine Sonderung in Mittel- und Enddarm erfahren, sondern durchzieht, völlig ungesondert, als einfacher Schlauch die Länge der Bauchhöhle. Seine Schleimhaut hat sich in Falten gelegt, die sich netzartig miteinander verbinden, flach und völlig glattrandig sind und bei starker Darmdehnung spurlos verstreichen.

Es erscheint die Faltenbildung der kaum elastischen Rumpfdarmschleimhaut hier noch ganz ausschließlich als eine Schutzeinrichtung gegen starke Dehnung oder Kontraktion der unter ihr befindlichen Darmmuskulatur. Entsprechend der möglichen Darmdehnung in radiärer Richtung finden wir Schleimhautlängsfalten, entsprechend einer in kraniokaudaler Richtung möglichen Ringfalten. Ihre Kombination ergibt, worauf ich schon 1911 nachdrücklichst zuerst hinwies (JACOBSHAGEN, Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer, Teil I, Jen. Zeitschr., Bd. XLVII N. F., 40, Heft 4, S. 557), ein Faltennetz als mechanische Grundform des Rumpfdarmreliefs. Indem das Rumpfdarmrelief unseres *Gymnophionen* diese einfachen Zustände nicht überschreitet, stellt es sich als das allerprimitivste dar, das wir von Wirbeltieren bisher kennen, denn selbst bei *Myxinoiden* (vgl. JACOBSHAGEN, Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer, Teil III, Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. LIII) sind die Zustände insofern höhere, als das fast ephemere, netzähnliche Relief in den Längsfalten wenigstens bereits bedeutende Höhe erreicht, die ein völliges Verstreichen des Reliefs fast niemals mehr zuläßt.

Die Oberflächengestaltung der Rumpfdarmschleimhaut bietet bei den übrigen Amphibien fortgeschrittenere Befunde.

Bei den Proteiden und Batrachoseps und bei einem Exemplar von *Siren lacertina* fand ich einen gleichfalls ungesonderten Rumpfdarm. *Megalobatrachus*, *Amphiuma*, ein Exemplar von *Siren lacertina*, ferner *Salamandra*, *Salamandrina* und manche Molge-Art zeigten eine fast plötzlich einsetzende, starke Lumenerweiterung kurz vor dem Rumpfdarmende, die offenbar als Vorstufe der Enddarmbildung anzusprechen ist. Bei *Molge alpestris* bestand am Beginn jener Erweiterung eine unregelmäßig verlaufende Reliefquerfalte, die höher als die übrigen war. Einige Exemplare von *Amblystoma* und *Plethodon* zeigten den hinteren Darmabschnitt wohl erweitert, nicht aber schärfer abgegrenzt, während andere Exemplare dieser Tiere eine flache, ringförmige Enddarmklappe deutlich aufwiesen, die ich bei dem *Amphiumiden* *Cryptobranchus* und den *Salamandrinen* *Spelerpes* und *Desmognathus* immer fand.

Bei *Siren*, *Necturus*, *Proteus*, *Batrachoseps* und mancher Molge erfährt das Relief im Endabschnitt nirgends eine plötzliche oder deutliche Veränderung. Bei *Desmognathus* und beim Rippenmolch scheint das Hauptrelief im Enddarm plötzlich noch einfacher zu werden, auch bei *Salamandra* fehlen hier immer die sonst am Mitteldarmende fast stets zu treffenden Fortsätze der Längsfalten. Die anderen pflegen überhaupt kein Hauptrelief konstanter Art im Endabschnitt aufzuweisen. Lediglich bei *Cryptobranchus* sah ich das schon am Mitteldarmende verschwundene Hauptrelief in unbedeutender Höhe im Enddarm wiederkehren.

Man kann also im ganzen das Rumpfdarmrelief der Urodelen noch als einheitlich im ganzen Verlauf ansehen und eine zusammenfassende Darstellung der Zustände des Rumpfdarmes dürfte berechtigt sein.

Das Relief der Urodelen ist überall ein Doppelnetz, in dem ein grobes Hauptnetz und ein feines „Drüsennetz“ zu unterscheiden sind.

Bei einigen, wie *Plethodon* und *Batrachoseps* ist es anfangs durchaus nicht leicht, beide Systeme zu unterscheiden, denn das „Drüsennetz“ ist fast eben so hoch wie das weitmaschigere Hauptnetz. Bei der Mehrzahl der Tiere gelingt die Trennung aber sehr leicht, denn das „Drüsennetz“ ist sehr engmaschig und flach gegenüber dem Hauptrelief. Am schärfsten war der Gegensatz bei den Proteiden und bei *Siren*.

Betrachten wir zunächst das Hauptrelief! Unter den *Salamandrinen* weist Molge anfangs meist längsgestreckte, rundlich

polygonale Maschen auf, die gegen den Enddarm hin länger und zugleich unvollständiger werden. Schräg- und Querfalten sind dort spärlicher und auch gewöhnlich kürzer und niedriger. Nach einigen nicht mehr allseitig geschlossenen Maschen können sogar reine Längsfalten allein übrig bleiben. Bei *Megalobatrachus* setzt der Schwund der schrägen Verbindungsfalten bereits vor der Mitteldarmmitte ein, bei anderen noch früher — individuelle Schwankungen spielen dabei eine große Rolle — am frühesten offenbar bei *Proteus anguineus*, wo bei zwei Exemplaren hinter dem Pylorus nur sehr wenige geschlossene Maschen bestanden. Das Vorkommen reiner Längsfalten im späteren Rumpfdarm der Urodelen steht im lebhaften Gegensatz zu den Befunden bei Teleosteen, wo wohl hin und wieder (Siluriden) am Mitteldarmanfang auf kurze Strecke Längsfalten bestehen können, nie aber gegen Ende.

Bisweilen zeigt das Hauptrelief der Urodelen Besonderheiten. So sah ich am Mitteldarmanfang von *Molge viridescens* die Längsfalten leicht geschlängelt verlaufen, ihren Rand bei *Amblystoma* leicht gekraust, bei *Amphiuma* mit Einschnitten versehen und Ansätze zu stumpfen Fortsätzen dazwischen, wie ich sie auch einmal bei einem großen *Necturus* schön entwickelt sah und sie *Spelerpes* immer zuzukommen scheinen. Beschränken sich alle diese Besonderheiten auf den Rumpfdarmanfang und von da aus ein verschieden weites Stück kaudalwärts, so vermißte ich beim Salamander hier bei zahlreichen Exemplaren stets Komplikationen, sah aber fast immer Fortsatzbildungen lediglich am Mitteldarmende den Längsfalten aufsitzen (vgl. Textfig. 11), ein Befund, der den ausdrücklichen Angaben von STANNIUS widerspricht.

Eigenartig und in manchem sehr für sich stehend ist das Hauptrelief von Siren. Im größten, vorderen Rumpfdarmabschnitt besteht ein mehr oder minder vollständiges Netz mit bald wulstartigen und hernach rein ephemeren Falten. Aber im Gegensatz zu den übrigen Urodelen sind die Maschen stark in die Quere statt in die Länge gezogen. Längs- und Schrägfasen treten zurück, wie das bei Anuren sonst und bei manchen Lacertiliern häufig ist. Kommen bei Urodelen sonst höchstens Fortsatzbildungen auf Längsfalten vor, so sieht man sie hier bald nur auf Querfalten, bald diese wenigstens bevorzugend, wie das bei Anuren Regel ist. Ein Exemplar zeigte in einem Längsbezirk längs der Ansatzfläche des Mesenteriums viel höhere Fortsätze als anderswo. Auch das ist ein Verhalten, das an manche Anuren erinnert

(*Hyla carolinensis*). Nur das Drüsennetz verrät bei Siren das Urodel und daneben die ephemere Natur des Hauptreliefs im hinteren ungliederten Rumpfdarm!

Betrachten wir dies Hauptrelief der Urodelen, das fraglos dem Relief von unserem Gymnophionen zu homologisieren ist, so ist zu beachten, daß in den hinteren Rumpfdarmgehenden wohl sämtlicher Urodelen das Relief noch, wie beim Gymnophionen, ephemer ist. Es verstreicht bei Darmfüllung. Nicht mehr ist das aber am Rumpfdarmanfang der Fall. Hier ist das Relief vielmehr zu einem konstanten durch Höhenzunahme der Faltung geworden. Entsprechend der erlangten größeren Stabilität hat das Relief über den Wert einer Schutzeinrichtung der Schleimhaut gegen Insulte des motorischen Apparates hinaus Bedeutung für die Verdauungs- und Resorptionsvorgänge gewonnen. Niemals ganz verstreichende Falten bieten natürlich dem darüber hinweg zubewegenden Darminhalt ein mechanisches Hindernis, das sowohl eine Verzögerung des Transportes des Inhaltes und damit eine zeitliche Verlängerung sowohl zugunsten verdauender als auch resorptiver Prozesse schafften, als auch die Ursache einer Verstärkung des motorischen Apparates und seiner Hilfseinrichtungen (Schleimsekretion, Verkürzung des Darmes) abgeben kann. Auf keinen Fall darf der mechanische Einfluß eines konstanten Reliefs aus dem Auge gelassen werden. Er ist natürlich verschieden nach der Richtung, nach der Höhe und der Länge der Falte. Auch ist es nicht gleichgültig, ob zahllose Zotten mit querstehender Basis etwa geringen aber unausgesetzten mechanischen Widerstand bieten oder in gewissen Abschnitten einzelne sehr hohe zusammenhängende Ringfalten usw. Ebenso ist im Auge zu behalten, daß ein mechanisches Hindernis, das für die Verdauungsenzyme günstigere Vorbedingungen schafft, gleich viel nicht ohne weiteres auch für die Resorption leistet. Für die Verdauungsvorgängen, die im wesentlichen unter dem beherrschenden Einfluß von Pankreas und Leber und in zweiter Linie vom Magen sich vollziehen, kommt es vorwiegend auf die Gesamtsumme des vom Relief geleisteten Widerstandes gegen die Fortbewegung des Darminhaltes an, nicht so sehr auf die einzelnen Faktoren, die diesen Widerstand zusammensetzen, die Resorptionsvorgänge dagegen hängen aufs engste von der Entfaltung des Gefäßapparates

ab. Der Gefäßapparat wird die geschütztteste Lage bevorzugen und nahe den geschütztsten Punkten sich am höchsten entfalten. Als solche kommen die Faltenbasen und die Netzecken besonders in Frage. Um sie herum werden sich Reliefbildungen anhäufen, die der Resorption dienen. Außer auf Gefäßreichtum kommt es auf möglichst große Flächen bei der Resorption an. Diese bieten nach bekannten physikalischen Prinzipien eher zahlreiche kleine Erhebungen als wenige, aber größere. So entwickelten sich die Ringfalten zur mechanisch wichtigen Ringklappe, zum höchsten Resorptionsorgan aber die Fülle der kleinen, zarten Zotten. So mußte der Kampf ums Dasein aus einem konstanten, einfachen Netzrelief im Wechsel der Lebensbedingungen der Tiere, ihrer vielleicht in manchen Punkten sich langsam verändernden Organisation, schon in kurzer Zeit einen großen Reichtum an Reliefbildern heraufführen.

Das Hauptrelief der Urodelen verrät deutlich, daß es zum Vorteil der mechanischen Leistung der Darmmuskulatur organisiert ist und in der Tat ist auch die Muskulatur hier ziemlich schwach entwickelt. Hindernisse stellen sich dem vorwärtsdringenden Darminhalt im Relief kaum entgegen, dagegen sind die hohen Längsfalten, die wir oft treffen, sicherlich der Resorption sehr günstige Gebilde, zumal wenn ihr freier Rand durch Kräuselung oder Fortsatzbildung eine vergrößerte Oberfläche aufweisen kann. Die im Rumpfdarmanfang der Urodelen beginnende Entwicklung des allmählich konstant gewordenen Hauptreliefs zu einer die Resorption vorzüglich fördernden Einrichtung bei gleichzeitiger Unterdrückung mechanisch hindernder Formen ist ungemein charakteristisch für diese Gruppe. Lediglich bei Siren finden wir hindernde flache Querfalten, aber in ihrem Bereich auch hohe Fortsatzbildungen. Siren ist den Anuren mehr genähert. Diese Richtung der Reliefspezialisierung bei Urodelen scheint mir in dem bei dieser Gruppe überall verbreiteten Vorkommen von LIEBERKÜHNschen Darmdrüsen vom Pylorus bis zum After ihre Begründung zu finden. Man darf wohl annehmen, daß sich im Urodelendarm intensive Verdauungsvorgänge abspielen, die einen längeren Aufenthalt des Inhaltes nicht erfordern. Dem diese LIEBERKÜHNschen Drüsen umschließenden Kryptennetz wollen wir nun noch kurz Aufmerksamkeit schenken.

Des Drüsennetzes von Plethodon und Batrachoseps wurde oben bereits gedacht. Seine Falten sind hoch, so daß man beim

ersten Anblick meinen kann, dies Relief nicht mit dem eines Siren vergleichen zu dürfen. Die Falten entspringen von den Seitenflächen der Hauptfalten und ziehen niemals über deren Kuppen hinweg. Bei Molge, Salamandra, Salamandrina und Desmognathus traf ich in diesem Punkte gleiche Zustände, in dessen war das Kryptennetz von Molge und Desmognathus enger und mehr noch das von Salamandra und Salamandrina. Bei Amphiuma zieht ebenfalls das Kryptennetz nicht über die Hauptfalten, was ich unter den Salamandrinen bei Amblystoma zuerst beobachtete und dann auch bei Cryptobranchus, Megalobatrachus, den Proteiden und Siren sah. Bei keinem dieser Tiere erreicht das Relief eine Höhe wie bei Plethodon und Batrachoseps, sondern es ist fast immer äußerst flach und entsendet niemals irgendwelche Fortsätze. Offenbar ist das Kryptennetz aus dem Hauptnetz abzuleiten. Doch gehe ich vorerst auf Erörterungen über diesen Punkt nicht ein. Sie berühren die von EDINGER angeregte Gedankenreihe, deren völlige Korrektur aussteht und mir vorläufig noch schwer durchführbar erscheint, denn in einfacher Ablehnung scheint mir wenig Geist und Nutzen zu beruhen.

Ganz andere Wege ist die Reliefontwicklung bei den Anuren gegangen, denen allgemein, soviel bekannt ist, LIEBERKÜHNSche Drüsen fehlen. Mit diesen Drüsen fehlt, um es vorwegzunehmen, auch jede Spur eines Kryptennetzes.

Unter den Anuren fehlt eine Enddarmabgrenzung in Form einer Klappe selten. Ich vermißte sie bei Pelobates, Rana hexadactyla und einem Exemplar von Hyla arborea. Bei Xenopus macht, bogenartig sich von Längsfalte zu Längsfalte schwingend, eine quere Leiste den Eindruck einer sehr primitiven Klappe, die bei allen anderen Untersuchten in nur wenig höherer Ausbildung stets angetroffen wurde, auch bei einem zweiten Exemplar von Hyla arborea. Wo die Klappe fehlte, war ein Enddarm durch plötzlichen Lumenunterschied aber doch feststellbar. Es steht also der Rumpfdarm der Anuren in dieser Hinsicht auf höherer Stufe und es ist nicht angängig, Mittel- und Enddarm einheitlich zu schildern.

Die einfachsten Zustände bietet im Relief der Enddarm und darum wollen wir diesen zuerst betrachten. Ohne Ausnahme treffen wir im Enddarm ein einfaches, ziemlich flaches, glattrandiges Faltennetz mit rundlich-polygonalen Maschen. Gegen den Anus hin sah ich in ihm bei Bombinator, Bufo variabilis, Hyla coerulea, carolinensis, arborea, Acris gryllus, Rana occipi-

talıs und *Racophorus leucomystax* Längsfalten durch etwas größere Höhe sich auszeichnen. Bei *Rana occipitalis* waren zuletzt Quersalten selten, bei *Bufo variabilis* wurden sie schon in der Enddarmmitte seltener und fehlten im letzten Drittel völlig. Sonderbarerweise waren bei *Bufo* einige Quersalten leicht erhöht. Dies höchst einfache Relief des Enddarms dürfte noch bei keinem Anuren völlig konstant sein. Bei einigen, von denen ich nur ein Exemplar untersuchen konnte, das zufällig einen stark gefüllten Enddarm besaß, fand ich die Schleimhaut völlig glatt, so bei *Leptobrachium*, *Hyla aurea*, *Microhyla*, *Rana adspersa* und *Phrynobatrachus*. Fraglos besteht auch hier ein einfaches Netz in kontrahiertem Zustand, wie entsprechende Befunde bei den übrigen Anuren zeigten.

Interessantere Verhältnisse trifft man dagegen am Mitteldarm.

Im allergrößten Teil des Mitteldarms ist das Relief konstant. Nur bei *Pelobates fuscus* fand ich es mehrmals im letzten Viertel bei starker Darmfüllung restlos verstrichen. Möglicherweise ist indessen bei mehreren anderen auch noch ein kleines Stück des Mitteldarmendes mit verstreichbarem Relief bedeckt. Alle Anurenreliefs sind einfache Netzwerke oder lassen sich mit Leichtigkeit von ihnen ableiten, immer ist am Mitteldarmende ein Netzwerk mit längsgestreckten Maschen und überwiegender Entwicklung von Längsfalten vorhanden. Alle Veränderungen betreffen also die vorderen Abschnitte des Mitteldarmreliefs.

Das Mitteldarmrelief von *Bombinator* ist das einfachste und wird von einem einfachen Netz gebildet, das anfangs ziemlich ungleiche, nachher aber gleichmäßigere Maschen besitzt. In Pylorusnähe ist die Höhe aller Falten etwa gleich. Nach und nach aber bleiben alle anderen Falten hinter den Längsfalten in der Höhe ein wenig zurück. *Phrynobatrachus* und *Cystignathus* verhalten sich fast gleich. Nur treten in der Region der regellos verlaufenden Falten einzelne Quersalten durch größere Höhe hervor, indessen erhebt man den Befund nur auf sehr kurze Strecke und dann folgt die regelmäßige Zone wie bei *Bombinator*, deren Maschen allmählich länglich werden. Bei *Phrynobatrachus* verlaufen die Falten der ungeordneten Zone leicht geschlängelt. Ihnen schließt sich *Bufo vulgaris* an, in dessen Netz anfangs vereinzelte Quersalten, dann aber alle durch größere Höhe hervortreten. Bei

der ähnlichen *Hyla coerulea* bedecken die erhöhten Querfalten des Netzes schon eine größere Darmstrecke und besitzen einige Fortsätze am freien Rand. Solche Fortsätze sind auf dem sehr ähnlichen Relief des *Engystoma carolinense* höher entwickelt und haben breitzungenförmige Gestalt. Neben ihnen bemerkt man oft Kerben im Faltenrande. Eine Vertiefung solcher Kerben hat bei anderen Anuren zu einer Unterbrechung der Querfalten, zu ihrem Zerfall in einzelne Stücke geführt. Nur Teile des alten Netzes blieben dann erhalten. Besonders erhielten sich Querfaltenteile nahe den Netzecken in Form dreieckiger Lappen. Solche querstehende, dreieckige Fortsätze hängen bisweilen noch durch niedrige Leistchen miteinander zusammen, oft sind sie aber völlig isoliert. Auch die Längsfalten können nämlich eine Unterbrechung erfahren oder restlos schwinden. Das sieht man z. B. bei *Hyla arborea* oder *Megalophrys*. Anwärts gehen alle diese Reliefs allmählich, wie bereits erwähnt, wieder in Netze über, aus denen sie sich ja auch mit Sicherheit herleiten.

Die Spezialisierung des Netzreliefs über Querfalten- zu Zottenreliefs ist bei Bufonen, Cystignathiden, Hyliden, Engystomatiden und Pelobates wahrzunehmen. Sie ist nicht die einzige bei Anuren. Bei *Xenopus* und *Rana* begegnen wir einer zweiten. Auch hier spielen Querfalten eine wichtige Rolle. Aber meist bleiben sie gerade in Zusammenhang. Die Querfalten wachsen in die Länge derart, daß sie als einfache Ringfalten keinen Platz mehr haben und sich darum in Zickzack legen, so lange der Darm sich im mäßigen Kontraktionszustand befindet. Amlängsaufgeschnittenen Darm verlaufen sie \mathbf{M} förmig. Nur bei gedehntem Darm kann dies \mathbf{M} fast zur geraden Linie werden durch Abstumpfung seiner Winkel. Bei dieser Reliefform ist gewöhnlich überall der Netzcharakter unverwischt, der auch hier am Darmende rein fortbesteht. Bisweilen ist auch bei diesem Typ eine Tendenz zur Isolation einzelner Reliefteile nachzuweisen (*Rana temporaria*, *adspersa*). Darin nähert sich der Typus dem zuerst erwähnten. Zwischen beiden steht auch Pelobates. Dies Tier zeigt stellenweise Zickzackverlauf der Querfalten, während im ganzen die Isolation von Faltenteilen und das Zottenprinzip herrschen. Ähnlich verhält sich in der Hinsicht der Ranide *Racophorus leucomystax*.

Es verrät also das Relief des Mitteldarms der Anuren überall Zustände, die sich nicht sehr weit vom alten Netzwerk entfernt haben. Bei allen Anuren besteht die Neigung, sehr bald hinter dem Mitteldarmanfang Querfalten auszubilden. Diese bieten natürlich mechanisch hemmenden Widerstand, der im Hauptrelief der Urodelen gerade überall bis auf Siren fehlt. Anuren und Urodelen zeigen das Relief also nach verschiedener Richtung ausgebildet, die offenbar mit dem Fehlen der Darmdrüsen bei den ersteren und dem Vorhandensein bei den letzteren Erklärung findet. Die weitere Spezialisierung des Querfaltenreliefs der Anuren erfolgt dann in verschiedenem Sinne. Die Verlängerung der Querfalten und ihr Zickzackverlauf bei *Xenopus* und *Rana* bedeuten eine Steigerung des mechanischen Widerstandes im Relief, während den Befunden bei *Bufo*nen, *Cystignathiden*, *Hyliden*, *Engystomatiden* und *Pelobates* mit dem erstrebten Zerfall der Querfalten in quergestellte, einzelne Fortsätze die Tendenz zugesprochen werden muß, den Widerstand zu verringern im Interesse einer für die Resorption günstigeren Oberflächengestaltung. Wie wenig scharf aber beide Anurenreihen im Relief sich scheiden lassen, verraten *Rana adspersa*, *temporaria* und *hexadactyla*, die das Ranidenrelief kombiniert mit dem Isolationsprinzip besitzen.

Diese Ausführungen zeigen klar, daß meine unlängst aufgestellte Behauptung sich auch für die Amphibien voll bestätigt, daß im Darmbau sich überall die Verwandtschaft des Tieres deutlich widerspiegelt. Wir sehen bestimmte Reliefreihen an bestimmte Verwandtschaftsreihen geknüpft. Gerade bei Amphibien vererbt sich das Schleimhautrelief so gründlich, daß man es getrost als Bestimmungsmittel für die Zugehörigkeit eines Amphibiiums zu einer der drei großen Gruppen verwenden könnte.

Diese Feststellung scheint mir wichtig zu sein, denn wohin man auch blickt im Gebiet darmanatomischer und darmphysiologischer Forschung, überall vermißt man beinahe diese Erkenntnis und vor allem ihre Folgerungen für die Praxis.

Hier wird versucht, aus der Ernährung des Besitzers die Bedeutung eines *Stratum compactum*, einer *Muscularis mucosae*, einer Magenform usw. abzuleiten, dort hat man sogar herbivore und karnivore Zotten finden wollen, und bestimmte Wechselbeziehungen zwischen Epithelhöhen und der Quantität des binde-

gewebigen Stützgerüsts behauptet. Ja, selbst von morphologisch denkenden Forschern hat man gehört, es sei das Darmsystem das Reich, in dem von der Anpassung alles beherrscht werde. Diese fast durchweg von dem allerkläglichsten Tatsachenmaterial gestützten Phantastereien ziehen sich seit den Tagen CUVIERS durch die Literatur eines Jahrhunderts als die Variationen des Themas: Das Darmsystem verrät besser als irgendein anderes die Beziehung von Organ und Funktion. Fast ohne, daß wohl auch nur ein einziger Physiologe einmal die Tatsachen nachgeprüft hätte, erscheinen viele uralte Irrtümer immer wieder und haben sich zu unglaublich hartnäckigen Dogmen verdichtet. Wer glaubt heutzutage z. B. nicht, daß alle Pflanzenfresser einen längeren Darm haben als die Fleischfresser? Und doch ist kein festes Gesetz, sondern erlebt selbst bei Säugetieren viele krasse Ausnahmen, wie ich in einer speziellen Arbeit über die Säugetiere demnächst im einzelnen darlegen werde. Es scheint mir notwendig zu sein, mit allem Nachdruck zu betonen, daß wir bisher weder einen herbivoren Magen noch einen herbivoren Darm bei Säugetieren kennen, daß wir weder einen karnivoren Magen noch karnivoren Darm gefunden haben. Ja, wir werden ihn auch niemals finden und uns hoffentlich auch gar nicht bemühen, ihn zu finden. Bisher haben wir auch bei Säugetieren nichts kennen gelernt als gewisse Magen- oder Darmformenreihen innerhalb engerer oder weiterer Verwandtschaftsgruppen, die offenbar, unter funktionellem Einfluß, in gewisser Richtung modifiziert waren. Für keine Einrichtung im Darmsystem kennen wir bisher ein herbivores oder karnivores Merkmal und das ist auch wohl begreiflich. Ein Hund wird sich niemals in einen Hasen verwandeln, die Lebensweise wird modifizierend wirken können, aber weit wichtiger ist die konservative Tendenz im Organismus, die Vererbung! Jahrhunderten galt die Konstanz der Arten als Lehrsatz und wir wollten so verblendet sein, die unermessliche Bedeutung der Vererbung zu mißachten am Darmsystem darum, weil es hier und da den Anschein hat, als seien wir auf dem Wege, auch in die Beziehungen zwischen Funktion und Organbau hier vereinzelte, flüchtige Einblicke zu bekommen? Noch immer ist die Darmanatomie ein Gebiet, in dem kaum eine große Frage beantwortet ist, ja, erstaunlicherweise sind viele tief eingreifende Probleme als solche noch gar nicht erkannt. Keine Frage, ein wichtiges, weites Gebiet liegt hier noch zur Bearbeitung, das reiche Erträge vielleicht schon bald bringen kann.

Aber ehe nicht erkannt ist, welchen Weg man zu betreten hat, kann kein wesentlicher Fortschritt kommen, soviel Einzeluntersuchungen auch erscheinen mögen. Solange man eine vergleichende Betrachtung ausschließt oder nebenher behandelt, so lange man sich der Mühe enthebt, auch hier wie überall die morphologischen Reihen aufzuspüren und nach den vielverschlungenen Pfaden der historischen Entwicklung zu suchen, wird alles beim Alten bleiben. Kann uns die Funktion, die Lebensweise, sagen, warum die Urodelen LIEBERKÜHNSche Drüsen haben, die Anuren aber nicht? Kann sie uns sagen, warum Salamandra dieses, Rana jenes Relief besitzt? Ja, kann uns die Funktion sagen, warum Hyla arborea Zotten in weiten Strecken des Mitteldarmes hat? Man ernähre doch Generationen lang einmal Salamandra wie Hyla und sehe, ob sein Relief wohl dem von Hyla in irgendeinem Punkte auch nur ähnlich wird! Das Relief der Amphibien lehrt uns, daß morphologische Reliefreihen an Verwandtschaftsgruppen sich knüpfen, nicht knüpfen sie sich an Funktionen. Möchte diese Lehre jedem vor Augen stehen, der auf darmanatomischem Gebiete arbeitet, dann kann ein rascher Fortschritt nicht ausbleiben.

Anhang.

Bekanntlich ist über die Beziehungen von Relief und Ernährung viel philosophiert. Es erscheint mir nicht ohne Interesse, bei Amphibien einige Hinweise über diese Dinge zu geben, um auch damit zu zeigen, wie wenig solche Spekulationen bisher leisten und wie wenig man in Zukunft von ihnen zu erwarten hat. Ich gebe tabellarisch (S. 712—715) die Angaben BREHMS (neueste Auflage von WERNER) wieder über die Ernährung der Amphibien und ergänze sie durch eigene Mitteilungen, die ausnahmslos durch Untersuchungen des Magendarminhaltes gewonnen wurden. Man vergleiche doch einmal die Angaben über die Ernährung mit den Reliefschilderungen! So verweise ich auf die Familie der Hyliden. Alle vier Arten haben fast gleiche Ernährungsweise und doch welche Verschiedenheit im Relief! Bei *Rana occipitalis* und *Bufo aqua* wird sicher Pflanzennahrung auch verdaut. Worin aber sollte sich im oben geschilderten Relief wohl die Aufnahme der Pflanzennahrung offenbaren? Und nun nehme man sich einige Familien willkürlich heraus, betrachte ihre Nahrung, dann ihr Relief und vergleiche! Man wird mir fraglos dann sofort zugeben, daß von auch nur einer einzigen Beziehung zwischen Ernährung und Relief vorerst nichts zu sehen ist. Fraglos bestehen Beziehungen zwischen der Funktion des Darmes und seinem Relief, aber die physiologische Leistung ergibt sich nicht aus der Art der Nahrung allein, sondern mehr noch aus dem Zustand, in dem die Nahrung in den Darm kommt, und darum dürfen wir die von BUJARD neu angeregten Ideen ruhig einer verfloßenen Epoche der Naturforschung überlassen, sie haben keine Daseinsberechtigung. Andererseits darf ja auch nicht übersehen werden, daß für die Funktion nicht nur der physikalische und chemische Zustand der Nahrung beim Eintritt in den Darm in Frage kommt, sondern noch viel mehr die vorhandene Leistungsfähigkeit und Leistungsmöglichkeit des Darmes, die durch den phylogene-

tischen Werdegang allein verständlich werden kann. Endlich wird der Bedarf an Darmarbeit, der weitgehend durch die Lebensweise der Tiere beeinflusst wird, im Darmbau sich äußern müssen. Zahlreiche Momente wirken auf die Nahrung ein. Wir kennen sie nicht einmal alle an einem Tier und wollen doch Ernährungstypen aufstellen? Es ist, als bemühe man sich, die Augen vor den einfachsten anatomischen Tatsachen zu verbergen, wenn man sich immer noch eingehend mit BUJARDSchen Ideen befassen will. Ehe wir BUJARDS Fragen beantworten, wird eine lange Zeit verstreichen müssen oder unsere Kritik ist im Verfall.

Übersicht über die Ernährung der Amphibien.

Tier	BREHMS Angabe	Eigne Untersuchungen
<i>Siren lacertina</i>	Fische, Kaulquappen, rohes Fleisch, Regenwürmer, Insektenlarven. GOTHARD sah die Tiere Sand ins Maul nehmen, den sie durch die Kiemen wieder ausstießen	Arthropodenreste verschiedener Art (Crustaceen!). Grüne Reste von höheren Pflanzen, dicke Büschel grüner Fadenalgen. Ein Exemplar enthielt fast nichts als Massen solcher Pflanzenteile und Algen
<i>Necturus maculatus</i>	Frösche, kleine Fische, Fischlaich, Krebse, Insekten, Würmer	Arthropodenreste neben sehr viel Pflanzenresten. Letztere rührten kleinen Teils von grünen Pflanzen her, meist bestanden sie in vermoderten Gräsern, wie man sie am Boden bewachsener Teiche findet. Ab und zu im Magen und Darm mittelkörniger Sand in geringer Menge und daneben viel feiner Schlamm
<i>Proteus anguineus</i>	Würmer, Crustaceen und Schnecken.	
<i>Megalobatrachus</i>	Fische, Frösche, Insekten, Würmer	Wirbeltierreste
<i>Cryptobranchus alleghaniensis</i>	Eigene Junge, Fische, Krebse, Würmer	Crustaceenreste und viel Pflanzenreste aller Art recht zerkleinert. Im Magen mehrere über $\frac{1}{2}$ cm im Durchmesser messende Holzkohlenstückchen, die durch Wasser abgeschliffen waren

Tier	BREHMS Angabe	Eigne Untersuchungen
<i>Amphiuma means</i>	Fische, Crustaceen, Würmer, Mollusken	
<i>Amblystoma mexicanum</i>	Crustaceen und Mollusken	
<i>Plethodon glutinosum</i>		Fast nur Käferreste, meist von Laufkäfern. 2. Exemplar: Unter Insektenresten bestimmte ich eine Heuschrecke. Einzelne Sandkörnchen im Darm
<i>Batrachoseps</i>	Insektenreste, Fliegen und andere Arthropoden, Würmer und Schnecken	
<i>Spelerpes guttolineatus</i>	Skorpione, Käfer, Spinnen, Asseln, Tausendfüße, Käferlarven	Milben, Teile geflügelter Insekten und unbestimmbare Teile tierischer Nahrung
<i>Desmognathus brimleyrium</i>		Die Insektenreste stammten vorwiegend von Hymenopteren und von Schmetterlingen
<i>Salamandra</i>	Regenwürmer, Schnecken	Käfer, Käferlarven, Milben. Bei zwei Exemplaren dazu Sandkörnchen und Pflanzenteile, letztere bei dem einen Tier sehr reichlich. Es handelte sich um Teile von Moosen und kleinen grünen Blattpflanzen
<i>Molge cristata</i> und <i>alpestris</i>	Kaulquappen, eigne Brut, Insekten und deren Larven, Crustaceen und deren Larven, Mollusken und Würmer	Nichts Abweichendes
<i>Molge viridescens</i>		Arthropodenreste
<i>Molge Waltlii</i>		Chitinreste kleiner Insekten. Im Enddarm sehr viel feiner Sand. Dazwischen stark zerkleinerte Pflanzenteile (grün) und Diatomeen
<i>Bombinator igneus</i>	Insekten, Würmer, Schnecken	
<i>Pelobates fuscus</i>	Insekten und deren Larven, Spinnen, Würmer, Schnecken	

Tier	BREHMS Angabe	Eigne Untersuchungen
<i>Leptobrachium Hasselti</i>		Nur tierische Reste, die teils von Schmetterlingen, teils von nicht bestimmbar anderen Insekten herührten
<i>Megalophrys montana</i>		Ich fand Trümmer eines großen Käfers im Magen
<i>Bufo vulgaris</i>	Wespen, Bienen, Schmetterlinge, Käfer, Spinnen, Würmer	Käfer
<i>Bufo calamita</i>	Käfer, Spinnen, Ameisen	
<i>Bufo agua</i>		Neben massenhaften Käferresten einzelne zarte Blattreste und nur sehr grob zerbissene Bohnen in großer Zahl. Sie waren bereits weich, doch ergaben die Stärkekörnchen noch Jodreaktion. Ich fand in einem Tier die Reste von wenigstens 4—6 Bohnen
<i>Hyla arborea</i>	Fliegen, Schmetterlinge, Käfer, Spinnen, Raupen und andere Insekten	
<i>Hyla coerulea</i>	Kleine bis halbwüchsige Eidechsen, junge Gras- und Springfrösche, kleine Fische, Schnecken, Weichkäfer, Käferlarven, Schmetterlinge, Heuschrecken, Spinnen, Würmer	
<i>Hyla aurea</i>	Kleine Frösche, Schwaben, Fliegen und andere Insekten	Ich fand Reste von Käfern und anderen Insekten
<i>Acris gryllus</i>	Fliegen	Fliegen
<i>Chorophilus terrarum</i>		Im Enddarm sah ich nichts als Reste von Käfern und anderen Insekten
<i>Cystignathus ocellatus</i>		Massenhafte Reste von Käfern, besonders von Rüsselkäfern, daneben fand ich Schuppen von Schmetterlingsflügeln, viel Lehm und zarte Pflanzenblätter, Grashalme und einzelne Sandkörner

Tier	BREHMS Angabe	Eigene Untersuchungen
<i>Rana esculenta</i>	Neben Wespen und Spinnen viele andere Insekten, Schnecken, Würmer. Überfall auf eine Bachstelze ist beschrieben	
<i>Rana mugiens</i>	Frißt nach LEUNIS kleine Frösche, Vögel, Fische, Würmer und Insekten	Ich fand Reste von Arthropoden und anderen Tieren
<i>Rana adspersa</i>	Mäuse, Frösche, Regenwürmer (BREHM)	Neben Resten von Crustaceen traf ich groben und feineren Sand im Darm
<i>Rana occipitalis</i>		Im Magen und zumal im Darm fand ich massenhaft grüne Pflanzenreste unbestimmbarer Herkunft mit Diatomeen und Infusorien dazwischen. Im Enddarm kamen dazu einige Sandkörner
<i>Rana hexadactyla</i>		Ich begegnete Resten von Käfern und anderen Insekten
<i>Racophorus leucomystax</i>		Ich fand viel Arthropodenreste
der Gymnophione		Neben vielen Arthropodenresten unterschied ich einige Milben, glaubte auch Teile einer Assel zu erkennen. Im Darm war viel Sand

Literatur.

- 1) CUVIER, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Bd. III, 1810.
Übersetzt von MECKEL.
- 2) GAUPP-ECKER-WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches.
- 3) GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.
- 4) JACOBSHAGEN, Untersuchungen über das Darmsystem der Fische
und Dipnoer:

Teil I Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLVII, 1911.
 „ II „ „ „ „ „ „ XLIX, 1913.
 „ III „ „ „ „ „ „ „ LIII, 1915.
- 5) LEYDIG, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und
Reptilien, 1853.
- 6) MECKEL, System der vergleichenden Anatomie, Bd. IV, 1829.
- 7) MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie 1860.
- 8) RUDOLPHI, Anatomisch-physiologische Abhandlungen 1802.
- 9) STANNIUS, Zootomie, 1854.

Abgeschlossen im Dezember 1914.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [NF_46](#)

Autor(en)/Author(s): Jacobshagen Eduard

Artikel/Article: [Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Amphibien. 663-716](#)