

Ueber die Larve des Triton alpestris

von

F. de Filippi.

(Aus dem: Archivio per la Zoologia. Genova 1861. Vol. I, p. 206—244.)

Es wird bisher in der zoologischen Wissenschaft der unbestrittene Satz festgehalten, dass die vollständige Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge als das sichere Zeichen des erwachsenen Zustandes eines Thieres zu betrachten sei. In denjenigen Thierformen, welche einer Metamorphose unterworfen sind, erscheint das Larvenstadium entweder durch Abwesenheit oder durch embryonalen Zustand sowohl der Ovarien wie der Hoden characterisirt, während das vollkommene Lebensstadium derselben dagegen mit der völligen Entwicklung dieser Organe und ihrer elementaren Bestandtheile eintritt. Wird z. B. die Frage aufgeworfen, ob der *Proteus anguinus*, der Axolotl oder der *Menobranthus* Larven oder vollkommene Thiere sind, so wird diese Frage nach dem Zustande der Geschlechtstheile dahin entschieden: zeigen sich die Geschlechtsorgane entwickelt, so sind die Thiere vollkommen ausgebildet. Ich behaupte jetzt, dass, wenn die Feststellung des Wesens einer neu-entdeckten Amphibienform erheischt wird, die Naturforscher mit dem ausschliesslichen und absoluten Gebrauch der Kriterien, auf welche sie bisher ein unbegrenztes Vertrauen gesetzt haben, sehr vorsichtig zu Werke gehen sollen. Ganz besonders wird aber eine solche Vorsicht erforderlich sein, wenn die Sache einen *Triton alpestris* betrifft.

Aus dem, was bisher von der Geschichte der Salamandriden bekannt geworden ist, geht hervor, dass die Arten dieser natürlichen Familie anfangs mit Kiemen ausgestattet, und dass in dieser Form des Larven- oder *Cordylus*-Zustandes die Geschlechtstheile kaum angedeutet sind. Dieses erste Entwicklungsstadium der Larven währt gewöhnlich sehr kurze Zeit; nach drei Monaten ohngefähr tritt an die Stelle der Kiemenathmung Lungenathmung; die Geschlechtswerkzeuge gewinnen die Oberhand, und die Larve verwandelt sich in ein voll-

kommenes Thier; in dieser Form muss dann das einzelne Individuum noch wachsen, um völlig zur Fortpflanzung geeignet zu werden. Nur wenn die Larven durch den Eintritt des Winters überrascht werden, ehe sie ihre Metamorphose vollendet haben, zieht sich ihr Larvenzustand bis zum nächsten Frühling in die Länge, jedenfalls aber verlieren sie die Kiemen viel früher, als sie die normale Grösse ihrer Species erreichen. Einen ganz merkwürdigen Fall lieferte übrigens Triton alpestris, welchen ich verflossenen Sommer im Formazza - Thale beobachtet habe.

In der Nähe von Andermatten, und um den Ort nach der grossen Generalstabs - Karte noch genauer zu bezeichnen, in der Nähe von Puneigen befindet sich in einer circusartigen, gegen Süden offenen Thalerweiterung ein kleiner Sumpf und in dessen Mitte eine Lache. Die von den Felswänden zurückgeworfenen Sonnenstrahlen und die Tiefe des kleinen Tümpels hatten das organische Leben in einer Weise erweckt, dass dieses Wasser mit zahlreichen Formen von Wasserpflanzen und Sumpftieren erfüllt war, welchen die hohe Gebirgslage einen nordischen Character eingeprägt hatte ¹⁾. Die *Rana temporaria*, der Triton alpestris und die *Vipera berus* waren die einzigen Wirbelthiere, welche in diesem Sumpfe ihr Wesen trieben. Die Tritonen waren hier ganz besonders häufig vorhanden und zwar in den verschiedensten Entwicklungszuständen, nämlich von den kleinsten eben aus dem Ei geschlüpften Larven an bis zu den ausgewachsenen Individuen. Diese letzteren hatten übrigens fast alle noch ihre Kiemen behalten, welches charakteristische Kennzeichen des Larvenzustandes bei anderen Species dieser Gattung sich sehr bald verliert. Unter fünfzig Individuen, welche ich habe herausfischen können, und zwar nicht ohne Gefahr, welche der schwankende Boden veranlasste, stiess ich kaum auf zwei Stücke, an welchen der vorhin erwähnte Larvencharacter verschwunden gewesen wäre. Diese mit Kiemen herangewachsenen Individuen glichen übrigens vollständig den erwachsenen kiemenlosen Tritonen, und zwar nicht blos in Gestalt und Grösse, sondern auch in den übrigen charakteristischen Merkmalen; zugleich besaßen dieselben auch sämtliche Kennzeichen der geschlechtlichen Entwicklung, selbst äusserlich an der lippenartigen Umgebung ihrer Kloakenspalte. Begierig, das Verhalten der inneren Geschlechtsverhältnisse kennen zu lernen, nahm ich sogleich eine genauere Untersuchung vor, und war ich nicht

1) Besonders verdienen die in diesem Wassertümpel sehr zahlreich vorhandenen Spongillamassen erwähnt zu werden, welche wahrhaft colossal zu nennen waren im Vergleich zu den Mengen, welche ich sonst in den Sümpfen Italiens beobachtet habe.

wenig überrascht, die Testikel nebst ihren Ausführungsgängen und die Eierstöcke nebst ihren Eileitern mit dem Character vollkommener Reife entwickelt zu finden, so dass also das Vorhandensein der Kiemen als eine Art Anachronismus zu betrachten war. Die Eier ziemlich gross herangewachsen mit einem bräunlichen Anflug und mit weisslicher Färbung an dem einen Pole versehen, gaben den Ovarien ganz deutlich ein traubenförmiges Ansehen; die Spermatozoiden hatten vollständig dieselbe Gestalt und Grösse, wie sie so charakteristisch bei dieser Familie bekannt ist; nur konnte ich an der zarten Seitenmembran dieser Samenfäden die undulirenden Bewegungen nicht deutlich unterscheiden. Ich will übrigens auf dieses eine negative Merkmal kein zu grosses Gewicht legen, da ich nur wenige Beobachtungen in dieser Beziehung habe anstellen können, indem mir unter diesen eingesammelten Tritonen nur eine ganz geringe Anzahl von Männchen im Vergleich zu den zahlreicher vorhandenen Weibchen zur Verfügung stand; auf keinen Fall möchte ich es bestimmt aussprechen, dass das Verschwinden der Kiemen durchaus eine Hauptbedingung sei, damit der Triton alpestris fortpflanzungsfähig werden könne.

Wie dem auch sei, so viel ist sicher, dass in diesen Tritonen sich Charactere der Larven gleichzeitig mit Characteren des fertigen Thieres vereinigt vorgefunden haben und dass dieselben auf diese Weise Perennibranchiaten geworden sind; es ist dies aber auch die einzige Thatsache, die sich aus dem Verlaufe der Metamorphose dieser Tritonen feststellen lässt. Aber auch noch ein anderer guter Larvencharacter gesellt sich hier zu der Anwesenheit der Kiemen hinzu, der darin besteht, dass zugleich zwei provisorische rauhe Gaumenplatten vorhanden sind, welche später den bleibenden Gaumenzähnen Platz zu machen haben. Diese Gaumenplatten hatten sich in den weiter herangewachsenen Larven schon sehr genähert und liessen an ihren Innenrändern eine Reihe wahrer Zähne erkennen, deren Anordnung bereits jener der eigentlichen Gaumenzähne nahe kamen.

Die vergleichende Untersuchung der Wirbelsäule bei diesen Larven mit der bei dem Axolotl hat mir folgendes Resultat geliefert. Sowohl bei der einen wie bei der anderen Species ist der Körper des Wirbels in der Mitte eingeschnürt, an den beiden Gelenkenden verbreitert und aus den drei histologischen Elementen zusammengesetzt, nämlich aus der Chorda dorsalis, aus der Knochensubstanz und aus der Knorpelsubstanz.

In den erwachsenen Larven des Triton alpestris setzt sich die Rückenseite ununterbrochen in der ganzen Länge der Wirbelsäule fort, ohne anders zwischen die Gelenkenden einzudringen, als bloß einfach

hindurchzutreten. Dieselbe besitzt eine Reihe von abwechselnden Auftreibungen und Einschnürungen und zwar in der Weise, dass die Auftreibungen zweien Wirbeln entsprechen, welche sich mit ihren kelchförmig ausgehöhlten Knochenscheiden berühren, während die Einschnürungen den zwischen je zwei Gelenkenden befindlichen Wirbelbein-Körpern entsprechen. Diese Chorda dorsalis besteht aus den bekannten charakteristischen grossen Zellen, umkleidet von einer homogenen Hülle, welche sich, den Einschnürungen der Wirbel entsprechend, gürtelförmig in Längsfalten eingeschnürt zeigt. Diese Hülle fällt noch deutlicher in die Augen, wenn man die Gelenke der Wirbelsäule mit Gewalt auseinander zieht, wodurch alsdann die Hülle wie ein zerrissener leerer Darm hervortritt. Diese Thatsache scheint mir zu Gunsten jener REICHERT'schen, aber von Anderen bekämpften Meinung zu sprechen, welche die Hülle der Chorda dorsalis von der Theilnahme an der Wirbelbildung ausschliesst.

Die Knochensubstanz der Wirbelbein-Körper ist homogen, besitzt keine Knochenkörperchen und bildet eine Art Scheide von einer gewissen Dünne, gegen die Mitte hin eingeschnürt und gegen die Gelenkenden hin kelchartig erweitert. Die aus sehr deutlichen und charakteristischen Kernzellen gebildete Knorpelsubstanz erfüllt den Raum zwischen der knöchernen Scheide und der Chorda dorsalis, und breitet sich noch an den beiden Seiten der Scheide hin ein wenig aus, um an der Bildung der Gelenkenden Theil zu nehmen. Die Knorpelsubstanz dieser Gelenkenden ist dunkler gefärbt als diejenige, welche im Innern der Knochenscheide enthalten ist. Diese dunklere Färbung rührt von einer homogenen Substanz her, welche die einzelnen Zellen incrustirt.

Im Axolotl ist die Structur der Wirbelkörper kaum verschieden. Auch in dieser Species sind die drei obenerwähnten Elementar-Substanzen vorhanden und in derselben Weise angeordnet, nur mit dem Unterschiede, dass in dem biconischen Hohlraume, welcher durch die Berührung der ausgehöhlten Knochenscheiden gebildet wird, sich eine compacte Knorpelmasse vorfindet, aus gleichmässigen Zellen zusammengesetzt und ohne jene incrustirende Substanz, wie sie in den Gelenkenden vorkommt. Im Innern dieser biconischen Masse und in der Richtung der Längsachse befindet sich die Chorda dorsalis in Form eines nicht eingeschnürten Cylinders, deren Scheide sich, ohne Zellen einzuschliessen, allein in die Wirbelbein-Körper fortsetzt.

Gewöhnlich schreiben die Autoren (unter diesen auch STANNIUS), dem Gange der Analogie mit den Fischen folgend, auch den kiementragenden Amphibien eine Ausfüllung der zwischen den Wirbeln gelegenen biconischen Höhle durch Substanz der Chorda dorsalis zu. Es

ist dies aber nicht exact, wie die oben auseinander gesetzten Beobachtungen gezeigt haben.

Das Blutcirculations-System dieser Larven in ihrem letzten Entwicklungsstadium hat mir nichts Bemerkenswerthes dargeboten, daher ich es zu beschreiben unterlasse, um nicht zu wiederholen, was bereits vom Axolotl bekannt ist¹⁾. Die Lungen-Arterie war deutlich ausgebildet, die Lungen selbst erschienen sehr entwickelt und mit Luft angefüllt und befanden sich gleichzeitig mit den Kiemen in Thätigkeit. In allen untersuchten Individuen bemerkte ich den Darmcanal mit kleinen Cyclas-Muscheln angefüllt, welche in jenem Sumpfwasser sehr zahlreich vorhanden waren und welche die einzige Nahrung der Tritonen auszumachen schienen.

Ich habe schon mitgetheilt, dass ich nur sehr wenige kiemenlose Tritonen dort angetroffen habe. Die beiden einzigen Exemplare, welche ich habe einsammeln können, besaßen noch einige Spuren der Querfalte am Halse, und gaben dadurch zu erkennen, dass sie eben erst aus dem Larvenstadium herausgetreten waren. Es wäre ganz günstige Jahreszeit (nämlich August) gewesen, um ältere Tritonen noch wach und munter anzutreffen, aber so sehr ich auch in dem kleinen Sumpfwasser und noch weiter in der Umgegend nach ihnen suchte, konnte ich doch keinen einzigen solchen älteren Triton alpestris auffinden. Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass, so wie diese Tritonen der erwähnten Localität am Ende des Sommers ihre Metamorphose vollendet haben, dieselben sich in den Schlamm verkriechen, um daselbst in einen langen Winterschlaf zu verfallen, aus welchem sie im nächsten Frühjahr erst wieder erwachen, um alsdann sogleich das Fortpflanzungsgeschäft vorzunehmen. Was nachher aus diesen vollkommen entwickelten Tritonen wird, nachdem sie sich fortgepflanzt haben und dann sich nicht mehr auffinden lassen, weiss ich nicht zu sagen. Findet hier vielleicht etwas Analoges statt wie bei Petromyzon Planeri, welcher drei Jahre im Larvenzustande (als Ammocoetes) verbringt und alsdann nur eine sehr kurze Zeit im vollkommenen Zustand ausdauert, um den Act der Fortpflanzung zu vollbringen und gleich nachher zu sterben.

Kehren wir jetzt zurück zu der nahe liegenden Analogie, welche zwischen dem Triton alpestris während eines gewissen Stadiums seines Lebens und den Perennibranchiaten besteht. Ein einziger Schritt, ja sogar ein sehr kleiner Schritt trennt einen solchen Triton von den

1) Da ich hier von der Anatomie des Axolotl spreche, kann ich die classische Monographie des Prof. CALORI nicht unerwähnt lassen, welche sich in den: *Memorie dell' Istituto di Bologna* (1852) abgedruckt findet.

letzteren. Gehen wir von der Thatsache aus, dass die Dauer der verschiedenen Verwandlungs-Perioden bei den Amphibien nicht constant ist, sondern einer Verlängerung oder Verkürzung unterworfen sein kann, je nach den verschiedenen Einflüssen der Temperatur und der Nahrung, so darf man wohl mit Recht annehmen, dass ein sehr energisch oder länger währender Einfluss, durch welchen das Larvenstadium des *Triton alpestris* um vieles verlängert wird, unter ununterbrochener gleichmässiger Fortdauer, ganz eigenthümliche und auffallende Wirkungen hervorbringt, welche darin bestehen, dass der junge Triton, so wie er in das Larvenstadium eingetreten ist, aus dieser einfachen niedrigen Entwicklungsform gar nicht wieder heraustritt. Es kann also in diesem Falle ein Triton seine Geschlechtsorgane, so wie dieselben ihre völlige morphologische Entwicklung erreicht haben, in Thätigkeit treten lassen, ohne das Verschwinden der Kiemen abzuwarten. Für die Theorie DARWIN's, welche gegenwärtig die Naturforscher in so hohem Grade beschäftigt, ist diese Geschichte des Triton gewiss von nicht geringem Werth.

Diese Beobachtungen werden jedenfalls dazu beitragen, die Trennung zwischen den caducibranchiaten und perennibranchiaten Urodelen fallen zu lassen, welche bisher als Eintheilungs-Princip in den systematischen Schriften und selbst in dem grossen Werke von DUMÉRIL und BIBRON festgehalten wurde, und es wird hiermit zugleich die Veranlassung gegeben sein, die Vereinigung der beiden Familien: Proteiden und Salamandriden, wie das in dem classischen Werke des VAN DER HOEVEN bereits geschehen ist, vorzuziehen.
