

Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl.

Von

Marie von Chauvin in Freiburg im Br.

Die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma ist zwar seit langer Zeit der Gegenstand vielfältiger und aufmerksamer Beobachtungen gewesen, trotzdem sind wir immer noch nicht im Stande, die Ursachen festzustellen, welche einzelne Individuen dieser Schwanzlurche antreiben, das Wasser zu verlassen und eine andere Gestalt anzunehmen. Dass die Metamorphose auf künstlichem Wege durch äußere Einflüsse herbeigeführt werden kann, haben frühere Versuche gelehrt.

Es ist uns aber bis heute noch nicht verständlich, wesshalb der Axolotl, wenn auch nur in seltenen Fällen, in der Gefangenschaft die Umwandlung freiwillig eingeht, während der größte Theil dieser Thiere sich im Wasser vollkommen wohl fühlt, und sogar seine Fortpflanzung in diesem Elemente in Europa zur Regel geworden ist. Ob die Beschaffenheit des Wassers oder die umgebende Temperatur die Thiere beeinflusst, oder ob ein innerer Impuls vorwiegend den Trieb zur Metamorphose erweckt, vermögen wir nicht zu entscheiden.

Die Resultate meiner 1875 und 1876 angestellten Versuche ließen mich vermuthen, dass die Neigung zur Annahme der Molchform bei den verschiedenen Individuen ungleich stark ausgeprägt ist.

Bei dem ersten Experiment¹ hatte ich fünf Axolotllarven im Alter von je sechs Monaten verwendet. Diese Thiere waren alle unter denselben Verhältnissen herangewachsen und zeigte auch keines von ihnen irgend eines der äußeren Symptome, welche eine besondere Anlage zur Metamorphose bekunden. Es trat aber bei denselben, sobald das Experiment begonnen hatte, dennoch eine merkliche Verschiedenheit in der Stärke der Disposition zur Umwandlung hervor. So bedurfte ein

¹ Über die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma. Diese Zeitschr. Bd. XXV, Suppl. p. 299—301. 1875.

Individuum kaum des Anstoßes, um seine Entwicklung zum Salamander zu beginnen, während die vier anderen erst nach einiger Zeit durch äußere Einflüsse dahin gebracht werden konnten. Bei dreien derselben genügten schon gelinde Mittel und vollendeten diese Larven die Umwandlung ohne erhebliche Schwierigkeiten innerhalb eines Zeitraumes von zwölf bis vierzehn Tagen.

Der letzte und schwächste Axolotl verrieth dagegen eine entschiedene Abneigung, außerhalb des Wassers zu leben und konnte nur durch anhaltenden und ziemlich energisch ausgeübten Zwang veranlasst werden, sein ursprüngliches Element aufzugeben. Die Metamorphose erforderte bei ihm, da sie langsamer vor sich ging, 24 Tage.

Einen noch viel größeren Widerstand gegen die künstliche Verwandlung leisteten fünf $9\frac{1}{2}$ Monate alte Axolotllarven, mit welchen ich das zweite Experiment¹ machte. Nur zwei dieser Thiere besaßen genug Lebenskraft, um die gewaltsame Gewöhnung an das Ausharren in der Luft zu überdauern. Drei starben während der Umwandlung nach je 42-, 45- und 52tägigem Leben auf dem Lande. Die beiden kräftigeren Axolotl erlangten zwar durch systematische Ausbildung der Lungen bald die Befähigung auf dem Lande zu leben, konnten aber nicht zur Veränderung ihrer Gestalt innerhalb des Wassers gebracht werden, wie dies bei den Individuen des ersten Experimentes der Fall gewesen war. Erst nachdem die Axolotl einige Zeit im feuchten Moos gelebt hatten, trat die Metamorphose ein; eines der Individuen vollendete dieselbe in 37 Tagen, das zweite jedoch gebrauchte die lange Periode von 18 Wochen dazu. Drei andere Axolotllarven derselben Brut hatte ich ein Alter von $43\frac{1}{2}$ Monaten erreichen lassen, ehe die Versuche zur Umwandlung mit ihnen begonnen wurden.

Die Metamorphose dieser Larven bietet ganz besonders merkwürdige Erscheinungen dar. Die Thiere erreichten, gleich den 1875 und 1876 verwandelten Axolotln, überraschend schnell (in 42 Tagen) den Grad der Entwicklung, welcher zum Athmen außerhalb des Wassers erforderlich ist. Auf dieser Stufe blieben sie aber scheinbar stehen, da die Absorption sowohl der Kiemen als auch des Rückenammes und des Ruderschwanzes so langsam vor sich ging, dass man nur nach Wochen einen Fortschritt bemerken konnte. Erst nach 43monatlichem Leben auf dem Lande begann eine Beschleunigung der Umwandlung einzutreten. Da dieselbe sich bei den drei Individuen gleichzeitig geltend machte und von meiner Seite kein entscheidender Schritt zu ihrer Weiterentwicklung gethan worden war, so glaube ich der plötzlich eingetretenen warmen

¹ Über Verwandlung des mexikanischen Axolotl in Amblystoma. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876. p. 522.

Witterung den fördernden Einfluss auf den Organismus der Thiere beimessen zu müssen. Die Absorption der Kiemenbüschel und der Flossen haut ging jetzt sehr rasch von statten, und die Thiere gewannen durch eine dunklere Färbung das Ansehen von Amblystomen.

Bald nach Beginn der Metamorphose machten die Larven die erste Häutung durch, im weiteren Verlauf derselben folgen noch bei jedem Individuum bis zur völligen Umwandlung 12 fernere Häutungen; die Thiere unterschieden sich nun von den früher umgewandelten Axolotln nur noch durch eine weniger kräftige Entwicklung; sie waren offenbar durch die Verzögerung des Umwandlungsprocesses in derselben gehemmt worden.

Es ist gewiss eine sehr auffällige Erscheinung, dass diese Larven den Einflüssen der äußeren Lebensbedingungen einen so energischen und lange andauernden Widerstand entgegensetzen konnten. Die Ergebnisse der beiden letzten Versuche gegenüber dem des ersten weisen darauf hin, dass mit dem zunehmenden Alter die Plasticität bei den Axolotln mehr und mehr verloren geht, und wird dies wohl als Hauptgrund für das ungewöhnlich zähe Festhalten an der Jugendform zu betrachten sein. Außerdem machte sich noch bei den beiden ersten Experimenten unter den einzelnen Thieren eine ziemlich erhebliche Verschiedenheit in der Zeitdauer der Metamorphose geltend, welche ich mir nur durch das stärkere oder schwächere Auftreten des Triebes zur Fortentwicklung bei dem einzelnen Individuum erklären kann.

Das lebhafte Verlangen, über diese merkwürdigen Vorgänge noch nähere Aufschlüsse zu erhalten, veranlasste mich die Versuche im größeren Maßstabe zu wiederholen. Die unverkennbare Leichtigkeit, mit welcher die sechs Monate alten Axolotllarven des ersten Versuches ihre Entwicklung zum Amblystoma durchschritten hatten, ließ darauf schließen, dass dieses Alter zur Umwandlung ein besonders günstiges sei, und da ich wünschte eine größere Zahl von Individuen eine möglichst naturgemäße Metamorphose durchmachen zu lassen, so wählte ich dieses Mal 24 Axolotl im Alter von sechs und einem halben bis sieben und einen halben Monat.

Die Axolotl waren von mir zum Zweck dieses Experimentes mit besonderer Sorgfalt aufgezogen worden und besaßen bei Beginn desselben die für ihr Alter ansehnliche Länge von 14—16 cm. Ich glaubte mit einiger Sicherheit voraussetzen zu dürfen, dass die Umwandlung dieser Larven, bei denen zwei Hauptbedingungen zur Weiterentwicklung, nämlich ein geeignetes Alter und eine normale körperliche Ausbildung vorhanden waren, ohne Mühe gelingen würde. Zu meiner Überraschung war dieses aber durchaus nicht der Fall; keines der

Versuchsthiere verrieth die geringste Neigung terrestrisch zu werden, und die künstliche Verwandlung derselben glückte erst nach längerem Experimentiren. Über die Behandlungsweise glaube ich, da dieselbe schon in meiner 1876 veröffentlichten und bereits erwähnten Arbeit ausführlich besprochen worden ist, nichts sagen zu brauchen, und möchte ich hier nur anführen, dass sie vornehmlich darin besteht, die Thiere allmählich an das Athmen außerhalb des Wassers zu gewöhnen, um die Lungenathmung auf diese Weise immer mehr auszubilden und endlich zur alleinigen zu machen.

Der besseren Übersicht halber hatte ich die zu dem Versuch bestimmten Larven in kleine Abtheilungen von je vier Exemplaren getrennt und zu verschiedenen Zeiten der zwangsweisen Behandlung unterworfen.

Die Thiere fühlten sich sogleich im höchsten Grade unbehaglich und suchten auf jegliche Art die Berührung mit der Luft zu vermeiden. Sobald sie nicht völlig mit Wasser bedeckt waren, schlugen sie heftig um sich, so dass die Flossenhaut des Schwanzes dadurch verletzt wurde. Es konnte in Folge dessen nur sehr langsam mit der Umwandlung bei diesen Larven vorgegangen werden. Es gelang schließlich dennoch, durch eine aufmerksame Behandlung die Thiere an das Leben auf dem Lande zu gewöhnen. Nur war eine Veränderung ihres Äußeren vorläufig nicht zu erreichen und mussten die Thiere deshalb im Gewande des Kiemenmolches aufs Land gebracht werden. Hierdurch war die Fütterung dieser Axolotl mit einigen Schwierigkeiten verbunden; sie waren nämlich noch nicht im Stande die zu ihrer Nahrung dienenden Thiere außerhalb des flüssigen Elementes zu erfassen. Da aber gerade in diesem Entwicklungsstadium die umzuwandelnden Individuen einer besonders reichlichen Ernährung bedürfen, so sah ich mich genöthigt dieselben während einer Stunde täglich behufs der Fütterung in das Wasser zurückzusetzen. Die Zeitdauer bis zum Eintritt der Metamorphose sowohl als auch der Metamorphose selbst war bei den einzelnen Larven wieder außerordentlich verschieden. Es schwankte die zur Umwandlung erforderliche Zeit zwischen 48 und 277 Tagen.

Ich gebe des leichteren Verständnisses wegen hier eine Tabelle, die den Verlauf der Metamorphose bei jedem der 24 Axolotl veranschaulicht.

| Nummer des Axolotl | Länge in Centimetern bei Anfang des Versuches | Datum des Anfanges des Versuches | Zahl der Tage bis zur ersten Häutung | Zahl der Tage von der ersten Häutung bis zum Schluss des Versuches | Zahl der Häutungen |
|--------------------|---|----------------------------------|--------------------------------------|--|--------------------|
| 1 | 14 | 6. Oktbr. 1879 | 231 | 46 | 13 |
| 2 | 15 | 6. Oktbr. » | 19 | 31 | 9 |
| 3 | 14,5 | 20. Oktbr. » | 25 | 60 | 10 |
| 4 | 15 | 20. Oktbr. » | 26 | 53 | 10 |
| 5 | 15 | 20. Oktbr. » | 25 | 55 | 9 |
| 6 | 16 | 20. Oktbr. » | 23 | 58 | 10 |
| 7 | 16 | 31. Oktbr. » | 55 | 52 | 13 |
| 8 | 15,5 | 31. Oktbr. » | 55 | 52 | 10 |
| 9 | 15 | 31. Oktbr. » | 57 | 54 | 9 |
| 10 | 15 | 31. Oktbr. » | 50 | 50 | 11 |
| 11 | 16 | 11. Novbr. » | 50 | 37 | 8 |
| 12 | 15 | 11. Novbr. » | 50 | 52 | 11 |
| 13 | 15 | 11. Novbr. » | 47 | 45 | 10 |
| 14 | 16 | 11. Novbr. » | 182 | 28 | 8 |
| 15 | 14,5 | 11. Novbr. » | 51 | 54 | 8 |
| 16 | 15,5 | 11. Novbr. » | 13 | 43 | 8 |
| 17 | 14 | 11. Novbr. » | 21 | 38 | 7 |
| 18 | 15 | 11. Novbr. » | 24 | 45 | 11 |
| 19 | 14 | 24. Novbr. » | 50 | 46 | 9 |
| 20 | 16 | 24. Novbr. » | 11 | 37 | 9 |
| 21 | 16 | 24. Novbr. » | 15 | 37 | 9 |
| 22 | 14,5 | 24. Novbr. » | 37 | 45 | 8 |
| 23 | 14 | 28. Novbr. » | 23 | 26 | 8 |
| 24 | 14 | 28. Novbr. » | 24 | 26 | 7 |

Wenn es ungeachtet des ausgesprochenen Widerstrebens dieser Larven gegen das Landleben dennoch glückte, sämtliche zu Amblystomen zu verwandeln, so ist dies einestheils den bei meinen früheren Versuchen gemachten Erfahrungen zu verdanken, und anderentheils dem achtsamen Eingehen auf die individuelle Eigenthümlichkeit des einzelnen Thieres. Nur durch eine dem Organismus des Individuums angepasste Behandlungsweise kann ein günstiger Erfolg bei so vielen Versuchsthiern erzielt werden. Das rasche und kräftige Wachstum der verwandelten Amblystomen gab den Beweis, dass der Übergang von dem mit Kiemen athmenden und im Wasser lebenden Molche zu dem mit Lungen athmenden und das Land bewohnenden Thiere kein zu gewaltsamer gewesen war. Einzelne der Amblystomen erreichten in einigen Jahren eine Länge von 24—26 cm, und vermehrten sich in den Sommern 1883 und 1884 sehr zahlreich¹; gewiss ein Beweis, dass den Thieren nichts Naturwidriges zugemuthet worden war.

¹ Ein derselben Brut entstammendes Axolotlpärchen habe ich unverwandelt im Wasser erhalten, und pflanzen sich diese Thiere regelmäßig jedes Jahr fort. Bemerkenswerth ist, dass von den Axolotln, obgleich sie die Amblystomen an Größe übertreffen, doch kleinere Samenkegel und Eier abgegeben werden.

Trotzdem konnte man aber, nach dem so deutlich zu Tage getretenen Widerstande dieser Axolotl gegen eine Fortentwicklung, nicht darüber im Zweifel sein, dass keines dieser Thiere ohne äußeren Anstoß die Metamorphose durchgemacht haben würde, und muss dieses im Hinblick auf die überaus leichte Verwandlung der im selben Alter befindlichen Axolotl des ersten Experiments auffällig erscheinen. Ich glaube den Unterschied im Verhalten der Larven dieser beiden Versuche auf eine durch äußere Einwirkungen herbeigeführte wesentliche Verschiedenheit in der Entwicklung ihrer körperlichen Eigenschaften zurückführen zu müssen. Die fünf ersten Axolotl waren nämlich in einem verhältnismäßig kleinen Glase, in welchem nur einmal täglich das Wasser erneuert wurde, groß gezogen worden, und hatten die Kiemen in Folge des geringen Luftgehaltes des Wassers eine nur mäßige Größe erlangt. Durch häufiges Luftschöpfen an der Oberfläche bekundeten auch die Axolotl, dass die von den Kiemen aufgenommene Menge des Sauerstoffes nicht hinreichend für sie war, und es wurde auf diese Weise eine frühzeitige Betheiligung der Lungenathmung für die Thiere zum Bedürfnis.

Ganz anders verhielt es sich bei den 24 Axolotln; dieselben wuchsen in einem großen Aquarium heran, welches Tag und Nacht mit kühlem, luftreichen Wasser gespeist wurde. Die Kiemen dieser Larven erreichten unter solchen Verhältnissen mit der Zeit eine ungewöhnlich starke Entwicklung, und genügten dieselben offenbar vollkommen zum Athmen; wenigstens wurde ein Luftholen an der Oberfläche des Wassers nicht bemerkt. Wie erheblich der Unterschied in der Ausbildung der Kiemen bei den Larven dieser beiden Versuche war, kann man daran ermessen, dass die Larven des letzten Experimentes nach wochenlangem Leben auf dem Lande immer noch größere Kiemenbüschel besaßen, als diejenigen des ersten vor Eintritt der Metamorphose.

In meiner früheren Arbeit über die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein *Amblystoma* habe ich schon darauf hingewiesen, dass es nur erforderlich ist, den Zwang zur Umwandlung bei den Axolotln bis zu einem bestimmten Entwicklungsstadium auszuüben, und dass, wenn dieses erreicht, die Thiere ohne weiteres Zuthun die höhere Form erlangen.

Ich äußerte mich damals dahin, dass ich nicht im Stande sei, diesen Zeitpunkt genau zu bestimmen, dass ich aber glaubte, ihn dann für eingetreten halten zu müssen, wenn der Axolotl durch Absorption der Kiemen die Befähigung im Wasser zu leben eingeübt hätte. Ich bin jetzt nach meinen neueren Erfahrungen in der Lage diesen Grad der Entwicklung mit Sicherheit angeben zu können.

Die Fähigkeit des Axolotl im Wasser zu leben kann sich unter Umständen, wie ich noch später zeigen werde, auch bei schon völlig zum Landleben übergegangenen Individuen außerordentlich lange erhalten, und bietet die Absorption der Kiemenbüschel für ihren Verlust durchaus keinen sicheren Anhalt. Es ist vielmehr die erste Häutung bei dem in der Metamorphose begriffenen Thiere als Wendepunkt zu bezeichnen.

Verschiedene Versuche, welche ich mit Axolotln, die die erste Häutung durchgemacht hatten, anstellte, ergaben unzweifelhaft, dass eine Umkehr für sie zur Unmöglichkeit geworden war. Solche Individuen vollendeten auch dann die Metamorphose, wenn ich ihr auf alle Weise entgegenzuwirken suchte, in jedem Falle. Dagegen fühlten sich Axolotl, welche schon monatelang im feuchten Moos gelebt und mit der Lunge geathmet hatten, ohne dass die entscheidende Häutung erfolgt war, wieder vollkommen heimisch, sobald sie in das Wasser zurückversetzt wurden.

Diese überraschende Thatsache bewog mich fernere Versuche über das Anpassungsvermögen des Axolotl anzustellen. Bisher war ich nur bestrebt gewesen die Umwandlung dieses Molches auf eine möglichst rasche und seiner Natur entsprechende Weise herbeizuführen. Die ungewöhnliche Gabe dieser Thiere, sich den gegebenen Lebensbedingungen anzupassen, so wie die große Zähigkeit ihrer Konstitution berechtigten aber zu der Annahme, dass man durch sachgemäße Behandlung im Stande sein würde eine wiederholte Umbildung dieser Thierkörper herbeizuführen, und zwar von der niederen auf die höhere Stufe und wieder rückwärts von der höheren auf die niedere, und ergaben in der That die weiteren darauf gerichteten Experimente höchst merkwürdige Resultate.

Zu einem derartigen Versuche schien ein älteres Individuum, bei welchem die Fortentwicklung zum landbewohnenden Thier, wie wir gesehen haben, nur überaus langsam vor sich gehen kann und ein vorzeitiger Abschluss der Metamorphose daher nicht zu befürchten war, besonders geeignet. Ich wählte desshalb einen 15 Monate alten Axolotl dazu aus. Es gelang ohne nennenswerthe Schwierigkeiten dieses Thier auf zwangsweisem Wege in 42 Tagen so weit zu bringen, dass es in feuchtem Moos leben konnte und sich bei ausschließlicher Lungenathmung vollkommen wohl fühlte. Es war mein Bestreben nun zunächst darauf gerichtet, dieses Individuum zwar auf dem Lande zu erhalten, aber den Eintritt der entscheidenden Häutung vorläufig zu verhindern.

Zu diesem Zwecke wurde der Axolotl in einer mäßigen Temperatur von 15—17 Grad Celsius gehalten und täglich einige Stunden in das Wasser zurückversetzt. Für das Wohlbefinden des Thieres wurde in

folgender Weise gesorgt: Zunächst sah ich darauf, dass das Thier täglich ausreichende Nahrung zu sich nahm, ferner wurde die Haut, welche in diesem Stadium noch nicht für das Leben auf dem Lande geeignet war, dadurch frisch erhalten, dass sie häufig mit Wasser besprengt und mit einem feinen Pinsel abgebürstet wurde, eine Vorsicht, welche bei der überaus wichtigen Funktion der Epidermis dieser Thiere doppelt geboten schien. Die veränderte Lebensweise übte sehr bald einen Einfluss auf das Äußere des Axolotl aus. Die Kiemenbüschel und Flossenhaut begannen zu schwinden, wenn auch nicht in dem Maße, wie ich es an den früher in der Umwandlung begriffenen Axolotln beobachtet hatte. Es schritt die Reduktion dieser Theile vielmehr in diesem Falle so langsam fort, dass selbst nach einem 15 $\frac{1}{2}$ monatlichen Landaufenthalt eine wirkliche Umwandlung noch nicht eingetreten war.

Die äußeren Veränderungen waren im Wesentlichen folgende:

Der Ruderschwanz hatte nahezu die Hälfte seiner ursprünglichen Breite verloren und diente dem Axolotl, wenn er in das Wasser gesetzt wurde, nicht mehr zum Schwimmen, vielmehr kroch jetzt das Thier ganz nach Art eines Erdsalamanders langsam in demselben herum, ohne seinen Schwanz dabei zu benutzen. Der Rückenkamm wurde ebenfalls sehr bedeutend reducirt, es war nur noch ein schmaler über ein Drittel des Rückens reichender Streifen vorhanden. Der Rückenkamm sowohl als der obere Saum des Schwanzes hatten sich in Folge des Aufenthaltes in der Luft umgelegt und gab dieses dem Thiere einigermaßen das Gepräge eines verwandelten Axolotl. Die Kiemen waren verhältnismäßig am meisten verändert. Von den Kiemenästen besaß das Thier nur noch kurze Stummel und die viel zarteren Kiemenfäden waren fast alle durch die Einwirkung der Luft zerstört worden. Nur vereinzelte auf der unteren Seite befindliche Fäden hatten sich durch den Umstand erhalten können, dass die Kiemenbüschel, sobald das Individuum außerhalb des Wassers war, sich fest an den Körper anlegten und so dieselben vor dem Vertrocknen bewahrten. Die Form des Kopfes, die Augen, die Extremitäten und die Haut waren in keiner Weise verändert. Die Umwäudlung dieser Theile beginnt in der Regel erst kurz vor den Häutungen.

Da diese wichtigste Phase der Metamorphose von dem Axolotl noch nicht erreicht war, so durfte man die Hoffnung hegen, dass ein Zurückführen auf die frühere Form auch nicht ausgeschlossen sei; allerdings war dieses nur möglich, wenn das Thier genug Reproduktionskraft besaß die absorbirten Theile wieder zu ersetzen, ein Vorgang, der bei der ausgesprochenen Gabe der Amphibien, verloren gegangene Körpertheile neu zu bilden, durchaus nicht undenkbar erschien. Ich versuchte nun den

Axolotl nach und nach wieder an das Leben im Wasser zu gewöhnen. Es geschah dieses in folgender Weise:

Zunächst wurde derselbe, um seine Lebensthätigkeit zu steigern, schon einige Tage vor dem Versuch in eine erhöhte Temperatur von 17 bis 23 Grad Celsius (gegen die frühere von 15—17 Grad) versetzt und ganz besonders gut gefüttert. Dann brachte ich ihn in ein Gefäß, welches so viel Wasser enthielt, dass er zwar vollständig von demselben bedeckt war, aber durch eine leichte Hebung des Kopfes Luft zu schöpfen vermochte. In den ersten sechs Nächten entfernte ich aus Vorsicht das Wasser so weit, dass der Axolotl ungehindert mit der Lunge athmen konnte. Das Thier verrieth sofort den größten Widerwillen gegen sein früheres Element. Es war sehr unruhig und strebte fast unablässig das Land zu gewinnen. Die Fresslust war vollständig geschwunden, und die helle Färbung der Haut ließ deutlich erkennen, dass ein krankhafter Zustand bei dem Axolotl durch den Wechsel hervorgerufen worden war. Dessenungeachtet konnte man schon nach Ablauf des ersten Tages an den noch vorhandenen Kiemenfäden eine günstige Veränderung bemerken. Dieselben sahen unverkennbar frischer aus und färbten sich wieder röthlicher. Nach weiteren fünf Tagen zeigte sich bei sorgfältiger Untersuchung der Kiemen mittels der Lupe, dass ein Nachwachsen der alten Kiemenfäden und die Bildung neuer bereits begonnen hatte. Der Rückenkamm und der obere Saum des Schwanzes, welche, wie schon bemerkt wurde, umgelegt waren, richteten sich allmählich auf und nahmen bis zum sechsten Tage wieder ihre natürliche Stellung an. Am zehnten Tage wurde der Axolotl auffallend lebhaft, schwamm munter herum und erhielt eine gesunde dunklere Färbung. Der plötzlich eintretende Hunger sprach ebenfalls dafür, dass das Thier die Krisis nun überstanden hatte. Die durch das Leben im Wasser bedingten Modifikationen vollzogen sich jetzt, als der Axolotl regelmäßig Nahrung zu sich nahm, sehr rasch. Zuförderst nahm die Haut wieder einen sammetartigen, den Fisch-Molchen eigenen Schimmer an, dann wurde ein schnelles Ersetzen der Kiemen und der Flossenhaut bemerkbar, welches bis zum 30. Tage so erheblich war, dass dieses Individuum nun äußerlich vollständig zum Axolotl umgebildet erschien. Die Kiemenbüschel hatten ungefähr die doppelte Länge erreicht und übertrafen nun sogar an Größe diejenigen manches beständig im Wasser lebenden Axolotls. Auch der Ruderschwanz war sehr schön entwickelt und wurde bei jeder Bewegung von dem Thiere gebraucht, was vorher nicht der Fall gewesen war. Überhaupt war das Gebahren dieses Individuums jetzt derart, dass man den Eindruck erhielt, als habe dasselbe das flüssige Element nie verlassen. Nach einem drei und einen halben Monat langen

Aufenthalt im Wasser hatte sich der Axolotl zu einem ungewöhnlich schönen, kräftigen, mit auffallend großen Kiemenbüscheln und breiter Flossenhaut versehenen Thiere ausgebildet.

Dieser Übergang vom landbewohnenden zum wasserbewohnenden Thiere war, ungeachtet er weniger Zeit erforderte, ein viel gewalttätiger und für das Leben des Thieres bedrohlicherer gewesen, als derjenige vom Axolotl zum Amblystoma. Bei der ersten Umwandlung waren keinerlei Krankheitserscheinungen zu Tage getreten und hatte das Individuum einen unausgesetzt guten Appetit und ein durchweg gesundes Aussehen bewahrt. Nicht so bei der zweiten. In den ersten zehn Tagen nahm das Thier, wie schon bemerkt, gar keine Nahrung an, und sah so matt und krank aus, dass ich ernstlich ein Erlöschen seiner Lebenskraft befürchten musste. Ich war um so mehr besorgt, da ich bei anderen Amphibien unter ähnlichen Versuchen bereits öfter eine gewaltsame Unterbrechung durch den Tod des Versuchstieres erfahren hatte. Alle meine Beobachtungen ergeben, dass es ungleich leichter ist die Weiterentwicklung eines Thieres zu erzwingen, als dasselbe wieder auf eine niedere schon überschrittene Stufe zurückzuführen. In der Regel hatten sich derartigen Versuchen unüberwindliche Schwierigkeiten entgegengestellt. Nur ausnahmsweise war es mir bisher geglückt, einzelne Lurche von ihrer naturgemäßen Entwicklungsrichtung so abzulenken, dass sie auf eine tiefere Stufe zurücksanken. Nachdem durch die vollständige Anpassung dieses Axolotl an die Existenz im Wasser bewiesen worden war, dass man mit Hilfe äußerer Einwirkungen einen wirklichen Rückschritt zu erzielen vermag, wünschte ich dieses Individuum schließlich doch noch die Amblystomaform erreichen zu lassen.

Zu diesem Zweck schlug ich, um die Lebenskraft des Thieres möglichst zu schonen, ein anderes Verfahren ein.

Ich hatte bei Proteen das Athmen außerhalb des Wassers dadurch mit sehr günstigem Erfolge veranlasst, dass ich den Luftgehalt des Wassers durch Abkochen erheblich vermindert hatte. Auch hier bewährte sich dieses Mittel wieder sehr gut. Der Axolotl wurde am Tage in abgekochtem Wasser gehalten und nur für die Nachtzeit in frisches Wasser gebracht. Sobald derselbe Morgens in das luftarme Wasser kam, schöpfte er häufig an der Oberfläche Luft und gewöhnte sich hierdurch allmählich wieder an das Athmen mit der Lunge. Ich verminderte nun täglich die Wassermenge mehr und mehr und erreichte dadurch innerhalb 14 Tagen, dass das Thier sich wieder aufs Land begab. Der Schritt vom Wasser- zum Landthiere war dieses Mal selbstverständlich, da dieser Axolotl schon eine wohlentwickelte Lunge besaß, ein viel kürzerer und hatte das Thier nur das Unbehagen, welches ihm naturgemäß

der Aufenthalt auf dem Lande mit Kiemen und Ruderschwanz bereitete, zu überwinden. Sogleich nach Verlassen des Wassers verkroch sich der Axolotl in feuchtes Moos und verrieth durchaus keine Neigung das flüssige Element nochmals aufzusuchen.

Die Absorption der neugebildeten Theile begann schon nach wenigen Tagen einzutreten, schritt aber, wie das erste Mal, außerordentlich langsam fort. Erst nach einem beinahe sechsmonatlichen Landleben begann sich eine Beschleunigung in der Metamorphose bemerkbar zu machen: Der Flossensaum, Rückenkamm und die Kiemenbüschel schrumpften jetzt sichtlich zusammen. Nach sechs Tagen waren letztere so weit absorhirt, dass sie als kleine, zum Athmen vollständig untaugliche Stummel bezeichnet werden mussten. Auch die Färbung der Haut erlitt eine Veränderung: sie wurde dunkler und bekam die hellen, das Amblystoma kennzeichnenden Flecke.

Bis jetzt war die Absonderung der Haut bei diesem Individuum noch immer in der den Fisch-Molchen und Larven eigenen für uns unsichtbaren Weise vor sich gegangen. Die sich jetzt ablösenden Hautstücke ließen erkennen, dass der Abschluss der Metamorphose nicht mehr fern sei. Das Thier war nun in das wichtigste Stadium seiner Umwandlung getreten und bedurfte, da die erste Häutung oft gefährlich für die Lurche wird, einer ganz besonders sorgsamten Pflege. Leider war ich genöthigt es auf einer achttägigen Reise mitzunehmen, und meine Befürchtung, dass dieser Umstand dem Thiere gefährlich werden könnte, bestätigte sich nach meiner Rückkehr nur zu bald.

Der Axolotl war sichtlich krank, er verweigerte jede Annahme des Futters und wurde auffallend matter. Acht Tage später trat die erste Häutung, und mit dieser zugleich der Tod des Thieres ein. Dieser gewaltsame Abschluss des Versuches war indessen, da ich denselben nahezu für beendet halten konnte, nicht von besonderer Bedeutung.

Ein nochmaliges Zurückführen dieses Individuums auf die niedere Stufe wäre, nachdem die Häutung erfolgt, so wie so ausgeschlossen gewesen, und die Annahme der Amblystomaform, welche ich gewünscht hatte, war ja beinahe erreicht. Nach dem Hergang der Metamorphose bei anderen Axolotln zu schließen, würde dieses Individuum längstens in drei bis vier Wochen seine Umwandlung beendet haben.

Wenn wir die verschiedenen Entwicklungsphasen dieses Thieres kurz zusammenfassen, so ergibt sich Folgendes:

Der Axolotl lebte im Ganzen ungefähr drei und ein halbes Jahr, davon verbrachte er die ersten 15 Monate naturgemäß und ohne Zwang im Wasser, dann wurde seine Entwicklung auf künstlichem Wege beschleunigt und er in 12 Tagen zum lungenathmenden Thiere umgebildet,

hierauf verlebte er auf dem Lande $45\frac{1}{2}$ Monat; dann führte ich den Axolotl in sechs Tagen wieder in das Wasser zurück und ließ ihn $3\frac{1}{2}$ Monat in demselben verbleiben. Nun wurde er in 44 Tagen so weit gebracht, dass er abermals das Land bewohnen konnte. Das Thier lebte auf demselben bis zu seinem Tode noch etwas über sechs Monate.

Die Fähigkeit, sich dem wechselnden Medium anzubequemen, hatte sich bei diesem Thiere so deutlich ausgesprochen und so auffallend lange erhalten, dass der Gedanke in mir rege wurde, noch ein anderes Experiment mit Axolotln anzustellen, welches dahin zielte, die Metamorphose dieser Thiere willkürlich zu unterbrechen und auf Jahre zu hemmen, um dann das Anpassungsvermögen nochmals bei ihnen zu erproben.

Das Gelingen dieses Versuches hing in erster Linie davon ab, dass man einen wirklichen Stillstand des Umwandlungsprocesses herbeiführen konnte, weil sonst, wenn der Verlauf desselben auch noch so langsam vor sich ging, doch schließlich sein Abschluss vorzeitig eintreten konnte. Bei dem oben beschriebenen Thiere hatte eine gänzliche Hemmung der Metamorphose zu keiner Zeit stattgefunden und würde das Individuum ohne mein gewaltsames Eingreifen, indem ich es nämlich zwang wieder aquatil zu werden, seine Umwandlung viel früher beendet haben.

In diesem Falle, in dem es mir auf eine gänzliche Hemmung der Metamorphose ankam, wählte ich jüngere Axolotl, die noch eine größere Biegsamkeit des Organismus besitzen.

Das Experiment wurde mit fünf Axotllarven im Alter von je $6\frac{1}{2}$ Monat angestellt. Bei diesen Individuen wurde mit geringer Mühe die Ausbildung der Lunge so weit gefördert, dass sie vollständig auf dem Lande leben konnten, und war es nun zunächst meine Aufgabe, die der Lungenathmung naturgemäß folgenden weiteren Veränderungen zu unterdrücken. Das wirksamste Mittel dieses zu erreichen schien mir, die Kiemenathmung gleichzeitig in Thätigkeit zu erhalten, weil man dann im Stande war, nöthigenfalls einen zeitweisen Wechsel des Elementes eintreten zu lassen. Mit einiger Aufmerksamkeit brachte ich es auch bald dahin, dass diese fünf Individuen ohne Beeinträchtigung ihres Wohlbefindens wechselsweise im Wasser oder auf dem Lande leben konnten.

Sie wurden von nun ab am Tage im feuchten Moos gehalten und für die Nachtzeit in seichtes Wasser zurückversetzt. Ich hatte mit Absicht die Nacht für den Aufenthalt im flüssigen Elemente bestimmt, weil diese Individuen noch nicht die Gewandtheit besaßen, welche erforderlich ist, die zu ihrer Nahrung dienenden Thiere mit Sicherheit auf dem Lande zu erhaschen, und sie so ihre alte Gewohnheit, sich Nachts im Wasser zu sättigen, beibehalten konnten. Außerdem hielt ich sie in

einer kühlen und möglichst gleichmäßigen Temperatur (12—14 Grad), da eine plötzliche Steigerung derselben sehr leicht den Anstoß zur Umwandlung geben konnte. Die Individuen fühlten sich, trotz dieses beständigen Wechsels der äußeren Lebensbedingungen, ganz wohl und zeigten weder im Wasser noch auf dem Lande das Verlangen ihre jedesmalige Lage zu verändern. Am Tage hielten sie sich meistens ruhig im Moos verborgen und wurden erst munter, wenn der Abend herankam. Sobald sie dann in das Wasser gebracht wurden, entfalteten sie ihre Kiemen und bewegten sie nach Art der Axolotl wieder lebhaft. Offenbar dienten dieselben den Thieren noch zur Respiration, da sie mit sichtlichem Wohlbehagen auf dem Grunde des Wassers verweilten und nur von Zeit zu Zeit an die Oberfläche kamen, um Luft zu schöpfen. Die Umwandlungen waren, abgesehen von der Vervollkommnung der Lunge, sehr unerheblich, nur die Kiemen- und Flossenhaut war etwas reducirt, die Form des Kopfes, die Haut und die Beine waren noch vollständig die eines Axolotl.

Nach Ablauf von 14 Monaten und 22 Tagen trat bei einem Individuum, wohl durch sehr heißes Wetter veranlasst, ganz unerwartet und gegen meinen Willen die erste Häutung ein. Es folgten dieser innerhalb von 46 Tagen noch 13 bis zum Schluss der Metamorphose. Das nun vollkommen verwandelte Thier konnte von jetzt ab nur noch auf dem Lande leben. Es ist höchst wahrscheinlich, dass man das Metamorphosiren dieses Thieres würde verhütet haben, wenn dasselbe rechtzeitig auf einige Wochen ganz in das Wasser zurückversetzt worden wäre, bis sich die Fischmolchnatur wieder in ihm befestigt hätte. Die vier anderen Individuen lebten ungestört in der oben beschriebenen Weise (d. h. bei einem regelmäßigen 12stündigen Wechsel von Wasser und Land) weiter ohne besondere Veränderungen durchzumachen.

Nach drei Jahren und zwei Monaten hielt ich dafür, dass die Axolotl einem genügenden Zeitraum der Hemmung unterworfen worden waren und ich schritt nun zum Abschluss des Versuches. Mein Wunsch ging dahin, zwei dieser Individuen wieder zu vollständigen Axolotln umzugestalten und zwei, wenn möglich, die Amblystomaform ganz erlangen zu lassen.

Die Stufe, auf welcher sie sich zu der Zeit befanden, stand der des Axolotl ungleich näher als derjenigen des Amblystoma. Die Gestalt des Kopfes, die Augen, die Haut und die Extremitäten waren ganz unverändert geblieben und nur die Kiemen hatten ungefähr zwei Drittel ihrer ursprünglichen Größe verloren. Eben so waren der Rückenknamm und Ruderschwanz erheblich vermindert worden. Trotz der unverkennbar kräftigen Körperbeschaffenheit dieser Thiere während der ganzen

Dauer des Versuches war das Wachstum derselben außerordentlich gering, woraus der sich zeigende gänzliche Mangel einer geschlechtlichen Reife hervorging, ein Entwicklungsgrad, welchen sie unter normalen Lebensbedingungen schon vor Jahren erreicht haben würden.

Es schien durch den erzwungenen Stillstand der Metamorphose gleichsam eine Art von Erstarrung über die Thiere gekommen zu sein, welche es sehr zweifelhaft erscheinen ließ, ob die Umwandlungsfähigkeit bei diesen Individuen überhaupt noch vorhanden war.

Ogleich das Zurückführen eines Thieres auf eine schon überschrittene niedere Stufe der Natur desselben mehr widerstrebt als ein Vorwärtsbilden, und daher dasselbe stärker angreift, so glaubte ich dennoch in diesem Falle, da die Individuen noch so viele charakteristische Merkmale des Axolotl bewahrt hatten, dass dieselben der Stufe des Wasserthieres so viel näher ständen als der des Landthieres, dass ich die zwei schwächsten Exemplare zur Rückbildung und die beiden stärksten zur Fortbildung wählte.

Den Versuch begann ich auch dieses Mal wieder mit einer erheblichen Steigerung der Temperatur (von 12—14 Grad auf 22—25 Grad) und einer sehr reichlichen Ernährung. Die Gewöhnung dieser Thiere an die ausschließliche Lungen- resp. Kiemenathmung erforderte, wie zu erwarten war, eine große Aufmerksamkeit von meiner Seite, und war ich, nachdem dieselbe bei den vier Individuen erreicht, noch sehr im Zweifel darüber, ob auch eine wirkliche Anpassung an die neuen Lebensbedingungen bei den Thieren zu Stande kommen könne, ohne welche sie nur eine kümmerliche Existenz in ihrem betreffenden Elemente zu führen vermochten.

Der schon nach wenigen Tagen sich unverkennbar geltend machende Einfluss des Mediums auf den Organismus der Axolotl ließ mich aber bald einen befriedigenden Ausgang des Experimentes hoffen. Die hervorgerufenen Umbildungen wichen bei den einzelnen Individuen so erheblich von einander ab, dass ich jedes Thier einzeln beschreiben will und werde ich sie, um Irrthümern vorzubeugen, mit Nummern bezeichnen.

Nr. 4 war ein zum Axolotl bestimmtes Individuum und wurde der Versuch zur Umwandlung am 8. Januar 1883 mit ihm begonnen. Bis zum 13. Januar war das Thier wieder so weit an den beständigen Aufenthalt im Wasser gewöhnt, dass es sich schnell und lebhaft in demselben bewegte und freiwillig fraß. Am 20. Januar konnte schon ein Ersatz des Rückenkamms, Hautsaumes am Schwanze und der äußeren Kiemenbüschel konstatirt werden. Metallisch glänzende Flecke, wie sie den wasserbewohnenden Salamanderlarven eigen sind, traten wieder

auf der Haut dieses Individuums hervor und gaben einen lebhaften Beweis, wie vollständig der durch die Unterdrückung der Metamorphose hervorgerufene Stillstand in der körperlichen Ausbildung bei diesem Thiere gewesen war, da unter natürlichen Verhältnissen dasselbe bei seinem vorgeschrittenen Alter schon vor Jahren diese Stufe hätte durchlaufen haben müssen. Bis Anfang Mai hatte das Individuum wieder alle äußeren Kennzeichen eines Axolotl erlangt. Der breite Ruderschwanz und Rückenkamm, große Kiemenbüschel und eine schleimige Haut gaben jetzt dem Thiere nicht nur das Gepräge eines Fischmolches, sondern ließen ihm auch das Wasser wieder als sein natürliches Element erscheinen, und es verrieth durch nichts in seinem Verhalten, dass es so lange auf einer höheren Entwicklungsstufe gebannt gewesen war. Die Umwandlung zum Axolotl war somit in Zeit von vier Monaten bewirkt worden und die damit verknüpften, äußerlich wahrnehmbaren Umgestaltungen des Thieres sind so erheblich, dass sie wohl ein ganz besonderes Interesse beanspruchen dürfen.

Ich habe, um einen möglichst sicheren Anhalt für dieselben zu gewinnen, wiederholte Messungen, sowohl an diesem wie an den drei anderen Individuen, vorgenommen, deren Ergebnisse ich in einer weiter unten gedruckten Tabelle (p. 381) zusammengefasst habe. Die Maße sind, obschon mit großer Sorgfalt genommen, doch nicht ganz genau zu nennen, da eine minutiöse Messung bei lebenden Thieren, welche nicht verletzt werden dürfen, nicht wohl zu erzielen ist. Immerhin werden sie aber einen Begriff von dem außerordentlichen Umgestaltungsvermögen dieser Thiere geben können.

Nr. 2 wurde gleichfalls zum Axolotl umgewandelt und waren die Erscheinungen beim Verlauf seiner Metamorphose im Wesentlichen dieselben wie bei Nr. 1, nur hinsichtlich der Wachstumsverhältnisse waren kleine Abweichungen zu verzeichnen. Das Thier erlangte aber ebenfalls bis Anfang Mai die vollständige Gestalt des Axolotl zurück.

Nr. 3. Die Voraussetzung, dass die Umwandlung dieser Individuen zu Amblystomen mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden sein würde, fand sehr bald durch Nr. 3 eine Bestätigung. Es gelang zwar, dieses Thier in wenigen Tagen so weit zu bringen, dass es ganz auf dem Lande lebte, weitere Veränderungen konnten aber auch nicht erreicht werden; das Thier blieb ungeachtet der neuen Lebensweise auf seiner derzeitigen Stufe stehen und war die natürliche Folge hiervon, dass es sich sehr unbehaglich fühlte und dass endlich nach 25 Tagen sein Tod eintrat.

Nr. 4. Bei Nr. 4 glückte dagegen die Umwandlung zum Amblystoma vollständig. Das Individuum hatte gleichzeitig mit Nr. 3 am 8. Januar 1883 die terrestrische Lebensweise beginnen müssen, und erfolgte die

erste und entscheidende Häutung merkwürdigerweise schon nach 12 Tagen. Der weitere Verlauf der Metamorphose war aber bei diesem Thiere, da er sechs Monate beanspruchte, ganz abnorm zu nennen. Die Umgestaltung zum Salamander hatte gleich von Anfang an einen sehr langsamen Fortgang genommen, und dauerte es bis gegen Ende März, ehe sich das Äußere des Thieres so weit veränderte, dass man das werdende Landthier in ihm erkennen konnte. Der Rückenkamm war zwar schon ganz geschwunden, aber von dem Ruderschwanz und den Kiemen hatten sich noch ansehnliche Reste erhalten und die Haut, obwohl glänzender und dunkler geworden, glich auch noch nicht völlig derjenigen der Amblystomen. Anfang Mai konnte ich weitere Fortschritte feststellen: die Augen fingen an hervorzutreten und mit Augenlidern versehen zu werden, die Füße hatten die langen an den Spitzen hornartig verhärteten Zehen erhalten und nur die Form des Kopfes, die Kiemenstümpfen und der schmale Saum am Schwanz erinnerten noch an die Gestalt des Axolotl. Mitte Juli bildeten sich die weißen Flecke auf der jetzt ganz amblystomaartig gewordenen Haut und war das Individuum nun in allem Wesentlichen zum Landbewohner umgestaltet. Nur kleine Kiemenstummel und die noch immer offenen Kiemenspalten ließen dasselbe in einer Hinsicht unfertig erscheinen. Mitte August waren auch die letzten Reste der Kiemen geschwunden und die Kiemenspalten überwachsen, mithin war das Thier vollkommen zum Amblystoma umgebildet.

Nebenstehend (p. 381) gebe ich die Tabelle, welche die Daten der Umwandlung der vier Axolotl enthält.

Bei allen bisher von mir beobachteten Umwandlungen des Axolotl schlossen sich die durch die Metamorphose bedingten Umgestaltungen der Thiere in rascher Folge der ersten Häutung an, so dass die Individuen in der Regel innerhalb von 44—60 Tagen ihre Umwandlung beendigt hatten. Nr. 4 bedurfte aber einer Zeitdauer von fast sechs Monaten hierzu. Dem entsprechend war auch die Zahl der Häutungen während der Metamorphose eine ungewöhnlich große. Bei den früher verwandelten Axolotln hatte mich die eigenthümliche Übereinstimmung in der Anzahl der Häutungen überrascht, es schwankte dieselbe nur zwischen 7 und 13, während die zur Umwandlung erforderliche Zeit bei den Thieren oft von 44 auf 60 Tage stieg. Nr. 4 machte aber bis zum vollständigen Abschluss der Umwandlung, d. h. bis zum Überwachsen der Kiemenspalten, 64 Häutungen durch, und erhielt sich somit bei diesem Thiere der erhöhte Stoffwechsel, welcher bei anderen Axolotln nur kurze Zeit angedauert hatte, sechs Monate.

| Nummer des Thieres | Länge des Thieres in Millimetern bei Eintritt der Hemmung | Maße des Thieres in Millimetern gemessen im Verlaufe der definitiven Umwandlung | | | | | | Bemerkungen | Nummer des Thieres |
|--------------------------|---|--|--|--|--|--|--|---|--------------------------|
| | | 8. Januar 1883 | 8. März 1883 | 8. Mai 1883 | 8. Juli 1883 | 8. Septbr. 1883 | 8. Januar 1884 | | |
| | | Länge des Thieres an d. breitesten Stelle der breitesten Stelle Breite des Kopfes an d. breitesten Stelle Breite des Schwanzes an d. breitesten Stelle | Länge des Thieres an d. breitesten Stelle der breitesten Stelle Breite des Kopfes an d. breitesten Stelle Breite des Schwanzes an d. breitesten Stelle | Länge des Thieres an d. breitesten Stelle der breitesten Stelle Breite des Kopfes an d. breitesten Stelle Breite des Schwanzes an d. breitesten Stelle | Länge des Thieres an d. breitesten Stelle der breitesten Stelle Breite des Kopfes an d. breitesten Stelle Breite des Schwanzes an d. breitesten Stelle | Länge des Thieres an d. breitesten Stelle der breitesten Stelle Breite des Kopfes an d. breitesten Stelle Breite des Schwanzes an d. breitesten Stelle | Länge des Thieres an d. breitesten Stelle der breitesten Stelle Breite des Kopfes an d. breitesten Stelle Breite des Schwanzes an d. breitesten Stelle | | |
| 1 | 440 | 450 24 46 | 475 29 29,5 | 480 30 29,5 | 246 34 29,5 | 220 34 29,5 | 230 32 30 | Wurde Axo- lotl | 4 |
| 2 | 445 | 405 24,5 45 | 480 28,25 26 | 485 30,5 27,75 | 485 30,5 27,75 | 490 30,5 27,75 | 200 34 28 | Wurde Axo- lotl | 2 |
| 3 | 460 | 487,5 28 47 | — | — | — | — | — | Starb 2. Febr. 1883 | 3 |
| 4 | 455 | 482,5 29 22 | 470 29 20 | 485 28,5 46 | 487,5 24 45,5 | 490 23,5 43,5 | 494 23,5 45 | Wurde Am- blystoma. Zahl der Häutungen 64 | 4 |

Erst dann wurden die Pausen zwischen den einzelnen Häutungen länger und dauerten nun, wie es bei den fertig verwandelten Amblystomen die Regel ist, 10—14 Tage.

Einen sehr interessanten Beleg, wie groß die Macht der Gewohnheit auch bei diesen Thieren ist, lieferte Nr. 4 durch Folgendes: Die Versuchsthiere waren, wie schon berichtet, während drei Jahren und zwei Monaten am Tage auf dem Lande und in der Nacht in dem Wasser gehalten worden. Nr. 4 musste behufs seiner Verwandlung zum Landthier einige Zeit ganz auf das Wasser verzichten, und wurde ihm erst nach erfolgter Häutung wieder gestattet dasselbe aufzusuchen. Sobald das Thier nun die freie Wahl hatte, ging es zu meinem Befremden jeden Abend in das Wasser und jeden Morgen auf das Land, ungefähr zu derselben Zeit, wie es ihm durch die Gewohnheit eingepägt worden war. Dieses für ein Amblystoma sehr auffällige Benehmen erhielt sich vom 20. Januar bis zum 25. April ohne Unterbrechung, von da ab blieb das Thier auch Nachts im Moos verborgen und kehrte nur noch in das Wasser zurück, wenn durch den Häutungsprocess das Bedürfnis nach Feuchtigkeit in ihm geweckt wurde.

Ich muss noch hinzufügen, dass sich diese drei Versuchsthiere trotz der höchst willkürlichen Ablenkung von ihrem naturgemäßen Entwicklungsgange jetzt ganz wohl befinden. Das Amblystoma ist zwar kleiner als die früher verwandelten Amblystomen, aber dessen ungeachtet sehr lebhaft und gefräßig, so dass es durchaus den Eindruck eines wohlentwickelten und gesunden Thieres macht.

Bei den beiden Axolotln ist ebenfalls die Stockung der Metamorphose ohne nachtheilige Folgen für die Gesundheit der Thiere geblieben, dieselben haben ein sehr wohlgenährtes Äußere und fühlen sich offenbar in ihrem Elemente heimisch. Sie unterscheiden sich von anderen Axolotln durch ein geringeres Körpermaß und eine weniger üppige Entwicklung der äußeren Kiemen.

Wie weiter oben schon erwähnt wurde, war die Ausbildung der Geschlechtstheile bei diesen Thieren ganz zurückgeblieben, und trat dieselbe gegen Ende April 1883 während der Verwandlung bei allen drei Individuen fast gleichzeitig ein. Die Hemmung der Metamorphose hatte offenbar auch einen Stillstand nach dieser Seite bewirkt, und erst, nachdem dem Organismus der Thiere eine entscheidende Richtung zum ausschließlichen Land- oder Wasserthier gegeben worden war, gelangten sie auch in dieser Beziehung zur Reife.

Zum Schluss sei mir noch gestattet einige allgemeine Fragen zu berühren. — Die Ergebnisse dieser Umwandlungsversuche lassen erkennen, wie außerordentlich groß der Einfluss des umgebenden Elementes auf

den Organismus der Thiere ist. Wir sind mit seiner Hilfe nicht allein im Stande sehr tief gehende Umbildungen bei den Thieren hervorzurufen, sondern wir können auch durch geschicktes Experimentiren wiederholte Verwandlungen bei einem und demselben Individuum erzielen. Von den hier vornehmlich wirkenden Elementen, »Luft, Wasser und Wärme«, besitzt letztere unstreitig die größte Macht über die Natur des Thieres. Ihr belebender, ja alles Leben erhaltender Einfluss ist auch auf die Entwicklung der Lurche ein ungemein großer. Alle die oben beschriebenen, schwierigen Umwandlungen konnten nur gelingen, wenn man einen erhöhten Lebensprocess zu erwecken und für die Dauer der Metamorphose zu erhalten vermochte. Etwas, das ohne die fördernde Kraft der Wärme nicht wohl zu erreichen war.

Ihr zunächst steht das Medium, in welchem das Individuum zu leben gezwungen ist.

So lange das Thier noch mit Kiemen athmet, bleibt es auf einer niedrigen Stufe stehen, und erst wenn sich die Lungenathmung zur vorwiegenden herausgebildet hat, treten fernere Modifikationen des Körpers ein. Das Thier erleidet dann in verhältnismäßig kurzer Zeit wesentliche Veränderungen, und seine Metamorphose gelangt nun in der Regel sehr bald zum Abschluss.

Der Einfluss der äußeren Lebensbedingungen auf die Entwicklung der Thiere, den wir bei diesen Verwandlungen so deutlich zu beobachten Gelegenheit hatten, war entweder ein plötzlich auftretender oder ein seit seiner Jugend auf das Individuum wirkender gewesen. Als ersten wird man den schnellen Wechsel des Elementes bezeichnen müssen, welchen ich absichtlich, wie bei den oben beschriebenen Versuchen, eintreten ließ und der, wie wir gesehen haben, die verschiedenartigsten Verwandlungen der Thiere nach sich ziehen konnte. — Eine derartig gewaltsame Umgestaltung findet sich übrigens auch bei den in der Freiheit lebenden Urodelen nicht selten vor; wenn die von ihren Larven bewohnten Gewässer austrocknen, so werden die bis dahin nur im Wasser lebenden Thiere oft in wenigen Tagen, und ganz gegen ihre Neigung, gezwungen das terrestrische Kleid anzulegen und ihre Lebensweise vollständig zu verändern.

Der langsam wirkende, aber beständig fortdauernde äußere Einfluss bringt ebenfalls erhebliche Veränderungen hervor.

Als Beispiel will ich hier nur die ungleiche Entwicklung der Kiemen und die damit verbundene Ab- oder Zuneigung zur Verwandlung bei den Axolotln anführen, welche lediglich durch das Aufwachsen der Larven entweder im kühlen luftreichen oder im warmen luftarmen Wasser herbeigeführt worden war.

Obleich diese allmähliche Einwirkung auf den Organismus der Thiere nur unerheblich zu sein scheint, und lange für uns unsichtbar bleiben kann, so halte ich sie dennoch für mächtiger, als die plötzlich auftretende. Es ist sehr schwer die durch solche Bedingungen herausgebildeten körperlichen Eigenschaften wieder zu verwischen. Sie wachsen gleichsam mit dem Thiere auf und geben seinem Entwicklungsgange schon von vorn herein eine entscheidende Richtung; ich werde weiter unten noch auf diesen Punkt zurückkommen.

Diesen von außen auf das Wachsthum und die Entwicklung der Thiere so sichtbar wirkenden Einflüssen steht ein, im Inneren des Individuums selbst wohnender, durch Vererbung erworbener, mächtiger Trieb gegenüber, welcher nach meiner Erfahrung wohl bis zu einem gewissen Grade beeinflusst, aber nie ganz unterdrückt werden kann.

Wir sind deshalb gezwungen uns bei allen Umwandlungsversuchen in den durch die Vererbung gegebenen Grenzen zu halten.

Am leichtesten werden wir unser Ziel erreichen, wenn wir durch äußere Einwirkungen einen in der Natur des Thieres liegenden und nur bis dahin latent gebliebenen Fortentwicklungstrieb zu wecken versuchen; die Umwandlung erfolgt dann oft mit beispielloser Leichtigkeit.

Viel schwieriger ist es schon eine Abänderung zu erreichen, welche einen Stillstand oder Rückschritt in sich schließt; aber zur Unmöglichkeit scheint es für uns zu werden, wenn wir auf die Dauer eine, dem Individuum in Folge von Vererbung eigene, sehr ausgesprochene Naturanlage zu beseitigen streben. Die Macht der durch Vererbung den Thieren gegebenen Eigenschaften ist eine überaus große.

Ich will hier als Beweis die Resultate einiger von mir gemachten Versuche anführen: So hatte ich eine Larve von *Salamandra atra*¹ auf künstlichem Wege zum wasserbewohnenden Thiere ausgebildet und war die Anpassung dieses Individuums an die aufgezwungenen Lebensbedingungen scheinbar auch eine vollständige gewesen; wenigstens hatte sich der Körper in einer dem veränderten Elemente entsprechenden Weise umgebildet: die zarten, für das Leben im Wasser ungeeigneten Kiemen der Larven waren durch neue ersetzt worden und der schmale Schwanz umgab sich mit einem breiten Hautsaum, welcher nun das Individuum zu gewandten und raschen Bewegungen im flüssigen Elemente befähigte. Dessenungeachtet trat nach einem 14wöchentlichen Aufenthalte in demselben, ohne jeden äußeren Anstoß, die Umwandlung zum Erdsalamander bei ihm ein. Es vollzog sich dieselbe zum größten Theil innerhalb des Wassers und gab hierdurch den Beweis, dass der

¹ Über das Anpassungsvermögen der Larven von *Salamandra atra*. Diese Zeitschrift. Bd. XXIX. 1877.

plötzlich erwachte Fortentwicklungstrieb ein im Thiere selbst liegender sein musste — die von den Eltern ererbte Neigung zur Vollendung der Metamorphose war mächtiger als die äußeren derselben entgegenwirkenden Einflüsse gewesen.

Ein ähnliches Experiment stellte ich mit 34 Larven von *Salamandra maculosa* an.

Die Thiere waren gleich nach ihrer Geburt in sehr luftreiches Wasser gebracht worden und versuchte ich nun, durch eine fortgesetzte Steigerung des Luftgehaltes die Kiemen dieser Thiere zu einer ungewöhnlichen Entwicklung zu bringen, um so die Lungenathmung und die damit verbundene Weiterentwicklung der Larven zu unterdrücken. In den ersten sechs Monaten schien meine Absicht auch vollkommen erreicht zu werden: die Kiemen erlangten eine so bedeutende Größe, dass sie diejenigen der im Freien lebenden Maculosalarven mehr wie zweimal an Länge übertrafen und war die ganze körperliche Entwicklung der Thiere überhaupt der Art, dass man ein Festhalten an der Jugendform erwarten konnte. Sie hatten, obgleich die naturgemäße Larvenzeit schon überschritten war, und ungeachtet ihrer sehr beträchtlichen Körpergröße, noch immer alle äußeren Merkmale der Larven bewahrt. Im siebenten Monat trat aber ganz unerwartet die Landthiernatur in ihnen auf: es begann die Metamorphose bei einzelnen Individuen mit so großer Schnelligkeit vor sich zu gehen, dass sie schon in wenigen Tagen ein ganz verändertes Äußere erhalten hatten. Die Larven, die durch ein Drahtnetz von der Oberfläche des Wassers fern gehalten wurden, gaben nun ihr steigendes Bedürfnis nach Luft dadurch zu erkennen, dass sie sich auf dem Boden des Gefäßes um die Luft einführende Röhre sammelten und dort mit erhobenem Kopfe und geöffnetem Maule wie erstarrt sitzen blieben. Sie waren augenscheinlich dem Erstickungstode nahe. Nachdem ich sie aus ihrer bedrängten Lage befreit hatte, erholten sie sich allmählich und beendigten nun ihre Verwandlung auf dem Lande in kurzer Zeit.

Noch einen sehr beachtenswerthen Beleg für die Macht der Vererbung erhielt ich ganz kürzlich.

Im Sommer 1883 zog ich eine größere Anzahl Larven von künstlich verwandelten Amblystomen auf, und war es für mich von besonderem Interesse festzustellen, ob sich bei diesen Individuen schon die Abstammung von ihren auf dem Lande lebenden Eltern geltend machen würde. Dass die Neigung zur Metamorphose bei den Axolotllarven durch äußere Einwirkung nach und nach wachgerufen werden kann, wusste ich aus Erfahrung und würde die Umwandlung dieser Amblystomalarien, wenn ich sie unter dem Einfluss einer solchen äußeren Ein-

wirkung hätte heranwachsen lassen, noch kein Beweis für ihre größere Disposition zur Metamorphose gewesen sein.

Ich gestaltete deshalb ihre Lebensbedingungen von Hause aus so, dass bei einem von Axolotln erzeugten Thiere die Umwandlung unter keiner Bedingung erfolgt wäre. Die Amblystomalarven gediehen sehr gut und erreichten ihre Kiemen in dem luftreichen Wasser eine ungewöhnlich starke Entwicklung. Nichtsdestoweniger kamen sie häufig an die Oberfläche, um Luft zu schöpfen, und hielten sich hier oft stundenlang auf, ein Benehmen, welches der Axolotl nur bei vorgeschrittenerem Alter und in luftarmem Wasser zu zeigen pfllegt.

Nachdem die Thiere ein Jahr alt geworden waren, trat bei anhaltend warmem Wetter eine Reduktion ihrer Kiemen ein. Ich gab nun 20 dieser Individuen die Gelegenheit das Land aufzusuchen und sah zu meiner Überraschung, dass einige Amblystomalarven sich trotz ihrer Fischmolchgestalt sofort ins Moos verkrochen. Nach wenigen Tagen begann bei ihnen schon die Metamorphose.

Eine Larve vollendete dieselbe in 40 Tagen¹ und nach Ablauf von 23 Tagen hatten sämtliche 20 Individuen das Wasser freiwillig verlassen.

Nach dem oben Gesagten dürfte es wohl außer Zweifel sein, dass dieser ausgeprägte Hang zur Fortentwicklung durch Vererbung auf diese Individuen übergegangen war.

Bei sechs, derselben Brut angehörenden Amblystomalarven, suchte ich die erwachte Neigung zur Lungenrespiration dadurch zu bekämpfen, dass ich die Thiere gleich in sehr kühles und stark fließendes Wasser versetzte. Bis jetzt ist dieses Verfahren auch vom besten Erfolge begleitet gewesen, die ihm unterworfenen Thiere sind im Wasser geblieben und ich bezweifle nicht, dass sowohl diese letzteren Individuen, so wie ihre landbewohnenden Geschwister, später auch zur Fortpflanzung schreiten werden.

Die nicht zu verhindernde Umwandlung der künstlich gehemmtten Larven von *Salamandra atra* und *maculosa* zeigte uns, dass die scharf ausgesprochene Neigung ihrer Eltern auf dem Lande zu leben schon in einem solchen Grade auf die Thiere übertragen war, dass sie allen derselben entgegenwirkenden Einflüssen zu widerstehen vermochten, und trotz großer Hindernisse ihre Entwicklung beenden konnten. Meines Wissens ist auch in der Freiheit bisher noch kein Fall beobachtet worden, in dem Maculosalarven bis zur Geschlechtsreife aquatil geblieben sind, und glaube ich nicht, dass es gelingen wird, durch den Einfluss

¹ Die kürzeste von mir bisher beobachtete Frist zur Metamorphose des Axolotl betrug 42 Tage.

des Mediums dieses zu bewirken, weil die Thiere, einer inneren Kraft gehorchend, ihre Umwandlung, ohne mit der Luft in Berührung zu kommen, beginnen, ja sogar vollenden können.

An Tritonenlarven ist ein Stehenbleiben auf der Larvenstufe bei gleichzeitiger Entwicklung der Geschlechtsorgane bekanntlich schon wiederholt festgestellt worden und erklärt sich der größere Hang dieser Thiere für den Wasseraufenthalt jedenfalls durch die Gewohnheit ihrer Eltern, einen Theil der warmen Jahreszeit regelmäßig im Wasser zu verleben. Einen ähnlichen Vorgang finden wir auch bei unseren Anuren, deren Larven, wie vielfach beobachtet wurde, dem Zurückbleiben auf der embryonalen Form ganz besonders unterworfen sind. Die in ihrer Entwicklung gehemmten Individuen überwintern dann als Kaulquappen und beendigen ihre Metamorphose oft erst nach ein bis zwei Jahren, ohne indessen die Geschlechtsreife vorher zu erlangen, wie dieses meistens bei den Larven der Schwanzlurche der Fall zu sein pflegt.

Die bei den oben beschriebenen absichtlich hervorgerufenen Umwandlungen des Axolotl zu Tage getretenen Erscheinungen geben uns wohl theilweise auch eine Erklärung für das Zustandekommen der Neotenie¹ bei den in der Freiheit lebenden Lurchen.

Wir haben gesehen, dass die Neigung zur Fortentwicklung bei den Thieren bis zu einem gewissen Grade unterdrückt war, wenn dieselben im kühlen luftreichen Wasser aufwuchsen, und dass sie dagegen stark ausgebildet wurde, sobald das Wasser warm und luftarm war.

Es wäre nun ganz denkbar, dass die Larven, welche in Gewässern mit einem starken und beständigen Zufluss von kaltem und luftreichem Wasser leben, am Ende ihrer Larvenzeit weniger zur Umwandlung disponiren, als diejenigen, die im stehenden Wasser herangewachsen sind, und dass bei den ersteren, mit großen Kiemen versehenen Larven durch äußere, die Metamorphose erschwerenden Umständen wohl ein zeitweiser, oder lebenslänglicher Stillstand der Entwicklung herbeigeführt werden kann. Wir finden aber auch häufig Larven mit mäßig entwickelten Kiemen, die bei scheinbar zur Umwandlung günstigen örtlichen Bedingungen über ihre Larvenzeit hinaus im Wasser verblieben sind, und glaube ich, dass solche Individuen die zur Metamorphose geeignete Zeit verpasst haben. Es kann dieses auf mannigfache Art zu Stande kommen: durch Verspätung der Brut oder in Folge ungenügender Ernährung können die Larven bis zum Eintritt des Winters nicht den zur Umwandlung erforderlichen Entwicklungsgrad besitzen und dadurch gezwungen werden als Larven während der rauhen Jahreszeit

¹ νεός jung, τείνω halten, hinhalten. Ein Wort, welches J. KOLLMANN für das Festhalten der Jugendform eingeführt hat.

im Wasser zu verweilen, oder es werden dieselben durch steile schwer zu erklimmende Ufer verhindert das Land zu gewinnen und ihre Metamorphose abzuschließen. Ich habe schon mehrfach beobachtet, dass solche Individuen, wenn sie durch innere oder äußere Ursachen verhindert worden waren, ihre Umwandlung rechtzeitig zu vollenden, später alle Neigung zu derselben eingebüßt hatten. Es befestigt sich dann das Stadium, auf welchem sie stehen, so in ihnen, dass es eines besonderen, selbst zwingenden Anstoßes bedarf, um sie zur Fortentwicklung zu veranlassen.

Die Einwirkung der äußeren Bedingungen bietet indessen noch keine genügende Erklärung für die auffälligen Störungen des regelrechten Entwicklungsverlaufes bei den Lurchen, weil, wenn die Lebensweise allein dafür entscheidend wäre, doch alle Larven einer Brut, die unter gleichen Verhältnissen herangewachsen sind, dasselbe Schicksal haben müssten. Dieses ist aber bekanntlich durchaus nicht der Fall, es sind in der Regel nur vereinzelte Individuen, welche im Wasser zurückbleiben, während die größere Zahl ihre Entwicklung völlig durchläuft. Im Anfang dieser Arbeit hatte ich schon Gelegenheit ganz besonders auf die individuelle Verschiedenheit bei den einzelnen Thieren hinzuweisen, und glaube ich, dass auch hier nur dem Zusammenwirken einer inneren Disposition nach dieser Richtung mit den gleichzeitig von außen wirkenden Kräften das Entstehen der Neotenie zuzuschreiben ist.

Eines anderen Umstandes möchte ich noch gedenken.

Bei der Aufzucht von Axolotllarven war es mir aufgefallen, dass in einem gewissen Alter der Thiere zahlreiche helle Flecken auf der Haut erschienen, und dass dieselben, nachdem sie längere Zeit bestanden, wieder allmählich fast ganz zu verschwinden pflegten. Wurden dann später die Axolotl der Umwandlung unterworfen, so traten diese Flecken nach und nach wieder deutlich hervor und bildeten schließlich die Zeichnung der Amblystomen. Dieses, wenn auch nur vorübergehende Auftreten einer dem Landthiere eigenen Färbung bei dem Axolotl scheint mir als äußeres Kennzeichen ihrer Hinneigung zur Metamorphose aufzufassen zu sein, und wird möglicherweise das Alter, in welchem die Zeichnung am schärfsten hervortritt, das ursprünglich naturgemäße der Umwandlung bilden. Dass bei den meisten in der Gefangenschaft lebenden Axolotln dieser Trieb nicht mehr stark genug ist, um die Metamorphose, ohne zwingende äußere Gründe, herbeizuführen, ist bekannt; es verliert sich bei den Thieren diese schwache Neigung zur Fortentwicklung wieder, und mit ihr zugleich verschwindet dann die Zeichnung. Ich möchte hier noch daran erinnern, dass sowohl bei Maculosalarven, wie bei denjenigen der Tritonen, kurz vor ihrer Verwandlung

zum Salamander, die Zeichnung der erwachsenen Exemplare unter der Haut sichtbar wird, und dass gerade dieses ein untrügliches Merkmal der beginnenden Metamorphose bildet. Eine fernere Bestätigung der Ansicht, dass die für kurze Zeit auftretende amblystomaartige Färbung des Axolotl im Zusammenhang mit seinem ihm innewohnenden Hang zur Metamorphose steht, glaube ich darin zu finden, dass dieselbe bei von Amblystomen stammenden Larven noch unvergleichlich lebhafter zu sein pflegt. Die Thiere hatten zu einer Zeit bezüglich der Färbung fast das Aussehen von Amblystomen gewonnen.

Endlich will ich nicht unterlassen noch einige Worte über den merkwürdigen Einfluss der Hautthätigkeit und die Art ihrer Absonderung auf den Organismus der Urodelen hinzuzufügen.

Bei allen künstlichen Verwandlungen dieser Thiere hängt der günstige Verlauf derselben wesentlich davon ab, dass es gelingt die Hautrespiration in unausgesetzter Thätigkeit zu erhalten. Eine Störung dieser Funktion ist für das Leben der Thiere bedrohlicher, als eine anhaltend mangelhafte Ernährung, und ist desshalb bei der zwangsweisen Umwandlung ein ganz besonderes Gewicht auf die Hautthätigkeit zu legen. Die Art der Hautabsonderung ist gleichfalls von entscheidendem Einfluss. Das Thier behält, bis zum Eintritt der ersten Häutung, noch durch alle Stufen der Metamorphose die Biegsamkeit seiner Natur, und erst dann geht sie plötzlich und für immer verloren.

Vor den Häutungen pflegen die Umwandlungen nur langsam und vor Allem in einem gleichmäßigen Fortschritte zu verlaufen, sobald dieselben erfolgen, scheint die Metamorphose nicht nur ungleich schneller, sondern auch ruckweise fortzuschreiten.

Freiburg im Br., im Oktober 1884.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1884-1885

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Chauvin Marie v.

Artikel/Article: [Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Äxolotl. 365-389](#)