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

Die Brutpflege von Rhinoderma darwinii D. B.

Von

Dr. Otto Bürger,

Professor der Zoologie an der Universität Santiago de Chile.

Mit Tafel XVI—XVIII.

1. Einleitung.

Rhinoderma darwinii ist von Duméril und Bibron[1] beschrieben worden und befand sich unter der Ausbeute des »Beagle«, welche von Darwin gesammelt wurde. Darwin entdeckte den Nasenfrosch in den dichten und dunklen Wäldern von Valdivia, wo er ungemein häufig war[2].

Bereits wenige Jahre später wurde unser Batrachier eingehender durch Guichenot beschrieben, welcher die Reptilien für die Fauna der Historia de Chile von Cl. Gay bearbeitet hat[3]. Es wird erwähnt, daß *Rhinoderma* ein vorzüglicher Springer ist und Laute wie eine Schelle (cascabel) hervorbringe. Außerdem aber finden wir eine besonders wichtige Notiz. Guichenot fand bei einem Exemplare im Bauche 14 Junge; er hielt dasselbe für ein Weibchen und somit *Rhinoderma* für einen lebendiggebärenden Frosch.

Erst viel später ist durch Marcos Jimenez de la Espada[4] festgestellt worden, daß es die Männchen sind, welche die Jungen in ihrem Kehlsack beherbergen. Diese wichtige Arbeit Espadas ist mir ebensowenig wie das deutsche Referat derselben von J. W. Spengel[5] zugänglich gewesen, indessen habe ich ihren Inhalt

[1] 1841. A. M. C. Duméril und G. Bibron, Hist. Nat. Rept. Bd. VIII. S. 659.

[2] 1843. Th. Bell, Reptiles. In: The Zoology of the Voyage of H. M. S. »Beagle«. Part 5. p. 48. tab. 20, Fig. 1 u. 2.

[3] 1848. Cl. Gay, Historia Fisica y Politica de Chile. Zoologia. Bd. II. p. 122. tab. 7 (Herpetologia). Fig. 1 u. 1*a*.

[4] 1872. Anales d. l. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid. Bd. I. p. 139—151.

[5] 1877. J. W. Spengel, Die Fortpflanzung von *Rhinoderma darwinii*. In: Diese Zeitschr. XXIX. Bd. S. 495—501.

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

lückenlos, wie ich glaube, erschließen können dank einer zweiten Arbeit Espadas[1] und der Untersuchungen von G. B. Howes[2], welche ich studieren konnte. Außerdem ist unser Gegenstand auch von C. K. Hoffmann[3] hinlänglich berücksichtigt worden in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, die mir ebenfalls zur Verfügung standen.

Wir verdanken Espada eine, wenn auch nicht in allen Teilen korrekte Schilderung des mit Brut gefüllten Kehlsackes. Ferner verschiedene Angaben inwiefern der gewaltig entwickelte Kehlsack die Organisation des Männchen vorübergehend beeinflußt oder dauernd verändert hat und eine Beschreibung der Jungen. Durch G. B. Howes, dem übrigens nur ein »trächtiges« Männchen zur Verfügung stand, sind jene Angaben weniger ergänzt als berichtigt worden.

Nach den Untersuchungen von Espada und Howes erforderten noch ein besonderes Studium:

1) der feinere Bau des Kehlsackes;

2) die Beantwortung der Frage, ob der Kehlsack nicht allein Brut- sondern auch Nährorgan ist;

3) das Verhalten des Kehlsackes vor und nach der Brutpflege.

Diesen Fragen zu genügen, mit denen sich Espada bereits in Vermutungen beschäftigt hat, sollen die nachfolgenden Abschnitte gewidmet sein.

Das mir für diese Arbeit zur Verfügung gestandene Material war ein sehr reiches und bestand aus mehreren Hundert Individuen, so daß ich über 60 erwachsene Männchen untersuchen konnte. Es sind die Tiere während und nach der Brutzeit (Anfang Januar bis Anfang März) und 3 Monate vor derselben (Ende September) gesammelt worden.

Ich verdanke die Rhinodermen besonders Herrn Prof. R. Bonn und Herrn J. Söhrens, Direktor des Botanischen Gartens. Beide unterstützten mich ferner durch ihre am Fundort gemachten Beobachtungen. Ich gestatte mir den genannten Herren auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Das Material war in Alkohol konserviert, aber diejenigen

---

[1] 1875. Marcos Jimenez de la Espada, Batracios. In: Vertebrados del Viaje al Pacifico. p. 128—138.

[2] 1888. B. G. Howes, Notes on the Gular Broad-pouch of *Rhinoderma darwinii*. In: Proc. Zool. Soc. 1888. p. 231—237 nebst Fig. 1—5.

[3] 1873—78. C. K. Hoffmann, Amphibien. In: Bronns Classen u. Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. S. 536—537.

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

Rhinoderma-Exemplare, welche ich im September lebend nach Santiago erhielt, wurden von mir untersucht, nachdem sie mit siedendem Wasser zur Erstarrung gebracht waren. Die innere Blutzirkulation litt durch dies Verfahren nicht. Einen Teil dieser Frösche konservierte ich schließlich in einer 1 %igen Platinchloridlösung.

Rhinoderma läßt sich im allgemeinen mit dem Mikrotom verarbeiten, ohne daß eine Entkalkung nötig wäre.

In der anatomischen Nomenclatur folge ich E. Gaupp[1], dessen Werk über *Rana* mir zur Orientierung die größten Dienste geleistet hat.

2. Vorkommen und Lebensweise.

Rhinoderma darwinii bewohnt den regenreichen Süden Chiles, also diejenige Gegend, welche man als die eigentliche Waldregion dieses Landes bezeichnen kann.

Wahrscheinlich bildet der Rio Maule (etwa 35° 30′ südl. Breite) die nördliche Grenze der Verbreitung des Nasenfrosches. Als südlichster Fundort gilt zur Zeit die Insel Quehui, welche sich nahe der Ostküste des mittleren Chiloes befindet (etwa 42° 35′ südl. Breite). Innerhalb dieses Gürtels, der sich wahrscheinlich mit zunehmender faunistischer Erforschung Südchiles noch nach Süden erweitern wird, bewohnt unser Batrachier die Niederungen und Gebirge und zwar sowohl die Cordillera de los Andes als auch die Cordillera de la Costa. Im Gebirge wurde er bis zu einer Höhe von etlichen 100 m gefunden. Einige Beobachtungen deuten darauf hin, daß der Nasenfrosch nahe der Küste häufiger wird. Das Museo Nacional besitzt Exemplare von Valdivia, aus der Cordillere von Cautin, von Contulmo und den Bergen bei Concepcion.

Rhinoderma darwinii bedarf vor allen Dingen zu ihrer Existenz der Feuchtigkeit und zieht sich, trotzdem sie eine immerwährend mit Wasserdampf gesättigte Zone bewohnt, noch in die feuchtesten Teile derselben, nämlich waldige Schluchten zurück. Außerdem aber bedarf sie der Wärme und nur in den sonnigsten Monaten (Dezember bis Anfang März) verläßt sie tagsüber andauernd ihre Schlupfwinkel, um sich frei zu bewegen. Wie mir Herr Prof. Bonn mitteilte, sieht man sie dann in Gesellschaften auf sumpfigem Terrain in den allerseichtesten Wässern hocken; sie vermeiden aber, daß das Wasser über sie hinwegspült. Indes bereits im März oder in höher

[1] E. Gaupp, A. Eckerts u. R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. Neu bearbeitet. Braunschweig 1896—1904.

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

gelegenen Teilen schon Ende Februar, muß man sie meistens in ihren Verstecken unter Steinen und faulenden Baumstämmen aufstöbern, unter die sie sich, die Sonnenseite der Schluchten bevorzugend, verkrochen haben, und welche sie nur an schönen Tagen in den wärmsten Stunden verlassen. Versuche, den Nasenfrosch in Santiago während des Sommers im Terrarium zu halten, schlugen fehl, die Tierchen starben schon nach wenigen Tagen, wohl infolge der überaus trockenen Luft, welche hier um diese Zeit herrscht.

Rhinoderma darwinii ist, was Färbung und Zeichnung anbetrifft, außerordentlich variabel. Es gibt an derselben Lokalität graue, braune, gelbliche, rötliche und grüne Individuen, welche diese Farbentöne reiner oder gemischt, heller oder dunkler zeigen. Wenn eine solch bunte Gesellschaft beieinander hockt, so machen sie den Eindruck eines bunten Mosaiks und gleichen auffällig dem vielfarbigen mit Pflanzen durchwachsenen Untergrunde, auf dem sie zu hocken lieben. Herr Prof. Bonn schilderte mir dieses Bild und warf die ansprechende Frage auf, ob wir es in diesem Falle etwa mit einer kollektiven Schutzfärbung zu tun haben?

Rhinoderma darwinii nährt sich von Insekten, welche sie im Fluge erhascht. Der Darminhalt einiger im Sommer erbeuteter Nasenfrösche bestand aus Dipteren (*Limosina maxima* sp. ined. Germain), Hymenopteren (*Tenthredo coquimbensis* Spin.) und Hemipteren (*Calbodus pallidulus* E. Blanch., *Anthocoris* sp.)[1].

Mit der Sendung lebender *Rhinoderma*, die ich Ende September erhielt, bekam ich auch noch durch Vermittlung des Herrn Prof. R. Bonn einige weitere Beobachtungen über die Lebensweise dieser Tiere, welche Herr Dr. Meyer, der seit Jahren seßhaft in Contulmo ist, gemacht hat.

Nach ihm bevorzugt *Rhinoderma* im Winter mehr die sonnigen Höhen, anstatt der Täler und Schluchten und begibt sich auf Sträucher und Bäume. Meiner Ansicht nach klettern sie aber nicht auf dieselben, sondern erklimmen sie sprungweise. Ich habe nämlich beobachtet, daß sie an senkrechte Glaswände hinanspringen und sich alsdann vermittels ihrer Zehen und Fingerspitzen ungemein festzuhalten vermögen, aber nicht gesehen, daß sie weiterkletterten.

An den Sträuchern und Bäumen sollen sie sich mit den hinteren Extremitäten, den Kopf nach unten, wie Fledermäuse aufhängen.

[1] Die Bestimmung dieser Insekten verdanke ich der Güte des Herrn Philiberto Germain, Jefe de la Seccion Entomolojica des Museo Nacional zu Santiago.

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

Sie piepsen mit einer feinen Stimme ähnlich der von Gänschen oder Enten, die eben dem Ei entschlüpft sind. Die Eingebornen nennen den Frosch sapo de la montaña oder arriero. Besonders bezeichnend ist der Name Arriero, es ist das eine Person, welche mit der carga (Last) geht. Wenn man bedenkt, daß der Südamerikaner, wenn er mit seiner Familie reist, diese gern als carga bezeichnet, so wird die Bedeutung des Vulgärnamens *arriero* für *Rhinoderma* klar und gibt einen neuen Beweis der vorzüglichen Beobachtungsgabe des Landvolkes.

Die von mir lebend beobachteten Rhinodermen waren der Mehrzahl nach gelblichgrün oder graubraun gefärbt. Einige Exemplare indessen waren so grün wie frische Blätter und andre prächtig kupferfarben. Die Farben haben einen matten Metallglanz. Die Zeichnung des Rückens tritt mehr oder minder deutlich hervor, sie verschwindet aber vollständig bei den grünen. Bei den kupferfarbenen waren die scharfen Seitenkanten, welche den Rücken begrenzen, goldig. Die innere Fläche der Unterschenkel ist allgemein gelb gefärbt. Die Kehlgegend und die Außenfläche der Extremitäten besitzt die Farbe des Rückens. Am Bauche befinden sich reine weiße Flecken. Die Innenseiten von Hand und Fuß sind blaugrau, Finger und Zehen außen bräunlich.

Der Nasenanhang wird stets gestreckt getragen und ist schräg aufwärts gerichtet, so etwa wie das Horn beim Einhorn.

3. Geschlechtsreife und Brutzeit.

Die Zeit der Geschlechtsreife beginnt bei *Rhinoderma darwinii* Ende Dezember und reicht ziemlich tief in den Januar hinein. Die sich anschließende Brutzeit dauert demgemäß von Ende Dezember bis gegen Ende Februar. Die meisten »trächtigen« Männchen findet man von Mitte Januar bis Mitte Februar. Diese Angaben gelten für Contulmo, einen kleinen Kolonistenort, welcher am Ostfuß der Nahuelvuta-Cordillere kaum 80 m über dem Meere gelegen ist (37° 58′ südl. Breite). Contulmo besitzt das für Südchile eigentümliche Klima. Der Regen verteilt sich auf das ganze Jahr, im allgemeinen ist aber die Zeit von Dezember bis Ende Februar eine sommerlich sonnige. Im Winter fällt nur ganz ausnahmsweise Schnee, welcher aber schnell wieder fortschmilzt. Der erste Frühjahrsmonat, d. h. der Monat der Obstbaumblüte, ist der September.

Aus diesen wenigen klimatologischen Angaben geht hervor, daß die Zeit der Geschlechtsreife bei *Rhinoderma darwinii* außerordentlich

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

spät eintritt. Und es darf von einer Verspätung geredet werden, wenn wir in Rechnung ziehen, daß die Laichzeit andrer bei Contulmo heimischer Frösche, deren Eier und Junge sich im Freien entwickeln, bereits in den September fällt, wie z. B. bei *Paludicola bibronii* Tsch.

In dem jahreszeitlich wesentlich verspäteten Eintritt der Geschlechtsreife von *Rhinoderma darwinii* sehe ich eine Anpassung, welche durch die ausgedehnte Brutpflege der Männchen hervorgerufen wurde. Wie ich in einem der nachfolgenden Abschnitte beweisen werde, beschränkt sich die Brutpflege nicht darauf, den Eiern und Jungen nur Schutz angedeihen zu lassen, indem das eine Geschlecht sie im Innern seines Körpers heranwachsen läßt, sondern es handelt sich um eine Aufzucht, während welcher (wenigstens in der letzten Entwicklungsperiode) der Brut auch Nahrung gegeben wird. Das geschieht auf Kosten des väterlichen Organismus, welcher dadurch derart mitgenommen wird, daß er am Ende der Brutzeit fast nur noch aus Haut und Knochen besteht. Es bedürfen also diese Männchen einer langen und günstigen Kräftigungsperiode, welche den klimatischen Umständen entsprechend, der Hauptsache nach in die an Insekten reichste Zeit, d. s. die Frühlingsmonate (September bis Dezember), fallen muß.

Ich habe nun noch anzufügen, daß sich auch unter den Ende September gefangenen *Rhinoderma* ein trächtiges Männchen befand. Die Jungen besaßen bereits lange Ruderschwänze. Es gingen mir Ende September 15 erwachsene Exemplare zu, von diesen waren 7 Männchen.

4. Ablage der Eier und ihre Aufnahme in den Kehlsack.

Die Eier werden vom Weibchen von *Rhinoderma darwinii* in wiederholten Malen einzeln oder wahrscheinlicher paarweise abgelegt und zwar in Zwischenräumen, welche bis zu mehreren Tagen umfassen müssen. Nach stattgehabter Befruchtung nimmt sie das Männchen sofort in die Mundhöhle auf und preßt sie abwechselnd in die rechte und linke Öffnung des Kehlsackes. Dieser Vorgang ist bisher nicht beobachtet worden, er kann sich aber nicht anders abspielen, wenn man folgende Tatsachen sprechen läßt.

Die Untersuchung der Ovarien und Eileiter geschlechtsreifer Weibchen lehrt, daß die Eier einzeln reifen. Bei einem mir im Augenblick vorliegenden Weibchen, bei dem die Eileiter schon mächtig geschwollen, aber noch leer sind, enthält ein jedes Ovarium fünf

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

Eier, von denen man annehmen kann, daß sie in Bälde ausgestoßen worden wären. Alle fünf sind von verschiedener Größe, indem sie sich von einem Durchmesser von 3,5 mm bis zu einem Durchmesser von 2 mm abstufen. Dieselbe Wahrnehmung macht man bei den Eiern, welche man in den Eileitern antrifft. Hier schwankt der Durchmesser der Eier zwischen 5 mm oder 4,5 mm und 3,5 mm. (Die Eier verdicken sich also im Eileiter noch erheblich.)

Außerdem ist der Kehlsack zu Beginn der Geschlechtszeit derartig kurz und eng, daß er anfangs nicht mehr als zwei Eier aufnehmen kann. Noch geringfügiger ist er bei Männchen entwickelt, welche ihrer ersten Brutperiode entgegengehen. Der Kehlsack besteht bei solchen aus einer rechten und linken Tasche, welche nur durch einen sehr schmalen medianen Spalt miteinander kommunizieren, und aus diesem Grunde schließe ich, daß jedenfalls das erste Ei durch die eine Öffnung, das zweite durch die andre des Kehlsackes einschlüpft.

Der Kehlsack dehnt sich — was in den folgenden Abschnitten näher ausgeführt werden wird — unter dem Einfluß der Eier weiter aus, so daß also die ersten Eier gewissermaßen Raum für die nachfolgenden schaffen.

Die geringe Bergungsfähigkeit, welche der Kehlsack anfänglich besitzt, scheidet sofort eine Vorstellung aus, welche das gesellige Leben des Nasenfrosches erzeugen könnte. Ich meine die Vermutung, daß ein Männchen die Eier verschiedener Weibchen sammeln möchte, um sie auszubrüten.

Rhinoderma darwinii ist ohne Zweifel ein monogam lebendes Tier. Auch die numerische Gleichheit, in der man beide Geschlechter antrifft, weist darauf hin.

Besonders auffallend ist die kolossale Größe der Eier unsres merkwürdigen Frosches. Man bedenke, daß *Paludicola bibronii*, welche nicht allein länger, sondern besonders viel gedrungener ist als *Rhinoderma darwinii*, Eier ablegt, welche nur einen Durchmesser von 2—2,5 mm besitzen.

Die Entwicklung solcher relativ riesiger Eier beim Nasenfrosch ist ebenfalls eine Anpassung an die eigentümliche Brutpflege. Die enorme Mitgift von Deutoplasma, welche diese Eier so groß werden läßt, soll den väterlichen Körper nach Möglichkeit von der Ernährung entlasten. Wir werden sehen, daß in der Tat die Ernährung der Brut durch die väterlichen Säfte erst in der letzten Periode der Metamorphose der Larven einsetzt.

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

5. Beschaffenheit des Kehlsackes mit nahezu entwickelter Brut.

In diesem Stadium hat der Kehlsack seine größte Ausdehnung erreicht. Seine Dimensionen hängen indes von der Anzahl der Jungen ab, welche er birgt. Das in Fig. 2, Taf. XVI wiedergegebene Männchen enthielt 14 Junge, bei denen bereits beide Extremitätenpaare entwickelt sind, der Ruderschwanz aber noch vollständig vorhanden ist. Der Kehlsack dieses Männchens ist 20,5 mm lang, 15,5 mm breit und besitzt etwa einen Durchmesser von 8 mm. Die eigentümliche Form des Kehlsackes wird bedingt durch die Widerstände, welche sich seinem Ausdehnungsbestreben entgegenstellen. Am Bauche ist er rundlich geschwollen, am Rücken hingegen besonders durch den Einfluß der Wirbelsäule der Länge nach tief eingebuchtet, so daß er einen nierenförmigen Querschnitt besitzt. Der Kehlsack drängt die Organe der Bauchhöhle nebst der sie bedeckenden Bauchmuskulatur zu einem relativ schmalen (bei unserm Männchen nur 8 mm breiten) medianen Längswulste zusammen, welchen er derart umgreift, daß er die Weichen völlig ausfüllt und sogar noch die Rückenhaut des Tieres berührt (Fig. 5, Taf. XVI). Nach vorn erstreckt sich der Kehlsack, einen besonderen unpaaren Zipfel ausstülpend, bis zum M. submentalis (Fig. 9, Taf. XVI), nach hinten bis zur Spina pelvis posterior. Schulterzipfel sind nicht vorhanden, wie bereits Howes nachwies, Jimenez de la Espada widerlegend. Der Kehlsack doppelt sich vorn, indem er sich über eine Linie, welche die vorderen Ränder der beiden Kehlsacköffnungen verbindet, nach vorn hinaus ausdehnt, der dorsalen Fläche des M. submaxillaris angeschmiegt, und dieser Teil des Kehlsackes — es ist eine rundliche Ausbuchtung desselben — jenen unpaaren Zipfel überwölbt, der sich, wie eben erwähnt, bis zum M. submentalis erstreckt. Der Kehlsack besteht in diesem Stadium aus einer außerordentlich dünnen Membran, durch welche man wie durch einen Schleier die Jungen in allen Einzelheiten deutlich erkennen kann.

Nach Jimenez de la Espada soll der Kehlsack stellenweis vollständig verwachsen sein mit der Innenfläche der Haut und der Außenfläche der Brust- und Bauchmuskeln. Das ist, wie Howes richtig hervorhebt, nicht der Fall. Der Kehlsack läßt sich ohne irgend welchen Widerstand nach vorn so weit zurückschlagen, daß die Brustmuskeln völlig sichtbar werden. Nirgend existiert eine Verbindung. Desgleichen läßt sich die Bauchdecke des Körpers bis in die Gegend der vorderen Extremitäten ohne weiteres ablösen.

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

Dagegen findet sich eine innige Verwachsung des Kehlsackes mit der Bauchdecke des Körpers rechts und links von der Medianebene unter dem M. submaxillaris und M. subhyoideus. Diese Verbindungen hat bereits Howes gesehen, ihrer mit folgenden Worten gedenkend: »The only fusion with the inner surface of the integument observable in my specimen is a bilaterally symmetrical one set up near the angle of the lower jaw.« Die Verbindungen bestehen jederseits aus einem breiten, aber ungemein dünnen Mesenterium, welches, fast am vorderen Zipfel des Kehlsackes ansetzend, schräg auswärts nach hinten verläuft und zwar bis zur hinteren Grenze des M. subhyoideus in seiner ursprünglichen Ausdehnung. Wo der M. submaxillaris und M. subhyoideus zusammenstoßen besitzt jedes Mesenterium einen Querspalt.

Eine nähere Untersuchung dieses Mesenteriums lehrt, daß dasselbe außer ziemlich vielen (quergestreiften) Muskelfasern ein Blutgefäß und einen Nerven enthält, welche das Mesenterium dem Kehlsack zuführt.

Mehr noch als Rumpfmuskulatur und Eingeweide werden durch den mit Blut gefüllten Kehlsack die subcutanen Lymphsäcke des Rumpfes beeinträchtigt und zwar besonders der Saccus abdominalis.

6. Rückbildung des Kehlsackes.

Die gewaltige Ausdehnung, welche der Kehlsack am Ende der Brutzeit besitzt, ist nur eine vorübergehende Erscheinung. Mit dem Ausschlüpfen der Jungen, welches allmählich erfolgt, verkleinert sich der Kehlsack ebenfalls allmählich.

Eine auffallende Rückbildung des Kehlsackes zeigt bereits das in Fig. 14, Taf. XVI abgebildete Individuum, bei dem der Kehlsack nur noch zwei Junge enthält. Hier hat sich der Kehlsack bereits verkürzt. Es fehlen außerdem vollständig die dorso-lateralen Aussackungen, welche vordem die Weichen ausfüllten und sich bis zur Rückenhaut ausdehnten. Ferner ist der unpaare Zipfel nicht mehr vorhanden, welcher sich fast bis an das Kinn nach vorn erstreckt. Sobald die Jungen sämtlich ausgeschlüpft sind, klappt der Kehlsack zusammen und reicht nur noch etwa bis zur Mitte des Bauches nach hinten (Fig. 8, Taf. XVI). Die Rückbildung schreitet indes noch fort. Er verkürzt sich schließlich bis zu einem zuerst größeren rundlichen, alsdann kleineren oblongen schuppenartigen Gebilde (Fig. 11, 13 und 12, Taf. XVI).

Die Rückbildung des Kehlsackes vollzieht sich ziemlich schnell

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

und der gesamte Prozeß, welcher mit dem Ausschlüpfen der Jungen einsetzt, muß sich während 4—5 Wochen vollziehen. Diese Ansicht ist sicher aus dem mir vorliegenden Material zu folgern, denn aus den Ende Februar gesammelten Männchen konnte ich jene Serie zusammenstellen, auf welche sich meine Beschreibung gründet.

7. Der Kehlsack im Zustande der geringsten Ausbildung beim erwachsenen Männchen.

Häufig wird man bei Männchen, welche den Eindruck erwachsener machen, den Kehlsack vermissen, wenn man ihn nach Abhebung der Bauchdecke sucht. Dagegen wird man seiner ansichtig, wenn man das Männchen in der Medianebene der Länge nach durchschneidet. Man überzeugt sich alsdann, daß der Kehlsack im M. subhyoideus steckt und in der Tat nicht mehr am Bauche auffallen kann, da er nicht mehr über den hinteren Rand dieses Muskels (in seiner natürlichen Ausdehnung) hinausragt. Fig. 1 und 2, Taf. XVIII bringen die Zeichnung eines annähernd medianen und eines paramedianen Längsschnittes durch den Kehlsack, welcher auf einer derartigen Entwicklungsstufe sich befindet.

Man wird aus diesen Figuren eine Bestätigung meiner Worte herauslesen, wenn man bedenkt, daß der M. subhyoideus sich nur etwa bis zur Mitte des Episternums nach hinten erstreckt, beziehungsweise die Clavicula nicht erreicht. Das entspricht der Ausdehnung, welche dieser Muskel beim Weibchen besitzt. Außerdem aber bringen dieselben Figuren eine andre Eigentümlichkeit des geringfügig entwickelten Kehlsackes zur Anschauung, auf welche ich schon im Abschnitt über die Aufnahme der Eier hindeutete. Es ist offenbar, der Kehlsack besteht in diesem Stadium aus zwei seitlichen Taschen, deren jede durch eine ovale Öffnung (Aditus sacci vocalis) mit der Mundhöhle kommuniziert. Beide Taschen sind durch einen länglichen, querlaufenden Spalt miteinander verbunden. Die Höhle des Kehlsackes ist also zur Zeit in seinen medianen Bezirken beinahe vollständig unterdrückt.

Ich habe nun die Frage zu beantworten, ob dieser Zustand des Kehlsackes der normale ist, d. h. den Kehlsack im Stadium der äußersten Rückbildung repräsentiert, oder ob wir hier den Kehlsack eines Männchens vor uns haben, welches noch niemals Brut aufgenommen hat.

Ich glaube, daß letzteres der Fall ist, und schließe dieses aus folgenden Gründen.

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

Diejenigen Männchen, welche Ende September, also mindestens drei Monate vor der Brutzeit gefangen und von mir untersucht wurden, besaßen meistens einen Kehlsack, wie das in Fig. 6, Taf. XVI abgebildete. Nur bei zweien war er wesentlich stärker entwickelt, so wie in Fig. 11, Taf. XVI, aber bei keinem der erwachsenen Männchen befand er sich im M. subhyoideus versteckt.

Außerdem sprechen die histologischen Verhältnisse für meine Auffassung. Es sind nicht solche, wie sie in einem rückgebildeten, sondern in einem jugendlichen Organ obwalten.

8. Der rückgebildete und mit Brut gefüllte Kehlsack des lebenden Tieres.

(Blutgefäße und Nerven.)

Bei den frisch z. B. in siedendem Wasser abgetöteten Tieren, bei welchen die Herztätigkeit noch andauert, besitzt der Kehlsack im Stadium der Rückbildung eine gelblichgraue Färbung, vermittels deren er sich sehr auffallend von der Brust- und Bauchmuskulatur abhebt. Auch pflegt er ein wenig aufgebläht zu sein. Außerdem bemerkt man schon mit bloßem Auge Blutgefäßnetze infolge ihrer lebhaft roten Färbung. Bei Lupenvergrößerung überzeugt man sich, daß der Kehlsack an seiner Unter- und Oberseite je zwei Blutgefäßnetze aufweist, welche von den Anheftungspunkten des M. subhyoideus ausgehen und sich in den Kehlsack ausbreiten, ein ungemein feines und dichtes Maschenwerk bildend. Man überzeugt sich ferner, daß oben und unten das rechtsseitige Netzwerk viel stärker entwickelt ist und über die Medianebene nach links hinüberreicht, während das linksseitige Netzwerk nicht bis zur Medianebene sich ausdehnt.

Der Blutkreislauf des Kehlsackes verdankt seinen Ursprung in erster Linie der Verzweigung des R. hyoideus, bekanntlich ein Ast des R. auricularis der Arteria cutanea magna und der Vena hyoidea superficialis, welche aus der V. mandibularis interna, einem Ast der Vena jugularis externa hervorgeht.

Der mit Brut gefüllte Kehlsack ist im Leben schieferfarben und stark durchsichtig. Die Blutgefäße schimmern rot durch. Das Kapillarnetz ist aber weitmaschiger geworden infolge der starken Ausweitung des Kehlsackes.

Man sieht jetzt klarer als beim reduzierten Kehlsack, daß die obere (der Brustmuskulatur anliegende) Wand des Kehlsackes die bei weitem blutreichere ist, und daß die Verzweigungen der oben erwähnten Arterienäste sich rechts und links ungleich verhalten. Während nämlich rechts ein einziger, aber sehr kräftiger Ast des

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

rechtsseitigen R. hyoideus in den Kehlsack eindringt, welcher namentlich nach rechts einige auffallendere Äste abgibt, empfängt der Kehlsack links mehrere, aber bedeutend schwächere Äste des linksseitigen R. hyoideus.

Der Kehlsack steht ferner noch mit dem Blutgefäßsystem des Körpers in Verbindung durch Gefäße, die das in Abschnitt 5 erwähnte Mesenterium als Brücke benutzen, welches am vorderen Zipfel des Kehlsackes ansetzt und schräg auswärts nach hinten bis zur ursprünglichen hinteren Grenze des M. subhyoideus verläuft. Es sind zweifelsohne Äste des R. mandibularis internus, ebenfalls einem Ast der Arteria cutanea magna und der Vena mandibularis interna, gleichfalls einem Ast der Vena jugularis externa.

An dieser Stelle sei noch das Nötigste über die **Nervatur** des Kehlsackes hinzugefügt. Der hauptsächlichste Nervenast, welchen er empfängt, ist jederseits der R. subhyoideus, ein Zweig des R. hyoideus, welcher vom R. hyomandibularis des Nervus facialis entspringt. Dieser Nerv folgt in seinem Verlaufe dem Arterienaste, welchen der R. hyoideus (Ast des R. auricularis der Arteria cutanea magna) in den Kehlsack entsendet. Ferner aber tritt durch das Mesenterium, welches sich am vorderen Zipfel des Kehlsackes ausspannt, noch jederseits in den Kehlsack ein Ast des R. submaxillaris profundus posterior, der bekanntlich vom R. musculo-cutaneus abgeht, einem Endzweige des R. maxillo-mandibularis, welcher zu den peripheren Trigeminusästen zählt.

9. Der Bau des Kehlsackes.

In der Wand des Kehlsackes unterscheiden wir Epithel, Bindegewebe und Muskelfasern und außerdem Nerven und Blutgefäße.

a. Im Zustande mit nahezu entwickelter Brut.

Das Epithel stellt bekanntlich eine Fortsetzung des die Mundhöhle auskleidenden Epithels dar, und ist wie dieses ein geschichtetes. Im übrigen unterscheidet es sich von dem der Mundhöhle durch den Mangel an Flimmern und durch die außerordentliche Abplattung, welche es erfahren hat. Wenn der Kehlsack seine größte Ausdehnung erreicht hat, verhält sich das Epithel im allgemeinen so, wie es Fig. 5, Taf. XVII zeigt. Der geschichtete Bau ist beinahe verloren gegangen. Das Epithel wird, wenn wir von einigen wenigen tiefer gelegenen Kernen absehen, durch eine einzige Schicht sehr stark abgeplatteter Zellen repräsentiert. Die Kerne sind ebenfalls stark ab-

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

geplattet und haben infolge dessen eine linsenförmige (im Schnitte spindelförmige) Gestalt angenommen.

Übrigens verhält sich das Epithel verschieden. Am stärksten ist es in der Regel dort abgeplattet, wo ihm die Jungen fest anlagen. Wo das nicht der Fall war, ist das Epithel ungleich höher und deutlich geschichtet. Hin und wider trifft man sogar Stellen mit einem Epithel, welches dem der Mundhöhle bis auf den Mangel an Flimmern gleicht. In Fig. 8, Taf. XVII ist ein Schnitt durch eine solche Stelle zur Anschauung gebracht. Dieselbe befand sich an der Bauchwand des Kehlsackes eines Männchens, welches 10 Junge enthielt, deren Schwänze bereits mehr oder minder vollständig reduziert waren. Eine andre Stelle desselben Schnittes ist in Fig. 4, Taf. XVIII abgebildet.

Ein sehr merkwürdiges Verhalten zeigt das Epithel an vielen Orten über den Blutgefäßen. Man trifft nämlich überall im Kehlsack zerstreut auf Stellen, wo wie in Fig. 4, Taf. XVIII das Epithel über den Blutgefäßen unterbrochen zu sein scheint. Jedenfalls werden die Blutgefäße an solchen Stellen nicht von Kernen überdacht, sondern höchstens von einer überaus dünnen Plasmaschicht, die von den Epithelzellen ausgeht, welche eine solche Stelle kreisförmig einschließen.

Die Bedeutung dieser Eigentümlichkeit kann keinem Zweifel unterliegen: wir haben es mit Einrichtungen zu tun, welche die Ernährung der Jungen erleichtern. Ich werde diese Behauptung in einem der folgenden Abschnitte näher begründen.

Der Kehlsack wird außen vom Endothel der Lymphsäcke bekleidet.

Die Muskulatur gehört in der Hauptsache dem M. subhyoideus an, welcher den Kehlsack mit Ausnahme des vorderen, zum Kinn strebenden Zipfels umhüllt. Letzterer wird vom M. submaxillaris bekleidet. Die Muskulatur besteht folglich aus quergestreiften Fasern.

Wir wollen zunächst die Muskulatur behandeln, welche der Kehlsack dem M. subhyoideus verdankt. Dieselbe bildet keine kompakte Schicht, sondern ein Gitter. Die Muskelfasern ordnen sich nämlich in Bändern an, zwischen denen mehr oder minder breite Streifen frei von Muskelfasern bleiben.

Die Muskelfasern besitzen einen sehr charakteristischen Verlauf. Sie strahlen sämtlich von zwei Punkten, der rechten und linken seitlichen Ansatzstelle des M. subhyoideus aus, der Medianebene des Tierkörpers entgegen. Dabei krümmen sie sich einwärts, und, indem die von rechts nach links kommenden Muskelfaserstreifen in der

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

Medianebene zusammenfließen, erzeugen sie bogenförmige Bänder, deren Krümmung nach hinten zu sich verstärkt. Die Muskelfaserbänder besitzen also genau die Anordnung, welche die Platten eines ausgebreiteten Fächers annehmen, den wir stark zusammengekrümmt haben, um eine tiefe Mulde zu erzeugen. Vergegenwärtigt man sich, daß ja der unentwickelte Kehlsack im M. subhyoideus derart eingeschlossen ist, daß er sich völlig in demselben verbirgt, und mit seiner Ausdehnung dessen ursprünglich quer und gestreckt verlaufende Fasern nach hinten treibt, so wird man sich ohne weiteres die Art des Verlaufs der Muskelfasern am entwickelten Kehlsacke erklären. Es bleibt noch anzufügen, daß jederseits einige Muskelfaserstreifen der Medianebene fast parallel gerichtet verlaufen und somit die bogenförmig angeordneten kreuzen.

Der vordere Zipfel ist von einer kompakten und ziemlich dicken Muskelschicht umhüllt, deren Fasern quer verlaufen. Sie wird durch eine zum Kinn vorgestülpte Falte des M. submaxillaris erzeugt.

Über Blutgefäße und Nerven ist Abschnitt 8 zu vergleichen.

b. Im Zustande der Entleerung und der bereits beginnenden Rückbildung.

Ich habe ein Stadium des in Rückbildung begriffenen Kehlsackes im Auge, wie Fig. 8, Taf. XVI und Fig. 1, Taf. XVII zur Anschauung bringen.

Der Kehlsack reicht nach hinten noch etwas über das knorplige Stück des Sternums hinaus; vorn schiebt er sich zwischen M. submaxillaris und M. geniohyoideus ein. Die Ausstülpung, welche den vorderen Zipfel bildete, ist bereits nicht mehr vorhanden und infolge dessen verläuft der M. submaxillaris völlig glatt.

Das Epithel verhält sich in den verschiedenen Abschnitten des Kehlsackes sehr ungleich und weist auch Differenzen auf, wenn wir die dorsale und ventrale Wand des Kehlsackes vergleichen. In dem vorderen, zwischen M. submaxillaris und M. geniohyoideus eingeschlossenen Abschnitt ist das Epithel niedrig. Während aber die Epithelzellen in demjenigen Teil der Sackwand, welche dem M. submaxillaris anliegt, mindestens so hoch als breit oder ein wenig höher als breit sind und die Kerne (abgesehen von der allervordersten Partie der Wand) aufrecht stehen, sind die Epithelzellen der dem M. geniohyoideus angeschmiegten Kehlsackwand wesentlich breiter als hoch und die Kerne liegen. Dort, wo die Falten der Kehlsackwand beginnen, werden die Epithelzellen bedeutend länger, so daß sie

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

etwa drei- bis viermal höher als breit sind (Fig. 6, Taf. XVII). Diese Veränderung setzt ventral weiter vorn ein (etwa, wo sich das Sternchen in Fig. 1, Taf. XVII befindet), dorsal hingegen an der vorderen Grenze des knorpligen Episternums. Damit prägt sich auch stärker aus, daß das Epithel ein mehrschichtiges ist. Im hintersten Zipfel des Kehlsackes (hinter der Herzgegend) wird das Epithel wiederum allmählich flacher und nimmt jenen Charakter an, welchen es in dem mit Brut gefüllten Kehlsack besitzt (Fig. 5, Taf. XVII).

Die Muskulatur. Dieses Stadium ist sehr geeignet, uns über die Beteiligung des M. submaxillaris und M. subhyoideus am Aufbau der Kehlsackwandung noch genaueren Aufschluß zu geben. Die Grenze zwischen beiden markiert sich (an Schnitten) wenig deutlich. Sie befindet sich in Fig. 1, Taf. XVII dort, wo die kleine Falte des Kehlsackes sich erhebt (*). Der vordere Zipfel ist bereits zurückgebildet und mit ihm die Duplikatur des M. submaxillaris, welcher nunmehr der unteren Wand des Kehlsackes glatt anliegt. Die dorsale Wand des Kehlsackes schmiegt sich in derselben Gegend eng dem M. geniohyoideus an. Dagegen wird der frei in den Bauchlymphsack (Saccus abdominalis) sich erstreckende Teil des Kehlsackes allseitig von M. subhyoideus bekleidet und dieser verdient in der Tat als der eigentliche Muskel des Kehlsackes bezeichnet zu werden.

Die Verteilung der Muskelfasern ist übrigens auffällig verschieden, je nachdem wir die untere oder obere Wand dieses Kehlsackabschnittes ins Auge fassen, denn an der unteren Wand ist die Muskulatur sehr viel dicker als an der oberen. Nach hinten zu wird die Muskulatur allmählich wesentlich dünner.

Die Muskulatur bildet in diesem Stadium überall eine ziemlich kompakte, zusammenhängende Schicht und dort, wo sie dicker wird, liegen zahlreiche Muskelfasern übereinander.

Zwischen den Muskelfasern macht sich ein Gewebe geltend, welches die Muskelfasern umstrickt, und in dem häufig besonders dünne und lange, stark tingierbare Kerne auffallen. Es ist das Bindegewebe, das sich auch in reichlicher Menge zwischen Muskelschicht und Epithel einschiebt (Fig. 6, Taf. XVII).

c. Im Zustande der fortschreitenden und vollendeten Rückbildung.

In den Stadien weit vorangeschrittener Rückbildung des Kehlsackes, von denen Fig. 2, 3 und 4, Taf. XVII, Längsschnitte bringen, bemerken wir, daß der Kehlsack sich faltet. Indessen ist

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

die Art der Faltenbildung, welche aus Fig. 2, Taf. XVII zu ersehen ist, eine bald vorübergehende Erscheinung. Die hier als Ausstülpungen erscheinenden Falten werden eingezogen, so daß die äußeren Wandungen des Kehlsackes beinahe völlig gestreckt und glatt verlaufen (Fig. 3 und 4, Taf. XVII). Dagegen tritt im Innern des Kehlsackes eine überaus reiche Faltenbildung auf, welche völlig derjenigen des zusammengeschobenen Balges einer Handharmonika gleicht. Die Falten sind also sehr schmal, aber verhältnismäßig hoch. Sie werden durch das Epithel erzeugt und in der Hauptsache vom Epithel selbst ausgefüllt, da dasselbe ja mehrschichtig ist; außerdem durch etwas Bindegewebe. Dagegen nimmt die Muskulatur keinen Anteil an der im Innern des Kehlsackes sich vollziehenden Faltenbildung.

Die Muskelschicht ist sehr viel dicker geworden, die Verteilung der Muskelfasern entspricht unsrer oben gegebenen Schilderung. Das Bindegewebe hat sich noch stärker zwischen dem Muskelmantel und dem Epithel angehäuft.

d. Im Zustande der geringsten Ausbildung
(Fig. 1 und 2, Taf. XVIII).

zeigt der Kehlsack überaus deutlich, daß er aus zwei Anlagen hervorgegangen ist. Man kann nämlich zurzeit eine rechte und linke Tasche unterscheiden, welche nur durch einen medianen Querspalt miteinander kommunizieren. Das Epithel ist in dem seitlichen, sackförmigen Abschnitt dicker als in den übrigen Teilen des Kehlsackes und besonders die äußere Schicht desselben ist dort höher, indem ihre Zellen ziemlich lang sind. Das Epithel läßt merkwürdigerweise die Faltenbildung fast ganz vermissen.

Die Verteilung der Muskulatur ist dieselbe wie während der Rückbildung, indessen sind offenbar in dem Muskelmantel, welcher den taschenförmigen hinteren Abschnitt des Kehlsackes umgibt, bedeutend weniger Muskelfasern vorhanden, als in dem zuletzt geschilderten Stadium der Rückbildung.

Besonders auffallend ist ferner die geringe Entwicklung des Bindegewebes.

Ich halte den Kehlsack in diesem Zustande für einen solchen, der fertig entwickelt ist, aber bisher noch nicht als Brutorgan diente. Sobald er diese Funktion übernimmt, wird während der ersten Brutperiode eine wesentliche Vermehrung des gesamten Zellmaterials der Kehlsackwand stattfinden. Nach Ausstoßung der ersten Brut wird sich alsdann der Kehlsack nur so weit rückbilden, wie aus Fig. 6 und 12,

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

Taf. XVI und Fig. 3 und 4, Taf. XVII zu ersehen ist. Es wird alsdann auch das Epithel sich falten.

Meine Annahme wird durch die vergleichende Untersuchung der histologischen Verhältnisse des sich rückbildenden Kehlsackes gerechtfertigt. Nichts spricht dafür, daß die Rückbildung des Kehlsackes mit einer Verminderung des Epithels, Muskel- oder Bindegewebes der Kehlsackwand abschlösse, was der Fall sein müßte, wollen wir dieses und nicht das in Fig. 6 oder 12, Taf. XVI abgebildete Stadium als äußerstes der Rückbildung betrachten.

10. Wie verhalten sich die Gewebe des Kehlsackes während der Rückbildungs- und Ausdehnungsperiode dieses Brutorgans.

Nach meinen Beobachtungen findet weder eine Vermehrung noch eine Verminderung der Gewebselemente des Kehlsackes vor oder nach der Brutzeit statt, wenn wir als höchsten Grad der Rückbildung jenes Stadium annehmen, in dem der Kehlsack ein oblonges, schuppenartiges Gebilde vorstellt (Fig. 6 und 12, Taf. XVI).

Der Kehlsack bildet sich zurück, indem sich das Epithel faltet und der Muskel- und Bindegewebsmantel mächtig verdickt. Er vermag sich so gewaltig auszudehnen, weil das Epithel sich nicht allein glättet, sondern die einzelnen Zellen sich strecken, d. h. aus ziemlich langen dünnen Zellprismen (ich habe nur die äußere Schicht des Epithels im Auge) in breite platte Zellkörper umformen. Die Muskulatur reicht am Ende der Brutperiode nicht mehr zur völligen Umhüllung des Kehlsackes aus; sie verwandelte sich aus einem vielschichtigen Fasermantel in ein dünnes Netz.

Die Ausdehnung ist mithin eine ausschließlich mechanische und wird nicht von tiefergehenden histologischen Prozessen begleitet. Die Ursache der Ausdehnung ist der allmählich verstärkte Druck, welchen die Eier und später die Brut ausüben, die Ursache der Rückbildung die Elastizität des Bindegewebes der Kehlsackwand. Die stärkere Abplattung des Epithels über den Capillaren führe ich auf den Druck dieser und den von den Jungen erzeugten Gegendruck zurück.

11. Die Entstehung des Kehlsackes.

Der Kehlsack entwickelt sich erst in den Jungen, nachdem diese den väterlichen Brutraum verlassen haben. Er geht aus einer paarigen Anlage hervor. Dieselbe besteht aus einer rechts- und linksseitigen Ausstülpung der Mundhöhlenschleimhaut, welche von jenen beiden

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

Orten ausgeht, wo später die Öffnungen des Kehlsackes sich befinden. Die Ausstülpungen dringen in Form enger, keilförmiger Spalten in den M. subhyoideus ein und zerlegen diesen in zwei ungleiche Blätter, von denen das untere das dickere ist und ausschließlich aus Muskelfasern besteht, während das obere nur in seinem hinteren Abschnitt Muskelfasern enthält, weiter vorn hingegen aus Bindegewebe sich zusammensetzt, in dem Blutgefäße geborgen sind (Fig. 3, Taf. XVIII).

Wie bereits in Abschnitt 7 angedeutet wurde, tritt später eine Verschmelzung der paarigen Anlagen ein.

Bei manchen Individuen zeigt der Kehlsack (im Stadium der Rückbildung) in der Mitte seines hinteren Randes eine kleine Einbuchtung, eine Eigentümlichkeit, die meines Erachtens auf den paarigen Ursprung des Kehlsackes hinweist (Fig. 6, Taf. XVI).

12. Die Entwicklung und Ernährung der Jungen.

In Abschnitt 4 wurde darauf hingewiesen, daß die Eier des Nasenfrosches unverhältnismäßig groß sind. Dieselben entwickeln sich im Kehlsack, ohne irgend welche Verbindung mit der Wand desselben einzugehen.

Die Entwicklung der Larven weist nichts Besonderes auf. Ihre Gestalt ist dadurch eigentümlich, weil der Kopf-Rumpfabschnitt infolge des außerordentlich großen Eies ebenfalls sehr groß ist; aber auch der Ruderschwanz ist ungemein kräftig entwickelt. Die Jungen verbleiben im Kehlsack bis zur Vollendung ihrer Metamorphose; der Ruderschwanz wird noch innerhalb des Kehlsackes vollständig zurückgebildet.

Die Jungen zeigen bereits innerhalb des Kehlsackes mannigfaltige und lebhafte Färbungen und die charakteristische Zeichnung der erwachsenen Tiere.

Während die Brut in der ersten Hälfte ihrer Entwicklungsperiode, welche etwa mit dem Erscheinen des vorderen Extremitätenpaares abschließt, keinerlei Beziehung mit der Wand des Kehlsackes eingeht, ändert sich dieses in der zweiten.

In der zweiten Entwicklungsperiode, in welcher der Körper aus der rundlich-eiförmigen in die definitive Form übergeht, die Extremitäten ein beschleunigtes Wachstum erfahren und die Rückbildung des Ruderschwanzes sich abspielt, reicht der Dotter nicht mehr aus. Er ist bis zum Anfang der zweiten Periode mehr oder minder vollständig verbraucht worden. Nunmehr setzt die Ernährung durch die

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

väterlichen Säfte mittels der Wand des Kehlsackes ein. Wir wissen, daß der Kehlsack ein überaus blutreiches Organ ist.

Während die Jungen bisher ohne erkennbare Ordnung angehäuft waren, überzeugen wir uns jetzt, daß sie sich ausnahmslos derartig drehten, daß ihre Rückenfläche irgend einem Teile der Wand des Kehlsackes anliegt. Die Jungen lagern sich annähernd in zwei Schichten; die Rückenflächen der einen Schicht liegen der dorsalen Wand des Kehlsackes an, die der andern der ventralen. Es sind also die Bauchflächen der Jungen einander zugekehrt (Fig. 4 und 7, Taf. XVI).

In der ersten Entwicklungsperiode sind weder die Eier noch die Larven mit der Kehlsackwand verbunden, in der zweiten hingegen bildet sich eine intime Verbindung zwischen den Larven und der Wand des Kehlsackes heraus. Dieselbe besteht in einer innigen und stark haftenden Verklebung. Zuerst sind es der Ruderschwanz und die hinteren Extremitäten, welche sich so fest an die Kehlsackwand ankleben, daß sie sich gelegentlich, wenn man die Jungen loslösen will, eher von den Jungen als von der Kehlsackwand trennen. Später ist es die Rückenfläche der Jungen, welche mit der Wand des Kehlsackes verklebt oder auch ein Teil der Seitenfläche, indessen, so weit meine Beobachtungen reichen, niemals die Bauchfläche der Kaulquappe.

Die Ernährung ist eine osmotische. Sie wird erleichtert durch die starken Verdünnungen, welche das Epithel des Kehlsackes über den feinsten Verzweigungen der Blutgefäße erfährt (Fig. 4, Taf. XVIII). Nunmehr werden wir verstehen, warum der Kehlsack bei *Rhinoderma darwinii* ein solch außerordentlich blutreiches Organ ist.

Die Jungen verlassen den Kehlsack einzeln, denn ihre Entwicklung ist bei den einen vorgeschrittener als bei den andern. Es hat dies seinen Grund darin, daß die Eier in nicht unbedeutenden Zwischenräumen aufgenommen werden. Man beobachtet diese Ungleichheit in der Entwicklung der Jungen von Anfang an und bei jeder Brutgenossenschaft. Es ist natürlich nicht unwahrscheinlich, daß hier auch die Verteilung der Jungen im Kehlsack mitspielt. So glaube ich bemerkt zu haben, daß die Jungen, welche mit der dorsalen Wand des Kehlsackes verschmolzen sind, stets etwas weiter entwickelt waren als die der ventralen Wand anliegenden, was sich durch den größeren Blutreichtum der dorsalen Wand erklären würde.

Die Jungen verlassen den Kehlsack durch seine beiden Zugänge in die Mundhöhle. Diese Öffnungen besitzen eine außerordentliche Ausdehnungsfähigkeit. Bei konservierten Exemplaren lassen sie sich

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

bequem etwas über 4 mm ausdehnen. Unter meinem Material befand sich ein Männchen, welches ein vollständig entwickeltes Junges zwischen den Kiefern hielt.

Die Zahl einer Brutgenossenschaft ist sehr variabel und hängt von der Größe und folglich wohl vom Alter des Männchens ab. Bei den Männchen von Contulmo bewegt sie sich im allgemeinen zwischen 10—14.

Die Jungen verlassen den Kehlsack zweifelsohne hinauskriechend, d. h. mittels eigner Bewegungen. Es mögen sie dabei wellenförmige Bewegungen der Körperbauchwand, die am lebenden Tiere auffallend sind, unterstützen, indessen wird die Muskulatur des Kehlsackes dabei nicht mithelfen. Dieselbe ist nicht einmal fähig, Eier aus dem Kehlsack zu entfernen, welche — wohl infolge von Nichtbefruchtung — sich nicht entwickelten. Solche Eier verbleiben, hart werdend, im Kehlsack bis zu seiner völligen Reduktion, diese wahrscheinlich verlangsamend.

13. Die Haut der Kaulquappen.

Da die Nahrungsaufnahme bei den Jungen von *Rhinoderma* vermittels der Haut erfolgt, ist zu erwarten, daß dieselbe gewisse Eigentümlichkeiten aufweist und dadurch in ihrem Bau von der Haut solcher Amphibienlarven abweicht, welche sich frei im Wasser entwickeln.

Das ist in der Tat der Fall.

Bei den Larven von *Rhinoderma* bleibt die Entwicklung einer Cuticula aus. Auch die ausschlüpfenden Jungen zeigen nicht die leiseste Andeutung derselben. Ferner kommt es nicht zur Ausbildung intercellulärer Verbindungsbrücken und somit gleicht die Epidermis junger Rhinodermen einer Plasmaschicht, in die verschiedene Lagen Kerne eingestreut sind (Fig. 7, Taf. XVII).

Es sind auf diese Weise, meiner Ansicht nach, Bildungen vermieden, welche die absorbierende Tätigkeit der Haut erschweren müßten.

Eine weitere auffällige Erscheinung ist die z. B. mit den Larven von *Rana fusca* verglichen sehr frühzeitige Entwicklung der Hautdrüsen bei den Larven von *Rhinoderma*. Ich sehe auch hierin eine Anpassung und glaube, daß die Haut der jungen Rhinodermen nicht allein als ausschließlich ernährendes, sondern auch exkretorisches Organ so lange funktioniert, als die Jungen im Kehlsack eingeschlossen sind, wo eine rhythmische Entleerung, wie sie die Tätigkeit

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

des Harnapparates mit sich bringt, entschieden nicht am Platze wäre. Daß die Drüsen in voller Tätigkeit sind, beweisen meine Präparate (Fig. 7, Taf. XVII).

Santiago de Chile, November 1904.

Erklärung der Tafeln.

Alle Figuren beziehen sich auf *Rhinoderma darwinii.*

Es bedeuten:

ad, Eingang in den Kehlsack;
bgf, Blutgefäß;
bgw, Bindegewebe;
bh, Bauchhaut des »trächtigen« Männchens;
clav, Clavicula;
cor, Corium;
cor.rad, M. coraco-radialis;
corac, Os coracoideum;
cr, Chromatophoren;
dr, Drüsen;
ep, Epithel;
epd, Epidermis;
epicorac, Cart. epicoracoidea;
epister, Episternum;
geniogl, M. genioglossus;
geniohyoid, M. geniohyoideus;
h, Herz;
hyogl, M. hyoglossus;
hyoid, Cart. hyoidea;
kh, Körperhaut der Kehlgegend;
ks, Kehlsack;
ksö, Öffnung des Kehlsackes;
ksw, Wand des Kehlsackes;
msk, Muskelfasern oder Bündel solcher;
pect (*p.epicor*), M. pectoralis, portio epicoracoidea;
rh, Rückenhaut der Larve;
ster, Sternum;
submax, M. submaxillaris;
subhyoid, subhyoideus;
uk, Unterkiefer;
vz, vorderer Zipfel des Kehlsackes;
visc, Eingeweide von den Bauchmuskeln umhüllt;
z, Zunge.

Tafel XVI.

Die in fast natürlicher Größe photographierten Männchen wurden, wo nichts andres angegeben, Januar bis Anfang März bei Contulmo gesammelt.

Fig. 1. Der Kehlsack enthält sechs sehr junge Larven und ist im Begriff sich weiter auszudehnen.

Fig. 2. Der Kehlsack ist mit 14 älteren Larven angefüllt, bei denen bereits beide Extremitätenpaare erschienen sind. Er hat den höchsten Grad seiner Ausdehnung erreicht.

Fig. 3. Ähnlich wie vorher. Die ventrale Kehlsackwand entfernt. Mit 10 älteren Larven.

Fig. 4. Kehlsack mit 13 meistens beinahe fertigen Jungen. Der Ruderschwanz ist bereits zum Teil zurückgebildet. Der Kehlsack ist geöffnet.

Fig. 5. Der seiner ventralen Wand beraubte Kehlsack nach Entfernung der Jungen, welche beinahe fertig entwickelt waren. Man sieht die beiden Öffnungen, durch welche der Kehlsack mit der Mundhöhle in Verbindung steht und überzeugt sich von der Art und Weise wie Bauchmuskulatur und Eingeweide zusammengedrängt sind.

Fig. 6. Der Kehlsack im Zustande stärkster Rückbildung. (September, Contulmo.)

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

Fig. 7. Der geöffnete Kehlsack nach Entfernung der äußeren Schicht von Kaulquappen. Die der Rückwand des Kehlsackes anliegenden Larven wenden ihre Bäuche dem Beschauer zu.

Fig. 8. Der Kehlsack nach dem Ausschlüpfen aller Jungen. Er ist bereits wesentlich rückgebildet.

Fig. 9. Der Kehlsack enthält fünf zum Teil schon vollständig entwickelte Junge. Man erkennt in diesem Präparat besonders klar den zum Kinn strebenden vorderen Zipfel des Kehlsackes.

Fig. 10. Wie vorher in der Seitenansicht.

Fig. 11—13. Der Kehlsack in drei verschiedenen Zuständen weit vorgeschrittener, bzw. vollendeter Rückbildung. (Präparat der Fig. 11 September, Contulmo).

Fig. 14. Der Kehlsack ist bis auf zwei Junge von der Brut verlassen worden und hat sich bereits wesentlich verkleinert. (Links bemerkt man ein Wattekügelchen, welches den Kehlsack etwas emporheben sollte.)

Tafel XVII.

Die Figuren sind mit Hilfe der Camera gezeichnet. Fig. 1—4. Vergr. 16. Fig. 5—8. Vergr. Zeiss D. 2.

Fig. 1. Annähernd medianer Schnitt durch den Kehlsack der Fig. 8, Taf. XVI. Erste Periode der Rückbildung. * Grenze zwischen M. submaxillaris und subhyoideus.

Fig. 2. Annähernd medianer Schnitt durch den Kehlsack der Fig. 13, Taf. XVI. Rückbildung fortgeschritten.

Fig. 3. Annähernd medianer Schnitt durch den Kehlsack der Fig. 12, Taf. XVI. Vollendete Rückbildung.

Fig. 4. Paramedianer Schnitt durch das nämliche Präparat aus der Gegend des einen Aditus sacci vocalis.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Wand des hinteren Kehlsackendes der Fig. 1, Taf. XVII.

Fig. 6. Querschnitt durch die Wand des mittleren Kehlsackabschnittes der Fig. 1, Taf. XVII.

Fig. 7. Querschnitt durch die Rückenhaut eines beinahe fertig entwickelten Jungen, welches den Kehlsack aber noch nicht verlassen hat.

Fig. 8. Querschnitt aus der Wand eines mit weitentwickelter Brut gefüllten Kehlsackes. Es ist eine Partie abgebildet, die nicht mit den Jungen verklebt war.

Tafel XVIII.

Die Figuren sind mit Hilfe der Camera gezeichnet. Fig. 1 und 2. Vergr. 16. Fig. 3. Vergr. 40. Fig. 4. Winkel Obj. 8. Oc. 2. Fig. 5. Zeiss D. 2.

Fig. 1. Medianer Schnitt durch den Kehlsack in seiner geringsten Ausbildung beim erwachsenen Männchen.

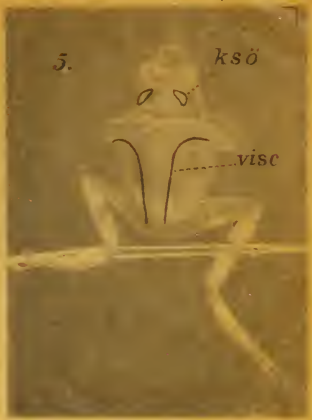
Fig. 2. Paramedianer Schnitt durch das nämliche Präparat aus der Gegend des einen Aditus sacci vocalis.

Fig. 3. Paramedianer Schnitt aus der Gegend eines Aditus sacci vocalis durch ein junges Männchen, welches den Kehlsack seit kurzem verlassen hat.

Fig. 4. Querschnitt durch die Bauchhaut und die ihr anliegende Kehlsackwand eines mit Brut gefüllten Männchens.

Fig. 5. Querschnitt durch die Kehlsackwand und die Rückenhaut einer Larve, welche in ihre letzte Entwicklungsperiode eingetreten ist. Man ersieht die innige Verklebung beider. (Die Larve ist jünger als die der Fig. 7, Taf. XVII.)

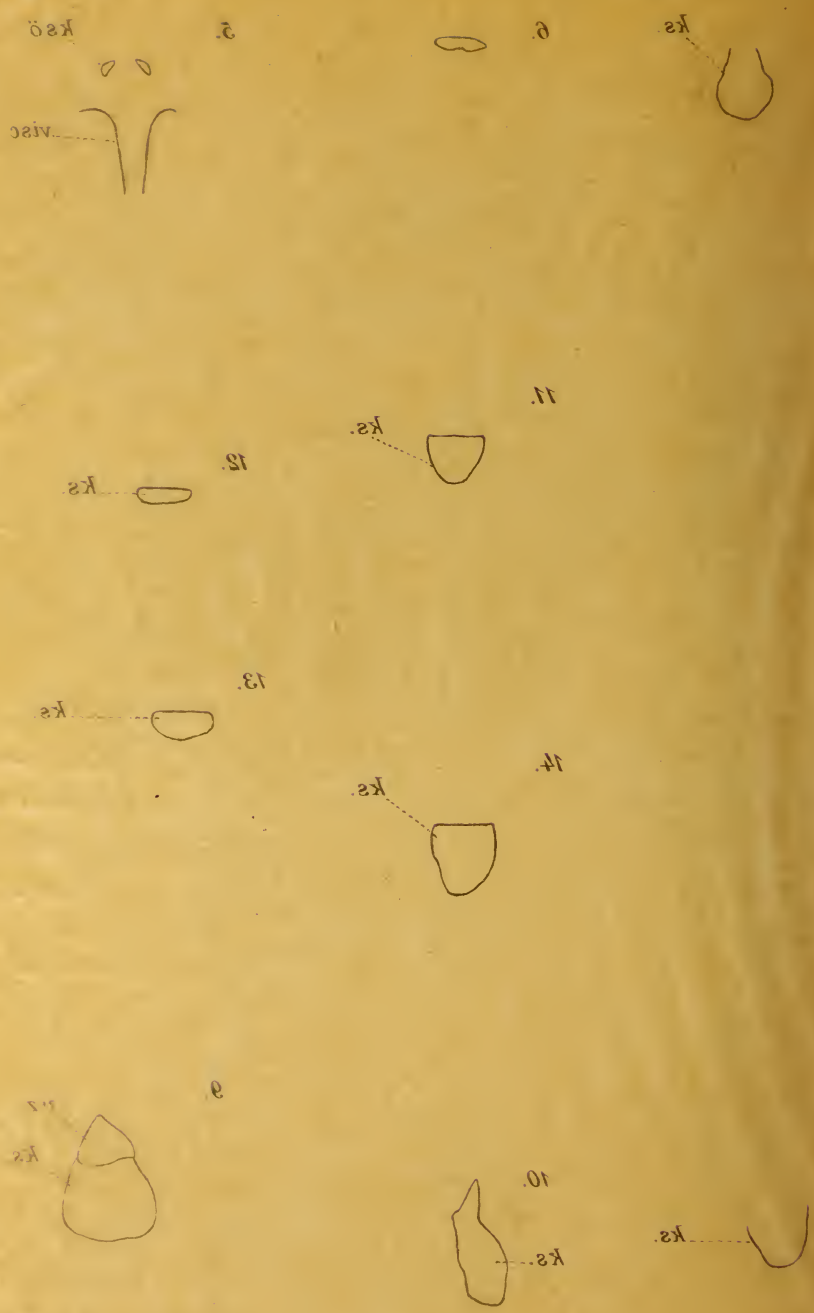
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



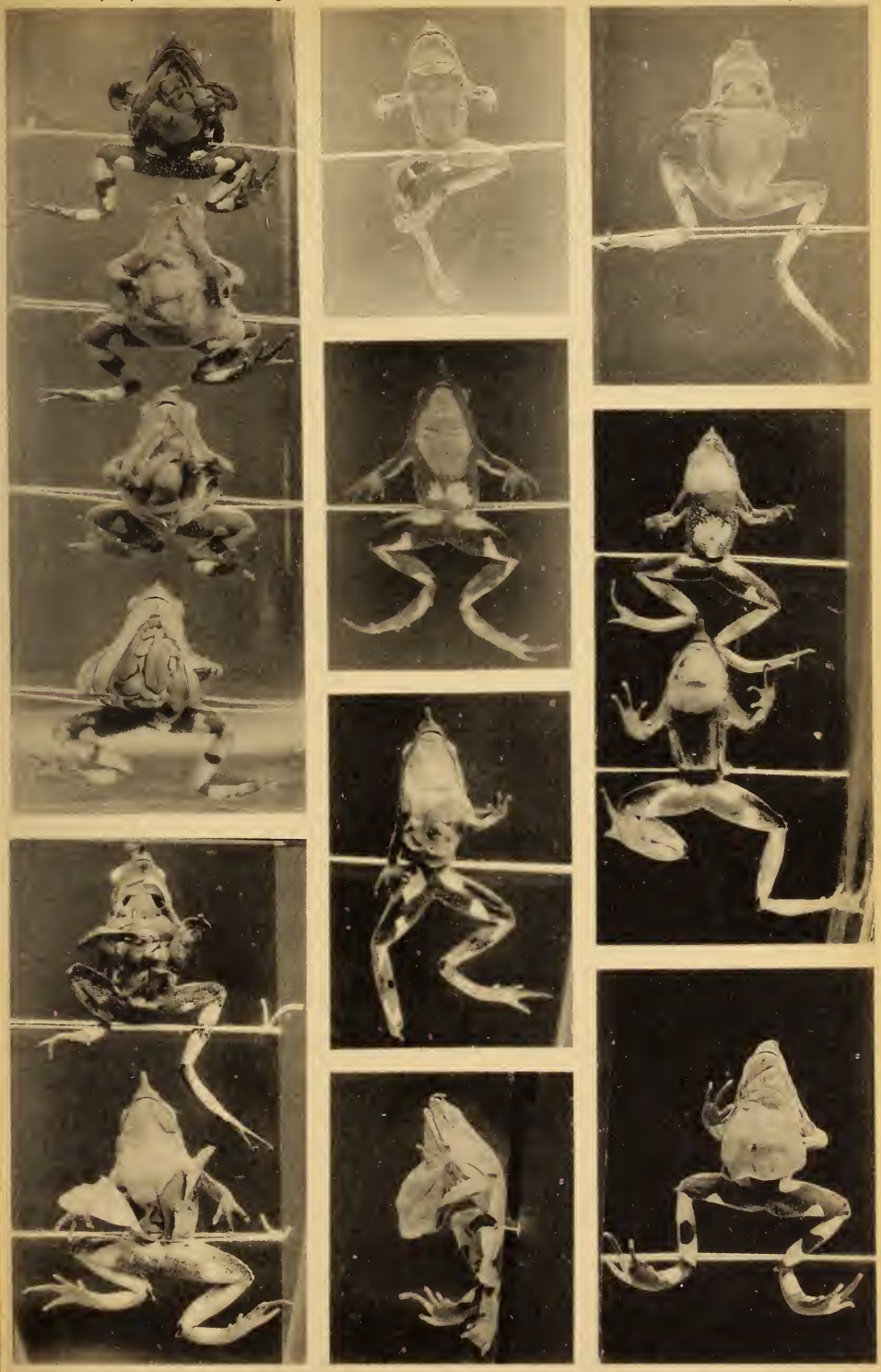
Bürger phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

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



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



Bürger phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

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

Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 4.

Bürger gez.

Verlag von Wilhelm Engelm

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

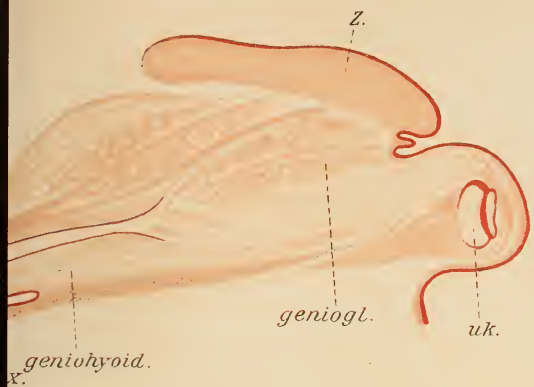


Fig. 2.

Fig. 5.

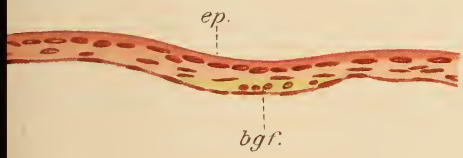


Fig. 6.

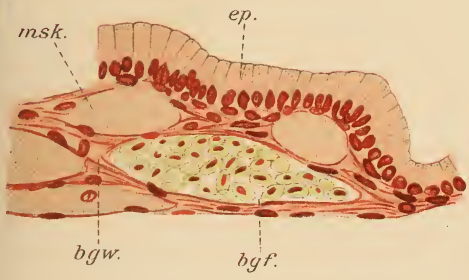
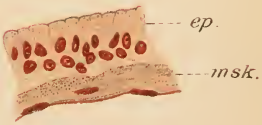


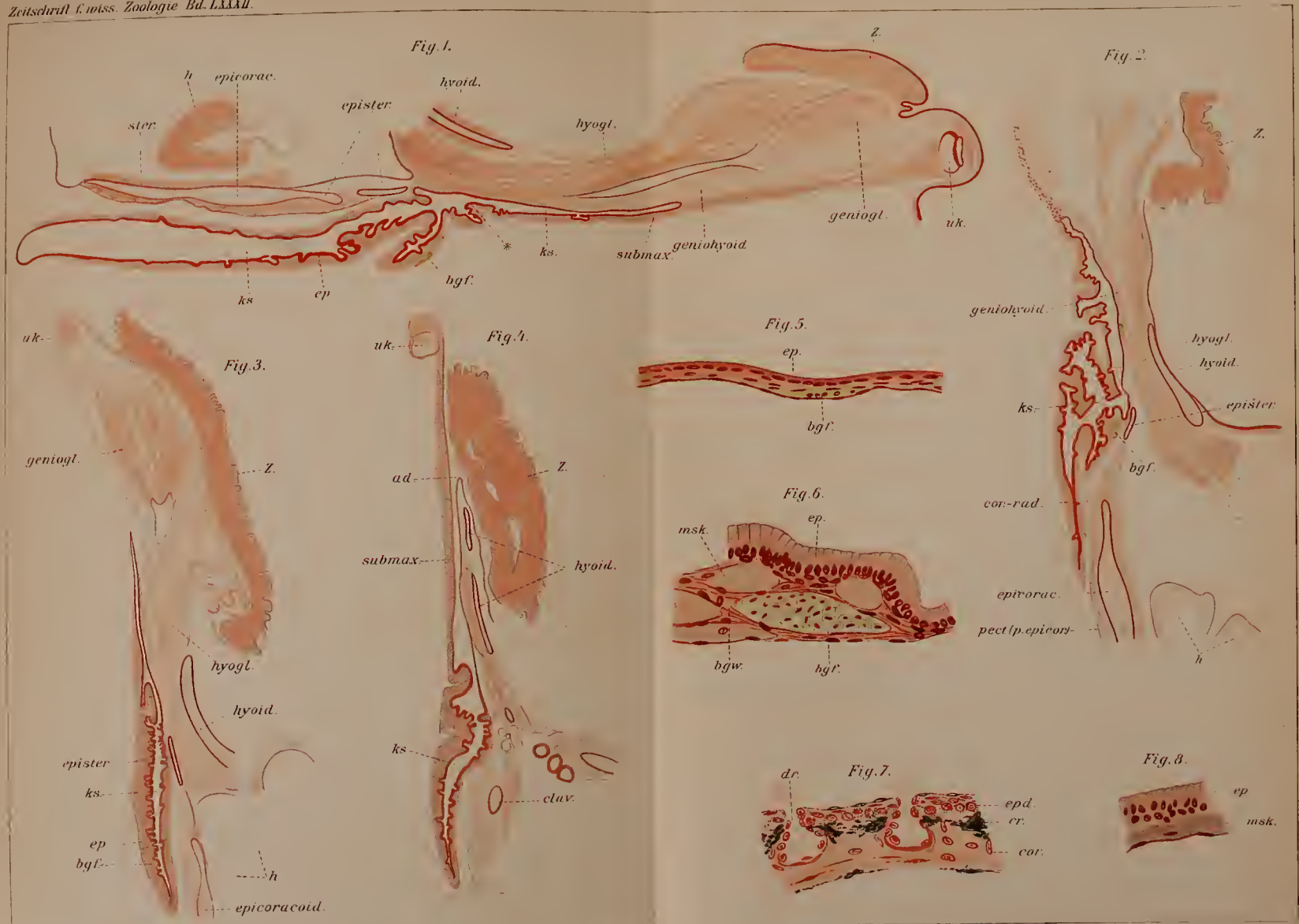
Fig. 7.

Fig. 8.



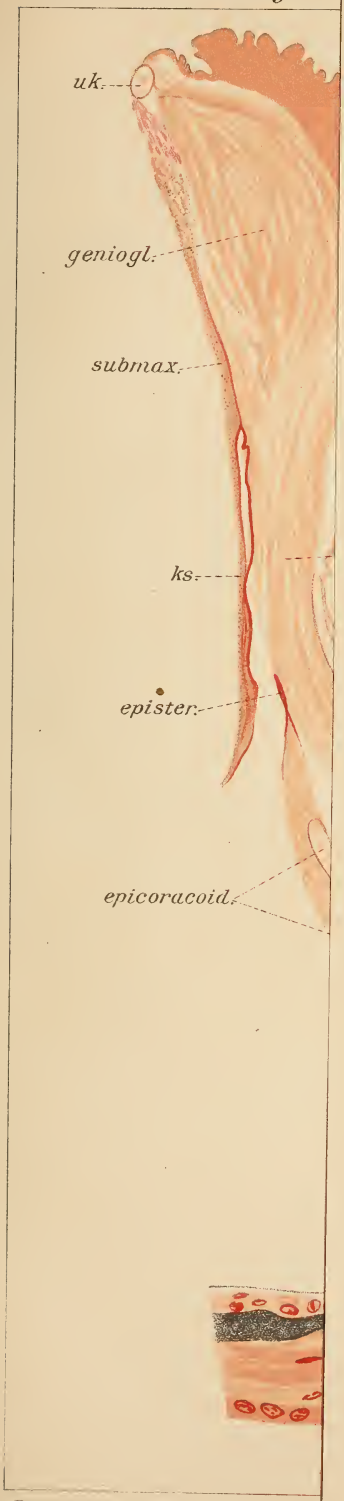
Leipzig. Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

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

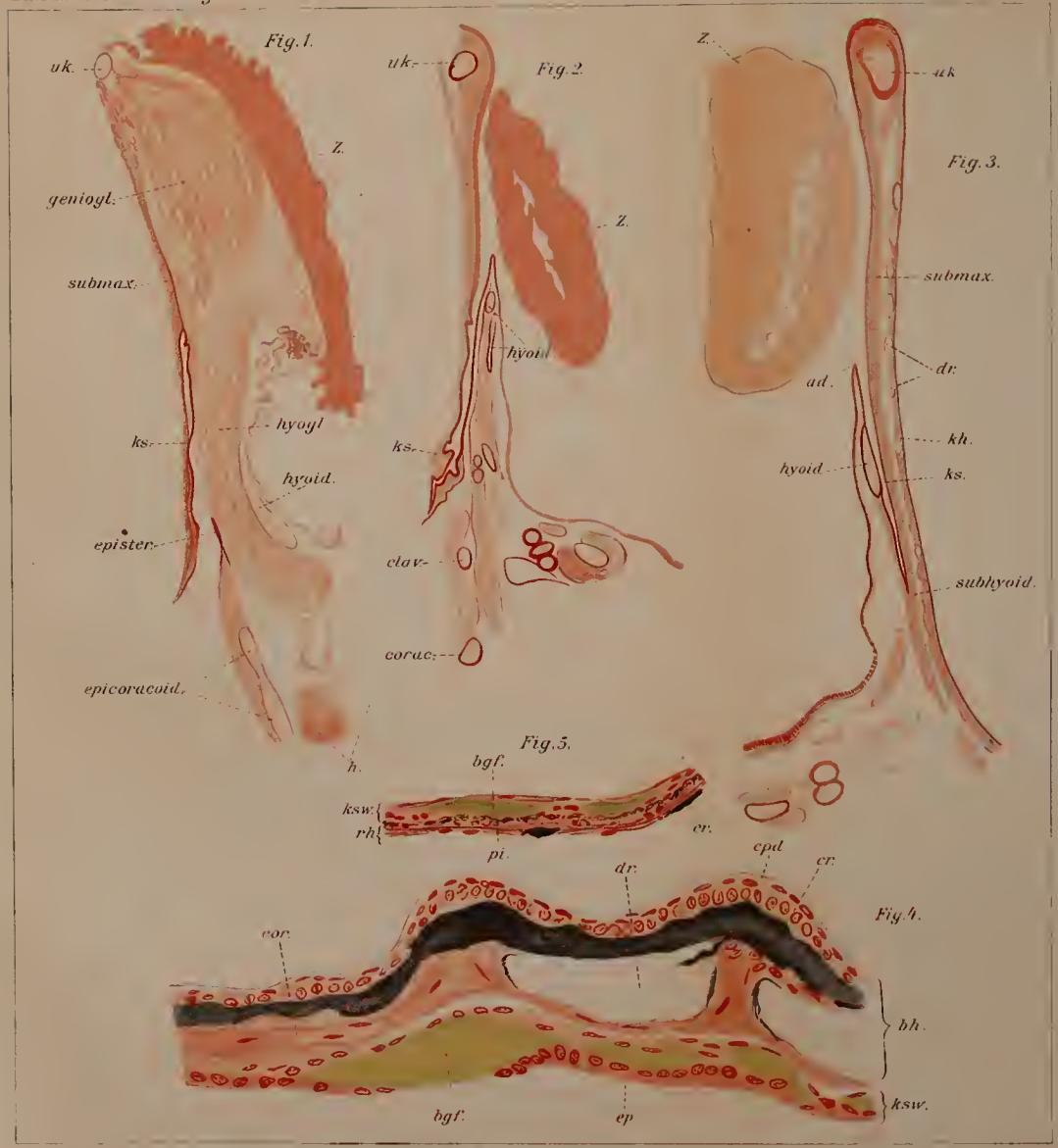


Burger gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

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



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



Burger gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 82

Autor(en)/Author(s): Bürger Otto

Artikel/Article: Die Brutpflege von Rhinoderma darwinii D. B. 230-251