

UEBER
NEOTENIE

VON

DR. J. E. V. BOAS

LECTOR DER ZOOLOGIE AN DER KÖNIGL. VETERINÄR-, LAND- UND FORSTWIRTSCHAFTLICHEN
HOCHSCHULE IN KOPENHAGEN.

In 1881 habe ich ausführlich nachzuweisen versucht¹⁾, dass die Kiemenlurche (*Perennibranchiata*) nicht, wie damals wohl gewöhnlich angenommen, als primitive Formen betrachtet werden können, sondern vielmehr retardirte Salamandriden-Larven sind, welche in der Larvengestalt geschlechtsreif werden²⁾ und die Fähigkeit sich zu metamorphosiren verloren haben; dass die Kiemenlurche also von lungenathmenden Urodelen abzuleiten sind, nicht umgekehrt. Bekanntlich kann auch gelegentlich oder häufig die Verwandlung bei verschiedenen sonst sich metamorphosirenden Urodelen (Triton, Axolotl) unterbleiben; das bei den Kiemenlurchen stattfindende Verhältniss ist somit nur in fixirter Form dieselbe Erscheinung, welche wir bei den letzteren finden. Das Phänomen ist später von KOLLMANN u. a. mit dem passenden Namen Neotenie belegt worden³⁾.

Die Urodelen sind aber nicht die einzigen Thiere, welche derartige Erscheinungen darbieten. Schon in der genannten Arbeit habe ich auf eine „deutliche, wenn auch verhältnissmässig arme Analogie“ hingewiesen. Die in den grossen schwedischen und norwegischen Seen lebende *Mysis*-Form, *M. relicta*, welche offenbar von der arktischen *Mysis oculata* ableitbar ist, unterscheidet sich eben von letzterer durch „un développement un peu arrêté“⁴⁾, welcher sich besonders im Baue des letzten Schwanzgliedes ausspricht.

1) *Conus art. og Arteriebuerne hos Amphibierne. Disp.* Köbenhavn 1881, p. 85 u. fig. — Ueber d. *Conus* art. u. d. Arterienbogen d. Amphib. in: *Morph. Jahrb.*, 7. Bd., p. 559 u. fig.

2) Nach einer Aeusserung in *Isis* 1821 (1. Bd., Litter. Anzeiger p. 262), auf welche mich der verstorbene Prof. REINHARDT aufmerksam gemacht hat, war schon SIGISM. LEUCKART zu dieser Auffassung der Perennibranchiaten gelangt; er schreibt: „Der Proteus . . . , der wohl ursprünglich nur die Larve einer höhern Thierbildung sein sollte, wurde durch irgend ein Motiv, wahrscheinlich durch Zurückhalten im Wasser, gehemmt, sich als vollkommeneres Thier zu gestalten. Er wurde eine constante Hemmungsbildung, und mit der Zeit fähig, sich als solche fortzupflanzen.“ Das klingt ja sehr klar und bestimmt. Die darauf folgenden Bemerkungen (p. 263—61) machen aber wieder seinen Standpunkt einigermaassen zweifelhaft; er spricht darin unter Anderem (p. 264) aus, dass möglicherweise Proteus und seine Verwandten, „wenn auch vielleicht nach Jahrtausenden“, sich höher entwickeln und vollkommene Salamander werden können, und protestirt bestimmt dagegen, „dass die Natur in ihren ewigen Schöpfungen eine retrograde Bewegung . . . machen, und ein Sänghier z. B. zum Vogel, Amphibium oder Fische u. f., oder auch nur zu einem niedriger stehenden Thiere derselben Classe, Ordnung, Familie oder Sippe umbilden könnte.“

3) Der Name „Neotenie“ ist zuerst in einem mir nicht zugänglichen Artikel von KOLLMANN in den *Verhand. d. Naturforsch. Ges. Basel*, 7. Th., p. 387 gebraucht worden. Vergl. auch K. in: *Zool. Anz.* 1884, p. 266.

4) SARS, *Crust. d'eau douce de Norvège*, p. 40.

Seitdem habe ich die Sache nicht aus den Augen gelassen und bin allmählich zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Neotenie in der That eine im Thierreich weit verbreitete Erscheinung ist. In der ausgeprägten Form wie bei den Kiemenlurchen dürfte sie allerdings selten sein; meistens ist es so, dass nur von einem Stehenbleiben eines einzelnen Organs oder einzelner Charaktere auf einem jugendlichen oder embryonalen Entwicklungsstadium die Rede ist. In letzterer Form scheint sie aber eine weite Verbreitung zu besitzen.

Es versteht sich, dass die Erkenntniss der neotenischen Charaktere als solcher von einiger Wichtigkeit ist, besonders um sie von primitiven Charakteren zu unterscheiden, denen sie oftmals täuschend ähnlich sind. Mit letzteren dürfen sie in keiner Weise verwechselt werden: Die Neotenie ist ein sekundäres Phänomen; es handelt sich dabei um eine Persistenz einzelner oder mehrerer Charaktere, welche bei Formen, von denen die betreffenden Thiere abstammen, im jugendlichen oder embryonalen Zustande, nicht aber beim erwachsenen, geschlechtsreifen Thiere vorhanden waren. Bei allen phylogenetischen — resp. systematisirenden — Bestrebungen dürfte es von grosser Bedeutung sein, zu erinnern, dass Manches, was beim ersten Anblick den Eindruck des Primitiven macht, diesen Namen vielleicht gar nicht verdient. Manche Charaktere, welche bisher in scheinbarer Disharmonie zu der durch anderweitige Verhältnisse gegebenen verwandtschaftlichen Stellung dieser oder jener Form dastanden, werden dieses Gepräge verlieren, wenn man sie als neotenische erkennt.

Die neotenischen Erscheinungen sind natürlich nicht unbeachtet geblieben; nicht ganz selten begegnet man bezüglichlichen Bemerkungen in Specialarbeiten (vergl. unten). Allgemeinere Bemerkungen über die Verbreitung derselben im Thierreich habe ich nur bei wenigen Verfassern gefunden. CAMERANO¹⁾ sagt sehr richtig, dass „la neotenia è un fenomeno abbastanza frequente non solo nel gruppo degli Anfibi, ma anche in altri gruppi del regno animale“ und illustriert dies durch einige Beispiele²⁾ (ob diese alle zutreffend sind, scheint mir allerdings nicht sicher). Auch

1) Intorno alla Neotenia ed allo sviluppo degli Anfibi. in: Atti d. Accad. di Torino, Vol. 19, 1883—84, p. 88.

2) „Io ho già avuto occasione, in un mio precedente lavoro (Monografia degli Anfibi anuri italiani. Memorie della R. Accademia delle Scienze di Torino, Ser. II, Vol. XXXV, 1883) di menzionare qualche fatto di questa natura rispetto alla *Rana esculenta*. Io facevo osservare cioè che diverse varietà ben stabilite di *Rana esculenta* si possono ritenere prodotte dal perdurare nello stato adulto di alcuni caratteri proprii in generale dei giovani. Questi caratteri riguardano la colorazione, la mole, e certi tubercoli delle estremità.

Anche il Lataste (Étude sur le discoglosse. Act. de la Soc. Linn. de Bordeaux, Vol. XXXIII, 1879) accenna rispetto al *Discoglossus pictus* a qualche cosa di analogo.

Altri fatti della stessa natura è facile di verificare in altri animali, Ofidi, Sauri, ecc.

Il fatto stesso del perdurare frequentissimamente nelle femmine dei caratteri dei giovani, mentre i maschi si differenziano talvolta moltissimo, può considerarsi anch' esso come un caso di *neotenia*.

Questi fatti sono anche frequenti negli invertebrati e soprattutto fra gli insetti.

Sono noti fra questi ultimi i relativamente numerosi casi di femmine le quali non raggiungono la forma alata e mantengono per tutta vita la forma larvale. Negli insetti si verifica pure questo fatto degno di essere tenuto in conto per la spiegazione del fenomeno, vale a dire che le femmine che presentano la *neotenia* appartengono a specie vicinissime di altre, che presentano uno sviluppo normale, ad esempio il gruppo delle Luciole e delle Lampiridi, fra i Coleotteri, quello delle *Eterogenis*, fra i Lepidotteri ecc.“ L. c. p. 88.

KOLLMANN¹⁾ spricht aus, dass die Neotenie vielleicht weiter im Thierreich verbreitet ist, allerdings ohne wirkliche Beispiele anzuführen (er meint, man könnte solche bei Coecilien und Lampreten erwarten). Weiter ist hervorzuheben, dass die von GIARD mit dem Namen *progénèse*²⁾ bezeichneten Erscheinungen im grossen Ganzen mit der Neotenie zusammenfallen. Allerdings versuchten GIARD & BONNIER in einer kurz nachher erschienenen Arbeit³⁾ den Begriff *progénèse* von der Neotenie zu trennen⁴⁾, geben aber zu, dass »pratiquement . . . il est parfois assez difficile de distinguer la néoténie de la progénèse«.

Im Folgenden werde ich es versuchen, die Frage durch Beispiele aus verschiedenen Thiergruppen zu erläutern. Zweck meiner Darstellung ist, das Interesse der Forscher auf diese Verhältnisse etwas mehr als bisher zu lenken⁵⁾.

1. Säugethiere. Ein *Descensus testicularum* findet sich derartig allgemein unter den viviparen Säugethieren, sowohl Beutelthieren als Placentaliern, verbreitet, dass wir gewiss annehmen müssen, dass derselbe schon bei den gemeinsamen Vorfahren aller viviparen Säugethiere vorhanden gewesen ist; für die Annahme, dass diese wunderliche Erscheinung unter den Säugethieren zu wiederholten Malen unabhängig entstanden sein sollte, scheint Nichts zu sprechen. Bei verschiedenen Säugethieren fehlt aber ein *Descensus*: dies ist z. B. bei sämtlichen Cetaceen, beim Elephanten, bei vielen Edentaten der Fall. Wir haben es hier offenbar mit einer sekundären embryonalen Hemmungsbildung, also mit einer neotenischen Erscheinung zu thun: die genannten Thiere stammen von Formen ab, welche den *Descensus* besaßen. Bekanntlich kommt das Fehlen des *Descensus* eines oder beider Hoden bei manchen Thieren als individuelle Abnormität recht häufig vor (z. B. beim Pferd); bei den genannten Formen ist es die Norm geworden, theilweise offenbar durch äussere Verhältnisse veranlasst (ein Hodensack würde z. B. mit dem übrigen Körperbau und den Lebensverhältnissen der Cetaceen wohl wenig harmoniren).

Als neotenisch ist wahrscheinlich auch die doppelte Vagina zu beurtheilen, welche sich bei einigen placentalen Säugethieren findet. Typisch ist ja eine

1) Hivernage d. larves de Grenouilles et de Tritons d'Europe. in: Recueil Zool. Suisse, 1. sér., tome 1, 1854, p. 85.

2) La Castration parasitaire. Extrait du Bull. Scient. du Dép. du Nord, 2. sér., 10. année, 1887, p. 23. GIARD nennt als Beispiele von *progénèse*: Axolotl, weibliche Blattläuse, Stylops-Weibchen, Männchen von Bonellia, complementäre Männchen der Cirripeden, vivipare Cecidomyia-Larven u. s. w.

3) Contrib. à l'étude d. Bopyriens. in: Travaux de l'Inst. Zool. Lille etc., tome 5, 1887, p. 195.

4) „La néoténie ne doit pas être confondue avec ce que nous appelons la progénèse: il y a néoténie quand un animal, en devenant adulte, retient certains caractères infantiles. Un homme adulte qui a gardé ses dents de lait nous en connaissons un exemple, est un cas de néoténie partielle. Chez les néoténiques la croissance continue, mais avec des arrêts de développement plus ou moins nombreux. Il y a *progénèse* au contraire quand, dans un développement normal et avec une croissance normale, les organes génitaux évoluent prématurément et permettent à l'animal de se reproduire avant qu'il ait pris les caractères de l'adulte. L'apparition des signes de la puberté et le fonctionnement des organes génitaux chez les enfants de l'un ou l'autre sexe constituent des cas bien connus de progénèse dans l'espèce humaine.“

5) Die hier erwähnten Beispiele sind so viele und so verschiedenen Abtheilungen des Thierreichs entlehnt, dass ich sie natürlich nicht habe erschöpfend behandeln können. Manchmal sind mir desshalb vielleicht auch Publikationen entgangen, welche für die Fragen von Werth sein könnten. Dies möchte ich vorweg ausdrücklich hervorheben.

einfache Vagina sowohl bei niederen wie bei höheren Placentaliern vorhanden: d. h. die vaginalen Portionen der MÜLLER'schen Gänge verschmelzen vollständig. Bei einigen Formen bleibt aber eine mehr oder weniger vollständige mediane Scheidewand bestehen¹⁾: die Verschmelzung ist unvollständig. Dies könnte natürlich ein primitiver Charakter sein. Wenn wir aber die systematische Stellung der betreffenden Formen betrachten, so wird eine solche Deutung unwahrscheinlich. Das genannte Verhalten findet sich bei gewissen Edentaten, nämlich bei den Bradypodiden und Myrmecophagiden (wie es scheint, durchweg); die vaginale Scheidewand ist hier in dem hinteren Theil der Vagina vorhanden, der vordere Theil ist einfach. Ferner findet man die Scheidewand (im vorderen Theil der Vagina) bei dem Nager *Lagostomus*, welcher nicht eben zu den primitivsten Nagern gehört, sonst aber meines Wissens nicht bei dieser Ordnung. Namentlich für letztere Form scheint es mir offenbar, dass das Auftreten der genannten Scheidewand ein sekundäres, also neotenisches, sein muss. Aber auch für jene Edentaten dürfte es weitaus wahrscheinlicher sein, dass sie von placentalen Säugethieren abstammen, welche bereits eine einfache Vagina besaßen. — Als individuelle Abweichung kommt eine solche Duplicität der Vagina bisweilen bei anderen Säugethieren vor; WATSON²⁾ hat die Geschlechtsorgane eines indischen Elephanten beschrieben, bei dem die Vagina durch eine vollständige Scheidewand getheilt war, welche sich auch durch das Corpus uteri fortsetzte, während nach anderen Beschreibern die Elephanten eine einfache Vagina und einen gewöhnlichen bicornen Uterus besitzen. Auch beim Menschen wird zuweilen eine mehr oder weniger vollständig getheilte Vagina bei einfachem Uterus gefunden — ganz ähnlich wie das normale Bild bei den oben erwähnten Edentaten³⁾.

Man könnte versucht sein, auch die beim Schwein und bei den Wiederkäuern im weiblichen Geschlecht vorkommenden GARTNER'schen Gänge als neotenische Erwerbungen aufzufassen: sind ja dieselben persistirende Urnierengänge. Die Sache ist aber doch hier nicht so einfach. Die GARTNER'schen Gänge entsprechen bekanntlich den Samenleitern des Männchens, sind wohl auch ähnlich gebaut wie letztere, sind also nicht einfach embryonale Ueberbleibsel, sondern sind weiter ausgebildet, in derselben Richtung wie beim Männchen, und gehören demnach in die Kategorie derjenigen rudimentären Organe, welche sich von dem einen Geschlecht, bei welchem sie in entwickeltem und brauchbarem Zustande vorhanden sind, auf das andere vererbt haben⁴⁾.

Die Cetaceen bieten nicht allein in Bezug auf die Lage der Hoden sondern auch im Skelett neotenische Verhältnisse dar. Bekanntlich sind manche Knochen

1) FORBES, On some Points in the Anatomy of the Great Anteater (*Myrmecophaga jubata*. in: Proc. Zool. Soc. 1882, p. 296 u. fig. (hier wird auch [p. 298] *Lagostomus* erwähnt. — FLOWER, On the Mutual Affinities of the Animals composing the Order Edentata. ib. 1882, p. 363. — KLINCKOWSTRÖM, Z. Anat. d. Edentaten. in: Zoolog. Jahrb., Anat. Abth., 5. Bd., p. 506 u. fig.

2) Trans. Zool. Soc., Vol. 11, p. 116 u. fig.

3) FORBES l. c., p. 299, Anm. — Vergl. auch FÖRSTER, Missbild. d. Menschen, 1861, Taf. XX.

4) Vergl. mein Lehrb. d. Zool., 2. Aufl., p. 45.

des Handskeletts stets zeitlebens theilweise knorpelig, einige bleiben sogar ganz knorpelig. Ferner bleiben zwischen den Knochen des Skeletts der vorderen Extremität z. Th. zusammenhängende Bindegewebsmassen bestehen, in denen sich nicht wie sonst Gelenkhöhlen ausbilden — Verhältnisse, welche völlig embryonalen Bildern anderer Säugethiere entsprechen. Auch das Fehlen von Markhöhlen in den langen Knochen ist eine ähnliche Hemmungsbildung. Die Rückbildung der Vordergliedmaassen der Cetaceen ist somit zum grossen Theile als ein Stehenbleiben auf embryonaler oder jugendlicher Entwicklungsstufe zu beurtheilen.

Aehnliche neotenische Erscheinungen kommen vielfach bei anderen Säugethieren, wenn auch nicht in dem Maasse wie bei den Cetaceen vor. Das Fehlen einer Markhöhle (anstatt deren eine spongiöse Knochenmasse vorhanden ist) bei den Secunden und manchen Edentaten ist offenbar in dieser Weise aufzufassen. Ebenso ist die ausgedehnte Persistenz des oberen hinteren Endes des Schulterblattes in knorpeligem Zustande bei den Wiederkäuern, beim Pferde u. a. wohl entschieden in diesem Sinne zu deuten; dass wir hier mit ursprünglichen Verhältnissen zu thun haben sollten, dürfte bei der verwandtschaftlichen Stellung dieser Formen ausgeschlossen sein: sie stammen zweifellos von Säugethieren mit vollständig (oder fast vollständig) verknöchertem Schulterblatt ab. Ein weiteres Beispiel bietet das zum grossen Theil in knorpeligem Zustande persistirende merkwürdige Brustbein des Pferdes dar. Das typische Brustbein der Säugethiere ist das bekannte gegliederte Gebilde, dessen einzelne Stücke durch Knorpelscheiben zusammengehalten werden, und welches hinten mit einer knorpeligen Platte endigt; manchmal sind noch die genannten Knorpeltheile mehr oder weniger rückgebildet. Beim Pferde aber bleibt die vordere und die ventrale Partie des Brustbeins zeitlebens zum grossen Theile knorpelig. Die verwandtschaftliche Stellung des Pferdes lässt keine andere Deutung zu, als dass dieser Charakter ein neotenischer ist.

An dieser Stelle möchte ich auch auf die Traguliden hinweisen, deren eigenthümliche Fussform ich schon früher als neotenisch modificirt gedeutet habe¹⁾. Bekanntlich sind bei diesen Thieren, in Gegensatz zu allen übrigen jetztlebenden Wiederkäuern, die Metacarpalia, resp. Metatarsalia, Nr. 2 und 5 vollständig ausgebildet, während Nr. 3 und 4 spät oder gar nicht mit einander verwachsen. Dieses Verhalten war bisher wohl immer als ein primitives aufgefasst worden und macht in der That ganz den Eindruck eines solchen. In der citirten Abhandlung habe ich aber ausführlich begründet, dass es nicht in dieser Weise gedeutet werden darf; die Traguliden sind keine primitiven Wiederkäuer, sondern vielmehr von typischen Wiederkäuern abzuleiten, und die Eigenthümlichkeiten ihrer Füsse sind neotenischer Art.

Verschiedene Charaktere des Schädels mancher Säugethiere sind wahrscheinlich in derselben Weise zu beurtheilen.

¹⁾ Z. Morph. d. Mogens d. Cameliden u. d. Traguliden u. ü. d. syst. Stell. letzt. Abth. in: Morph. Jahrb., 16. Bd., p. 514.

2. Reptilien. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass unter den Schildkröten die Emyden (im weitesten Sinne, incl. der Chelyden) und die denselben nahe verwandten Landschildkröten die relativ ursprünglichsten sind¹⁾, während die Trionychiden und Seeschildkröten abgeleitete, zu ausschliesslicherem Wasserleben ausgebildete Formen sind; diese Auffassung wird wohl auch die allgemein angenommene sein. Bekanntlich zeichnen sich beide letztgenannten Schildkröten-Gruppen durch die unvollständige Entwicklung der Hautskelettplatten aus, welche, wie auch von Anderen hervorgehoben, genau Zuständen entsprechen, die wir bei jugendlichen Exemplaren anderer Schildkröten finden: bei der Untersuchung junger Exemplare verschiedener Entwicklungsstufe z. B. von Emyden erhält man Bilder, welche sich eng an die Befunde bei ausgebildeten Trionychiden und Testudiniden anschliessen. Ist die oben ausgesprochene Auffassung von den Verwandtschafts-Beziehungen der Schildkröten richtig, so wird das Verhalten des Hautskeletts der genannten Gruppen entschieden als ein neotenisches aufzufassen sein.

Zu den übrigen Reptilien stehen die Ichthyosaurier wohl anerkanntermaassen in einem ähnlichen Verhältniss wie die Cetaceen zu den übrigen Säugethieren, und sie bieten in der That ebenso wie die Cetaceen neotenische Charaktere dar. Als ein solcher ist in erster Linie die Ausbildung der Wirbelkörper hervorzuheben: die Chorda blieb offenbar in ausgedehntem Maasse das ganze Leben hindurch erhalten, die Wirbelkörper sind tief bikonkav, ganz „fischähnlich“. Die Ichthyosaurier sind aber zu deutlich modificirte echte Reptilien, als dass man hierin mehr als eine oberflächliche Aehnlichkeit mit den Fischen sehen könnte. Offenbar ist die ausgedehnte Persistenz der Chorda eine erworbene und zwar eine neotenische Erscheinung: die Ichthyosaurier stammen von Reptilien ab, welche normale Reptilienwirbel besaßen.

In ähnlicher Weise wie die Wirbel der Ichthyosaurier sind diejenigen der Geckonen zu beurtheilen. Bei dieser echten Saurier-Abtheilung persistirt bekanntlich die Chorda in ausgedehntem Maasse durch die Wirbelsäule hindurch, was kaum anders denn als eine neotenische Erscheinung aufgefasst werden kann. Die Annahme, dass wir es hierin mit einem ursprünglichen Verhalten zu thun haben sollten, scheint bei der verwandtschaftlichen Stellung der Geckonen ganz unmöglich.

Ich vermuthe auch, dass eine Eigenthümlichkeit der Arterienbogen der Saurier hierher gehört. Bei manchen Formen dieser Abtheilung²⁾ bleibt zeitlebens die embryonale Verbindung zwischen dem ersten Arterienbogen (Carotiden) und dem zweiten (dem Aortenbogen) bestehen; bei anderen Sauriern verschwindet sie völlig oder wird wesentlich rückgebildet. Die betreffende Kommunikation verschwindet sowohl bei allen übrigen Reptilien wie bei den Anuren, ja sogar bei gewissen Urodelen. Für diesen Fall besteht wohl kaum in den natürlichen Verwandtschafts-

1) Nach ZITTEL (Handb. d. Paläont., 1. Abth., 3. Bd., p. 543) ist die älteste bis jetzt bekannte fossile Schildkröte (*Proganochelys*) wahrscheinlich eine Chelyde.

2) RATHKE, Unters. ü. d. Aortenwurzeln etc. d. Saurier. in: Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Cl., 13. Bd., 2. Abth., p. 74–75.

verhältnissen eine entschiedene Nothwendigkeit den betreffenden Befund als sekundär erworben, neotenisch, aufzufassen, diese Auffassung dürfte aber weitaus einfacher sein als diejenige, welche darin Reste ursprünglicher Charaktere erblickt.

3. Fische. Auch innerhalb dieser Abtheilung sind charakteristische hierhergehörige Fälle zu verzeichnen.

Solche findet man z. B. in der Wirbelsäule der Chimären, Dipnoër und Knorpelganoiden. Bekanntlich ist bei diesen Abtheilungen anstatt discreter Wirbelkörper ein cylindrisches Rohr vorhanden, welches die ebenfalls cylindrisch bleibende Chorda umschliesst. Bei den Haien sind aber schon die für die Fische im Allgemeinen so charakteristischen bikonkaven Wirbelkörper vorhanden; dieselben werden auch bei Knochenganoiden und bei den Knochenfischen wiedergefunden. Unter diesen Umständen scheint es durchaus nicht wahrscheinlich, dass die Charaktere der Wirbelsäule jener Formen wirklich primitiv sind, vielmehr dürfte es wahrscheinlich sein, dass Chimären, Dipnoër und Knorpelganoiden von Formen abstammen (vergl. den nebenstehenden „Stammbaum“), welche bereits diskrete, bikonkave Wirbelkörper besaßen. Unter dieser Voraussetzung ist aber der eigenthümliche Charakter der Wirbelsäule der Chimären, Dipnoër und Knorpelganoiden als durch Stehenbleiben auf einer embryonalen Entwicklungsstufe entstanden, also neotenisch, aufzufassen.



Bei einzelnen Knochenfischen persistirt bekanntlich der Pronephros lebenslänglich als harnabsondernder Apparat. Es ist dies bei *Fierasfer* nach den sehr bestimmten Angaben EMERY'S¹⁾ der Fall; kürzlich hat CALDERWOOD²⁾ dasselbe auch für *Dactylopterus* nachgewiesen. Bei dem Umstande, dass der Pronephros schon bei den Selachiern früh rückgebildet wird, dass dasselbe bei den Ganoiden der Fall ist, ebenso wie er auch bei den Teleostern im Allgemeinen, wenigstens als harnabsonderndes Organ, im Laufe der Entwicklung degenerirt, kann das Persistiren desselben bei jenen Fischen als Exkretionsorgan offenbar nur als ein erworbener, neotenischer Charakter beurtheilt werden. Von Interesse ist die Mittheilung CALDERWOOD'S (l. c.), dass der Pronephros bei *Cyclopterus* lange Zeit persistirt: „not till Cyclopterus has become sexually mature does its head kidney commence to degenerate“. *Cyclopterus* bildet somit in dieser Beziehung ein interessantes Bindeglied zwischen dem gewöhnlichen Verhalten der Knochenfische und demjenigen von *Fierasfer* und *Dactylopterus* dar.

1) *Fierasfer*, 2. Monographie d. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel. p. 63.

2) The Head Kidney of Teleostean Fishes. in: Journ. Mar. Biol. Assoc. Vol. 2 (N. S.). p. 43.

Die bei den Fischen fast allgemein vorhandene Seitenlinie¹⁾ ist bekanntlich meistens eine in oder unterhalb der Haut liegende Röhre, welche mit der Oberfläche durch kleine Oeffnungen in Verbindung steht; in der Röhre befindet sich eine Reihe Sinneshügel. Die ontogenetische Entwicklung dieses Systems vollzieht sich (wenigstens bei den Knochenfischen²⁾ derart, dass die Sinneshügel-Reihe zunächst frei an der Oberfläche liegt; nachher werden die sie tragenden Hautpartien rinnenförmig vertieft, dann verwachsen allmählich die Ränder der Rinne (bis auf die Stellen, wo später die Oeffnungen vorhanden sind). Schon bei den Haien ist die Röhre meistens vollständig entwickelt, ebenso bei den Rochen, Ganoiden und den meisten Knochenfischen. Bei verschiedenen Knochenfischen verhält sich aber das Seitenliniensystem anders: die Sinneshügel-Reihen bleiben entweder sämmtlich frei an der Hautoberfläche (*Lophius*), oder es bilden sich lediglich einige, oft nur kleine Partien des Kanalsystems aus³⁾, während die Sinneshügel sonst frei oder in einer Furche sitzen (*Cyclopterus*, *Liparis*, *Esox*, *Fierasfer*, *Gobius*). Nun ist es zwar durchaus wahrscheinlich, dass die phylogenetischen Vorläufer des geschlossenen Seitenkanalsystems ähnliche Verhältnisse dargeboten haben wie diejenigen, welche wir bei diesen Formen finden und welche sich während der ontogenetischen Entwicklung darbieten. Die Stellung der genannten Formen innerhalb der Fischklasse verbietet es aber offenbar, jene Befunde als primitive aufzufassen: die genannten Formen stammen zweifellos ab von Fischen, welche geschlossene Seitenkanäle besaßen. Demnach sind diese Formen des Seitenkanalsystems erworbene, und zwar sind sie offenbar als neotenische zu beurtheilen.

Besonders instruktiv scheinen mir in dieser Richtung die Verhältnisse bei den Stichlingen, wie sie von MERKEL (l. c. p. 28) beschrieben sind. Bei *Gasterosteus pungitius* und *aculeatus* „wird die Seitenlinie über den grössten Theil des Körpers von je zwei neben einander stehenden Hügeln gebildet. . . . In dem hinteren Viertel des Leibes erhebt sich dann in der Gegend der Seitenlinie eine scharfe wallartige Kante, welche an den Fischen, ob lebend oder conservirt, leicht zu sehen ist. Dieselbe ist von einem Gang durchbohrt, in welchem wie in einem Tunnel die vorher freiliegenden Nervenbügel zu stehen kommen. Bei *Gasterosteus spinachia* reicht die Seitenkante und damit der Seitenkanal über die ganze Länge des Körpers und auch der Kopf hat statt der freistehenden Nervenbügel solche, die in Kanäle eingeschlossen sind“. Es hat hier *Gaster. spinachia* die ursprünglicheren Verhältnisse bewahrt, während die anderen Arten neotenisch verändert sind.

1) Wegen der Seitenlinie vergl. folgende Arbeiten:

MERKEL, Ueb. d. Endigungen d. sensiblen Nerven in der Haut d. Wirbelthiere. Rostock 1880.

GARMAN, On the Lateral Canal System of the Selachia and Holocephala. in: Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 17, p. 57.

F. E. SCHULTZE, Ueb. d. Sinnesorgane d. Seitenlinie bei Fischen u. Amphib. in: Arch. f. mikrosk. Anat., 6. Bd., p. 62.

GUITEL, Rech. s. l. ligne latér. de la Baudroie. in: Arch. de Zool. expér., 2. sér., tome 9, p. 126.

2) Bei den Selachiern gestalten sich die Verhältnisse etwas, wenn auch nicht prinzipiell, anders.

3) GUITEL l. c., p. 175 u. flg.

Auch die »Fettflosse« der Salmoniden und anderer Physostomen dürfte ein neotenisch erworbenes Stück sein — nicht, wie v. LA VALETTE ST. GEORGE¹⁾ will, „ein Erbstück aus alten vergangenen Zeiten“. Die Fettflosse bewahrt bekanntlich wesentlich die embryonale Beschaffenheit: knöcherne Strahlen entwickeln sich nicht; die Hornstrahlen gehen bis an die Basis der Flosse²⁾. Aehnlich sind bekanntlich auch die Selachier-Flossen gebaut. Wenn wir aber abgeneigt sind, einfach die Fettflosse als ein „Erbstück“ aufzufassen, so geschieht es deswegen, weil weder bei Ganoiden noch bei den primitivsten Knochenfischen (*Butirinus*) eine Fettflosse vorhanden ist. Die Umwandlung sämtlicher Flossen vom Selachier-Typus zum Teleosteer-Typus scheint weit zurück zu liegen, und kein Befund spricht dafür, dass die Fettflosse der genannten Fische sich durch die Zeiten erhalten haben sollte, während die übrigen Flossen sich umgebildet haben. Weit einfacher scheint es, ihren eigenthümlichen Charakter als neotenisch aufzufassen.

Bekanntlich ist es manchen Fischen eigenthümlich, dass sie sich lange vor Erreichung der definitiven Ausbildung und Körpergrösse fortpflanzen. Dies ist z. B. bei den *Salmo*-Arten der Fall. LILLJEBORG³⁾ unterscheidet bei *S. trutta* eine Reihe von Stadien, welche das Thier durchläuft: 1. „Yngelstadium“, 2. „Stirrstadium“, 3. „Forellstadium“, 4. „Örringstadium“, 5. „Laxstadium“; letzteres repräsentirt die völlig ausgebildete Form. Schon im Stirrstadium wird aber das Männchen, im Forellenstadium das Weibchen geschlechtsreif. Bekanntlich ist *S. trutta* (ebenso wie *S. salar*) ein Wanderfisch, welcher vom Meer in die Flüsse, resp. Bäche geht und in letzteren sich fortpflanzt; die Wanderungen sind aber weniger regelmässig als bei *S. salar*, und manche Exemplare bleiben zeitlebens im Süßwasser, ja sogar in sehr kleinen Bächen. Ist letzteres aber der Fall, so bleiben sie auch zeitlebens auf dem Forellenstadium stehen⁴⁾: es bildet sich ein neotenisches Verhalten in Anschluss an die ungünstigeren Lebensverhältnisse aus.

Ein ähnliches Verhalten zeigen verschiedene Fische, welche, ohne Wanderfische zu sein, trotzdem sowohl in Süß-, resp. Brack-, wie in Salzwasser vorkommen: die Süß- oder Brackwasserform ist ein geschlechtsreif gewordenenes Jugendstadium der Salzwasserform. HEINCKE hat dies besonders für *Gobius minutus* und für *Gasterosteus aculeatus* hervorgehoben. Nach H. ist der in der Ostsee lebende *Gobius microps* eine Brackwasser-Abart von *G. minutus* und wird demgemäss von ihm als *G. minutus*, var. *minor* bezeichnet. „Alle vorhandenen Unterschiede sind solche, wie sie allgemein zwischen jüngeren und älteren Individuen der *Gobius*-Arten vorkommen Soweit muss *Gob. microps* als eine im jugendlichen Alter geschlechtsreif gewordene Abart von *G. minutus* aufgefasst werden. Als Ursache

1) Ueb. d. Bau d. „Fettflosse“. in: Arch. f. Mikrosk. Anat., 17. Bd., p. 192.

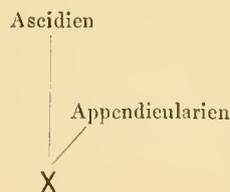
2) Auch in anderen Teleosteer-Flossen bestehen die Hornstrahlen meistens lebenslänglich, finden sich aber nur am Rande. HARRISON, Ueb. d. Entwickl. d. nicht knorp. vorgebild. Skeletttheile in d. Flossen d. Teleost. in: Arch. f. Mikr. Anat., 42. Bd., p. 248.

3) Sveriges och Norges Fauna. Fiskarne. 2. Delen (Upsala 1891), p. 514 u. fig.

4) LILLJEBORG l. c., p. 590, 594—95.

dieser Abänderung ist der allmähliche Eintritt in veränderte Lebensbedingungen anzusehen, der Uebergang von einem rein marinen Aufenthalt in das brackische und fast süsse Wasser¹⁾. Aehnliches gilt für *Gasterosteus aculeatus* mit der Meerform *trachurus* und der Süsswasserform *leirus* (HEINCKE l. c. p. 347). Nach DUNCKER²⁾ stellt auch der „Elbbutt“, die Süsswasserform des Flunders, „eine geschlechtsreif gewordene Jugendform der Stammart dar, die sich von letzterer hauptsächlich durch geringe Grösse und geringere Entwicklung der Hautrauhigkeit unterscheidet“.

Tunicaten. Für die Appendicularien ist mit aller Bestimmtheit von HEIDER³⁾ die Auffassung geltend gemacht worden, dass sie „geschlechtsreife Larvenformen“ seien, welche von einer festsitzenden Ascidiiform abstammen. „Das Auftreten des Cellulosemantels, der Hermaphroditismus und das Undeutlichwerden der Körpersegmentirung müssen als Erwerbungen bezeichnet werden, welche wahrscheinlich erst in Folge der festsitzenden Lebensweise aufgetreten sind. Da diese Charaktere sich bei den Appendicularien finden, so werden wir mit einer gewissen Berechtigung die Appendicularien als geschlechtsreife Larven einer bereits festsitzenden Tunicatenform betrachten dürfen.“ Diese Auffassung hat gewiss Vieles für sich. Die Appendicularien scheinen in der That nicht gerade dasjenige Gepräge zu besitzen, welches bei primitiven Tunicaten zu erwarten wäre: wenn man sie als solche betrachten will, ist jedenfalls zuzugeben, dass sie sehr modificirt sind. Andererseits ist allerdings auch ihre Uebereinstimmung mit der Ascidiiform keine absolute. Für die Auffassung der Appendicularien als eines neotenischen Typus scheint uns entschieden die von MOSS⁴⁾ — leider nicht eingehend genug — geschilderte Appendicularie mit *Doliolum*-ähnlicher Kieme zu sprechen⁵⁾: dieselbe entspricht offenbar einer weiter ausgebildeten Ascidiiform-Larve, während die gewöhnlichen Appendicularien mit den zwei einfachen Athemröhren eine jüngere Entwicklungsstufe repräsentiren. Mit der Auffassung der Appendicularien als primitiver Formen harmonirt die MOSS'sche Appendicularie in keiner Weise: der Stammbaum würde nach dieser Auffassung etwa aussehen wie nebenan angegeben: von einer Form X, welche natürlich mit einfachen Athemöffnungen ausgestattet war, würden sowohl die Ascidien wie die Appendicularien abzuleiten sein; für die Ascidiiform-ähnliche Kieme der MOSS'schen Appendicularie wäre dann aber keine Erklärung. Betrachtet man aber die Appendicularien als persistente Larvenformen, so ist es sehr begreiflich, dass einige sich etwas weiter als andere entwickeln.



1) HEINCKE, in: Arch. f. Naturgesch., 46. Jhrg., 1. Bd., p. 318.

2) Der Elbbutt, eine Varietät der Flunder. in: Schriften d. Naturwiss. Vereins f. Schleswig-Holstein, Bd. 9, p. 289.

3) KORSCHÉLT u. HEIDER, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch. d. wirbellos. Thiere. Spec. Theil, p. 1419.

4) On the Anat. of the Genus *Appendicularia*, with the Description of a new Form. in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 27, 1871, p. 300—301.

5) Auch HEIDER hat, l. c. p. 1293, auf diese Larve hingewiesen.

Auch WILLEY¹⁾ hat dieselbe Anschauung (kurze Zeit vor HEIDER) ausgesprochen. Er begründet sie unter Anderem durch einen Hinweis auf den U-förmigen Darmkanal, welcher aus der festsitzenden Lebensweise hergeleitet wird, worauf dann folgt „that Appendicularia came into existence after the acquisition of this curved intestine; in other words, that Appendicularia is at any rate less primitive than the most primitive sessile Ascidians“. Weiter weist er auf verschiedene andere Verhältnisse hin, welche vermeintlich mit der Auffassung der Appendicularien als primitive Formen nicht harmoniren. Die Anschauung, dass Appendicularia eine stationäre Larvenform sei, ist übrigens noch weit älter; schon in 1866 wurde sie von METSCHNIKOFF²⁾ ausgesprochen.

Mollusken. Von CARRIÈRE³⁾ ist die Ansicht ausgesprochen worden, dass die offenen Augen, welche gewisse Schnecken, *Patella*, *Haliotis*, *Trochus* etc., besitzen, nicht als primitive aufzufassen sind, sondern als Organe, welche nicht mehr zur vollen Entwicklung gelangen — also in neotenischem Sinne. Dieser Auffassung ist PELSENER⁴⁾ entgegengetreten, welcher an der älteren Auffassung festhält. CARRIÈRE motivirt seine Ansicht durch einen Hinweis auf die lichtscheue Lebensweise von *Patella* und *Haliotis*, welche es mit sich geführt haben sollte, dass die Augen auf der embryonalen Stufe stehen geblieben sind. Das trifft aber, wie PELSENER hervorhebt, für *Trochus* und andere offenäugige nicht zu. P. hebt ferner hervor, dass die mit offenen Augen ausgestatteten Schnecken „des animaux parfaitement archaïques“ sind, was jedenfalls für einige von ihnen richtig ist. Unter diesen Umständen hat es allerdings etwas für sich, die Augenform von *Trochus*, *Haliotis* und anderen, welche eine kleine Oeffnung und eine grosse mit einem Glaskörper gefüllte Höhlung besitzt, als eine wirklich primitive zu betrachten⁵⁾. Dagegen glaube ich für das *Patella*-Auge mich an CARRIÈRE'S Auffassung anschliessen zu müssen. Dasselbe ist bekanntlich eine weit offene Grube ohne Glaskörper, also noch weit primitiver, resp. embryonaler, als bei den anderen genannten Formen. *Patella* darf aber gewiss in Verhältniss zu ihren nächsten Verwandten (*Trochus* etc.) nicht als eine primitive Form aufgefasst werden, dieselbe ist zweifellos von mit Spiralschale versehenen Schnecken abzuleiten.⁶⁾ Unter diesen Umständen scheint es mir sehr wahrscheinlich zu sein, dass das *Patella*-Auge als neotenisch verändert aufzufassen ist.

1) Studies on the Protochordata. in: Quart. Journ. Micr. Science. New Ser., Vol. 34 (1893), p. 349—50.

2) „Aus dem Gesagten ziehe ich den Schluss, dass *Dinophilus* als eine stationäre Annelidenlarve zu betrachten ist, und mithin zu den Anneliden ebenso, wie *Appendicularia* zu den Ascidien sich verhält.“ in: Zeitschr. f. wiss. Zool., 16. Bd., p. 355.

3) Ueber Molluskenaugen. in: Arch. f. mikr. Anat., 33. Bd., p. 389—90.

4) S. Poil d. quelq. Mollusques Gastropodes. in: Annal. de la Soc. belge de microscopie (Mémoires), t. 16 (1891), p. 70—71.

5) Ueberraschend ist es dann allerdings, dass man schon bei Borstenwürmern denjenigen der Schnecken ganz ähnliche, geschlossene Augen findet.

6) PATTEN Embryology of *Patella*. in: Arbeit. d. Zool. Inst. Wien, Tom. 6) beschreibt (p. 21) die Schale der *Patella*-Larve als „nautiloid“.

Insekten. Unter den Insekten ist das als Pädogenese bezeichnete Phänomen gewisser Gallmücken ein prägnantes Beispiel von Neotenie. Bekanntlich ist der Vorgang bei diesen Thieren folgender: einige Individuen werden schon in der Larvengestalt geschlechtsreif und produciren Eier, welche sich parthenogenetisch im Mutterleibe entwickeln; die Mutter-Individuen sterben in der Larvengestalt ab. Diese Erscheinung ist offenbar der bei den Urodelen stattfindenden Neotenie sehr ähnlich; ein Unterschied besteht wohl wesentlich nur darin, dass die Geschlechtsorgane der neotenischen Individuen sich unvollkommen ausbilden; dass die Eier sich parthenogenetisch entwickeln, ist für die Frage an und für sich gleichgültig.

Auch ein interessanter von GRIMM¹⁾ beschriebener Fall gehört hierher: bei einer *Chironomus*-Art fand er, dass im Frühling die Eier schon von der Puppe abgelegt wurden, welche dann gewöhnlich starb; „es waren aber Fälle, wo sie sich, nach dem Legen einer kleinen Zahl Eier, noch in das Imago entwickelte“ (l. c. p. 5). Im Herbst legen die Puppen dagegen nicht Eier, sondern metamorphosiren sich in gewöhnlicher Weise. Bei dieser Form findet also bei einigen Exemplaren eine wirkliche Neotenie, bei anderen nur eine verfrühte Ablage von Eiern, nachher aber eine vollständige Entwicklung statt, während wieder andere eine reguläre Entwicklung durchlaufen.

VON FR. MÜLLER²⁾ und GRASSI³⁾ ist nachgewiesen worden, dass bei gewissen Termiten-Arten ausser den regulären geflügelten Männchen und Weibchen (Königen und Königinnen) sogenannte Ersatz-Könige und -Königinnen vorkommen, welche in Funktion treten, wenn jene in dem Nest fehlen. Diese Ersatz-Individuen sind Larven, mit oder ohne Flügelanlagen, deren Geschlechtsorgane gereift sind; nach den Angaben der genannten Beobachter ist nicht daran zu zweifeln, dass wir es hier wirklich mit einem echt neotenischen Verhalten zu thun haben.

Die genannten „Ersatz-Königinnen“ etc. sind manchmal „Nymphen“, also mit Flügelanlagen versehen. Ich möchte jedoch davor warnen, die rudimentären Flügel, welche man bei manchen Insekten findet, ohne Weiteres mit jenen Flügelanlagen zu vergleichen und sie in neotenischem Sinne aufzufassen. Die kleinen Flügel z. B. mancher erwachsener Heuschrecken sind, so weit ich sie kenne, keine „Nymphen“-Flügel, sondern eben Imago-Flügel von geringer Grösse; das geht sowohl aus ihrer Beschaffenheit wie aus der gegenseitigen Lage der Vorder- und Hinterflügel hervor: bei den Heuschrecken-Imagines — sowohl bei denjenigen mit grossen wie bei denjenigen mit kleinen Flügeln — liegen die Vorderflügel über den Hinterflügeln, bei den Nymphen bedecken die Hinterflügel dagegen die Vorderflügel. Aehnliches dürfte für andere mit rudimentären Flügeln ausgestatteten Insekten gelten: sie besitzen kleine Imago-Flügel. Hier ist also von Neotenie nicht die Rede.

1) Die ungeschlechtliche Fortpfl. einer *Chironomus*-Art. in: Mém. de l'Acad. d. Scienc. de St.-Petersbourg, 7. sér., tome 15, no. 5.

2) Beitr. z. Kenntn. d. Termiten. in: Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss., 7. Bd., p. 451.

3) Weitere Mittheilungen ü. die Ersatz-Könige u. -Königinnen im Reiche d. Termiten. in: Zoolog. Anzeiger, 11. Jhrg. (1888), p. 615. — Ein weiterer Beitr. z. Kenntn. d. Termitenreiches. ib. 12. Jhrg. (1889), p. 355.

CAMERANO¹⁾ fasst die komplette Flügellosigkeit mancher Insekten-Weibchen als neotenisch auf. Ich kann mich diesem Gedanken nicht anschliessen; vielmehr glaube ich, dass solche Formen von mit rudimentären Flügeln (vergl. oben) ausgestatteten abzuleiten sind: die Flügel sind immer kleiner geworden, schliesslich 0. Das ist aber keine Neotenie. Ueberhaupt möchte ich davor warnen, rein negative Charaktere ohne Weiteres als neotenische aufzufassen; mit negativen Charakteren ist überhaupt nur wenig anzufangen.

Ich erinnere an dieser Stelle noch daran, dass v. KENNEL²⁾ für die Anschauung eingetreten ist, dass die Tardigraden ungebildete, geschlechtsreif gewordene Insektenlarven sind. Er verweist dabei ausdrücklich auf die oben erwähnten viviparen Cecidomyienlarven, wenn er auch nicht „gerade Dipterenmaden als die Stammeltern der Tardigraden hinzustellen“ beabsichtigt. Ich kann aber die von K. angeführten Aehnlichkeiten der Tardigraden mit gewissen Dipteren-Larven keineswegs als genügende Anknüpfungspunkte für eine solche Auffassung gelten lassen, welche auch mehrere Punkte in der Organisation der Tardigraden, wenn auch nicht gerade unmöglich, so doch sehr unwahrscheinlich machen (glatte Muskulatur, Verhalten der Geschlechtsorgane).

Arachniden. Ob innerhalb dieser Abtheilung Beispiele von Neotenie vorkommen, ist mir unbekannt. Allerdings ist kürzlich von BERNARD³⁾ ein Versuch gemacht worden, die Milben als neotenisch veränderte Arachniden in Anspruch zu nehmen; er meint, die Milben besäßen eine geringere Anzahl von Gliedern als andere Arachniden und dies beruhe auf einer Sistirung der Entwicklung des Hinterleibes. Ohne auf die Einzelheiten seiner Motivirung einzugehen, möchte ich bemerken, dass es bei der Frage nach der Neotenie darauf ankommt, den Nachweis zu erbringen, dass ein Organismus, resp. ein einzelnes Organ, einem realen jugendlichen Zustande eines anderen entspricht und natürlich von demselben ableitbar ist. Das hat aber BERNARD nicht gethan; wir kennen keine Entwicklungsstufe der Araneen (welche speciell von B. in Vergleich gezogen werden), welcher die erwachsene Milbe entsprechen könnte.

Crustaceen. Einen, wie es mir scheint, zweifellosen Fall, von Neotenie bieten die Praniziden dar. Bekanntlich fehlt den jungen Isopoden, wenn sie die Bruthöhle der Mutter verlassen, noch das letzte Paar Rumpffüsse, welches sich erst später entwickelt. Bei den Pranizen kommt dieses Gliedmaassenpaar überhaupt nicht zur Entwicklung, diese Thierchen werden auf der jugendlichen Entwicklungsstufe geschlechtsreif.⁴⁾

1) Vergl. oben p. 4, Anm. 2.

2) Die Verwandtschaftsbezieh. u. d. Abstamm. d. Tardigraden. in: Sitzungsber. d. Dorp. Naturforsch.-Gesellsch., 9. Bd., p. 504.

3) Some Observat. on the Relation of the Acaridae to the Arachnidae. in: Journal of the Linn. Soc., Zool., Vol. 24, p. 279.

4) DOHRN in: Zeitschr. f. wiss. Zool., 20. Bd. p. 58.

In derselben Weise scheint sich auch ein von CHILTON¹⁾ beschriebener neuseeländischer unterirdischer Süsswasser-Isopod, *Cruregens fontanus*, aus der Familie der Anthuriden, zu verhalten; bei allen untersuchten Individuen, von welchen das grösste eine Länge von 12 mm besass, war das letzte Rumpfsegment klein und gliedmaassenlos. Allerdings hat der genannte Verf. keine Exemplare untersucht, welche nach seiner Meinung sicher geschlechtsreif waren, er hat aber sehr zahlreiche Exemplare gesehen, welche von verschiedenen Lokalitäten stammten und im Laufe von zehn Jahren eingesammelt waren, so dass es nicht sehr wahrscheinlich ist, dass er keine völlig entwickelten Individuen vor sich gehabt haben sollte.²⁾

Für die Copepoden ist von BERNARD³⁾ die Auffassung ausgesprochen worden, dass sie von „a larval stage of Apus“ abzuleiten seien. Die Auffassung der Copepoden als modificirte Larven — wenn auch nicht gerade Apus-Larven — hat gewiss etwas für sich; die bei manchen Copepoden vorkommende Persistenz des Mandibel-Exopodites und die (auch von BERNARD hervorgehobene) Nicht-Ausbildung der Seitenaugen sprechen dafür; wenigstens sind die beiden genannten Charaktere mit einiger Wahrscheinlichkeit als neotenisch aufzufassen. Damit sind aber die Schwierigkeiten bei der Ableitung der Copepoden nicht überwunden; sie stehen immerhin sehr isolirt da, und eine engere Anknüpfung an primitivere Crustaceen ist nicht nachweisbar.⁴⁾

Die Ostracoden leitet BERNARD⁵⁾ ebenfalls von „the larva of any of the primitive Crustacea“ ab. Von der sehr phantasievollen Behandlung, welcher B. diese Frage unterwirft, muss ich wie von so vielen anderen Punkten seines Buches Abstand nehmen. Immerhin möchte ich aber den von B. ausgesprochenen Gedanken nicht ohne Weiteres verwerfen, dass die Ostracoden von Larven primitiver Crustaceen, deren hintere Körperpartie, wie bei vielen Crustaceenlarven, noch nicht ausgebildet war, abzuleiten seien. Auch bei den Ostracoden kann ein Exopodit an der Mandibel vorhanden sein, was ausser bei Copepoden sonst bei keinen erwachsenen Crustaceen vorkommt.

Anneliden. Bei dem merkwürdigen Chätopod *Ctenodrilus* ist nach KENNEL⁶⁾ nur ein einziges Paar Exkretionsorgane vorhanden, welche nach der Ansicht dieses Beobachters⁷⁾ in der „Kopfniere“ der Polygordius-Larve sein Homologon hat, „oder mit anderen Worten, bei *Ctenodrilus* hat sich das Exkretionsorgan der Anneliden-

1) The Subterranean Crustacea of New Zealand. in: Trans. Linn. Soc. London, 2. Ser., Zool., Vol. 6, p. 209—18.

2) In seiner Abhandlung erwähnt CHILTON (p. 265), dass es auch verschiedene subterrane Myriopoden giebt, welche sich von ihren nächsten Verwandten durch eine kleinere Anzahl Glieder und Gliedmaassen auszeichnen, was ebenfalls, und wohl mit Recht, als eine Hemmung der Entwicklung aufgefasst worden ist.

3) The Apodidae, London 1892, p. 263 u. flg.

4) Mit BERNARD bin ich von der Unrichtigkeit der „general opinion“, dass die Copepoden unter den Crustaceen eine ursprüngliche Abtheilung wäre, überzeugt, und schliesse mich auch insofern seinen Anschauungen an, als ich sie von phyllopodenähnlichen Ahnen ableite.

5) l. c. p. 262.

6) Ueb. *Ctenodrilus pardalis*. in: Arbeit. a. d. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg, 5. Bd., p. 388.

7) l. c. p. 392.

Larve als bleibendes und einziges Exkretionsorgan erhalten.“ In der folgenden Erörterung über die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Ctenodrilus* schreibt der Verfasser: „Die ganze bisher dargelegte Anatomie von *Ctenodrilus* berechtigt uns zu dem Schluss, dass wir es mit einer sehr alten Form¹⁾ zu thun haben, was neben der Einfachheit der Organisation auch der Umstand schliessen lässt, dass in *Ctenodrilus* sowohl Eigenthümlichkeiten der Oligochäten (Näiden . . .) als auch nur bei Polychäten zu beobachtende Organisationsverhältnisse vereinigt sind: In *Ctenodrilus* ist ein Kollektivtypus gegeben, der nahe an dem Vereinigungspunkt beider Gruppen steht . . . Nervensystem, Muskulatur, die übrigen mesodermalen Bildungen, besonders auch Gefässsystem, sind von äusserster Einfachheit . . .; dabei weisen Charaktere wie Schlundkopf, Darmkanal, Borsten nach den Näiden, andere Eigenthümlichkeiten, wie das räthselhafte Organ im dorsalen Blutgefässe, nach den Polychäten hin. Und selbst, wenn man den Versuch machen wollte, den ganzen *Ctenodrilus* durch Degeneration und Reduktion von Oligo- oder Polychäten entstanden sein zu lassen, so wäre das mit Rücksicht auf seine Exkretionsorgane nicht möglich.“²⁾

Dem gegenüber wage ich die Vermuthung auszusprechen, dass *Ctenodrilus* keine primitive, sondern eine rückgebildete Form ist, und dass seine Exkretionsorgane neotenisch erworben sind. Diese Auffassung scheint mir derartig nahe zu liegen, dass es mich einigermaassen überrascht, dass KENNEL nicht darauf gekommen ist. In der sonstigen Organisation von *Ctenodrilus* scheint gar nichts zu liegen — das geht auch schon aus den citirten Worten v. KENNEL's hervor —, was zu einer anderen Annahme führen könnte als die, derselbe stelle ein degenerirtes Geschöpf dar; und die Existenz embryonaler Exkretionsorgane kann fürwahr hieran nichts ändern.

Eine sehr deutliche Neotenie weist auch die zu den Euniciden gehörende *Ophryotrocha puerilis* auf.³⁾ Bekanntlich zeichnet sich dieser Wurm besonders durch lebenslänglichen Besitz der sonst nur den Polychäten-Larven eigenthümlichen Wimperkränze aus, welche aber hier aus den Larvenstadien⁴⁾ mit in das Stadium des Erwachsenen herübergenommen werden. Das Verhältniss ist natürlich längst von verschiedener Seite beachtet worden und hat schon in dem Species-Namen einen charakteristischen Ausdruck erhalten. Dass wir es hier mit einem neotenischen, sekundären Charakter zu thun haben, dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen.

Einen neotenischen Zustand bietet ferner das Männchen von *Bonellia* nach den Untersuchungen SPENGL's dar. Derselbe schreibt:⁵⁾ „Als Ergebniss dieser Vergleichung können wir den Nachweis betrachten, dass das Männchen der *Bonellia* eine Gephyree mit allen bekannten Organisationsverhältnissen einer solchen ist und sich vom Weibchen wesentlich in solchen Beziehungen unterscheidet, welche als ein Zurückbleiben auf der Stufe einer Larve mit einseitiger Entwicklung

1) Hervorgehoben von mir.

2) Hervorgehoben von mir.

3) Vergl. u. A. KORSCHULT, Ueb. *Ophryotrocha puerilis* etc. in: Zeitschr. f. wiss. Zool., 57. Bd., p. 224.

4) KORSCHULT l. c., Tab. 13, Fig. 12—15.

5) SPENGL, Beitr. z. Kenntn. d. Gephyreen I. in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, 1. Bd., p. 415.

der Geschlechtsstoffe¹⁾ zu kennzeichnen sind. Die Entstehung des zur Geschlechtsthätigkeit in Beziehung stehenden Samenschlauches erscheint als der einzige Fortschritt über das Larvenstadium hinaus, während die Rückbildung der Wimper-schnüre sowie der Augenflecke der Larve im Zusammenhang mit der parasitischen Lebensweise genügend erklärt ist.“

Auch die Gattung *Dinophilus* dürfte in neotenischem Sinne aufzufassen sein. Diese interessante Form, welche in früherer Zeit bald den Turbellarien, bald den Nemertinen zugerechnet wurde, wird wohl jetzt allgemein als Annelid aufgefasst. Schon längst ist man auf die auffallende Aehnlichkeit desselben mit polytrochen Annelidenlarven aufmerksam geworden, und schon 1866 schreibt METSCHNIKOFF:²⁾ „Aus dem Gesagten ziehe ich den Schluss, dass *Dinophilus* als eine stationäre Anneliden-Larve³⁾ zu betrachten ist.“ Die Aehnlichkeit mit den Anneliden-Larven macht sich nicht allein im Aeusseren des Thieres geltend, sondern auch im Inneren; namentlich die Exkretionsorgane verhalten sich ganz ähnlich wie die larvalen Nephridien gewisser Polychäten-Larven.⁴⁾ Die Auffassung von *Dinophilus* als einer neotenischen Anneliden-Larve scheint Alles für sich zu haben; in der sonstigen Organisation des Thieres ist meines Wissens Nichts, was dem widerspräche. Die Form ist insofern von besonderem Interesse für uns, als sie — die Richtigkeit der hier vertretenen Auffassung vorausgesetzt — eine besonders schlagende Analogie zu den Kiemenlurchen darbieten würde; ist doch hier wie dort nicht wie bei den meisten von uns angeführten Beispielen von der Persistenz einzelner jugendlicher Charaktere, sondern von einem totalen Stehenbleiben⁵⁾ auf larvaler Stufe die Rede.⁶⁾

Bekanntlich liegt bei manchen Chätopoden das Centralnervensystem eng der Epidermis an und verschmilzt stellenweise mit derselben, oder es liegt sogar ganz in der Epidermis, ist somit auf der embryonalen Stufe stehen geblieben. SEMPER⁷⁾ hat dieses Verhalten für eine Anzahl verschiedener Chätopoden erwähnt: „Bald sind es nur die Kommissuren des Rumpfes (*Capitella*), bald nur der Schlundring (*Terebella zostericola*) oder Schlundring und dorsales Ganglion (*Hyalinoecia tubicola*), welche zwischen Ringmuskel und Epidermis liegen und mit ihren zelligen Elementen direkt in die der letzteren überzugehen scheinen; bald gehört das Nervensystem ganz der Epidermis an (*Maldane* sp.)“. Das letztere Verhalten bietet auch der vorhin erwähnte *Ctenodrilus*⁸⁾ dar. Für die Capitelliden erwähnt EISEN⁹⁾, dass bei einigen Formen der Bauchstrang in der Leibeshöhle, bei anderen — *Heteromastus* und

1) Hervorgehoben von mir.

2) Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 16. Bd., p. 355.

3) Hervorgehoben von mir.

4) E. MEYER in: Mittheil. Zool. Stat. Neapel, 7. Bd., Taf. 27, Fig. 10 (Nephridium von *Dinophilus*, Fig. 2 (Nephridium einer *Nereis*-Larve).

5) Natürlich von der Entwicklung der Geschlechtsprodukte abgesehen.

6) Ueber *Dinophilus* vergl. uoch: KORSCHOLT, Ueb. Bau u. Entwickl. d. *Dinoph. apatris*. in: Zeitschr. f. wiss. Zool., 37. Bd., p. 315. LANG, Vergl. Anat. d. wirbellos. Thiere, p. 247.

7) Verwandtschaftsbezieh. d. geglied. Thiere. in: Arbeit. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, 3. Bd., p. 115 u. fig.

8) KENNEL, *Ctenodrilus*. in: Arbeit. d. zool. zoot. Inst. Würzburg, 5. Bd., p. 379.

9) Capitelliden. in: Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel, 16. Monogr., p. 454.

Capitella — dagegen ganz oder theilweise zwischen Muskulatur und Haut, resp. in der Haut selbst liegt. Und Eisig fährt fort: „Da das Gesamtbild aller Organsysteme dazu zwingt, Heteromastus und Capitella als die am stärksten modificirten, resp. jüngsten Capitelliden-Formen zu betrachten, so folgt daraus, wie wenig berechtigt es ist, die acölomatische Lage des Bauchstranges als Merkmal ursprünglichen Verhaltens zu deuten.“ Offenbar haben wir es hier mit neotenischen Erscheinungen zu thun, welche unabhängig von einander innerhalb verschiedener Chätopoden-Abtheilungen erworben sind.¹⁾

Rotatorien. Von verschiedener Seite ist auf die Aehnlichkeit der Trochophora mit den Rotatorien hingewiesen worden, und von dem Standpunkt aus, die Trochophora repräsentire eine Stammform, hat man daraus geschlossen, die Rotatorien seien im Ganzen primitive Formen, „welche noch die nächsten Beziehungen zu der Trochophora-ähnlichen Stammform erkennen lassen und welche deren Bewegungsweise und Organisationscharakter mit einigen sekundären Veränderungen beibehalten haben.“²⁾ Von dieser Auffassung kann natürlich für diejenigen, welche die Trochophora lediglich als eine Larvenform betrachten und die Anneliden von nemertinenähnlichen Ahnen ableiten, nicht die Rede sein. Für diese — zu welchen ich gehöre³⁾ — werden wohl bezüglich der Stellung der Rotatorien nur zwei Möglichkeiten in Betracht kommen können: entweder diejenige, die Rotatorien als aberrante Plattwürmer aufzufassen, oder die, dieselben als auf der Larvenstufe stehen gebliebene Anneliden, also als neotenische Formen zu betrachten. Nach ZELINKA⁴⁾ hat denn auch schon LANG die Ansicht ausgesprochen, „die Räderthiere seien geschlechtsreif gewordene Anneliden-Larven“; ZELINKA führt nicht an, wo LANG diese Ansicht ausgesprochen hat, es bezieht sich wohl das Citat auf eine Aeußerung in dessen „Vergleichender Anatomie“ p. 186: „wir sind geneigt, die Räderthiere für vereinfachte Thiere zu halten, die auf immer früheren Entwicklungsstadien geschlechtsreif werden; so dass sie sich jetzt nicht mehr über die Organisationshöhe einer jungen Anneliden-arte erheben.“ Welche dieser beiden Anschauungen das Richtige trifft, ob also die Rotatorien als aberrante Plattwürmer oder als — modificirte — stationäre Annelidenlarven aufzufassen sind, wage ich vor der Hand nicht zu entscheiden. Immerhin möchte ich aber bemerken, dass man für den Fall, dass die Rotatorien in neotenischem Sinne aufgefasst werden, sich schwerlich den Typus derartig allmählich entstanden denken darf, wie LANG es will („auf immer früheren Entwicklungsstadien geschlechtsreif“); vielmehr sind solche neotenische Typen wohl überall derartig entstanden, dass plötzlich eine Larve geschlechtsreif wurde, wie wir es noch bei Triton sehen; allmählich wurde dann dies Verhalten innerhalb der Art allgemein (Axolotl), zuletzt ausschliesslich (Proteus u. a.). Vorläufig möchten wir aber die Frage offen lassen, ob die Rotatorien als neotenischer Typus aufzufassen sind oder

1) Vergl. LANG, Vergleich. Anat. p. 221.

2) KORSCHOLT in: Korschelt u. Heider, Lehrb. d. vergleich. Entwicklungsgesch. d. wirbellos. Thiere, p. 228.

3) Vergl. mein Lehrb. d. Zool., 2. Aufl., p. 181.

4) Zeitschr. f. wiss. Zool., 53. Bd., p. 150.

nicht, möchten aber zugleich die Aufmerksamkeit der Rotatorien-Forscher auf diese Frage speciell hinlenken; es scheint uns eben hier von besonders grossem Interesse zu sein.

Sämmtliche hier angeführten Fälle von Neotenie haben das Gemeinsame, dass das Thier auf einer Entwicklungs-Stufe geschlechtsreif wird, auf welcher seine übrigen Organe — alle oder einige — nicht die volle Ausbildung erreicht haben und dann überhaupt diese Ausbildung nicht erreichen.

Manchmal findet aber eine vorzeitige Reife der Geschlechtsorgane, resp. eine verspätete Ausbildung gewisser anderer Organe statt, ohne dass Neotenie daraus resultirt. Manche Fische werden geschlechtsreif, lange bevor sie die volle Grösse erreicht haben, wachsen dann aber weiter heran: hier ist also von Neotenie, von Stehenbleiben auf der jugendlichen Ausbildungsstufe nicht die Rede. Hierher gehört auch das von CHUN¹⁾ unter dem besonderen Namen „Dissogonie“ beschriebene eigenthümliche Verhalten gewisser Ctenophoren-Larven, welches bekanntlich darin besteht, dass die Larven kurz nach dem Verlassen der Eihülle geschlechtsreif werden und befruchtete Eier ablegen, gleichzeitig aber heranwachsen. „Die Eiablage dauert einige Tage, während deren die Larven an Volum beträchtlich zunehmen . . . Allmählich sistirt die Produktion von Samen und Ei“²⁾, die Larve durchläuft die Metamorphose, und das Thier wird nachher nochmals geschlechtsreif. Eine vorzeitige geschlechtliche Thätigkeit ohne Neotenie findet man auch bei *Gyrodactylus*, bei welchem bekanntlich³⁾ bis vier Generationen in einander eingeschachtelt liegen: im Uterus eines Individuums liegt ein vollständig ausgebildeter Abkömmling, in diesem wieder ein weniger ausgebildetes Embryo, in letzterem wieder eines. — Als Beispiel einer verspäteten Ausbildung eines Organs, ohne dass das Resultat Neotenie wird, führe ich an die Verspätung des Durchbruches zwischen Chylus- und Enddarm bei gewissen Insekten (Ameisenlöwe, Hymenopteren etc.); Chylus- und Enddarm sind bei diesen noch während des Larvenstadiums getrennt, während sie sich bei anderen Insekten schon im Embryonalleben mit einander verbinden. Vergl. auch die oben gemachten Angaben über den Pronephros bei *Cyclopterus*.

In den genannten Beispielen würde ein weiterer Schritt uns zur Neotenie führen. Sie schliessen sich somit eng dieser Erscheinung an, gehören aber selbst wieder in eine grössere Kategorie von Erscheinungen, welche eine ansehnliche Verbreitung im Thierreiche haben dürfte, diejenige der Verschiebung der Reihenfolge der Organentwicklung, welche auch in anderen nicht zur Neotenie führenden Formen auftreten kann. So erscheint die Neotenie in engem Zusammenhang mit weit verbreiteten Erscheinungen.

1) Dissogonie d. gelappt. Ctenophoren. in: Biblioth. Zoolog., herausg. v. LEUCKART u. CHUN, 1. Bd., 1. Heft, p. 62.

2) CHUN l. c., p. 63.

3) G. R. WAGENER, Ueb. Gyrodaet. elegans. in: Archiv f. Anat., Physiol. etc., Jhg. 1860, p. 768.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur](#)

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Boas J. E. V.

Artikel/Article: [Ueber Neotenie 1-20](#)