

# Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl.

Von J. Kollmann.

Im Frühjahr 1879 erhielt ich aus der Umgebung Basels, aus den Neudorfer<sup>1)</sup> Tümpeln, Batrachierlarven, welche die beträchtliche Länge von 10<sup>1/2</sup> Centimeter besaßen. Sie wurden in der entwicklungsgeschichtlichen Sammlung aufgestellt mit der Bezeichnung *Pelobates fuscus* und erregten dort mehrfach die Verwunderung der Kenner.

Die jüngst erschienene Arbeit von Pflüger:<sup>2)</sup> „Das Ueberwintern der Kaulquappen der Knoblauchkröte“ veranlasste mich, die Larven nochmals auf ihre Abstammung hin zu untersuchen, denn nach diesen Angaben war die Richtigkeit meiner Bestimmung nicht mehr sicher gestellt. Wenn es in der Nähe von Bonn und Prag Larven von *Rana esculenta* von 11 Centimeter Länge und darüber gibt, so konnten solche offenbar auch bei Basel vorkommen. Meine Diagnose hatte sich früher lediglich auf die Nachricht gestützt, dass *Pelobates fuscus* seine Jugendform bis zu solcher Länge entwickle. Nachdem nun Pflüger nicht nur dasselbe von *Rana*

---

1) Neudorf im Oberelsass.

2) Pflüger's Archiv. Bd. 31, S. 134. Bonn 1883.

esculenta beobachtet, sondern gleichzeitig auch einige Anhaltspunkte für die differentielle Diagnose mitgeteilt hatte, war ja eine Gewissheit zu erreichen. Den Larven von *Rana esculenta* fehlen nach ihm die hornigen Grabscheiben am Hinterfuss, welche die *Pelobates*larve besitzt; sie haben ferner eine ganz runde Pupille, während die Larve der Knoblauchkröte einen vertikalen Spalt aufweist.

Die mir vorliegenden Riesenlarven zeigen keinen vertikalen Pupillenspalt und keine Grabscheiben, sind also als Larven von *Rana esculenta* anzusehen. Frisch sind die hiesigen von einem tiefen etwas metallisch glänzenden Braun, das an dem Bauch in gelbliche und weisse metallisch glänzende Marmorirung übergeht, die sich auf die Seiten des Schwanzes fortsetzt, unterscheiden sich hierin also etwas von denen bei Bonn, die eine schwarz-weiße Marmorirung besitzen.

Dass das Spiraculum sich seitlich befindet, sei nur vorübergehend erwähnt, um darauf hinzuweisen, dass es sich weder um Larven von *Alytes obstetricans*, noch um solche von *Bombinator igneus* handeln kann.

Unter den 6 Exemplaren, deren Länge zwischen 8—10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Centimeter schwankt, befindet sich keine Larve von *Pelobates*, obwohl dieser Batrachier in der Umgegend und gerade auch bei Neudorf vorkommt.

Nachdem diese Larven mir schon wiederholt, und auch dieses Frühjahr im Mai gebracht wurden, ist es sicher, dass sie den Winter überdauert hatten. Dabei ist es nun überraschend, dass sie selbst Mitte Mai noch keine Anstalten treffen, sich in Grasfrösche umzuwandeln. Die Oertlichkeit bei Neudorf wäre hierfür einladend genug und zwar sowohl die flachen Ufer der Tümpel, als die geringe Tiefe, und der reichliche Pflanzenwuchs. Das herrliche Frühjahr des Jahres 1883 gab überdies

dazu gute Gelegenheit. Dennoch thaten dies die Thiere nicht, auch dann nicht, nachdem sie in Gefangenschaft gesetzt worden waren. In einem kleinen Zimmeraquarium hielten sie sich bis Mitte Juni, ohne nur den geringsten Versuch zu machen, terrestrisch zu werden. Sie gingen schliesslich zu Grunde, wohl deshalb, weil die Nahrung ungenügend war. Weder die Larven in dem Aquarium streckten während dieser Zeit die Vorderfüsse durch die Haut, noch hatten dies die aus Neudorf gelieferten gethan.<sup>1)</sup> Dabei ist bemerkenswerth, dass auch die Entwicklung der Hinterbeine beträchtlichen Schwankungen unterliegt. Bei einem der grösseren Thiere messen sie 22 mm. Länge von der Leistenfalte bis zur Spitze der längsten Zehe; sie sind an dem einen Weingeistexemplar leicht gebeugt, und es wurde nur die gerade Länge gemessen. Bei einem anderen sind dagegen die gestreckten Beine nur 13 mm. lang und von dem Oberschenkel erst ein Stück von  $2\frac{1}{2}$  mm. zu sehen, während in dem vorhergehenden Fall mehr als 10 mm. mit entsprechend grösserem Umfang der Musculatur an der dreigliedrigen Extremität ausgebildet waren. Dabei zeigen sich an den Ruderschwänzen nicht die geringsten Anzeichen für eine regressive Metamorphose, wie man doch aus der Länge der Thiere, der Extremitäten und der Jahreszeit erwarten sollte. Die ausserordentliche Länge bringt mich sogar auf die Vermuthung, dass diese Thiere schon drei Früh-

---

<sup>1)</sup> Eine hat das linke Vorderbein durchgestreckt, das rechte ist noch bedeckt. Hier scheint wohl überhaupt eine Unregelmässigkeit mit im Spiel zu sein, denn das Freiwerden der Vorderbeine vollzieht sich wohl gleichzeitig. Ich habe wenigstens niemals dreibeinige Larven gesehen. Diese misst 9 Centimeter, während längere Exemplare noch keinerlei Anstalten machen, ihre Vorderbeine zu befreien.

linge alt sind, und demnach schon zwei Winter ihre Jugendform beibehalten haben. Ich schliesse dies daraus, dass mir aus derselben Oertlichkeit und um dieselbe Zeit andere von nur 5—6 Centimeter Länge zugekommen sind. Diese stammten offenbar auch aus dem Vorjahre, denn im Mai, 4 Wochen nach der Laichzeit, gibt es nirgends Larven von solcher Länge. Solche Differenzen derselben Froschlarve unter denselben Verhältnissen rühren höchst wahrscheinlich von einem einjährigen Altersunterschied her. Es ist gar nicht abzu sehen, warum die einen Thiere nur halb so gross als die anderen werden sollten unter völlig denselben Bedingungen. Selbst für den Fall, dass die kleineren von einer anderen Spezies stammten, vielleicht von *Rana temporaria* — es zeigen sich nämlich auf dem Ruderschwanz bräunliche Flecken — ist der Längenunterschied noch immer so bedeutend, dass er nur durch die Altersdifferenz eines ganzen Jahres erklärbar scheint. Mit meiner Vermuthung stimmen übrigens auch die Beobachtungen von Wiedersheim<sup>1)</sup> und Brunk<sup>2)</sup> über *Alytes*-Larven, die zwei Jahre und darüber den reinen Larvencharakter bewahrt hatten. Daraus geht hervor, dass unter bestimmten, in dem Organismus der Larven selbst wirkenden Umständen die Verwandlung in die terrestrische Form des Thieres unterbleibt. Ich will nicht bestreiten, dass ein frühzeitiger Winter im Stande sei, die Dauer des aquatilen Aufenthaltes zu verlängern (Pflüger), und es ist höchst überraschend, dass diese Organismen ein solche Anpassungsbreite besitzen, allein es zeigen die Angaben aus dem anatomischen Institut zu Freiburg, jene der Marie von Chauvin u. a. m., dass noch an-

---

<sup>1)</sup> Zoolog. Anzeiger, Nr. 5.

<sup>2)</sup> Ebenda, Nr. 104.

dere Einflüsse diese in dem Organismus vorhandene Fähigkeit des Festhaltens an der embryonalen Form auslösen können.

Nicht minder auffallend ist ferner neben der Breite der Anpassung, dass die Thiere aus der nach unsern Vorstellungen ihnen aufgezwungenen Gefangenschaft in dem feuchten Element nicht sofort entfliehen, sobald sich die Gelegenheit hierfür bietet. Statt dass sie mit den ersten lauen Lüften an das Land steigen, ziehen sie vielmehr, gegen unsere Erwartung, einen längern Aufenthalt im Wasser vor. Ihre Natur ist gar nicht mehr so begierig, terrestrisch zu werden, sie halten ihre jugendliche Form fest, eine Erscheinung, die ich der Kürze halber mit Neotenie<sup>1)</sup> bezeichnen will, um dafür ein Wort zu besitzen. Während Pflüger darauf aufmerksam macht, wie werthvoll die Thatsache des Ueberwinterns solcher Larven an sich, für die Geschichte der Anpassung sei, möchte ich hier daran erinnern, dass dadurch eine frühere Discussion über eine ähnliche Erscheinung wieder angeregt wird, welche die Verwandlung des mexikanischen Kiemenmolches hervorgerufen hatte. Wenn ich den Zusammenhang richtig deute, dann stehen wir mit der Neotenie unserer Batrachierlarven vor einer Entwicklungsphase, die mit derjenigen des Axolotl manche Vergleichungspunkte gemein hat. Bekanntlich hatte derselbe in Mexiko völlig darauf verzichtet, terrestrische Kleidung anzulegen, erst der Jardin des plantes erinnerte ihn daran, die längst verlernte Gewohnheit wieder einmal aufzunehmen und ein Amblystoma zu werden. Man verzeihe, wenn ich hier die Lebensgeschichte des Kiemenmolches in dieser Form erzähle, es geschieht nur, um den Fall uns etwas näher zu rücken.

---

<sup>1)</sup> νέος jung, τείνω halten, hinhalten.

Eine lange Zeit hindurch, deren Bestimmung unmöglich ist, ist so der Axolotl in seiner Entwicklung nur bis zu der Perennibranchiatenform weitergeschritten. Die Kiemen abzuwerfen, und sich zu dem Betreten des Landes auszurüsten, dagegen weigerte sich seine Natur. Weismann<sup>1)</sup> nannte dieses Benehmen „Rückschlag, Atavismus“.

v. Ebner bemerkt nun sehr richtig,<sup>2)</sup> dass die dauernde Fixirung eines embryonalen Entwicklungsstadiums nicht als Rückschlag bezeichnet werden dürfe, sonst müsste man alle Bildungshemmungen als Rückschläge ansehen. Wiedersheim<sup>3)</sup> schliesst sich im ganzen dieser Auffassung an. Das Verharren des Axolotl in seinem Jugendgewand könne man zwar, meint er, noch als Rückschlag bezeichnen, allein das gehe wohl nicht mehr an für die grossen Tritonlarven Jullien's und Fillipi's, und auch nicht für den *Siredon mexicanus*. Diese Fälle scheinen ihm besser die Bezeichnung „Hemmungsbildungen“ zu verdienen. Auch nach meinem Dafürhalten liegt hier Atavismus in der concreten Form dieses Begriffes nicht vor. *Amblystoma* muss wie alle Tritonen durch das Larvenstadium hindurch. Wenn es auf diesem ihm vorgeschriebenen Entwicklungsgang stehen bleibt, und als Axolotl vergisst, terrestrisch zu werden, so kann das im strengen Sinn des Wortes nicht mehr Atavismus genannt werden. Allein auch das Wort

---

1) Ueber die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein *Amblystoma*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1875.

2) Ueber einen Triton *cristatus* Laur. mit bleibenden Kiemen. Separat-Abdruck aus den Mittheilungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Graz, 1877. Mit 1 Tafel.

3) Zur Anatomie des *Amblystoma Weismanni*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXXII. Mit 2 Tafeln.

„Hemmungsbildung“ ist hier nicht am rechten Platz, weil dieser Begriff gleichzeitig den eines pathologischen Eingriffes und den Hinweis der Lokalisierung auf einzelne Organe in sich schliesst (Hasenscharte, Wolfsrachen, Spina bifida u. s. w.). Das abnorme Verharren von so hoch entwickelten Vertebraten auf einer niederen ontogenetischen Entwicklungsstufe, ist eine für die Biologie völlig neue Thatsache. Die vorhandenen Begriffe passen daher nur sehr unvollkommen, und der Versuch, sie dennoch dafür zu verwenden, erzeugt nur neue Schwierigkeiten. Ich habe deshalb vorgeschlagen, den Ausdruck „Neotenie“ für diese Erscheinung zu gebrauchen, um damit das Festhalten einer Entwicklungsstufe anzudeuten.

In diesen Begriff muss jedoch gleichzeitig die Vorstellung mit aufgenommen werden, dass von der festgehaltenen Stufe aus, auch eine Weiterentwicklung, dem Wesen der Larven entsprechend, stattfindet; denn wir müssen annehmen, dass der Axolotl zunächst geschlechtslos war, dann aber, in dem Larvenstadium verharrend, allmählig geschlechtsreif wurde und sich fortpflanzte. Anfangs werden dies nur einige Individuen gethan haben, später folgten mehrere. Diese zwei Stufen, die geschlechtslose und die geschlechtsreife, sind unbedingt auseinander zu halten. Man kann die eine als erste Stufe, die zweite als Siredonstufe bezeichnen. Die Ontogenie des Amblystoma hätte demnach ursprünglich eine erste Stufe durchzumachen gehabt, wie noch heute alle Batrachier, Tritonen u. s. w., dann die Siredonstufe, nämlich diejenige des Axolotl, um schliesslich den Entwicklungsgang in dem Amblystoma, der dritten Stufe, zu vollenden. In den Gewässern Mexikos vergass das Thier die letzte Phase seiner Ontogenie, und beschränkte sich darauf, in derjenigen des Siredon zu verharren.

Will man das Ausharren der Larven in ihrem unvollkommenen Zustand mit dem Ausdruck Neotenie bezeichnen, so muss jedoch sofort eine totale und eine partielle Neotenie unterschieden werden. Die bis zu der Geschlechtsreife fortschreitenden Larvenformen zeigten nämlich die volle Eigenschaft jener seltsamen Naturkraft. Bisher war hierfür der mexikanische Kiemenmolch der einzige Repräsentant. Allein in Europa kommen wohl ähnliche Erscheinungen vor. Die von Filippi mitgetheilte Beobachtung lässt solche Hoffnung mindestens als zulässig erscheinen. Es würde sich also lohnen, das Formazzathal bei Andermatt im Auge zu behalten, wo unter den erwachsenen Individuen von *Triton alpestris* 96 % ihre Kiemen beibehalten hatten und vollständig entwickelte Geschlechtsorgane zeigten.<sup>1)</sup> Die knöchernen Wirbel fanden sich noch larvenartig und wie beim *Axolotl amphicæl*. Es konnte leider bis jetzt nicht nachgewiesen werden, ob sich diese Tritonen in dieser Form fortpflanzen, aber das dürfen wir sagen, dass sie das erste Entwicklungsstadium überschritten hatten, und Filippi sie auf der Siredonstufe überraschte. Dass sie in dieser Stufe überwintern, geht aus den Mittheilungen Schreibers hervor, der *Triton tæniatus* 8—9 Centimeter lang, nicht selten im Frühjahr mit sehr entwickelten Kiemen angetroffen hat und mit entwickelten Geschlechtsorganen, die zumal sehr grosse von Eiern strotzende Ovarien zeigten, indess die Geschwister von derselben Brut das Jahr zuvor schon vollkommen aus-

---

1) Die merkwürdige Thatsache einer fortschreitenden Ausbildung der innern Organisation trotz der Beibehaltung der Siredonstufe ist ein Grund mehr, das Wort Hemmungsbildung aus dem Spiel zu lassen.



gebildet,  $2\frac{1}{4}$ —4,4 Centimeter gross ans Land gegangen waren. <sup>1)</sup>

Also auch in Europa taucht die eigenthümliche Erscheinung auf, dass Triton-Larven im Mai des zweiten Jahres noch nicht an das Land gehen, sondern im Wasser, in ihrem perennibranchiaten Larvengewand stecken bleiben.

Der durch v. Ebner bekannt gewordene Triton cristatus Laur. hatte eine Länge von 13 Centimeter, und kam erst am 8. Juli zur Beobachtung, hatte also nicht allein im Wasser überwintert, sondern war bis zu diesem Tag aquatil geblieben. Er befand sich auf der Sirendonstufe, und war dazu geschlechtsreif: ein Männchen mit zwei Hoden und vollständig entwickelten Spermatozoen! Damit hätten wir einen weiteren Fall von totaler Neotenie in Europa.

Um diese Beispiele in die volle Parallele mit den Vorgängen bei *Amblystoma Weismanni* zu stellen, fehlt nur noch das Experimentum crucis, das beweisen würde, dass auch die Nachkommen perennibranchiat bleiben. Unterdessen ist es jedoch schon von hohem Werth, dass wir die Neotenie auch bei uns in Europa an Larvenformen wiederfinden, das Verhalten des Axolotl dadurch seine frühere exceptionelle Stellung verliert, und als einzelner Fall einer allgemeineren Erscheinung unserm Verständniss näher rückt.

Was nun die Larven von *Rana esculenta*, *Pelobates fuscus*, *Alytes* und *Bombinator* betrifft, die alle gelegentlich einmal überwintern, so wirkt in ihnen offenbar dieselbe Kraft des Organismus. Aber sie schreitet nicht fort

---

<sup>1)</sup> Was hier im Freien sich ereignete, konnte Schreiber auch in einem Aquarium zu Stande bringen, dadurch, dass er die Thiere unter Wasser hielt.

bis zu der geschlechtsreifen Form, so viel bis jetzt bekannt ist. Diese Thiere zeigen diese Fähigkeit also nur partiell. Wie weit dieselbe gehen kann, dafür fehlen noch die Untersuchungen. Abgesehen von der Körperform stehen die Muskeln bei den mir vorliegenden Larven von *Rana esculenta* unter ihrem Einfluss, z. B. die des Bauches, sie sind theilweise noch segmental, die des Schwanzes ebenfalls. Die Zahl der Myomeren beträgt mindestens über vierzig, eine genaue Feststellung ist mir an dem untersuchten Exemplar unmöglich. Der Bauch ist sackartig aufgetrieben und der Darm noch spiralig gerollt. Bei den  $2\frac{1}{2}$  jährigen *Alytes*larven existirt noch ein hyaliner Primordialschädel, die Geschlechtsdrüsen sind mangelhaft entwickelt. Die Thiere sind ferner kryptobrach geworden, denn während der ersten Stufe sind sie phanerobrach. Neben den in voller Function befindlichen innern Kiemen sind gleichzeitig gut entwickelte Lungen vorhanden. Die Haupt-Organen für das terrestrische Leben sind also angelegt und ausgebildet, und von dieser Seite wäre kein Hinderniss gegeben an das Land zu gehen.

Die ontogenetische Reihenfolge für Anuren und Urodelen wäre also nach den vorliegenden Erfahrungen in folgender Weise aufzufassen:

### **Amphibien.**

#### **I. Ontogenetische Stufe**

mit äussern Kiemen, phanerobrach, aquatil.

#### **II. Ontogenetische Stufe, aquatil.**

---

<b>Anuren</b>	<b>Urodelen</b>
kryptobrach und oft partielle Neotenie ohne Geschlechtsreife.	phanerobrach, sehr oft totale Neotenie mit (und ohne?) Geschlechtsreife.

### III. Ontogenetische Stufe.

#### Anuren.

Luftathmende Lungen.

#### Urodelen.

- a) Luftathmende Lungen.  
b) Kiemenathmung.

Es entzieht sich zur Zeit einer weiteren Erörterung, wie viele Species unter den Urodelen regelmässig die letzte Stufe der ontogenetischen Entwicklung erreichen; erwähnenswerth ist, dass Menobranchus nach manchen Beobachtern (Cope) in demselben Verhältniss zu Batrachoseps stehen soll, wie Axolotl zu Amblystoma. Von den Gymnophionen ist auffallende Grösse der Larven (Peters) hervorgehoben worden, wie z. B. bei *Coeecilia compressicauda* oder *Coeecilia rostrata*<sup>1)</sup>. Man darf also wohl erwarten, dass bei Coecilien Fälle vorkommen, in denen die Larven länger als ein Jahr bis zu der Erreichung der letzten Entwicklungsstufe brauchen, dass sie also partielle Neotenie besitzen.

Es ist schwer anzunehmen, dass diese seltsame Eigenschaft, der wir eben gefolgt sind, nur auf die Amphibien beschränkt sei, und nicht auch bei anderen Klassen, allerdings in etwas veränderter Form vorkomme. Unter den Fischen besitzen bekanntlich die Petromyzonten ein Larvenstadium. Wie lange sie in demselben gelegentlich einmal verharren können, ist noch nicht festgestellt. Dann drängt sich die Frage auf, ob das Latenzstadium der Eier, das einerseits bei Fischen, Vögeln und Säugethieren in so höchst überraschenden Formen vorkommt, andererseits das Latenzstadium bei den Wir-

<sup>1)</sup> Wiedersheim, Anatomie der Gymnophionen. Jena, 1879.

bellosen<sup>1)</sup> nicht eine Variante derselben Eigenschaft der Organismen sei, welche ich Neotenie genannt habe, und die auf irgend einer Entwicklungsstufe in Kraft treten kann. Wenn dies, wie ich vermuthe, gerechtfertigt ist, dann darf man voraussetzen, dass auch bei den Pflanzen dieselbe Kraft manche Organismen auszeichne.

Vor wenig Monaten hat eine Arbeit von Brefeld<sup>2)</sup> die Presse verlassen, worin der Beweis geführt wird, dass die verschiedenen Hefenformen, welche man bisher als selbstständige Pilze beschrieben, und mit dem Namen „Sprosspilze“ bezeichnet hat, keine selbstständigen Pilzformen repräsentiren, sondern Gonidienfruchtformen sind von **anderen Pilzen**.

Die Vermehrung der Hefen geht, so lange die Nährstoffe der Nährlösungen ausreichen, in unendlichen Generationen fort, ohne dass sie in andere Formen übergehen: also eine ähnliche Erscheinung hier bei Pflanzen, wie dort zwischen Axolotl und Amblystoma, oder zwischen den Tritonen bei Andermatt und ihren terrestrischen nächsten Verwandten.

Basel am 1. August 1883.

---

1) Siehe die Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden von Aug. Weismann. Leipzig, 1879. 8°. Auch Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXVII—XXXIII.

2) Brefeld, O. Botanische Untersuchungen über Hefenpilze. V. Heft: Die Brandpilze. Leipzig, 1883. 4°.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [7\\_1885](#)

Autor(en)/Author(s): Kollmann Julius

Artikel/Article: [Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl 397-398](#)