

9. Die Kopfanhänge der Amphibien.

Von Friedrich Egert, Wien.

(Mit 6 Figuren.)

eingeg. 29. Mai 1913.

Gelegentlich einer andern Untersuchung, die mich veranlaßte, mich mit der Aufzucht von Amphibien zu befassen, fiel mir an Embryonen sowie an ausgeschlüpften Larven während der ersten Zeit ihres Wasserlebens eine Bildung zu beiden Seiten des Kopfes auf, deren Funktion und morphologische Bedeutung mir zunächst nicht ganz klar war. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung der Larve trat dieselbe jedoch deutlich hervor. Es handelt sich um eine tentakelartige Fortsatzbildung, hinter und etwas unter dem Auge gelegen, die von einigen Beobachtern gesehen und zum Teil auch beschrieben wurde, soviel mir aber bekannt ist, in der Literatur nicht befriedigend gedeutet worden ist. Es mögen daher die wesentlichen Befunde im folgenden mitgeteilt werden.

Die Beobachter (Balfour u. a.) sind am ehesten geneigt, dieser Bildung eine Tastfunktion zuzuschreiben. Maurer, der einige Mitteilungen über den »Kieferfortsatz« macht, spricht sich in keiner Weise über die Funktion dieses Gebildes aus, erwähnt aber, daß er in dem Epithel dieses Organs keine Sinneszellen nachweisen konnte. Bell bezeichnet sie als »balancers«. Fragt man sich unter den Amphibien nach den tentakelartigen Bildungen, so wären hier außer den von mir genauer bei Tritonen beobachteten, nach Maurer homologe Organe bei *Siredon* zu erwähnen, auch andre Urodelen besitzen sie, ferner die Tentakel bei der Larve von *Xenopus laevis* und ganz eigentümliche Tentakelbildungen bei der erwachsenen Gattung *Xenopus* und endlich bei Coeciliern wie *Siphonops*, *Epierium*, *Cocilia*. Ziehen wir den Bau aller Bildungen in Betracht, so läßt sich von keinem der letztgenannten »Tentakelapparate« behaupten, daß sie mit unsrer Bildung irgend etwas zu tun hätten. Zum Vergleich mit der Beschreibung, die ich geben werde, mag in aller Kürze ein Hinweis gegeben werden, worum es sich dort handelt.

Die Larve von *Xenopus laevis* besitzt ganz nahe der Schnauzenspitze jederseits einen Anhang, der verzweigt sein kann und nach Bles eine respiratorische Funktion versieht. Dieser Tentakel ist nur provisorischer Natur und verschwindet mit der Metamorphose völlig. Das definitive Tier aber besitzt einen bleibenden Tentakel knapp unterhalb des Auges, welcher sich nach Cohn bald nach der Metamorphose oder schon während derselben bildet. Dieser »Tentakelapparat« bietet einen komplizierten Bau dar; der Tentakel selbst wird von einem Lumen durchsetzt, welches mit einem Nebenraum der Nasenhöhle in Verbin-

dung steht und ist in Verbindung mit der Nasendrüse. Der Tentakel soll nun am lebenden Tier aus- und eingestülpt werden können, was natürlich einen Muskelapparat zur Voraussetzung hat. Für die Ausstülpung sorgen Ringsmuskel, während ein Retractor die Einstülpung hervorruft.

Dies wären die wesentlichen für uns in Betracht kommenden Vergleichspunkte. Es hat nun Ludwig Cohn, wie ich meine, ohne Zweifel dargetan, daß dieser Apparat bei *Xenopus* homolog zu setzen ist den Tentakelbildungen, wie sie unter den Coeciliern allgemein vorkommen. Gewiß gibt es einige Divergenzen, die jedoch eine zureichende physiologische Erklärung zulassen.

Auch ein von Davison mitgeteilter Befund an *Amphiuma means* homologisiert ein an einem jungen Tier gefundenes Kanälchen als »the atrophied remnants of this tentacular apparatus«. Leider gibt er davon keine Abbildung, es soll aber mit den Verhältnissen bei den Coeciliern übereinstimmen. Jedenfalls scheint es uns sehr wahrscheinlich, daß wir in diesen Bildungen homologe, zusammengehörige Dinge zu erblicken haben, die im Stamme der Amphibien ihren Ursprung genommen haben und vielleicht mit den Verhältnissen der Giftdrüsen der Ophidier zu vergleichen und zu homologisieren sind. Darüber wären noch Studien nötig, wie ja überhaupt auch unter den Amphibien noch Detailarbeiten zu erwünschen sind.

Wir haben auch noch mit einigen Worten auf die Funktion des Tentakelapparates einzugehen. In keinem Falle soll es sich um eine Sinnesfunktion, weder bei *Xenopus* noch bei den Coeciliern handeln, da der Tentakel schon infolge seiner Kürze zu einer solchen nicht geeignet ist. Die Fähigkeit der Ausstülpung in dem einen Fall und anderseits die Unmöglichkeit derselben ist nach Wiedersheim für eine Tastfunktion nicht gleichgültig. Gleichwohl ist damit nicht ausgeschlossen, daß der Tentakel gegen äußere Insulte ziemlich empfindlich ist, wie mir Prof. Werner von *Xenopus* mitteilte. Im allgemeinen neigen die Autoren der Ansicht zu, daß der Tentakel, ob er nun im Zusammenhang mit der Nasendrüse oder mit der Harderschen Drüse steht, ein Abwehrorgan darstelle, aus welchem das giftige Secret ausgespritzt wird. Beobachtungen am lebenden Objekt sind teils sehr spärlich oder fehlen gänzlich.

Wenn ich nun zu der zweiten Gruppe von tentakelartigen Bildungen der Amphibien übergehe, so fühle ich gleich anfangs die Notwendigkeit, diese ganz anders gearteten Organe von jenen gänzlich abzusondern und sie auch unter einer ihrer Funktion entsprechenden Bezeichnung zu erwähnen. Ich werde daher von ihnen immer als »larvale Stützorgane« sprechen.

Was zunächst äußere Gestalt und Lage betrifft, will ich auf den

Ursprung etwas hinter und unterhalb des Auges hinweisen, von wo sich das Stützorgan in einem Bogen nach vorn erstreckt und an seinem distalen Bereich eine kolbige Auftreibung erfährt. Es interessiert uns natürlich, den Bau und die näheren Ursprungsverhältnisse kennen zu lernen. Von der großen Einfachheit derselben kann man sich schon an der lebenden Larve überzeugen, wenn wir sie unter eine stärkere Lupe bringen. Wir erkennen da den Blutstrom, welcher lebhaft in den Kiemen pulsiert, wir sehen, daß auch in das Stützorgan ein Gefäß hineinführt, darinnen umkehrt und wieder zurückführt. Maurer, der die Gefäßverhältnisse näher studierte, fand, daß diese Gefäßschlingen von dem vordersten Gefäß, welche sich aus dem Truncus arteriosus abspalten, und das er als *Arteria hyo-mandibularis* bezeichnet, abgehe,

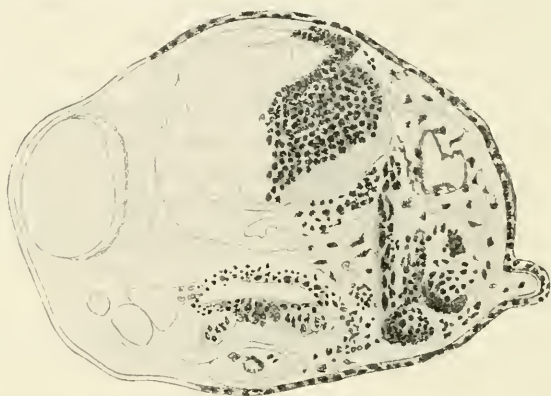


Fig. 1. Querschnitt durch den Kopf. Schnitt schief durch das linke Auge, das rechte nicht mehr treffend. Ansatz des Stützorgans.

aber nicht zum dorsalen Schenkel der *Arteria hyo-mandibularis* zurückkehre. Auffallend ist vor allem die Stärke dieses Gefäßes, die zu der Größe des Organs, falls es sich nur um ein ernährendes Gefäß handelte, in keinem richtigen Verhältnis stünde. Auch eine respiratorische Funktion ist, wie Maurer ganz richtig hervorhebt, nicht plausibel, denn dann dürften wir nicht, wie Fig. 1 darstellt, ein Epithel erwarten, welches hoch, kubisch und zweischichtig ist. Dies klärt sich jedoch in ungezwungener Weise auf. Hat die tentakelartige Bildung wirklich die Aufgabe, dem Körper eine Stütze zu sein, dann lehrt ein Schnitt durch das Organ, daß es dazu mit seinem ungeheuer einfachen Bau allein nicht die nötige Festigkeit besitzt; denn alles, was wir an ihm beobachten, ist nichts anderes als ein Hautschlauch, dessen Epithel sich von dem übrigen Hautepithel in nichts unterscheidet, innen spärliches Bindegewebe und dazu die zwei Gefäße. Sie aber sind es, welche es durch ihren kräftigen Blutstrom mangels anderer Stützen der Gewebe prall erhalten, so daß

beide Stützorgane den Körper zum größten Teil allein über dem Boden erhalten können.

Ein weiterer negativer Befund läßt uns über die Frage seiner Beweglichkeit klar werden. Abgesehen davon, daß in seiner Längsrichtung keinerlei Muskelfasern nachzuweisen sind, die eine Verkürzung ermöglichen würden, ist auch sein Ursprung frei von jeder Muskulatur. Es ist klar, daß auch die passive Bewegung durch etwaige Muskeln der Nachbargegend eine ziemlich geringfügige Rolle spielen wird. Von einer



Fig. 2. Embryo von *Triton taeniatus* (*Molge vulgaris*) vor dem Ausschlüpfen.

Tastfunktion wird also schon deshalb keine Rede sein können, wozu noch der schon erwähnte Umstand kommt, daß es nicht möglich ist, Sinneszellen nachzuweisen. Einiges davon noch später.

Bezüglich der Wirkungsweise und Rückbildung des Stützorgans beginnen wir am besten mit der Darstellung eines Embryos von *Molge vulgaris*, wie ich ihn in Fig. 2 dargestellt habe. Er ist etwas stärker vergrößert als die nächstfolgenden Abbildungen. Wir finden die Kiemen in ihren ersten Anlagen als stiftförmige Hervorragungen dicht neben-



Fig. 3. Larve kurz nach dem Ausschlüpfen. 2 Zehen in Bildung.

einander gelagert nach hinten gerichtet, wobei sich ihre Basis verbreitert. Auch die Vorwölbung der beginnenden Vorderextremität ist sichtbar. Das Stützorgan unterscheidet sich sofort von den Kiemen, indem es, wenn auch ähnlich gestaltet, nicht unmittelbar an sie anschließt, sondern in einiger Entfernung von ihnen hervorwächst und sich sogleich nach abwärts kehrt.

Schlüpft nun die Larve aus, in einem Stadium, das noch etwas jünger ist als Fig. 3, so bietet sich uns folgender Befund: Die Kiemen sind wohl ausgebildet, verästelt, die Extremitäten jedoch stellen nur ganz kurze, nach hinten und nahe an den Körper angerückte Stummel

dar, die begreiflicherweise noch zu keiner Bewegung befähigt sind. Dagegen haben sich die Stützorgane bereits sehr schön entwickelt, und es ist zu bemerken, daß sie im Vergleich zum Höhepunkt ihrer Inanspruchnahme nicht mehr allzu sehr heranzuwachsen brauchen. Schneidet man nun dem Tiere die beiden Stützorgane weg, so wird es bei jeder geringsten Bewegung des Wassers von einer Seite zur andern geworfen und kommt meist, nach dem anfangs noch unbeholfenen Schwimmen am Boden ankommend, sogleich auf eine Seite zu liegen, denn auch die Kiemen können infolge ihrer dorsal gerückten Äste das Umfallen nicht verhindern. Die Beinstummel sind viel zu kurz, wozu noch kommt, daß auch bei einem Exemplar, wo die Finger schon kräftiger entwickelt sind, immer die schmale Daumenseite nach unten gerichtet ist, nicht aber



Fig. 4. Kolbig verdicktes Ende des Stützorgans.

Schnitt durch das Stützorgan, der Länge nach.

beide Finger aufgesetzt werden können. — An einer unversehrten Larve aber (Fig. 3 und 5) stemmen sich beide Stützorgane in nach vorn geschweiftem Bogen mit ihrem knopfförmig verdickten Ende auf die Unterlage auf. Setzen wir nun das Wasser wieder in eine leicht schaukelnde Bewegung, wobei auch die Extremitäten der Larve Fig. 3 mit 3 Fingern völlig passiv sind, so wird das Tier nicht wie früher willenlos hin- und hergeschaukelt, sondern bleibt in horizontaler Lage liegen. Man hat den Eindruck, daß die abgebildete Stellung des Stützorgans die weitaus günstigste ist. Durch sein verhältnismäßig weites laterales Ausladen ist ein Umkippen schwerer möglich. Gleichzeitig kann auch ein Stoß von rückwärts, am besten durch die Richtung nach vorn, aufgehalten werden, ohne daß die Larve nach vorn rutscht. Nach der entgegengesetzten Seite hin ruht sie ja mit dem Schwanze auf.

Ferner ist noch der Wirkungsweise jenes knöpfigen Endes des Stützorgans zu gedenken, das eine Rolle spielt. Betrachtet man seinen Querschnitt, so findet man ein Gewebe, das zahlreiche Kerne dichtgedrängt enthält. Es erinnert in seinem Äußeren an die Verdickungen am Ende der Finger bei den Larven. Dieser Knopf scheint infolge großer Elastizität und Weichheit im erhöhten Maße für das Beharren an einem Orte eingerichtet. Man kann sich über die Größe seines Festhaltens leicht überzeugen, indem man eine Nadel heranbringt und denselben Versuch etwa an einer Kieme anstellt. An dem Stützorgan gelingt es leicht, die Larve einige Zentimeter weit zu ziehen, bei den Kiemen nicht. Gleichzeitig fiel mir auf, daß das Tier gegen eine Berührung desselben nicht sehr empfindlich war und erst auf einen ziemlich kräftigen Insult mit einer Fluchtbewegung reagierte. Also läßt uns

dies ebenfalls auf keine Tastfunktion schließen, was mit der fast völligen Bewegungslosigkeit gut stimmt.

Damit hätten wir die wesentlichen Beobachtungen über den Bau und die Funktion des Hautschlauches in Kürze erledigt, und es übrigst noch, nach den weiteren Schicksalen desselben zu fragen, denn schon nach einiger Zeit (die allerdings je nach dem Wachstum der Tiere ziemlich stark variiert) ist von ihnen keine Spur mehr vorhanden. Solange die Larve die ersten beiden Finger besitzt, ist die Funktion des Stützorgans unbeeinträchtigt. Schließlich kommt ein dritter Finger zum Vorschein, und zwar zunächst als kleiner Höcker, während die beiden andern auch noch kurz sind (Fig. 5). Dazu kommt aber noch ein zweiter Umstand, der für dieses Stadium bald von Wichtigkeit wird. Wir sehen, daß sich die früher etwas gekrümmte Extremität schärfer zu sondern beginnt, indem sich der Oberarm gegen den Unterarm abknickt, daß beide gegeneinander gelenkig werden. In diesem Stadium



Fig. 5. Larve mit dem 3. Finger. Kiemen abgeschnitten.

kann das Tier den Arm auch schon etwas drehen und setzt hier und da die mit der Innenseite dem Körper zugekehrte Hand auf den Boden auf. Von nun an geht das Stützorgan seiner Reduktion entgegen. Die Beweglichkeit der Extremität wird immer größer, die Länge derselben nimmt bedeutend zu, insbesondere aber die der Finger, sie wird distal nach beiden Seiten hin weggestreckt und kann dem Körper als Stütze besser Dienste leisten als das larvale Stützorgan. Es ist recht interessant, zu beobachten, wie dieses offenbar infolge ähnlicher physiologischer Verhältnisse im Grunde dieselbe Krümmung aufweist wie die sich aufstützende Extremität.

Hat das Stützorgan wirklich nur die Aufgabe gehabt, der Larve bis zu der Zeit, wo sie in den Gebrauch der funktionsfähigen Vorderextremität eintritt, einen provisorischen Ersatz während des ersten Larvenlebens zu bieten, so wäre andererseits noch ein weiteres Fortbestehen desselben unverständlich. In der Tat geht seine Rückbildung rasch vonstatten. Eine Zeitlang bemerkt man, wie die früher im Innern des Schlauches so lebhafteste Blutcirculation ganz bedeutend an Intensität abnimmt. Im Zusammenhang damit sind die Stützorgane nicht mehr so prall und elastisch wie früher, sondern sie werden schlaff

und sind zuweilen zusammengeknickt. Wenn nun der dritte Finger weiter heranwächst, während sich die beiden andern bedeutend verlängert haben (Fig. 6), sehen wir die Stützorgane rechts und links zu-seiten des Kopfes nur mehr als kleine Stummel von wenigen Millimetern Länge hervorragen. Sobald sich nun der letzte Finger zu bilden beginnt, ist keine Spur von einem Stützorgan mehr zu bemerken.

Zusammenfassend ergibt sich also aus den vorhergehenden Beobachtungen ein klares Bild der Bedeutung dieser tentakelartigen Bildungen bei *Molge*: sie sind keinesfalls als Fühl- oder sonstige Sinnesorgane aufzufassen, sondern als larvale Stützorgane in der ersten Zeit des Larvenlebens, welche die Larve in der normalen Körperlage erhalten und ihr das Aufschwimmen vom Boden gewiß auch erleichtern, die Funktion der vorderen Extremität bis zu der Zeit der Gebrauchsfähigkeit derselben übernehmen. Dies zeigt uns der Befund am lebenden Objekt, namentlich die Korrelation zwischen Entwicklung der Ex-



Fig. 6. Reduktion des Stützorgans.

tremität und Absorption des Stützorgans, sowie auch Befunde anatomischer und histologischer Natur.

Es erübrigt nur noch, eine Frage zu streifen, die sich uns aufdrängt: Wem haben wir die beiden schlauchförmigen Anhänge zu vergleichen? Finden wir eine Bildung, mit der wir sie homologisieren können oder tritt uns hier ein völlig neues Organ entgegen? Daraus, was ich gleich eingehend über die Tentakelapparate von Amphibien kurz anführte und in den vorigen Zeilen ausführte, läßt sich ohne jegliche Diskussion die völlige Verschiedenheit beider Organe erkennen. Es ist ganz unmöglich, abgesehen von der immerhin bedeutend verschiedenen Lage beider tentakelartiger Bildungen, beides aufeinander zu beziehen.

In dem Bestreben, dennoch ein Homologon dieses Organs aufzufinden, fiel mir die reiche Versorgung des Stützorgans mit Blut auf, und, noch bestärkt durch die Ähnlichkeit zur Zeit seiner jungen Entstehung mit den einfachen Kiemen, der Umstand, daß die dritte Kieme bei *Molge* die stärkste, die erste die schwächste ist, fragte ich mich, da bei der einfachen Histologie keine prinzipiellen Verschiedenheiten zu bestehen

schiene: Ist dieses Stützorgan nicht etwa gleichwertig zu setzen einer vor den drei bestehenden, in der Phylogenie vorhandenen Kieme, die dann mit dem Aufgeben ihrer respiratorischen Tätigkeit die Aufgabe übernommen hat, der gliedmaßenlosen Larve als Stütze zu dienen? Während des Studiums der Gefäßentwicklung kam mir dann zu meiner Überraschung eine Arbeit Maurers zu Gesichte, der durch andre Spekulation zu demselben Gedanken gelangte. Glatt läßt sich der Beweis nicht führen, wenn man auch den Funktionswechsel in Betracht zieht. Ich will darauf kurz eingehen.

Maurer gibt genaue Angaben über die Beziehungen der Gefäße zu den Kiemen. Es gehen bei *Triton* vom Herz zunächst nur zwei Kiemenarterien aus, die folgenden sind dagegen noch nicht entwickelt. Der Verlauf derselben ist folgender: Nach der Gabelung verläuft sie in eigentümlicher Weise zunächst in dem Hyoidbogen und tritt sodann in den Mandibularbogen ein. Maurer nennt sie daher Arteria hyo-mandibularis. Gerade an der Stelle, wo nun die Arteria hyo-mandibularis vom Zungenbeinbogen in den Kieferbogen eintritt, zweigt sich ein kräftiger Ast ab. Es ist derselbe, der in das Stützorgan hineinzieht. So weit die Befunde bei einer 3,8 mm langen Larve. Für uns ist folgendes davon von Wichtigkeit: Die Arteria hyo-mandibularis ist bei Urodelen eine Zeitlang das einzige Gefäß, das die Commissur zwischen Herz und Aorta darstellt, und besteht als solche lange Zeit. Es ist ein mächtiges Gefäß und wird erst allmählich mit der Ausbildung der hinteren Kiemenarterien rückgebildet. Homologe Befunde konnte er bei den Teleostern nachweisen. Bei Anuren lassen sich nun im Prinzip gleiche Verhältnisse nachweisen, jedoch ist hervorzuheben, daß im Vergleich zu den Urodelen der erste primäre Arterienbogen gleich von allem Anfang an schwach entwickelt ist. Darin liegt also eine Divergenz, und Maurer gesteht, nicht entscheiden zu können, warum dieses Gefäß »eine so viel wichtigere Funktion in frühen Zeiten bei Urodelen als bei Anuren besitzt«. Er scheint ein Hauptgewicht auf die Ausbildung der hinteren Arterienbogen zu legen, indem er bemerkt, daß die Arteria hyo-mandibularis mit deren Ausbildung reduziert wird. Mir scheint die Lösung einfach genug zu sein, wenn man gerade den Befund bei den anuren Amphibien heranzieht. Daß dort eine Verbindung zwischen diesem Gefäß mit dem Herzen nur kurze Zeit besteht, die Arterie nur schwach entfaltet ist, hat sicher ihren Hauptgrund darin, daß sich bei den Kaulquappen kein larvales Stützorgan vorfindet, welches zu seiner Funktion einen kräftigen Blutstrom zur Prallhaltung benötigt. Damit ist aber sowohl ihr längeres Bestehen als auch ihre Rückbildung zu erklären.

Zum Schlusse komme ich noch zur Deutung des larvalen Stütz-

organes. Hat es auch dieselbe Lage am Mandibularbogen, wie sie den Kiemen an den übrigen Kiemenbogen eigen ist, so scheint mir die Homologie mit einer Kieme an demselben als zweifelhaft. Ich würde nicht anstehen, dieselbe, sofern sie dem Hyoidbogen angehörte, als modifizierte Kieme anzusprechen. Jedenfalls behalte ich mir diesbezügliche Studien noch vor. Ist das Stützorgan aber dem Mandibularbogen zuzurechnen, wo es ja die geeignetste Stellung hat, so halte ich es unbedingt für eine Neubildung. Dann wäre es nichts anderes als eine einfache Ausstülpung der Haut, in die ein Blutgefäß hineinführt und niemals eine respiratorische Tätigkeit gehabt hat. Eine Ähnlichkeit in der ersten Entstehung und dem Bau würde dann gar nichts besagen, denn wir können uns schwer vorstellen, wie ein solches Organ anders entstehen sollte als ein stiftförmiger Fortsatz der Haut, anderseits können wir bei dem einfachen histologischen Bau schwer eine Entscheidung in dem einen oder andern Sinne treffen.

Wien, 25. Mai 1913.

II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

Ergänzungen und Nachträge zu dem Personalverzeichnis zoologischer Anstalten.

Der Herausgeber richtet an die Herren Fachgenossen die Bitte, ihm etwaige Ergänzungen der Personalverzeichnisse oder eingetretene Veränderungen freundlichst bald mitteilen zu wollen.

E. Korschelt.

Dr. W. Toedtman (Hamburg) wurde ab 1. Mai d. J. zum Assistenten am Zoologischen Institut der Universität Freiburg (Schweiz) ernannt.

Berichtigung.

In meinem Aufsatz: »Ein Beitrag zur Klassifikation der Pantopoden« (Zoolog. Anz. Bd. XLI. Nr. 13) finden sich einige Druckfehler und Versehen, die folgendermaßen richtig zu stellen sind:
S. 605 Z. 3 von unten: statt Beinpaares lies Extremitätenpaares.
- 612 - 11 - oben: statt *Alcinous* lies *Alcinous*, *Paralcinous*.

W. Schinkewitsch.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Egert Friedrich

Artikel/Article: [Die Kopfanhänge der Amphibien. 280-288](#)