

## Zur Neotenie der Tritonen.

Von Dr. Ernst Zeller.

Schon seit längerer Zeit weiss man von Tritonen, welche nahezu oder ganz zu ihrer vollen Grösse herangewachsen und auch geschlechtsreif geworden waren, ohne dass sie die Metamorphose zum Landtier, die normalerweise etwa im Alter von drei Monaten zu erfolgen pflegt, durchgemacht hätten, welche vielmehr die Larvenform beibehalten hatten und zugleich mit Lungen und Kiemen atmend als Wassertiere weiterlebten.

Die ersten zuverlässigen Nachrichten über ein solches Vorkommen hat im Jahre 1833 v. SCHREIBERS<sup>1</sup> gegeben, und von den späteren allmählich ziemlich zahlreich gewordenen Mitteilungen mögen namentlich drei erwähnt werden, die von F. DE FILIPPI, von F. K. KNAUER und von O. HAMANN, welche, einige nähere Angaben über die Verhältnisse der Fundorte enthaltend, von besonderem Interesse für uns sein müssen.

F. DE FILIPPI<sup>2</sup> berichtet uns, dass er bei Puneigen im Formazzathal im August 1861 aus einem in der Mitte eines kleinen Sumpfes gelegenen tiefen Tümpel unter 50 erwachsenen Individuen von *Triton alpestris* nur zwei zum Landtier umgewandelte, dagegen 48 auf der Larvenform stehengebliebene herausgefischt habe. Auch die von F. K. KNAUER<sup>3</sup> in der Umgegend von Wien gefangenen geschlechtsreifen Tritonenlarven — ob zu *Triton cristatus* oder zu *Triton taeniatus* gehörig, ist nicht klar — sind, wie er ausdrücklich hervorhebt, besonders in sehr tiefen Tümpeln mit steilen Steinwänden, dagegen

---

<sup>1</sup> v. Schreibers, Über die spezifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erdsalamanders in Oken's Isis. Jahrg. 1833. S. 527 ff.

<sup>2</sup> F. de Filippi, Sulla larva del *Triton alpestris* im Archivio per la Zoologia. 1861. Deutsch in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1877. Bd. 28. S. 73 ff.

<sup>3</sup> F. K. Knauer, Naturgeschichte der Lurche. Wien 1878. S. 228.

die sechs von O. HAMANN<sup>1</sup> untersuchten und beschriebenen kiementragenden Tritonen, zu *Triton cristatus* gehörig, beim Ausräumen eines Brunnens in Jena aufgefunden worden.

J. KOLLMANN<sup>2</sup> hat diese eigenartige Abweichung in dem Entwicklungsgang der Lurche, bei welcher regelmässig oder ausnahmsweise die Larvenform festgehalten wird, als „Neotenie“ (von *νέος* jung und *τείνω* halten, hinhalten) bezeichnet und diese Bezeichnung hat allgemeine Annahme gefunden.

Regelmässige Neotenie zeigt der bekannte Axolotl, *Amblystoma mexicanum*, die Metamorphose bildet die Ausnahme. Bei seinem nächsten Anverwandten dagegen, dem *Amblystoma macrotium*, sehen wir schon wieder, dass die Metamorphose die Regel ist.

Was nun unsere Tritonen betrifft, so habe ich selbst in früheren Jahren unter Tausenden von Tieren, welche mir durch die Hand gegangen sind, nur in zwei einzelnen Malen neotenische Tiere, und zwar zu *Triton alpestris* gehörig, erhalten, wobei ich näheres über die Beschaffenheit der Fundorte nicht hatte in Erfahrung bringen können. In diesem Frühjahr aber habe ich einen merkwürdigen Platz in der Nähe von Winnenden ausfindig gemacht, ein in einem aufgegebenen Steinbruch gelegenes umfängliches und tiefes Wasserloch, welches neotenische Tiere aller drei in unserer Gegend vorkommenden Tritonenarten, des *Triton cristatus*, des *Triton alpestris* und des *Triton taeniatus*, beherbergte. Von *Triton cristatus* wurde allerdings nur ein einziges Stück, von *Triton alpestris* aber wurden acht und von *Triton taeniatus* zehn Tiere innerhalb der Zeit vom 15. Mai bis zum 24. Juni erbeutet. Die Tiere waren von verschiedener Grösse, die kleinsten *Triton taeniatus* massen 4,5, die zwei grössten 8,5 cm, die kleinsten *Triton alpestris* massen 6,0, die zwei grössten 8,5 und 9,0 cm, während der eine *Triton cristatus* eine Grösse von 6,2 cm besass. Die jüngsten Tiere von *Triton taeniatus* und von *Triton alpestris* waren jedenfalls einjährig, die ältesten sicher drei- bis vierjährig, vielleicht auch älter, während der eine *Triton cristatus* ohne allen Zweifel aus dem vorigen Jahre stammte. — Neben den aufgezählten neotenischen Tritonen wurden 24 Larven von *Salamandra maculosa* gefunden, welche vermutlich alle erst in

<sup>1</sup> O. Hamann, Über kiementragende Tritonen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 14. N. F. 7. S. 567 ff.

<sup>2</sup> J. Kollmann, Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonenlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in den Verh. der naturf. Ges. in Basel. Basel 1885. Bd. 7. S. 387 ff.

diesem Frühjahr geboren waren. — Beizufügen ist, dass ausser den neotenischen Tieren eine grosse Menge von alten umgewandelten Tritonen aller drei Arten gefangen wurde und dass von heurigen Larven noch nichts zu entdecken war.

Von Futtertieren fanden sich grosse Mengen von *Daphnia*, *Cyclops* und *Cypris*<sup>1</sup>, ausserdem Wassermilben, Wasserwanzen, Käfer und sehr viele Libellenlarven, von Pflanzen aber fand sich ausser verhältnismässig spärlichen Algen nichts.

In betreff des Fundortes habe ich zu bemerken, dass das erwähnte Wasserloch von einer unregelmässig viereckigen Form ist, auf zwei nahezu unter einem rechten Winkel zusammenstossenden Seiten durch die hohen senkrecht abfallenden Wände des Steinbruches begrenzt, auf den beiden anderen Seiten dagegen fast in ihrer ganzen Ausdehnung durch Steinbrocken des Abraumes, welche seiner Zeit zu einer Art Mauer aufeinandergeschichtet worden waren. Die Mauer ist an einzelnen Stellen eingestürzt, doch fallen auch hier die Wandungen im ganzen noch immer senkrecht oder doch recht steil in das Wasser ab und nur ein schmaler Bord führte zu dem niederen Ufer hinauf.

Der Wasserspiegel mochte zu der Zeit, da ich die Verhältnisse untersuchte, eine Fläche von 120—130 qm einnehmen, während die Tiefe reichlich 3 m betrug. — Das Wasser, welches den Kessel füllt, ist stehengebliebenes Regenwasser. Es wird in seiner Menge mehr oder weniger beträchtlichen Schwankungen unterworfen sein, wird aber auch nach länger dauernder Trockenheit nicht völlig verschwinden. Dass es jedenfalls in den letzten drei bis vier Jahren sich nie ganz verloren haben kann, wird eben durch das Auffinden der geschlechtsreif gewordenen drei- bis vierjährigen neotenischen Tritonen, da diese nur im Wasser leben können, unzweifelhaft bewiesen. —

Auf Rückschlagsformen, Phylogenie, Atavismus werde ich nicht zu sprechen kommen. Dagegen glaube ich hervorheben zu müssen, dass, während es sich bei den bisher bekannt gewordenen Fällen von Neotenie immer nur um das Auffinden einer Art, des *Triton cristatus*, oder des *Triton alpestris*, oder des *Triton taeniatus* gehandelt hat, unser Fund durch das gemeinsame Vorkommen aller der drei bei uns heimischen Arten ausgezeichnet ist. Durch ihn wird ebendeshalb noch überzeugender als durch die bisherigen Funde

<sup>1</sup> Ein grosser *Triton cristatus*, den ich darauf untersuchte, hatte den Magen strotzend mit Daphnien gefüllt, neben denen halbverdaut ein Regenwurm aufgefunden wurde.

bewiesen, wie es eben äussere Einflüsse sein müssen, durch welche das Verharren der Tritonen auf der Larvenform veranlasst wird.

Dabei können in der Hauptsache wohl nur zwei Faktoren in Betracht kommen, der Winter und eine beträchtlichere Tiefe des Wassers.

Das Vorkommen von vorjährigen Tritonen-, wie auch von Anurenlarven gerade im Frühjahr, welche Larven dann erst im Verlaufe des zweiten Jahres die Metamorphose durchmachen, ist schon mehrfach beobachtet worden und durch einen frühen Eintritt des Winters oder eine ausnahmsweise verspätete Entwicklung der Larven auch bei späterem Beginn des Winters die Neotenie einfach zu erklären. — Wichtiger aber wird die beträchtlichere Tiefe des Wassers sein, und ich möchte in ihr ohne weiteres die eigentliche und einzige Ursache für die neotenische Entwicklung der Tiere sehen in unserem Fall, wie in den Fällen von KNAUER und von HAMANN. Dagegen dürfte in dem FILIPPI'schen Fall ein Zusammenwirken der beiden Faktoren, der Tiefe des Wassers und der langdauernden Einwinterung des alpinen, 1242 m über dem Meere gelegenen Fundortes angenommen und damit erklärt werden können, dass dort die neotenische Entwicklung der Tritonen geradezu zur Regel, die Metamorphose zur Ausnahme geworden zu sein scheint.

Das entscheidende Moment wird übrigens zu suchen sein in der durch die Eisdecke, wie durch die Tiefe des Wassers für die Tritonenlarven herbeigeführten Unmöglichkeit oder Schwierigkeit, vom Grunde des Wassers an die Oberfläche aufzusteigen und Luft zum Atmen zu holen. Es wird infolgedessen die Entwicklung der Lungen nur unvollständig vor sich gehen können und neben der unzulänglich bleibenden Lungenatmung die Kiemenatmung sich erhalten müssen.

Im Zusammenhang damit kommt dann die Metamorphose zum Landtier überhaupt nicht oder nur unvollkommen zu stande. Es bleibt ausser den Kiemenbüscheln die über den Rücken und den Schwanz sich erstreckende Flossenhaut, es bleiben aber auch noch andere Larveneigentümlichkeiten bestehen, wie solche im Bau des Schädels, der Bildung der Augen und der Augenlider, des Zungenbein-Kiemenbogenapparates, der Haut, der Bezaehlung u. a. m. sich finden <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Hier mag noch manches genauer zu untersuchen und festzustellen sein. So sei nur daran erinnert, dass de Filippi (l. c. p. 75, 76) bei seinen erwachsenen Larven von *Triton alpestris* ausgesprochen larvenartige und amphicöle

Die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane dagegen erleidet keine oder doch keine erhebliche Störung, die Tiere, Männchen und Weibchen, werden geschlechtsreif und fortpflanzungsfähig. Es ist auch zum öfteren beobachtet worden, dass neotenische Tritonenweibchen Eier gelegt haben, aber, so viel mir bekannt, bis jetzt noch von niemanden nachgewiesen, dass solche Eier sich auch entwickelt hätten. Ich selbst bin glücklicher gewesen. Ein neotenisches Weibchen von *Triton alpestris*, das am 22. Mai d. J. eingefangen worden war, hat am folgenden Tag angefangen zu laichen und hat vom 23. Mai bis zum 25. Juni 183 Eier abgelegt<sup>1</sup>. Bis auf wenige haben sich die sämtlichen Eier normal entwickelt und gegen 80 Larven mögen bereits aus den Eiern ausgeschlüpft sein.

Ob diese Larven oder ein Teil derselben sich neotenisch entwickeln, oder ob sie die Metamorphose durchmachen werden, wird sich zeigen. Ich für meinen Teil nehme zum voraus an, dass sie unter gewöhnlichen Verhältnissen gehalten sich auch regelrecht zu Landtieren umwandeln werden und dass eine Vererbung zu neotenischer Entwicklung als solche nicht zu erwarten ist.

Auf der anderen Seite aber nehme ich auch in Übereinstimmung mit anderen und im besonderen mit C. v. Siebold<sup>2</sup> an, dass es möglich und, wenn einmal eine richtige Methode gefunden ist, voraussichtlich auch nicht sonderlich schwierig sein wird, eine jede noch junge Tritonenlarve, und wohl Salamandrinenlarve überhaupt, neotenisch bis zur Geschlechtsreife zu erziehen und, wenn man will, für Lebenszeit auf der Larvenform zu erhalten. In dieser Annahme kann mich vorerst auch die Thatsache nicht irre machen, dass solche Versuche, das Larvenstadium von Tritonen und Salamandern „gewalt-

---

Wirbel gefunden hat, während V. v. Ebner (Über einen *Triton cristatus* Laur. mit bleibenden Kiemen in den Mitt. des naturwiss. Vereins für Steiermark. Jahrg. 1877. p. 3 ff.) uns berichtet, dass die Wirbel bei seinem kientragenden *Triton cristatus* ganz wie bei ausgewachsenen normalen Tieren beschaffen gewesen seien, und dass im besonderen vorn der Gelenkkopf und hinten die entsprechende Pfanne für den Kopf des nächsten Wirbels sich gefunden habe.

<sup>1</sup> Am 28. Mai hatte ich ein gewöhnliches umgewandeltes Männchen zu dem neotenischen Weibchen gebracht. Es machte dem Weibchen mit grossem Eifer den Hof und setzte zum öfteren Spermatophoren ab. Ob aber das Weibchen auch von dem Samen aufgenommen hat, weiss ich nicht zu sagen; wahrscheinlich ist es mir schon wegen der beträchtlichen Anzahl befruchteter Eier, welche abgelegt wurden.

<sup>2</sup> C. v. Siebold, Über die geschlechtliche Entwicklung der Urodelenlarven. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1877. Bd. 28. S. 68 ff.

sam zu prokrastinieren“ schon verschiedentlich, so von v. SCHREIBERS, von RUSCONI, von v. EBNER angestellt worden, dass sie aber auch alle nicht oder doch nur unvollkommen gelungen sind. Ich erkläre mir das Misslingen dadurch, dass mit den Versuchen überhaupt nicht frühzeitig genug begonnen worden ist, dass mit schon zu weit herangewachsenen und schon zu sehr an Luftatmung gewöhnten Larven experimentiert wurde und diesen durch die getroffenen Vorrichtungen unmöglich gemacht werden sollte, an die Oberfläche des Wassers zu gelangen, anstatt es ihnen nur zu erschweren.

Anschliessend an meinen in der Jahresversammlung des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg am 29. Juni 1898 gehaltenen Vortrag „Zur Neotenie der Tritonen“, welcher in der vorstehenden Veröffentlichung nur wenige und unwesentliche Änderungen erfahren hat, erlaube ich mir hier beizufügen, dass ich inzwischen Gelegenheit gehabt habe, einige weitere ergänzende Beobachtungen zu machen, und über diese noch kurz zu berichten.

Zunächst habe ich zu erwähnen, dass an unserem Fundort in der zweiten Hälfte des August — während des Juli war nicht nachgesehen worden — noch 9 weitere neotenische Tritonen, 4 *Triton alpestris* und 5 *Triton taeniatus* gefunden wurden<sup>1</sup>, so dass also ausser dem einen vereinzelt gebliebenen *Triton cristatus* im ganzen 12 neotenische *Triton alpestris* und 15 neotenische *Triton taeniatus* von dem einen Platze erbeutet worden sind.

Unter den im August aufgefundenen Tieren besass wieder ein *Triton alpestris* und ein *Triton taeniatus* je eine Körperlänge von 8,5 cm. Beide waren ohne Zweifel ausgewachsen und geschlechtsreif, und zum mindesten dreijährig. Die übrigen Tiere waren zum grösseren Teil als zweijährig, zum kleineren als einjährig anzusehen.

Die sämtlichen Tiere besaßen, wie die im Mai und Juni gefangenen, noch schöne Kiemenbüschel, die *Triton taeniatus* durchgehends noch viel schönere als die *Triton alpestris*. Ebenso war die Flossenhaut über Rücken und Schwanz tadellos erhalten.

Einen Teil der Tiere steckte ich in Spiritus, um sie zu konservieren, einen anderen Teil verschenkte ich. Drei *Triton alpestris* aber, die nach meiner Annahme mindestens für zweijährig zu gelten

<sup>1</sup> Dass um diese Zeit nun auch ganz junge heurige Larven vorhanden waren, ist eigentlich selbstverständlich, mag aber doch kurz bemerkt werden.

hatten, sollten weiter beobachtet und zu nachträglicher Metamorphose gebracht werden. Zu diesem Zweck brachte ich zwei davon einfach in kleinen, nur etwa eine Hand hoch mit Wasser gefüllten Gläsern unter. Schon bald, vielleicht nach zehn Tagen, wurde bei ihnen ein beginnendes Schrumpfen der Kiemenbüschel und der Flossenhaut bemerkbar und bis Ende Oktober war die letztere vollständig verschwunden. Die Kiemenbüschel sind aber auch heute — am 11. November — obwohl zu kurzen Stummeln zusammengeschrumpft, noch immer deutlich zu erkennen und die Kiemenspalte ist noch offen, wenn auch beträchtlich verkürzt und verengt. — Die Tiere haben sich zum öfteren gehäutet, die Häutung geschah aber noch in einer unvollkommenen Weise durch fetzenweises Ablösen der Hornschicht der Epidermis.

Den dritten neotenischen *Triton alpestris* hielt ich unter denselben Verhältnissen, doch gewährte ich diesem durch Einlegen von Pflanzen und eines über das Wasser emporragenden Steines die Möglichkeit, für längere Zeit an der Oberfläche zu verweilen oder auch ganz aus dem Wasser zu steigen. Er benützte die Gelegenheit bald und bei ihm ist heute nichts mehr von den Kiemenbüscheln zu sehen und die Kiemenspalte ist geschlossen. Das Tier sitzt meist auf dem Stein. Atmung und Häutung geschehen in der gewöhnlichen Weise.

Dasselbe Resultat, wie bei dem letztgenannten Tier, habe ich in gleicher Art erzielt bei dem neotenischen *Triton alpestris*-Weibchen, welches, wie oben mitgeteilt worden ist, vom 23. Mai bis zum 25. Juni 183 Eier abgelegt hatte. Um die Mitte des Oktober waren nur noch ganz kleine knopfförmige Stummeln der Kiemenbüschel vorhanden. Dann verschwanden auch diese und die Kiemenspalte schloss sich. Doch ist die Stelle, an welcher die letztere sich befunden hatte, als eine tiefe Einziehung noch deutlich zu erkennen. Im übrigen ist das Tierchen in seinem äusseren Ansehen in nichts mehr zu unterscheiden von einem regelrecht und rechtzeitig zum Landtier umgewandelten Tritonen. Es hält sich meistens ausser dem Wasser auf, atmet und häutet sich in gewöhnlicher Weise.

Aus diesen Beobachtungen ist zu entnehmen, dass die Neotenie der Tritonen sich nur so lange erhält, als die Bedingungen fortbestehen, unter welchen sie überhaupt zu stande gekommen ist, dass neotenisch entwickelte Tiere, auch wenn sie völlig erwachsen und geschlechtsreif geworden sind und sogar nachweislich die Fortpflanzung stattgefunden hat, doch die Befähigung, sich zum Land-

tier umzuwandeln, nicht verlieren, dass die Metamorphose vielmehr, zwar in weit langsamerem Verlauf, als dies sonst der Fall ist, aber mit Sicherheit nachträglich vor sich geht, wenn die Verhältnisse andere geworden sind und den Tieren die Möglichkeit gegeben ist, mit Leichtigkeit an die Oberfläche des Wassers zu kommen, um Luft zum Atmen zu holen und das Wasser zu verlassen.

Auf der anderen Seite wird aber angenommen werden dürfen, dass es möglich sein werde, wenn die geeigneten Vorrichtungen zu finden sind, die Tiere noch weiterhin und wohl für die ganze Lebenszeit in ihrem neotenischen Zustand zu erhalten. Vielleicht genügt es, sie in hohen und verhältnismässig engen Behältern unterzubringen und das Wasser hinlänglich mit Luft zu versorgen. —

Schliesslich habe ich noch über die Nachkommenschaft meines neotenischen *Triton alpestris*-Weibchens Bericht zu geben.

Die Eier selbst zeigten sich, was ich zunächst nachträglich noch bemerken muss, in nichts verschieden von den Eiern, wie sie das regelrecht metamorphosierte Tier abgibt. Sie waren von ovaler Form, ca. 3,5 mm lang und 2,7 mm dick. Die Dotterkugel hatte einen Durchmesser von 1,5 mm, übrigens nicht ganz kugelige Form. Die eine Hälfte war von bräunlicher, die andere von schmutzig gelblicher Farbe.

Von den 183 Eiern, welche das Weibchen vom 23. Mai bis zum 25. Juni abgelegt hatte, waren 10 unbefruchtet gewesen und 30 während der Entwicklung verdorben. 143 Larven kamen aus. Davon starben wieder 36 früher oder später, 107 aber wurden durchgebracht.

Am 13. Juni waren die ersten Larven ausgeschlüpft und am 15. Juli die letzten. — Am 18. August begann bei den ersten Larven die Metamorphose und bis zum 27. September hatten sich die sämtlichen 107 Tiere, welche am Leben geblieben und in zwei geräumigen Aquarien untergebracht gewesen waren, auch zu Landtieren umgewandelt.

Winnenthal, den 11. November 1898.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg](#)

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Zeller Ernst von

Artikel/Article: [Zur Neotenie der Tritonen. 23-30](#)