

Ueber die Metamorphose der Amphibien.

Auszug aus einem Vortrag von Dr. J. W. Spengel,

gehalten am 8. December 1876.

Der aus der schwarzen oder helleren kugligen Centralmasse, der eigentlichen Eizelle des Anureneies hervorgehende Embryo verlässt die ihn umschliessende Gallerthülle in einer noch sehr wenig entwickelten Gestalt, in der ihm nicht nur die Bewegungsorgane noch vollständig fehlen, sondern selbst der Darm noch keinen merklichen Hohlraum besitzt. Unterhalb der durch eine kleine Grube bezeichneten Stelle der spätern Mundöffnung besitzt derselbe bereits zwei auf seine Beziehungen zur Aussenwelt berechnete Organe in Gestalt zweier ovalen Verdickungen der Epidermis, welche als Saugscheiben zur Anheftung der jungen Larve an die Gallerthüllen dienen. Noch ehe diese Gebilde vergehen, treten an jeder Seite des Halses drei kleine Knötchen auf, welche zu zierlichen baumförmig verästelten äusseren Kiemen auswachsen, während gleichzeitig hinter jedem Kiemenbüschel eine Spalte die Gewebe zwischen der Epidermis und der Schlundhöhle durchbricht. Wenn diese Kiemen ihre volle Entwicklung erreicht haben, hat sich auch im Boden der Mundgrube ein Loch gebildet und den Darm nach Aussen geöffnet. Die Kiemen bleiben aber nicht wie bisher frei in's Wasser hinaushängend, sondern an beiden Seiten wächst eine Haut anfangs über ihre Basis, später über die ganzen Kiemen herüber, jedoch nicht so, dass dieselben vollständig abgeschlossen würden. Bei unseren Fröschen (*Rana*), Kröten (*Bufo*), Knoblauchfröschen (*Pelobates*) und manchen anderen Batrachiern verwächst nur die eine Haut,

der sog. Kiemendeckel, hinter den Kiemen mit der Körperhaut, und zwar ist es der rechte. Der unter ihm liegende, die Kiemen bergende Hohlraum communicirt dann durch einen queren Canal¹⁾ mit der linken Kiemenhöhle, welche ihrerseits nicht vollständig geschlossen wird, sondern nach hinten durch eine ziemlich ansehnliche Oeffnung ausmündet. Bei der Unke (Bombinator) rücken die beiden ursprünglichen Kiemenlöcher allmählig einander näher, bis sie sich in der Mittellinie der Bauchseite berühren und hier zu einem gemeinschaftlichen medianen Kiemenloch verschmelzen. Dagegen sollen nach Wyman's Angabe²⁾ die Larven der leider bisher noch so wenig bekannten *Dactylethra capensis* dauernd zwei Kiemenöffnungen besitzen. Innerhalb dieser Kiemenhöhlen geht nun eine wesentliche Umgestaltung der Kiemen oder, richtiger gesagt, eine Bildung neuer an Stelle der ursprünglichen Kiemen vor sich. Wie bei den Haifischen, bei *Polypterus*³⁾ und vielleicht noch bei manchen anderen Fischen ursprünglich äussere Kiemen vorhanden sind, später sich aber zurückbilden und durch die bekannten, den nach ihnen benannten Skelettheilen aufsitzenden blattförmigen inneren Kiemen ersetzt werden, so schwinden auch unter den Kiemendeckeln der Batrachier die äusseren Kiemen, und an ihre Stelle treten innere, welche den Fischkiemen ähnlich sind. Auch am Munde sind Veränderungen erfolgt. Die enge Mundöffnung wird von zwei dunkelbraunen oder schwarzen gekrümmten Hornplatten, einem Oberkieferschnabel und einem Unterkieferschnabel umschlossen, und nach aussen von beiden stehen mehrere Reihen zierlicher Hornzähnen. Beiderlei Gebilde dienen zur Zerkleinerung der Nahrung der Kaulquappen, die übrigens nicht, wie man vielfach glaubt, ausschliesslich von Pflanzen entnommen wird, sondern immer eine gemischte ist. Bei *Dactylethra* sollen Kiemen und Zähne fehlen. Im Innern dieser Larven haben sich inzwischen alle Organe entwickelt, welche dem ausgebildeten Thiere zukommen, der Darm sogar in viel mächtigerem Umfange als hier. Der Dünndarm ist in zahlreichen Windungen spiralig aufgerollt und erfüllt den grössten Theil der Leibeshöhle. An der Larve fehlen jetzt nur noch die Extremitäten, die Bewegungsorgane, welche bisher durch den mit breiten Rudersäumen

ausgestatteten Schwanz vertreten waren. Bei sorgfältiger Betrachtung der Gegend aber, wo sich der kuglige Rumpf von dem Schwanz absetzt, findet man ein Paar kleiner Knötchen, die allmählig sich in die Länge strecken, sich gliedern und an ihrem freien Ende sich gabeln; es sind die Anlagen der Hinterbeine. Diese erreichen eine ganz bedeutende Entwicklung, ehe man von den Vorderbeinen etwas bemerkt. Allein diese sind dem Auge nur verdeckt und thatsächlich schon fast ebenso weit ausgebildet wie die hinteren. Um sie zu sehen, muss man die Kiemenhöhle öffnen; dort liegen sie neben den Kiemen, von einem zarten Häutchen überzogen. Bei *Dactylethra*, wo die zwei Kiemenlöcher sich in ihrer ursprünglichen Gestalt und Lage erhalten haben, entwickeln sich die Vorderextremitäten ausserhalb derselben und zwar in besonderen, hinter den Athmungsorganen gelegenen Säcken.⁴⁾

Zur Zeit, wo die Gliedmassen ihrer Vollendung entgegengehen, beginnt nun die Rückbildung der Larvenorgane. Die inneren Kiemen folgen dem Vorbilde ihrer Vorgänger, der äusseren, das Kiemenloch schliesst sich, nachdem der Kiemendeckel von den Beinen durchbrochen ist; die Horn-Kiefer und -Zähne des Mundes verschwinden, während sich die enge Mundöffnung der Larve in die weite Mundspalte des ausgebildeten Thieres umwandelt; die zarte lockere Körperhaut wird derb und bei den Kröten drüsenreich; zugleich verkümmern die Rudersäume des Schwanzes, und dieser selbst wird kürzer und kürzer, um endlich völlig zu verschwinden. Im Innern nehmen die von Luft aufgeblasenen Lungen einen beträchtlichen Theil der Leibeshöhle ein; dagegen hat der Darm bedeutend an Länge abgenommen, und von der Dünndarmspirale ist nichts mehr zu sehen. Damit hat das Thier seine fertige Gestalt erreicht; alle weiteren Veränderungen bestehen wesentlich in einer Vergrösserung der vorhandenen Organe.

Diese, so zu sagen, normale Metamorphose der Anuren erscheint bei einigen Arten in eigenthümlicher Weise modificirt. Bei *Hylodes martinicensis* von Guadeloupe ist nach der Schilderung des Franzosen Bavay⁵⁾ selbe vollständig unterdrückt oder wird, richtiger gesagt, innerhalb des Eies durchlaufen. Aus den unter feuchtem Laube abgelegten Eiern

schlüpfen kleine Frösche aus, welche Kiemen sowohl wie den Schwanz bereits abgeworfen haben und vier Beine besitzen. Sehr merkwürdig ist die Fortpflanzungsweise mehrerer süd-amerikanischen Batrachier, welche wir mit einem gemeinschaftlichen Namen als „rückenträchtig“ bezeichnen können, wenn sie auch sehr verschiedenen Gruppen angehören. Bei einigen zur Gruppe der Discodactylen oder Scheibenzeher (Laubfrösche) gehörigen Fröschen — es sind die Gattungen *Opisthodelphys* und *Nototrema* — besitzt das Weibchen auf dem Rücken eine geräumige Tasche, in welche auf eine bis jetzt noch nicht beobachtete Weise, wahrscheinlich durch Thätigkeit des Männchens die Eier gelangen, um hier ihre ganze Metamorphose zu durchlaufen. Unsere Kenntnisse von diesem Vorgange sind noch sehr mangelhaft. Es sind bisher nur die Beobachtungen des Entdeckers der *Opisthodelphys* (*-Notodelphys*), Weinland⁶⁾ bekannt. Derselbe fand auf dem Rücken der mit kleinen Extremitäten und einem kurzen Schwanz versehenen Larven zwei glockenförmige Häute, deren jede durch zwei Gefäße an den zwei vorderen Kiemenbögen hing; er deutete dieselben als „glockenförmige Kiemen.“ Ob diese Auffassung richtig ist, ist dem Vortragenden zweifelhaft geworden, da er selbst die in der von Weinland beschriebenen Weise von den Kiemenbögen entspringenden Gefäße nicht in zwei getrennten Glocken, sondern in einer geschlossenen, die ganze Larve einhüllenden Membran (Eihaut?) sich verbreiten sah. Sind wir demnach über die Form der Kiemen dieses Beutelfrosches noch nicht im Klaren, so wissen wir aus Weinland's Schilderung, dass die Larven in der Rückentasche der Mutter einen Ruderschwanz erhalten, den sie aber, wie auch aus des Vortragenden eigenen Beobachtungen hervorgeht, noch in jenem Brutraum verlieren, um als fertige Frösche zur Welt zu kommen.

Während bei diesen rückenträchtigen Laubfröschen sämtliche Eier von einer gemeinsamen Tasche umschlossen werden, umwuchert bei der zur Gruppe der *Aglossa* oder Zungenlosen gehörigen Wabenkröte aus Surinam (*Pipa dorsigera*) die Rückenhaut des Weibchens die einzelnen Eier, so dass jedes von diesen in einer besondern, durch einen Deckel nach aussen

verschlossenen Zelle liegt. Wir besitzen über einige Entwicklungsstadien dieses merkwürdigen Thieres Beobachtungen von dem amerikanischen Anatomen Wyman⁷⁾, die indessen sehr der Erweiterung und Bestätigung bedürfen. Immerhin thun dieselben unzweifelhaft dar, dass die Embryonen erst äussere Kiemen besitzen, dann innere, ferner einen Ruderschwanz haben, schliesslich aber alle diese Theile wie die übrigen Batrachier wieder verlieren und in Gestalt ausgebildeter Frösche die Rückenzellen der Mutter verlassen.

Dass gewisse Abweichungen von der normalen Metamorphose auch bei unseren einheimischen Kröten vorkommen, wird wahrscheinlich durch zahlreiche Angaben über Vermehrung von Kröten an Orten, die weit von jeglichem Wasser entfernt liegen (z. B. Kellern), also durchaus ungeeignet zum Aufenthalt von Kaulquappen sind. Ob in diesen Fällen die Metamorphose innerhalb der Gallerthüllen durchlaufen wird oder gar im mütterlichen Körper, ist einstweilen unentschieden. Jedenfalls wäre es sehr wünschenswerth, dass einmal ein Forscher diesen Thatsachen seine Aufmerksamkeit schenkte.

Erheblich einfacher als bei den Anuren gestaltet sich die Metamorphose durchgehends bei den Urodelen. Wir müssen hier im Allgemeinen zwei Hauptgruppen unterscheiden, eierlegende oder ovipare und lebendiggebärende oder vivipare, richtiger ovovivipare. Zu den eierlegenden Schwanzlurchen gehören unsere Wassersalamander oder die Gattung Triton. Die aus den Eiern ausschlüpfenden Larven derselben sind wie die jungen Froschlarven, schon ehe sie Beine und einen offenen Mund besitzen, mit Anheftungsorganen ausgestattet, zwei Stielen, welche an den Seiten des Kopfes, vor den auch hier vorhandenen äusseren Kiemen angebracht sind, und bis zu der Zeit, wo der als Hauptbewegungsorgan fungirende Schwanz genügend entwickelt ist, dazu dienen, die Larven an den Wasserpflanzen festzuhalten, um später wie die Saugscheiben der Kaulquappen spurlos zu verschwinden. Noch ehe dies geschieht, treten hinter den inzwischen zu schönen gefransten Anhängen entwickelten drei Paaren von Kiemenbüscheln die Vorderbeine auf, anfangs als kurze Stummel;

dieselben gliedern sich aber bereits, ehe noch die erste Spur der Hinterbeine sichtbar wird. Die bald nach dem Ausschlüpfen der Larve durchbrochene Mundöffnung ist weder mit Hornkiefern noch mit Hornzähnen bewaffnet, besitzt auch von vornherein die Gestalt einer klaffenden Spalte. Und ebenso wie in diesem vordersten Darmabschnitt zeigt sich im hinteren Abschnitt durch den Mangel der Spiralwindungen des Dünndarms ein Gegensatz der Urodelenlarven zu den Batrachierlarven. Als eigentliche Larvenorgane erscheinen bei jenen nur, abgesehen von den schon sehr früh vergänglichen Haftstielen, die äusseren Kiemen und der den Schwanz umziehende Flossensaum. Die äusseren Kiemen gehen zu Grunde, wie bei den Fröschen, aber es treten keine inneren an ihre Stelle; vielmehr bezeichnet das beginnende Schwinden der äusseren Kiemen den Anfang der Metamorphose. Mit demselben ist eine bedeutende Umgestaltung des gesammten Habitus verbunden, die wesentlich auf einem Derberwerden der Haut, einer Veränderung der Farbe derselben sowie einem Schwund der Flossensäume beruht.

Beispiele der lebendiggebärenden Urodelen liefern die beiden europäischen Arten der Gattung *Salamandra*. Bei dem gefleckten Landsalamander (*Sal. maculosa*⁸) verläuft die Metamorphose, obwohl die nur von einer dünnen Eihaut umschlossenen Eier sich im Mutterleibe entwickeln, im Wesentlichen ebenso wie bei den eierlegenden Tritonen. In Uebereinstimmung mit dem Fortfallen der Anheftung der Larven an Wasserpflanzen vermischen wir jedoch die Haftstiele. Dagegen sind die Kiemen in vorzüglichster Weise entwickelt, mächtiger als bei den freilebenden Larven der Tritonen, eine Thatsache, welche auf eine lebhaftere Athmung des Embryos im Mutterleibe, wohl aus dem Blut der Mutter, hinweist. Mit diesen Kiemen werden die Larven, nachdem sie im Mutterleibe ein halbes Jahr Winterschlaf gehalten haben, geboren. Sie besitzen dann vollständig ausgebildete Vorder- und Hinterbeine und ähneln in ihrer ganzen Erscheinung, so auch durch den Besitz eines stattlichen Flossensaumes am Schwanze, den Tritonlarven. Ihre Metamorphose verläuft genau wie bei diesen. Der schwarze Alpensalamander (*Sal.*

atra⁹⁾ bringt stets nur zwei Junge zur Welt, diese aber haben bei ihrer Geburt, nachdem sie im Mutterleibe zahlreiche, wahrscheinlich unbefruchtet gebliebene Eier aufgefressen haben, schon ihre Verwandlung beendet. Ihre prächtigen Kiemen, welche den ganzen Körper schleierartig einhüllten, sind ebenso wie die Flossensäume des Schwanzes verschwunden, und die Thierchen sind in jeder Hinsicht verkleinerte Ebenbilder ihrer Eltern.

Von der Entwicklung der perennibranchiaten Urodelen wissen wir bis jetzt so gut wie Nichts. Das Einzige, was neuerdings F. E. Schulze¹⁰⁾ festgestellt hat, ist die Thatsache, dass der Olm (Proteus) der unterirdischen Grotten Kärnthens und Krains Eier legt. Zu den Perennibranchiaten zählte man früher auch den Axolotl, eine mexicanische Urodelenform, welche in Larvengestalt, d. h. mit äusseren Kiemen und einem Flossensaum des Schwanzes, geschlechtsreif wird und Eier legt, aus denen sich ganz wie die Mutterthiere gebaute Larven entwickeln. In einigen seltenen Fällen krochen solche Thiere aufs Trockne, verloren ihre Kiemen, erhielten einen drehrunden Schwanz, veränderten ihren ganzen Habitus und nahmen dagegen alle Eigenschaften an, welche charakteristisch sind für die amerikanische Gattung *Amblystoma*. Kölliker, der berühmte Würzburger Anatom, deutete diese Thatsachen als eine unter den Augen des Beobachters sich vollziehende Umwandlung einer Art und verwerthete sie für seine Theorie der heterogenen Zeugung oder der Artbildung durch sprungweise Abänderungen¹¹⁾. Neuerdings hat jedoch Weismann¹²⁾ gezeigt, dass man diese Verwandlung der Axolotl in *Amblystoma* regelmässig herbeiführen könne, indem man jene zwingt, weniger von ihren Kiemen und mehr von ihren Lungen Gebrauch zu machen und schlug deshalb eine andere, auch dem Vortragenden sehr plausibel erscheinende Deutung vor. Die ursprünglich wie in Nordamerika so auch in Mexico lebenden *Amblystomen* wurden durch die eigenthümlichen Wasserverhältnisse des Landes verhindert, das Wasser zu verlassen und behielten in demselben ähnlich wie die von Schreibers,¹³⁾ Filippi¹⁴⁾ und Jullien¹⁵⁾ in Europa beobachteten in Larvenform sich fortpflanzen-

den Tritonen ihre Kiemen sowie ihren Ruderschwanz bei und kehrten so gewissermassen zu ihrer perennibranchiaten Stammform zurück.

Noch weniger als von der Fortpflanzung der Perennibranchiaten wissen wir von derjenigen der Coecilien, der Vertreter der dritten Amphibienordnung. Allerdings gehört schon die Thatsache, welche Joh. Müller als wichtigstes Argument für die Amphibiennatur der Coecilien angeführt hat, die Existenz von Kiemenöffnungen¹⁶⁾ am Halse einer dem Leydener Museum angehörenden Larve, in dies Gebiet. Allein man hat seither zwar wiederum ähnliche Larven gesehen, aber auch sehr kleine Exemplare anderer Arten, bei denen keine Kiemenspalten zu finden waren. Endlich hat Peters vor kurzem bei einer jungen *Coecilia compressicauda* an jeder Seite des Halses eine grosse dünnhäutige Blase, auf der sich Gefässe verbreiteten, also aller Wahrscheinlichkeit nach blasenförmige Kiemen, gefunden. Vergleicht man diese Beobachtungen mit einander, so wird es wahrscheinlich, dass die Metamorphose der Coecilien bei den verschiedenen Gattungen und Arten verschieden verläuft, während im Allgemeinen feststehen dürfte, dass eine Verwandlung in einer oder der andern Form Allen zukommt.

Verzeichniss der angezogenen Literatur.

- 1) A. Götte. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. S. 676.
- 2) J. Wyman. Proceedings of the Boston Society of Natural History. 1862, vol. IX, p. 155.
- 3) P. Gervais. *Eléments de Zoologie*. II. édit., p. 155, Fig. 106.
- 4) J. Wyman. A. a. O.
- 5) Bavay. Note sur l'*Hylodes martinicensis* et ses métamorphoses. — *Annales des Sciences naturelles*. V. Sér. A. XVII. art. 16.
- 6) D. F. Weinland. Ueber den Beutelfrosch. — *Archiv für Anatomie und Physiologie*. 1854. S. 449.
- 7) J. Wyman. Observations on the development of the Surinam toad. — *American Journal of Science and Arts*. ser. II, vol. 17, 1854, p. 369.

- ⁸⁾ M. Rusconi. Histoire naturelle, développement et métamorphoses de la Salamandre terrestre. Pavie, 1854.
- ⁹⁾ Schreibers. Ueber die specifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erd-Salamanders oder Molches und der höchst merkwürdigen, ganz eigenthümlichen Fortpflanzungsweise des letzteren. — Okens Isis. 1833. S. 527.
- ¹⁰⁾ F. E. Schulze. Zur Fortpflanzungsgeschichte des *Proteus anguineus*. — Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XXVI, S. 350.
- ¹¹⁾ A. v. Kölliker. Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Penatulidenstammes nebst allgemeinen Betrachtungen zur Descendenzlehre. Frankfurt a. M., 1872.
- ¹²⁾ A. Weismann. Ueber die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein *Amblystoma*. — Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XXV. Supplement. S. 297.
- ¹³⁾ Schreibers. A. a. O.
- ¹⁴⁾ Filippo de Filippi. — Archivio per la Zoologia. 1860.
- ¹⁵⁾ J. Jullien. Observations des têtards de *Lissotriton punctatus*, reproduisant l'espèce. — Comptes Rendus, 1869. t. LXVIII, p. 938.
- ¹⁶⁾ J. Müller. Kiemenlöcher an einer jungen *Coecilia hypocyanea* im Museum zu Leyden beobachtet. — Okens Isis, 1831. S. 709.
- Derselbe. Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien. — Zeitschrift für Physiologie. Bd. IV, 1831, S. 190.
- Derselbe. Ueber die Kiemenlöcher der jungen *Coecilia hypocyanea*. — Archiv für Anatomie und Physiologie, 1835, S. 391.
- Duméril. Mémoires de la Société des Sciences Naturelles de Cherbourg. t. IX.
- W. Peters. Ueber eine junge *Coecilia glutinosa* mit Kiemenlöchern aus Malakka. — Monatsberichte der Berliner Akademie, 1864. S. 303.
- Derselbe. Entwicklung der Coecilien und besonders der *C. compressicauda*. — Ebenda, 1874, S. 45.
- Derselbe. Entwicklung der Coecilien. — Ebenda, 1875, S. 483.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Vereins für Naturwissenschaftliche Unterhaltung zu Hamburg](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Spengel Johann Wilhelm

Artikel/Article: [Ueber die Metzamorphose der Amphibien 88-96](#)