

Ueber die Umwandlung des mexicanischen Axolotl in ein Amblystoma.

Von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg im Breisgau.

Seitdem durch DUMÉRIL zuerst die Umwandlung einer Anzahl von Axolotl in die sogenannte Amblystomaform bekannt geworden ist, hat man diesen mexicanischen Fischmolch an vielen Orten in Europa in Aquarien gezüchtet, hauptsächlich in der Absicht, die Bedingungen festzustellen, unter welchen jene Umwandlung eintritt, und dann daraus weitere Schlüsse auf die eigentlichen Ursachen dieser ausnahmsweise eintretenden und gerade dadurch so räthselvollen Metamorphose zu ziehen.

Allein trotzdem die Thiere sich überall leicht und in Menge fortpflanzen liessen, blieben nicht nur die Fälle, in denen die Umwandlung eintrat, äusserst selten, sondern es gelang nicht einmal, die erste und vornehmlichste Frage zu beantworten, ob dieselbe durch äussere Verhältnisse hervorgerufen oder durch rein innere Ursachen bedingt ist, geschweige, dass etwa bestimmte äussere Einflüsse gefunden worden wären, durch deren Eintreten man die Metamorphose mit Sicherheit hätte herbeiführen können.

Ehe aber über diese Punkte nicht entschieden war, mussten alle versuchten theoretischen Deutungen und Verwerthungen der Erscheinung ohne festen Boden bleiben.

Mir schien nun von jeher gerade diese Umwandlungsgeschichte des Axolotl in theoretischer Beziehung von ganz besonderem Werthe zu sein, ja ich glaubte, dass möglicherweise dieser eine specielle Fall im Stande sein könne, über die Richtigkeit der Grundprincipien zu entscheiden, nach welchen man sich in den beiden feindlichen Heerlagern

der Transmutation und der heterogenen Zeugung die Entstehung der Arten vorstellt.

So beschloss ich, selbst Versuche mit dem Axolotl anzustellen, in der Hoffnung, dass es mir vielleicht glücken werde, hier einige Aufklärung zu schaffen.

Im Jahre 1872 hatte Herr v. KÖLLIKER die Freundlichkeit, mir fünf Exemplare seiner in Würzburg gezüchteten Axolotl zu überlassen, welche indessen erst im folgenden Jahre reichliche Brut lieferten. Ich verfolgte mit ihnen die Idee, es wird sich später zeigen, aus welchen theoretischen Erwägungen, ob es nicht möglich sei, alle Larven sammt und sonders, oder doch grossentheils zur Umwandlung zu zwingen, wenn man sie in Lebensverhältnisse bringe, die ihnen den Gebrauch der Kiemen erschweren, den der Lunge aber erleichtern, mit andern Worten, wenn man sie zwinge, von einer gewissen Altersstufe an halb auf dem Lande zu leben.

Indessen erreichte ich kein Resultat in diesem Jahre, die meisten Larven starben, ehe die Zeit zu solchen Versuchen gekommen schien, und die wenigen Ueberlebenden wandelten sich nicht um, lebten noch bis ins nächste Frühjahr, um dann auch Eine nach der Andern zu sterben. Offenbar hatte ich ihnen, durch längere Abwesenheit von Freiburg, wie durch andere Arbeiten abgezogen, zu wenig Pflege und Aufmerksamkeit zu Theil werden lassen.

Ich gelangte damals schon zu der später nur noch mehr befestigten Ueberzeugung, dass man ohne die grösste Sorgfalt und Aufmerksamkeit in der Pflege zu keinem Resultat kommen kann; man muss geradezu alles Interesse auf dieses eine Ziel concentriren und es sich nicht verdriessen lassen, viele Monate lang täglich geraume Zeit dieser Zucht zu widmen. Dass ich dies selbst nicht ausführen konnte, ohne andere Arbeiten darüber aufzugeben, war mir klar, und so begrüsst ich es mit Freude, als sich die Gelegenheit bot, die Versuche von anderer Hand ausgeführt zu sehen.

Fräulein v. CHAUVIN, eine durch ihre schönen Beobachtungen an Phryganiden (leider noch nicht veröffentlicht!) mehreren Fachgenossen wohlbekannte Dame, erbot sich, eine Anzahl der eben dem Ei entschlüpften Larven des folgenden Jahres aufzuziehen und den Versuch zu machen, sie gewissermassen gewaltsam in den Amblystomazustand überzuführen. Wie vollständig dies gelang, wird man aus den hier folgenden Aufzeichnungen der Dame selbst ersehen, und nicht minder, dass dieses Gelingen eben nur bei solcher Sorgfalt in der Behandlung und Feinheit in der Beobachtung möglich war, wie sie hier angewendet wurden.

Versuche.

Mit fünf ungefähr acht Tage alten Larven, die von den mir zugegangenen zwölfen allein am Leben geblieben waren, begann ich am 12. Juni 1874 die Versuche. Bei der ausserordentlichen Zartheit dieser Thiere übt die Qualität und Temperatur des Wassers, die Art und Menge des gereichten Futters, namentlich in der ersten Zeit, den grössten Einfluss aus, so dass man nicht vorsichtig genug in deren Behandlung sein kann.

Die Thierchen wurden in einem Glasballon von etwa 30 Cm. Durchmesser gehalten, die Temperatur des Wassers geregelt und als Nahrung zuerst Daphnien, später auch grössere Wasserthiere in reichlicher Menge dargeboten. Dabei gediehen alle fünf Larven vortrefflich. Schon Ende Juni zeigten sich bei den kräftigsten Larven die Anfänge der Vorderbeine und am 9. Juli kamen auch die Hinterbeine zum Vorschein. Ausgangs November fiel mir auf, dass ein Axolotl — ich bezeichne ihn der Kürze halber mit I und werde dem entsprechend auch die übrigen mit fortlaufenden römischen Zahlen benennen — sich beständig an der Oberfläche des Wassers aufhielt, was mich auf die Vermuthung brachte, dass nunmehr der richtige Zeitpunkt eingetreten sei, ihn auf die Umwandlung zum Landsalamander vorzubereiten.

Zu diesem Ende wurde I am 1. December 1874 in ein bedeutend grösseres Glasgefäss mit flachem Boden gebracht, welches der Art gestellt und mit Wasser gefüllt war, dass er nur an einer Stelle ganz unter Wasser tauchen konnte, während er bei dem häufigen Herumkriechen auf dem Boden des Gefässes überall anders mehr oder weniger mit der Luft in Berührung kam. An den folgenden Tagen wurde das Wasser allmählig noch mehr vermindert, und in dieser Zeit zeigten sich die ersten Veränderungen an dem Thiere: die Kiemen fingen an einzuschumpfen. Gleichzeitig zeigte das Thier das Bestreben, die seichten Stellen zu erreichen. Am 4. December begab es sich ganz und gar aufs Land und verkroch sich im feuchten Moos, das ich auf der höchsten Stelle des Bodens des Glasgefässes auf einer Sandschicht angebracht hatte. Zu dieser Zeit erfolgte die erste Häutung. Innerhalb der vier Tage vom 1. bis 4. December ging eine auffallende Veränderung im Aeussern von I vor sich: die Kiemenquasten schrumpften fast ganz zusammen, der Kamm auf dem Rücken verschwand vollständig und der bis dahin breite Schwanz nahm eine runde, dem Schwanze des Landsalamanders ähnliche Gestalt an. Die graubraune Körperfarbe verwandelte sich nach und nach in eine schwärzliche; vereinzelte, anfangs schwach gefärbte weisse Flecken traten hervor und gewannen mit der Zeit an Intensität.

Als am 4. December der Axolotl aus dem Wasser kroch, waren die Kiemenspalten noch geöffnet, schlossen sich allmählig und waren bereits nach etwa acht Tagen nicht mehr zu sehen und mit einer Haut überwachsen.

Von den übrigen Larven zeigten sich schon Ende November (d. h. zu derselben Zeit, wo I an die Oberfläche des Wassers kam) noch drei eben so kräftig entwickelt wie I, ein Hinweis, dass auch für sie der richtige Zeitpunkt für die Beschleunigung des Entwicklungsprocesses eingetreten sei. Sie wurden deshalb derselben Behandlung unterworfen. II verwandelte sich auch in der That gleichzeitig und genau wie I, er hatte noch vollkommene Kiemenquasten, als er in das flache Wasser gesetzt wurde, und schon nach vier Tagen hatten sich dieselben fast vollständig zurückgebildet, er ging an's Land und dann folgte im Verlauf von etwa zehn Tagen die Ueberwachsung der Kiemenspalten und die vollständige Annahme der Salamanderform. Während dieser letzten Zeit nahm das Thier Nahrung zwar auf, aber nur, wenn man es dazu nöthigte.

Bei III und IV ging die Entwicklung langsamer von statten. Beide suchten nicht so häufig die seichteren Stellen auf und setzten sich im Allgemeinen auch nicht so lange der Luft aus, so dass die grössere Hälfte des Januar verstrich, bis sie ganz an's Land gingen. Nichtsdestoweniger dauerte das Eintrocknen der Kiemenquasten nicht längere Zeit als bei I und II, desgleichen erfolgte auch die erste Häutung, sobald sie auf's Land krochen.

V zeigte noch viel auffallendere Abweichungen bei der Verwandlung, wie III und IV.

Da dieses Individuum von Anfang an viel schwächer aussah wie die andern und auch im Wachsthum auffallend zurückblieb, so konnte dies keineswegs überraschen. Es gebrauchte vierzehn Tage statt vier, um die Verwandlung so weit durchzumachen, dass es das Wasser verlassen konnte. Von ganz besonderem Interesse war es, das Verhalten dieses Individuums während dieser Zeit zu verfolgen. Es war bei seiner zarten und schwächlichen Natur selbstverständlich für alle äusseren Einflüsse viel empfänglicher wie die andern. Wurde es der Luft zu lange ausgesetzt, so nahm es eine hellere Farbe an. Ausserdem gab es einen eigenthümlichen Geruch von sich, ähnlich dem, den Salamander verbreiten, wenn sie geängstigt oder gefährdet werden. Sobald diese Erscheinungen eintraten, wurde es gleich in tieferes Wasser gebracht, wo es sofort untertauchte und sich allmählig wieder erholte. Die Kiemen entfalteten sich dann immer wieder von Neuem. Dasselbe Experiment wurde wiederholt gemacht und war jedesmal von demselben

Erfolge begleitet, woraus wohl geschlossen werden darf, dass durch die Ausübung eines zu energischen Zwanges mit Absicht auf die Beschleunigung des Umwandlungsprocesses ein Stillstand und sogar bei fortgesetztem Zwange der Tod eintreten kann.

Von Axolotl V bleibt noch anzuführen, dass er nicht wie alle andern bei der ersten Häutung, sondern zur Zeit der vierten aus dem Wasser kroch.

Alle Axolotl sind heute noch am Leben und gesund und kräftig entwickelt, so dass von Seiten ihres Ernährungszustandes ihrer Fortpflanzung Nichts im Wege stünde. Der grösste unter den ersten Vieren hat eine Länge von 15 Cm., Axolotl V misst 12 Cm.

Aus dem Gesagten dürfte die Richtigkeit der Eingangs aufgestellten Ansicht erwiesen sein: Axolotl-Larven vollenden zum grössten Theil, wenn nicht alle, ihre Metamorphose, wenn sie erstens gesund aus dem Ei schlüpfen und richtig gefüttert, und zweitens Einrichtungen getroffen werden, die sie vom Athmen unter dem Wasser zum Athmen über dem Wasser nöthigen. Selbstverständlich darf dieser Zwang nur ganz allmählig und in einer Weise ausgeübt werden, die die Lebenskraft des Thieres nicht über Gebühr in Anspruch nimmt.

Freiburg i. Br., Juli 1875.

Marie v. Chauvin.

Ich bemerke zu den vorstehenden Aufzeichnungen, dass die Umwandlung in allen fünf Fällen eine vollständige war, nicht zu verwechseln mit der, welche alle in kleinen Glasgefässen gehaltenen Axolotl mit der Zeit mehr oder weniger eingehen. Es kommt hier nämlich häufig zu gewissen Abänderungen, welche auf die Amblystomaform abzuzielen scheinen, ohne dass aber dieselbe erreicht würde. Bei den fünf erwachsenen Axolotl, welche ich augenblicklich besitze und von denen zwei mindestens vier Jahre alt sind, sind die Kiemen alle sehr zusammengeschrumpft, aber Ruderschwanz und Rückenkamm sind unverändert. Es kann aber auch der Kamm schwinden und der Schwanz sich verschmälern, ohne dass deshalb von einer Umwandlung zum Amblystoma die Rede sein könnte, wie weiter unten gezeigt werden soll.

Was die Dauer der Umwandlung betrifft, so betrug sie bei den Axolotl'n I—IV im Ganzen 12—14 Tage. Davon kommen vier auf die ersten Veränderungen, während deren das Thier noch im Wasser bleibt, die übrige Zeit aber auf die Vollendung der Metamorphose auf dem Lande. DUMÉRIL giebt die Dauer der Metamorphose auf 16 Tage an.

Aus den mitgetheilten Versuchen scheint mir Folgendes besonders beachtenswerth: Die fünf Axolotl-Larven, welche allein in Betracht kommen können, da die andern früh starben, machten alle ohne Ausnahme die Metamorphose durch und wurden Amblystomen. Nur einer davon, Nr. I, zeigte durch anhaltendes Schwimmen an der Oberfläche, welches am Ende des sechsten Monats bemerkt wurde, eine entschiedene Hinneigung zur Metamorphose, eine Vorliebe für Lungenathmung. Von diesem Individuum darf deshalb wohl angenommen werden, dass es auch ohne künstliche Nachhülfe an's Land gekommen und die Umwandlung eingegangen wäre, ganz so, wie dies in den etwa 30 Fällen, welche DUMÉRIL im Ganzen beobachtet hat, der Fall war.

Für Nr. II, III und IV dagegen ist eine solche Vermuthung wenig wahrscheinlich. Alle drei Larven suchten sich im tieferen Wasser zu halten, vermieden so lange es möglich war die seichten Stellen, die sie zur blossen Lungenathmung zwangen, und gelangten so auch um mehr als einen Monat später erst zur Verwandlung.

Bei Nr. V vollends kann es kaum zweifelhaft erscheinen, dass es sich nicht umgewandelt haben würde ohne die gewaltsame Gewöhnung an das Ausharren in der Luft.

Man darf aus diesen Ergebnissen wohl den Schluss ziehen, dass die meisten Axolotl-Larven sich in die Amblystomaform umwandeln, wenn sie im Alter von sechs bis neun Monaten in so seichtes Wasser gebracht werden, dass sie vorwiegend mit den Lungen athmen müssen. Die vorliegenden Versuche sind allerdings der Zahl nach sehr gering, aber ein solcher Schluss darf dennoch nicht voreilig genannt werden, wenn man bedenkt, dass DUMÉRIL unter vielen Hunderten (die Zahl ist nicht genau angegeben) von Axolotl'n nur einige dreissig Amblystomen erhielt, dass ebenfalls unter einigen hundert Axolotln v. KÖLLIKER nur ein einziges Amblystoma züchtete.

Fraglich bleibt nur noch, ob jede Larve zur Metamorphose gezwungen werden kann, und diese Frage kann nur durch neue Versuche entschieden werden. Es war meine Absicht gewesen, die Veröffentlichung der mitgetheilten Versuche so lange zu verschieben, bis dieselben in grossem Maassstabe von Fräulein v. CHAUVIN wiederholt sein würden, da indessen meine Axolotl in diesem Jahre (1875) keine Brut geliefert haben, musste ich vorläufig darauf verzichten, und konnte dies um so eher, als es für die theoretische Verwerthung der Thatsachen ziemlich irrelevant ist, ob alle oder nur fast alle Axolotl zur Umwandlung sich zwingen lassen. Dagegen will ich nicht unterlassen zu erwähnen, dass der Conservator des hiesigen zoologischen Museums,

Herr GEHRIG, eine ziemliche Anzahl von Larven derselben Brut aufzog, mit welcher Fräulein v. CHAUVIN experimentirte, und dass von diesen Larven sechs den Winter überlebten ohne die Metamorphose einzugehen. Sie wurden stets in tiefem Wasser gehalten, und bildeten also den Gegenversuch zu dem oben mitgetheilten, sie beweisen, dass nicht etwa diese ganze Brut von vornherein die Neigung besass, die Metamorphose einzugehen.

Sollen nun die neuen Thatsachen verwerthet werden, um unsere Vorstellung von dem Wesen dieses ungewöhnlichen Umwandlungsprocesses zu klären, so müssen vor Allem die schon bekannten Daten zu Hülfe gezogen werden.

Zuerst ist festzustellen, dass *Siredon mexicanus* in seiner Heimat, so viel wir wissen, niemals die Metamorphose eingeht. Man kennt ihn von dort nur in der *Siredon*form. Die Angaben, die ich darüber finde, rühren von DE SAUSSURE¹⁾ her, der selbst den Axolotl in den mexicanischen Seen beobachtet hat. Dieser Forscher hat niemals auch nur ein einziges Amblystoma in der Nähe der Seen gefunden und »doch ist die Larve (der Axolotl) dort so gemein, dass man sie zu Tausenden auf den Markt bringt«. DE SAUSSURE glaubt, dass der Axolotl sich in Mexico nicht umwandelt.

Dasselbe giebt ganz bestimmt COPE²⁾ an, von dessen in Amerika gezüchteten Individuen von *Siredon mexicanus* auch in Gefangenschaft keines »Neigung zeigte sich zu metamorphosiren«. Dagegen sah TEGETMEIER³⁾ bei einem von fünf Individuen, die aus dem See von Mexico stammten, die Verwandlung eintreten, und es ist somit auch die zweite Thatsache festgestellt, dass auch der echte und eigentliche Axolotl in der Gefangenschaft sich unter Umständen in ein Amblystoma verwandelt.

Diese Bemerkung würde überflüssig sein, wenn es sich so verhielte wie man lange Zeit glaubte, dass nämlich die Axolotl des Pariser Pflanzengartens, deren Metamorphose zuerst beobachtet wurde und damals so grosses Aufsehen erregte, wirklich sich auf den *Siredon mexicanus*, den einzigen *Siredon*, der in seiner Heimat den Namen Axolotl führt, bezögen.

In seiner ersten Mittheilung war DUMÉRIL selbst noch dieser Meinung; er nannte damals das Thier »*Siredon mexicanus* s. Hum-

1) Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Gesellschaft. Einsiedeln 1868.

2) DANA and SILLIMAN Amer. Journ. 3. Series I p. 89. Annals natur. hist. VII, p. 246.

3) Proceed. zoolog. soc. 1870. p. 460.

boldii«¹⁾, später aber in seiner ausführlichen Arbeit²⁾ über die im Pflanzengarten beobachtete Umwandlung der Axolotl widerrief er diese Ansicht und kam nach einer kritischen Beleuchtung der fünf beschriebenen Siredonarten zu dem Schlusse, dass die Axolotl, welche das Pariser Museum besitzt, wahrscheinlich *Siredon lichenoides* Baird seien.

Somit bezögen sich alle die in Europa beobachteten Umwandlungen von Axolotl'n auf diese Art, denn — soviel mir wenigstens bekannt ist — sind sie alle Abkömmlinge der Pariser Colonie. Auch meine Versuchsthiere stammen indirect dorthier.

Damit stimmt es nun freilich nicht, dass die *Amblystoma*form, welche DUMÉRIL von seinen Axolotl'n erhielt, am ersten noch mit der von COPE aufgestellten Art *A. tigrinum* stimmte, während wir durch MARSH³⁾ erfahren, dass *Siredon lichenoides* Baird sich in *Amblystoma mavortium* Baird umwandelt, wenn es überhaupt die Metamorphose eingeht.

MARSH fand den *Siredon lichenoides* in alpinen Seen (7000' über dem Meere) im Südwesten der Vereinigten Staaten (Wyoming Territory) und erhielt aus ihnen durch Züchtung in Aquarien das *Amblystoma mavortium* Baird. Er hält es indessen für zweifelhaft, ob das Thier auch in seiner Heimat die Umwandlung durchmacht, freilich ohne rechte Begründung und aus rein theoretischen Muthmassungen, weil nämlich nach seinem Ermessen »die kältere Temperatur dort dazu weniger günstig sei«⁴⁾.

Wenn ich die Richtigkeit dieser letzten Vermuthung bezweifle, so geschieht dies nur, weil das *Amblystoma mavortium* im Naturzustande in vielen Theilen der Vereinigten Staaten gefunden worden ist, nämlich in Californien, Neu-Mexico, Texas, Kansas, Nebraska und Minnesotah. Es ist indessen keineswegs undenkbar, dass die Art gerade in den Alpenseen, aus welchen sie MARSH erhielt, sich anders verhält in Bezug auf Metamorphose, als auf andern Wohngebieten, wie dies aus den weiter unten anzuführenden Beobachtungen über Triton hervorgehen wird.

Somit glaube ich einstweilen, ehe weitere Beobachtungen vorliegen,

1) Compt. rend. Bd. 60, p. 765 (1865).

2) Nouvelles Archives du Museum d'hist. nat. Paris 1866. Bd. II, p. 268.

3) Proceed. Boston Soc. Vol. XII, p. 97; SILLIMAN, Amer. Journ. Vol. 46, p. 364; ein Referat darüber in TROSCHER'S Jahresbericht für 1868. p. 37.

4) Proceed. Boston Soc. Vol. XII, p. 97; SILLIMAN, Amer. Journ. 46, p. 364. Ich konnte diese Schriften nicht selbst einsehen und citire nach dem Referat in TROSCHER'S Jahresbericht für 1868, p. 37.

annehmen zu müssen, dass die Pariser Axolotl nicht *Siredon lichenoides* sind, sondern eine dieser Art sehr nahe verwandte, wahrscheinlich neue Art.

Darauf kommt indessen bei der Beurtheilung des Umwandlungsvorganges nicht viel an, wenn nur soviel feststeht, dass dieser Axolotl in seiner Heimat die Metamorphose nicht eingeht, oder doch nur ebenso ausnahmsweise, wie in Europa. Leider findet sich in den Mittheilungen DUMÉRIL's nirgends eine genaue Angabe über den Fundort dieser aus »Mexico« eingeführten Thiere; wahrscheinlich war dieser ihm selbst unbekannt, und so kann ich nur nach der Autorität von COPE anführen, dass noch nie ein Amblystoma aus den südlich von den Provinzen Tamaulipas und Chilhuahua, d. h. also südlich vom Wendekreis, gebracht worden ist¹⁾.

Das giebt indessen auch keine Sicherheit. Viel wichtiger ist die oben belegte Thatsache, dass der echte Axolotl der Seen um die Stadt Mexico sich dort niemals in ein Amblystoma verwandelt, dass aber auch diese Art in einzelnen Fällen in der Gefangenschaft die Metamorphose eingeht. Daraus nun und aus der Thatsache, dass auch der Pariser Axolotl sich nur in sehr kleinem Procentsatz in der Gefangenschaft umwandelt, darf geschlossen werden, dass auch er in seiner Heimat sich entweder gar nicht, oder nur sehr ausnahmsweise umwandelt.

Allein noch eine andere Reihe von Thatsachen kommt bei der Beurtheilung der Umwandlungsgeschichte sehr wesentlich in Betracht, ich meine die Existenz einer ziemlichen Anzahl von Amblystomaarten im Naturzustand. In der »Revision der Salamandriden-Gattungen«, welche STRAUCH²⁾ vor einigen Jahren gegeben hat, werden nach dem Vorgange von COPE³⁾ zwanzig in Nordamerika lebende Arten von Amblystoma Tschudi aufgeführt. Wenn nun auch einige dieser Arten nur auf je ein Exemplar basirt sind und deshalb, wie STRAUCH mit Recht meint, »wohl mit der Zeit eingezogen werden müssen«, so bleibt doch immerhin eine ganze Reihe von Arten übrig, welche sicher als Amblystomen leben und sich fortpflanzen und welche von der Breite von New-York an bis zur Breite von Neu-Mexico hin ihren Wohnsitz haben. Es giebt also sicher *Siredon*arten, welche auch unter ihren natürlichen Lebensbedingungen regelmässig die Amblystomaform annehmen und sich in

1) DANA and SILLIMAN'S Amer. Journ. 3. Series, I. p. 89; Annals of nat. hist. VII, p. 246.

2) Proceed. Acad. Philad. XIX. 1867. p. 166—209.

3) Mém. Acad. Pétersb. Bd. 16.

ihr fortpflanzen, während es andererseits mindestens zwei Arten giebt, welche sich unter ihren jetzigen natürlichen Lebensbedingungen nur als Siredon fortpflanzen. Es ist nur eine andere Ausdrucksweise für diese Thatsache, wenn man sagt: der mexicanische Axolotl sowie der Pariser Siredon, heisse nun dieser lichenoides oder anders, steht auf niedrigerer phyletischer Entwicklungsstufe als die übrigen Amblystomaarten, die sich in der Salamanderform fortpflanzen. Dagegen kann Niemand etwas einwenden, während der andere, von allen Autoren entweder ausgesprochene, oder stillschweigend vorausgesetzte Satz schon eine Theorie enthält und zwar, wie ich glaube, eine unrichtige, der Satz: der mexicanische Axolotl ist auf niedrigerer phyletischer Entwicklungsstufe stehen geblieben.

Alle Zoologen, die sich über die Umwandlung des Axolotl ausgesprochen haben und die nicht etwa wie ihr erster Beobachter noch in den CUVIER'schen Anschauungen von der Unveränderlichkeit der Species befangen sind, fassten den Vorgang so auf, als handle es sich dabei um eine Art, die bisher durch irgend welche besondere Verhältnisse auf niedrigerer Entwicklungsstufe zurückgeblieben sei und nun durch irgendwelche Einflüsse zum Fortschreiten auf eine höhere Stufe angeregt worden sei.

Auch ich selbst habe lange Zeit nicht geglaubt, dass sich die Sache anders auffassen liesse, so wenig ich auch im Stande war, alle Erscheinungen mit dieser Auffassung in Einklang zu setzen. So äusserte ich mich noch im Jahre 1872 folgendermassen: ¹⁾ »Warum sollte nicht eine plötzliche Veränderung aller Lebensverhältnisse (Uebersiedlung von Mexico nach Paris) eine directe Einwirkung auf den Organismus des Axolotl gehabt haben, so dass er plötzlich eine höhere Entwicklungsstufe erreichte, die viele seiner Verwandten längst erreicht haben, die offenbar in der Natur seines Organismus liegt und die er selbst vielleicht auch in seinem Vaterland erreicht haben würde, wenn auch später? Oder wäre es undenkbar, dass bei der plötzlichen Versetzung aus 8000' über dem Meere (mexicanisches Hochland) in die Höhe von Paris gerade die Respirationsorgane einen Anstoss zu der nahe liegenden Abänderung erhalten hätten? Somit haben wir es aller Wahrscheinlichkeit nach mit einer directen Einwirkung veränderter Lebensbedingungen zu thun«.

Dass der Inhalt des letzten Satzes auch heute noch festgehalten werden muss, versteht sich nach den oben mitgetheilten Versuchen von selbst, die ja gerade darthun, dass man durch Anwendung bestimmter

1) Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung. Leipzig 1872. p. 33.

äusserer Einflüsse es bis zu einem gewissen Grad in der Hand hat, die Umwandlung hervorzurufen. Gerade darin liegt das Neue, was diese Versuche gebracht haben.

Aber sind wir damit auch gezwungen, das Phänomen als in der oben bezeichneten Weise aufzufassen? d. h. als plötzlich eintretende gewissermassen mit einem Schlage erfolgende phyletische Weiterentwicklung der Art? Ich glaube nicht.

Was mich zuerst an dieser Auffassung irre machte, war der Anblick der lebenden aus meinen Axolotllarven erzogenen Amblystomen.

Diese Thiere zeigen nämlich keineswegs blos in einzelnen Characteren eine Abweichung vom Axolotl, sondern sie unterscheiden sich von ihm schon in ihrem ganzen Habitus; sie differiren gewissermassen in allen Theilen, wenn auch in manchen schwächer, in andern stärker, kurz sie sind ganz andere Thiere geworden. Dem entsprechend leben sie auch ganz anders, gehen nicht mehr in's Wasser, sondern halten sich bei Tage gern im feuchten Moos ihres Zwingers versteckt, bei Nacht aber kommen sie hervor und suchen ihre Nahrung auf dem Trockenen.

Ich hätte nun zwar die grosse Verschiedenheit zwischen beiden Entwicklungsstufen schon aus den mir längst bekannten anatomischen Daten erkennen können, welche DUMÉRIL über den Bau seiner Amblystomen gegeben hat; allein das Zusammenlesen vieler Detailangaben giebt noch kein lebendiges Bild, jedenfalls brachte mir erst der Anblick des lebenden Thieres zum Bewusstsein, mit einer wie tief greifenden Umwandlung wir es hier zu thun haben, dass dieselbe keineswegs blos diejenigen Theile betrifft, welche direct von der Veränderung der Lebensweise betroffen werden, wie die Kiemen, sondern dass die meisten, wenn nicht alle Theile des Thieres einer Umwandlung unterliegen, welche zwar sehr wohl theils als morphologische Anpassung an neue Lebensverhältnisse gedeutet werden kann, theils als Folgen dieser Anpassungen (correlative Abänderungen), ganz unmöglich aber in Bausch und Bogen als plötzlich eingetretene Wirkung dieser veränderten Lebensbedingungen.

So wenigstens nach meiner Anschauung, nach welcher eine sprungweise Entwicklung der Arten in der Weise, wie sie hier vor sich gegangen sein müsste, ganz undenkbar ist. Ich gestehe gern ein, dass noch vor einigen Jahren die Frage, ob auch sprungweise Entwicklung vorkommt, für mich noch eine offene war, seitdem aber haben mich meine Untersuchungen immer mehr zu der Ueberzeugung hingedrängt, dass dieselbe überhaupt nicht vorkommt, wie ich an einem andern Orte darlegen will.

Hier habe ich mich auf die Beurtheilung dieses einzelnen Falles zu beschränken, eines Falles, der mir — wie oben schon angedeutet wurde — ganz besonders geeignet erscheint, die grosse Alternative kritisch zu beleuchten, um welche sich augenblicklich der Kampf der Meinungen bewegt, in Betreff der Descendenzlehre.

Ich darf wohl annehmen, dass es bisher den Meisten mit der Metamorphose des Axolotl ähnlich gegangen ist, wie mir selbst: es kam ihnen nicht zum Bewusstsein, wie weit die Umwandlung geht; und so mag es zu erklären sein, dass auch die theoretische Tragweite des Falles von keiner Seite recht betont wurde. Es ist aber offenbar ein Fall von ganz ungewöhnlicher principieller Bedeutung. Ich glaube, es lässt sich leicht zeigen, dass die bisher ziemlich allgemein angenommene Deutung der Umwandlungsgeschichte des Pariser Axolotl zugleich die Anerkennung eines sehr weit tragenden Princips in sich schliesst. Wenn nämlich diese Deutung die richtige wäre, dann wäre zugleich meines Erachtens die Meinung derjenigen als richtig erwiesen, welche wie KÖLLIKER, ASKENASY, NÄGELI und unter den Philosophen HARTMANN und HUBER die Umwandlung der Arten in erster Instanz auf eine den Organismen innewohnende Triebkraft zurückführen wollen, auf ein actives, d. h. selbstthätiges »Entwicklungsgesetz«, ein »Vervollkommnungsprincip«, oder wie ich es zu nennen vorziehen möchte: eine phyletische Lebenskraft, im Gegensatz zu der auf dem Gebiete der Ontogenese vollkommen entsprechenden Lebenskraft der sogenannten »Naturphilosophen«.

Wenn nämlich die zu Amblystomen gewordenen Axolotl als Individuen aufzufassen sind, welche angeregt durch äussere Einflüsse der phyletischen Entwicklung der übrigen Individuen voran geeilt sind, dann kann dieser Fortschritt nur auf Rechnung einer phyletischen Lebenskraft gesetzt werden, denn die Umwandlung ist eine plötzliche, sie lässt keine Zeit zu allmäliger Anpassung im Laufe von Generationen. Indirecter Einfluss der äussern Lebensverhältnisse, d. h. Naturzüchtung, ist demnach von vorne herein ausgeschlossen, directer Einfluss der veränderten Lebensverhältnisse reicht aber bei Weitem nicht aus zur Erklärung der totalen Umwandlung des gesammten Baues, wie ich sie vorhin schon angedeutet habe und jetzt näher ausführen will.

Die Unterschiede zwischen dem Pariser Axolotl und seinem Amblystoma sind nach DUMÉRIL, KÖLLIKER und meinen eigenen Beobachtungen die folgenden:

4) Die Kiemen verschwinden, die Kiemenspalten schliessen sich und von den Kiemenbogen bleibt nur der vorderste bestehen, die hinteren verschwinden. Zugleich verändert sich das Os hyoideum (DUMÉRIL).

2) Der Rückenamm verschwindet vollständig (DUMÉRIL).

3) Der Ruderschwanz wandelt sich in einen salamanderähnlichen Schwanz um (DUMÉRIL), der indessen nicht wie dort drehrund, sondern etwas von der Seite her zusammengedrückt ist (WEISMANN).

4) Die Haut bekommt gelblichweisse, unregelmässig an den Seiten und dem Rücken vertheilte Flecke (DUMÉRIL), während zugleich ihre früher grauschwarze Grundfarbe sich in ein glänzendes Grünschwarz umwandelt (WEISMANN), daneben verliert sich die schleimige Hautsecretion und die Hautdrüsen werden undeutlich (KÖLLIKER).

5) Die Augen werden vorstehend und die Pupillen eng (KÖLLIKER) und es bilden sich Augenlider, welche das Auge vollständig schliessen können, während beim Axolotl nur eine schmale Ringfalte das Auge umgiebt, so dass dasselbe nicht geschlossen werden kann (WEISMANN).

6) Die Zehen verschmälern sich und verlieren ihre hautartigen Anhänge (KÖLLIKER) oder genauer die halben Schwimmhäute, welche das proximale Ende der Zehen an allen Füßen verbindet (WEISMANN).

7) Die Gaumenzähne stehen bei diesen wie bei allen Amblystomen in einer Querreihe, während sie beim Axolotl ähnlich wie bei den Tritonlarven an der Seite des Gaumengewölbes stehen in Gestalt eines bogenförmig gekrümmten, mit mehrfacher Zahnreihe besetzten Bandes¹⁾ (DUMÉRIL, siehe dessen Abbildung a. a. O. p. 279).

8) Beim Axolotl trägt der Unterkiefer ausser den Zähnen auf dem oberen Rand des Knochens noch »de très petites dents disposées sur plusieurs rang«; diese letzteren schwinden nach der Metamorphose (DUMÉRIL). Ich füge hinzu, dass die bleibenden Zähne dem Os dentale des Unterkiefers angehören, die vergänglichen dem Os operculare²⁾.

9) Die hintere Fläche der Wirbelkörper ist leicht ausgehöhlt, vor wie nach der Umwandlung; die vordere aber ist beim Amblystoma weniger concav als beim Siredon (DUMÉRIL).

Die unter 7 und 9 angeführten Angaben DUMÉRIL's habe ich bis jetzt nicht constatiren können, da ich keines meiner lebenden Amblysto-

1) DUMÉRIL lässt die Zähne des Vomer von denen des Os palatinum durch eine Lücke getrennt sein. Wahrscheinlich war dieselbe eine künstliche, da GEGENBAUR (FRIEDREICH u. GEGENBAUR, der Schädel des Axolotl, Würzburg 1849) den Zahnstreifen ohne Unterbrechung, von einem auf den andern Knochen übergehend, abbildet. Ebenso verhält es sich bei drei Axolotl'n, welche ich darauf untersuchen konnte; übrigens ist diese kleine Differenz in der hier behandelten Frage ganz gleichgültig.

2) Siehe O. HERTWIG, »Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle.« Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XI. Supplementheft. 1874.

men nur deshalb tödten wollte, um die Angaben eines Forschers zu bestätigen, dem man darin gewiss vollständiges Vertrauen schenken darf. Ebenso habe ich die Umwandlung der Kiemenbogen noch nicht nachgesehen, alle übrigen von KÖLLIKER oder DUMÉRIL gegebenen Daten kann ich vollkommen bestätigen.

Die Unterschiede im Bau, welche zwischen Axolotl und Amblystoma bestehen, sind bedeutend grössere und gewichtigere, als sie zwischen benachbarten Gattungen, ja grösser, als sie zwischen den Familien der Urodelen sich finden. Die Gattung Siredon gehört ohne allen Zweifel zu einer andern Unterordnung, als die Gattung Amblystoma, in welche sie sich gelegentlich umwandelt. STRAUCH, der neueste Systematiker dieser Gruppe unterscheidet die Unterordnung der Salamandrida von der der Ichthyodea durch den Besitz von Augenlidern und durch die Stellung der Gaumenzähne in einfacher Reihe am hintern Rande des Gaumenbeines, während bei den Ichthyodea die Lider fehlen und die Gaumenzähne entweder am »Vorderrand des Gaumenbeins stehen« oder »als bürstenförmige Haufen die ganze Oberfläche der Gaumenplatten bedecken«.

Wie wäre es nun möglich, derartige weit auseinander stehende anatomische Charactere als Umwandlungen zu betrachten, die durch einmalige Einwirkung abweichender Lebensbedingungen plötzlich hervorgerufen worden wären?

Und mit dem Ausfall der alten und der Entstehung neuer Gaumenzähne geht Hand in Hand eine Veränderung im anatomischen Bau der Wirbelsäule, und — wie wir aus KÖLLIKER's ganz richtiger Bemerkung über das Aufhören der schleimigen Hautsecretion schliessen dürfen — in dem histologischen Bau der Haut vor sich!

Wer wollte es unternehmen, alle diese tiefgreifenden Veränderungen als directe und plötzliche Wirkung irgend welcher einmal einwirkenden äussern Einflüsse zu erklären? Und wenn selbst Jemand Neigung hätte, dieselben etwa als Folgen des Wegfalls der Kiemen, demnach als correlative Abänderungen zu deuten, was wäre eine solche Correlation anders, als die umgetaufte phyletische Lebenskraft, von der oben die Rede war?

Denn wenn von einer durch directen Einfluss äusserer Agentien gesetzten Abänderung aus der ganze Körper sich durch Correlation in ein paar Tagen gerade so in allen seinen Theilen umwandeln kann, wie es für die neuen Lebensbedingungen, in denen er von nun an leben soll, am angemessendsten erscheint, dann ist das Wort »Correlation« nur noch eine Phrase, durch die Nichts erklärt, wohl aber der Versuch einer besseren Erklärung verhindert wird!

Dann ist es vorzuziehen, wenn man sich einfach zu dem Glauben an eine phyletische Lebenskraft bekennt.

Es ist übrigens gar nicht statthaft eine derartige Erklärung auch nur versuchen zu wollen, denn wir kennen ja Urodelen, welche im erwachsenen Zustande keine Kiemen haben und dennoch alle übrigen Merkmale der Ichthyodea besitzen: Mangel der Augenlider, charakteristischen Typus der Gaumenzähne und des Zungenbeinapparates; so die Gattungen *Amphiuma* L., *Menopoma* Harl. und *Cryptobranchus* v. d. Hoev. Die beiden ersten Gattungen besitzen bekanntlich noch Kiemenspalten, *Cryptobranchus* dagegen hat sogar auch die Kiemenspalten verloren, die bei ihm ganz wie bei *Amblystoma* von der Haut überwachsen sind, und dennoch ist er nach dem übereinstimmenden Zeugnis aller Systematiker ein echter Fischmolch nach Habitus, Zungenbeinapparat, Gaumenzähnen¹⁾ u. s. w. Es kommt noch dazu, dass auch der Axolotl selbst die Kiemen verlieren kann, ohne deshalb schon sich in ein *Amblystoma* umzuwandeln. Ich habe oben erwähnt, dass bei Axolotl'n, die in flachem und luftarmem Wasser gehalten werden, häufig die Kiemen sich verkleinern, es kommt aber auch vor, dass sie ganz zusammenschrumpfen. Ich besitze einen in Spiritus conservirten Axolotl, bei welchem die Kiemen bis auf kleine unregelmässige Höcker zusammengeschrumpft sind, zugleich fehlt der Rückenamm so vollständig, dass sogar an seiner Stelle eine Längsfurche entstanden ist, und auch am Schwanz ist der Hautsaum am untern Rande vollständig, am oberen etwa zur Hälfte geschwunden. Trotzdem ist das Thier vom Bau des *Amblystoma* weit entfernt, es besitzt den Kiemenbogenapparat, die Gaumenzähne, die Haut u. s. w. des Axolotl.

Dies beweist also, dass der Wegfall der Kiemen keineswegs immer alle die andern Umwälzungen nach sich ziehen muss, welche wir bei der Metamorphose des Axolotl vor sich gehen sehen, dass diese also keineswegs die nothwendig und unmittelbar eintretende Folge jenes Wegfalls sind.

Ob sie nach langen Generationsfolgen eintreten müssen, ob auch die Nachkommen von *Cryptobranchus* dereinst Salamandridenbau annehmen werden, das ist eine andere Frage, die ich nicht geradezu verneinen möchte, die aber hier gar nicht in Betracht kommt, wo es sich nur um eine etwaige plötzliche Folge des Kiemenwegfalls handelt.

1) S. STRAUCH a. a. O. p. 40.

Die Frage scheint mir demnach so zu liegen: Entweder ist unsere bisherige Auffassung der Umwandlungsgeschichte des Axolotl als einer Weiterentwicklung der Art unrichtig, oder die Existenz einer phyletischen Lebenskraft ist eben durch den Fall vom Axolotl unwiderleglich bewiesen.

Es fragt sich nun, ob das Thatsächliche dieser Umwandlungsgeschichte nicht auch einer andern Deutung fähig ist?

Ich glaube, dass dies allerdings möglich ist und dass sich eine andere Deutung sogar mit einem ziemlichen Grad von Wahrscheinlichkeit als die richtige erweisen lässt.

Ich halte diejenigen Amblystomen, welche sich in der Gefangenschaft aus *Siredon mexicanus* (s. *pisciformis*), sowie aus dem Pariser Axolotl in einzelnen Fällen entwickelt haben, nicht für Fortschritts-, sondern für Rückschlagsformen, ich glaube, dass die Axolotl, welche heute die Seen von Mexico bevölkern, eine geologische (oder besser zoologische) Epoche früher bereits Amblystomen waren, dass sie aber durch Veränderungen in ihren Lebensbedingungen wieder auf die frühere Stufe der Perennibranchiaten zurückgesunken sind.

Ohne Zweifel bin ich zu dieser Auffassung zuerst durch die Resultate geführt worden, welche sich mir aus meinen Studien über den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge ergeben hatten¹⁾.

Auch dort handelt es sich um zwei verschiedene Gestalten, unter welchen ein und dieselbe Art auftritt und von welchen sich als wahrscheinlich nachweisen lässt, dass die eine die phyletisch ältere, die andere die jüngere ist. Die jüngere Sommerform ist nach meiner Anschauung durch allmälige Erwärmung des Klimas aus der in einer früheren zoologischen Epoche allein vorhandenen Winterform hervorgegangen, aber diese, die primäre Form, hat darum nicht aufgehört zu existiren, sondern wechselt heute noch in jedem Jahre als Winterform mit der secundären, der Sommerform, ab.

Es gelingt nun bei den saison-dimorphen Schmetterlingen leicht, die Sommerbrut dazu zu bewegen die Winterform anzunehmen, und zwar dadurch, dass man ihre Puppen längere Zeit einer niederen Temperatur aussetzt, und es lässt sich in hohem Grade wahrscheinlich machen, dass diese plötzlich eintretende, oft sehr weit gehende Abän-

1) Studien zur Descendenztheorie. I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge, Leipzig 1875.

derung oder Umwandlung nur scheinbar plötzlich entsteht und nur scheinbar die Folge einer einmaligen nur bei dieser Generation einwirkenden Kälte ist, dass sie vielmehr in Wahrheit auf Rückschlag zur primären Form der Art beruht, dass somit die einmal eintretende Kälte nur der Anstoss zum Rückschlag, nicht aber die wahre Ursache der Umwandlung ist. Diese muss vielmehr in der langdauernden Einwirkung der Kälte gesucht werden, welcher Tausende von Generationen der Vorfahren unserer heute lebenden Schmetterlinge unterworfen waren und deren Endresultat eben die Winterform war.

Nehmen wir nun einen Augenblick an, meine eben gegebene Deutung der Umwandlungsgeschichte des Axolotl sei richtig, so hätten wir hier Verhältnisse, die denen des Saison-Dimorphismus in mancher Beziehung analog wären. Zwar wechseln hier nicht mehr beide Formen regelmässig mit einander ab, aber die primäre Form kann gelegentlich und zwar durch Anstoss äusserer Verhältnisse an Stelle der secundären auftreten.

Wie es dort gelingt die Sommerbrut durch Einwirkung von Kälte zum Aufgeben der Sommerform und zur Annahme des Winterkleides zu bewegen, so gelingt es hier, die Axolotl durch Nöthigung zur Luftathmung auf einer gewissen Altersstufe in den Amblystomazustand überzuführen, und weiter: wie beim Saison-Dimorphismus es sich nachweisen lässt, dass diese künstlich hervorgerufene Umwandlung nur scheinbar eine plötzliche Neugestaltung ist, in Wahrheit aber ein Rückschlag auf die viel ältere Winterform, so hätten wir es auch hier nicht mit einer wirklichen Neugestaltung der Art zu thun, sondern nur mit einer scheinbaren, einem Rückschlag auf die phyletisch ältere Form der Art.

Das klingt nun freilich sehr paradox, insofern hier eine Form durch Rückschlag entstanden sein soll, welche doch als die höher entwickelte unzweifelhaft gelten muss. Ich glaube aber, dass bei näherer Betrachtung sich viel von dem Paradoxen verlieren wird, was in dieser Auffassung zu liegen scheint.

Vor Allem ist zu bedenken, dass die phyletische Entwicklung der Arten keineswegs immer gerade vorwärts gegangen zu sein braucht. Wir haben ja Beispiele genug von Rückentwicklung, wenn auch in ziemlich anderem Sinne, so bei Parasiten und bei solchen Formen, welche von freier Ortsbewegung zur sedentären Lebensweise herabgesunken sind. Ich verkenne nicht den Unterschied, welcher zwischen dieser Art der Rückentwicklung durch Verkümmern bestimmter Organe und Organsysteme und zwischen förmlichem Rückschlag besteht. Letzterer ist die Rückkehr zu einer schon ein-

mal dagewesenen Thierform, im ersteren Falle aber wird trotz aller Vereinfachung der Organisation doch immer etwas ganz Neues gebildet. Ich vermag aber nichts principiell Ungereimtes in der Annahme zu sehen, dass auch ein förmlicher Rückschlag, sei es einer ganzen Art, oder doch der Artgenossen eines bestimmten Wohngebietes als möglich gedacht wird, und ein weiteres Zugeständniss verlange ich vorläufig nicht. Warum sollte es z. B. so ganz undenkbar sein, dass der Axolotl schon in einer längst entschwundenen Zeit sich dem Landleben angepasst, dass er allmählig durch directe und indirecte Wirkung veränderter Lebensbedingungen die Salamanderform sich erworben hatte, später aber bei von Neuem eintretenden, seiner augenblicklichen Organisation ungünstigen Veränderungen der Lebensverhältnisse wieder in die alte oder doch eine ihr nahestehende Form zurückgefallen ist?

Jedenfalls enthält eine solche Annahme Nichts, was mit bekannten Thatsachen in Widerspruch stünde, dann aber lässt sie sich in mehrfacher Weise stützen, und schliesslich empfiehlt sie sich dadurch, dass sie — nach meiner Ansicht wenigstens — die einzige annehmbare Erklärung der vorliegenden Thatsachen liefert.

Die oben erwähnte Existenz einer ganzen Reihe von Amblystoma-Arten beweist einmal, dass Siredon-Arten sich zur Salamanderform aufschwingen und in dieser sich regelmässig fortpflanzen können, und ferner: dass dieser phyletische Fortschritt bei vielen Arten thatsächlich bereits stattgefunden hat.

Dass aber auch ein Zurücksinken von dieser höhern Entwicklungsstufe auf die niedere eintreten kann, das beweisen mehrfache Beobachtungen an unsern Wassersalamandern.

Es ist bekannt, dass Tritonen unter Umständen — wie man sich gewöhnlich ausdrückt — »im Larvenzustand geschlechtsreif« werden.

Im Jahre 1861 fand DE FILIPPI¹⁾ in einem Sumpf am Lago maggiore fünfzig Tritonen, von denen nur zwei den Bau des ausgewachsenen Wassersalamanders aufwiesen, alle übrigen aber ihre Kiemen noch besaßen, dennoch aber in Körpergrösse und Entwicklung der Geschlechtsorgane mit reifen Thieren übereinstimmten, und zwar in beiden Geschlechtern.

FILIPPI stellte fest, dass diese »geschlechtsreifen Larven« nicht bloss äusserlich durch den Besitz von Kiemen Larven glichen, sondern dass sie auch alle übrigen anatomischen Merkmale der Larven darboten, d. h. die charakteristischen, zu beiden Seiten stehenden Haufen von

1) Sulla larvadel Triton alpestris. Archivio per la Zoologia, 1861.

Gaumenzähnen an Stelle der späteren einfachen Reihe, und eine Wirbelsäule, welche noch in ihrer ganzen Länge von der Chorda dorsalis durchzogen ist.

Nach meiner Auffassung würde dies ein Fall von Rückschlag des Triton auf die zunächst hinter ihm liegende phyletische Stufe, die Perennibranchiatenstufe sein, und in diesem Falle werden wohl die meisten Zoologen, welche überhaupt auf dem Boden der Descendenztheorie stehen, meiner Auffassung beipflichten. Ich wenigstens würde es für ein nutzloses Wortspiel halten, wollte man hier von Larvenfortpflanzung sprechen und glauben Etwas damit erklärt zu haben. Allerdings wird das Thier in demselben Zustande geschlechtsreif, in welchem es als Larve zuerst auftritt, aber eine Einsicht in das Wesen dieses Vorgangs erhalten wir erst durch die Erwägung, dass diese sogenannte »geschlechtsreife Larve« genau den Bau besitzt, welchen das vorhergehende phyletische Stadium der Art besessen haben muss, dass somit ein Rückschlag des Individuums auf das ältere phyletische Stadium der Art vorliegt. Ich halte es für irrig, wenn DUMÉRIL diesen Fall vom Triton in Parallele stellt mit der echten Larvenfortpflanzung der WAGNER'schen Cecidomyienlarven. Dort ist es gewiss nicht Rückschlag auf ein älteres phyletisches Stadium, was die Larven fortpflanzungsfähig macht, denn diese Larven stellen eben überhaupt kein älteres phyletisches Stadium der Art dar, sondern müssen gleichzeitig mit dieser entstanden sein. Die ungeheure Differenz im Bau der Larve und der Fliege erklärt sich nicht daraus, dass Letztere nachträglich aus Ersterer als einer fertigen, gegebenen Grösse entstanden ist, sondern daraus, dass beide gleichzeitig sich an immer weiter auseinander weichende Lebensbedingungen angepasst haben¹⁾. Phyletisch betrachtet sind diese Larven durchaus kein nothwendiger Durchgangspunct für die Entstehung der Fliege. Sie könnten auch ganz anders gebaut sein, ohne dass die Gestalt der Fliege dadurch ebenfalls verändert worden zu sein brauchte, denn die Stadien der Insectenmetamorphose verändern sich unabhängig von einander, entsprechend den Lebensbedingungen, welchen sie unterworfen sind, und üben auf einander gar keinen oder doch nur einen sehr geringen formbestimmenden Einfluss aus, wie ich an einem andern Orte ausführlich darzulegen versuchen werde. Jedenfalls ist »die Fähigkeit dieser Larven (der Cecidomyien), sich ungeschlechtlich zu vermehren, erst secundär erworben worden, wie schon daraus hervorgeht, dass es zahlreiche Arten derselben Mückengattung giebt, welche nicht ammen«. »In der Gestalt,

1) Vergleiche auch LUBBOCK, On the Origin and Metamorphoses of Insects. London 1874.

welche sie heute besitzen, können sie niemals die Rolle des Endstadiums der Ontogenese gespielt, können also auch nicht etwa früher die Fähigkeit geschlechtlicher Fortpflanzung besessen haben¹⁾. Kurz, wir haben es hier mit echter Larvenfortpflanzung zu thun, bei den Tritonen aber mit Rückschlag auf ein älteres phyletisches Stadium.

Auch mit meinem Freunde HAECKEL kann ich nicht einverstanden sein, wenn er gelegentlich den Rückschlag der Tritonen als »Anpassung« an das reine Wasserleben bezeichnet²⁾. Man würde hier doch nur dann von »Anpassung« reden können, wenn man das Wort in einer ganz andern Bedeutung nimmt, als in der, in welcher es DARWIN und WALLACE in die Wissenschaft eingeführt haben. Jene Forscher bezeichneten damit eine allmälige im Laufe von Generationen eintretende Umbildung des Körpers, entsprechend den neuen Erfordernissen neuer Lebensbedingungen, mit andern Worten: die Wirkung der Naturzüchtung, nicht aber die Folge einer einmalig und bei einer Generation plötzlich und direct wirkenden Abänderungsursache.

Gerade weil das Wort »Anpassung« dem gewöhnlichen Sprachgebrauch nach sich in gar mancherlei Sinn verwenden lässt, wäre es wünschenswerth, dasselbe nur in einem genau präcisirten Sinne zu nehmen, vor Allem nicht da von Anpassung zu reden, wo gar keine morphologische Aenderung vorliegt, sondern nur eine Art von Functionswechsel im Sinne DOHRN's³⁾. So z. B. wenn FOREL⁴⁾ nachweist, dass Süßwasser-Lungenschnecken, deren Organisation auf directes Athmen der Luft berechnet ist, dennoch auch in den grössten Tiefen der Alpenseen sich ansiedeln konnten, indem sie ihre Lungen wieder als Kiemen verwendeten. Dass hierbei nicht die geringste Veränderung an den Lungen stattgefunden hat, beweisen die Beobachtungen v. SIEBOLD's⁵⁾, der Pulmonaten flacher Gewässer abwechselnd ihre Lungen zu directer Luftathmung und zur Wasserathmung verwenden sah, je nachdem der Luftgehalt des Wassers ein geringer oder ein bedeutender war. Wollte man mit v. SIEBOLD auf solche Fälle das Wort »Anpassung« schlechthin anwenden, so verlöre dasselbe den speciellen Sinn, der ursprünglich mit ihm gemeint war; als Terminus technicus müsste man das Wort aufgeben.

1) Siehe meine Schrift »Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge«. Leipzig 1875. p. 60.

2) Siehe HAECKEL's Anthropogenie p. 449.

3) Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig 1875.

4) Faune profonde du lac Léman; Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Gesellschaft. Schaffhausen 1873.

5) Diese Zeitschrift Bd. XXIII, 1873.

Jedenfalls liegt bei den fortpflanzungsfähigen Tritonen - »Larven« so wenig ein Fall von echter Anpassung vor, als bei dem ausnahmsweise sich zum Amblystoma umwandelnden Axolotl. In beiden Fällen ist auch die betreffende Umwandlung durchaus nicht unerlässlich für das Leben des Individuums. Reife (kiemenlose) Tritonen dauern, wie ich sehe, viele Monate, wahrscheinlich auch Jahre lang in tiefem Wasser aus, obgleich sie auf reine Lungenathmung angewiesen sind, und Axolotl können, wie ich oben bereits anführte, ganz wohl Jahre lang in seichtem und luftarmem Wasser aushalten. Wenn ihre Kiemen dabei schrumpfen, ja völlig verschwinden können, so ist auch dies nicht Anpassung im DARWIN'schen Sinne, sondern Folge direct wirkender äusserer Einflüsse, hauptsächlich wohl des verminderten Gebrauchs.

Ein dem FILIPPI'schen Falle ganz analoger wurde 1869 von JULLIEN beobachtet. Vier in einem Sumpfe gefischte weibliche Larven von *Lisotriton punctatus* Bell. (Synonym für *Triton taeniatus* Schnd.) erwiesen sich als geschlechtsreif. Sie enthielten in ihren Ovarien reife, zum Ablegen fertige Eier, und zwei davon legten auch wirklich die Eier ab. Vier männliche Larven, welche in demselben Sumpfe gefangen waren, zeigten sich zwar in Bezug auf Körpergrösse ebenso entwickelt, enthielten aber in den Hoden keine Samenfäden, sondern nur »Samen-Mutterzellen«¹⁾.

Einen dritten derartigen Fall finde ich von LEYDIG in seinem an interessantem Detail reichen Aufsatz »über die Molche der württembergischen Fauna« angeführt²⁾. SCHREIBERS, der ehemalige Director des Wiener Naturaliencabinets, fand ebenfalls »Larven« von Triton mit sehr entwickelten Kiemen, aber von der Körpergrösse »ausgewachsener mannbarer Individuen« und — wie die anatomische Untersuchung lehrte — mit sehr »entwickelten Geschlechtsorganen«, zumal mit von Eiern strotzenden Ovarien.

So steht es also fest, dass Arten, welche die Salamandriden-Stufe in der phyletischen Entwicklung längst erreicht, gelegentlich auf die Perennibranchiaten-Stufe zurücksinken können. Offenbar lässt diese Thatsache meine Auffassung der Axolotl als Rückschlagsformen viel weniger paradox erscheinen, ja die Rückschlag-Fälle von Triton sind geradezu Analoga des Vorgangs, den ich für die Axolotl supponire.

Wir brauchen nur an die Stelle der Tritonen Amblystomen zu setzen und uns den Sumpf in welchem DE FILIPPI seine »geschlechtsreifen Tritonenlarven« fand zum See von Mexico erweitert, sowie die

1) Compt. rend. T. 68, p. 938 u. 939.

2) Archiv f. Naturgeschichte 1867.

unbekannten und hier vielleicht vorübergehenden Ursachen des Rückschlags als dauernde zu denken, so haben wir Alles, was zur Herstellung der Axolotl, so wie wir sie heute kennen nothwendig ist, wir erhalten eine Perennibranchiaten-Bevölkerung des Sees.

Es ist noch nicht einmal ausgemacht, ob in jenem Sumpfe DE FILIPPI'S nicht etwa wirklich andauernd die Perennibranchiaten-Form des Triton vorherrscht, denn meines Wissens ist derselbe seither nicht wieder darauf hin untersucht worden.

Nehmen wir aber einmal für einen Augenblick an, es verhielte sich wirklich so, es lebte dort eine Colonie geschlechtlich sich fortpflanzender Perennibranchiaten-Tritonen, würden wir uns wundern, wenn aus deren Brut gelegentlich auch einmal ein echter Triton hervorginge, wenn es uns gelänge die meisten Individuen dieser Brut durch Versetzung in flaches Wasser zur Metamorphose in Tritonen zu bewegen? Ganz so verhält es sich aber nach meiner Anschauung bei dem Axolotl von Mexico.

Ich brauche mich aber nicht darauf zu beschränken meine Hypothese zu stützen, sondern muss auch direct die Haltbarkeit der bisher angenommenen bestreiten, denn sie steht im Widerspruch mit That-sachen.

Läge beim Axolotl wirklich eine plötzlich eingetretene phyletische Fortentwicklung vor, dann bliebe eine Thatsache völlig unverständlich, nämlich die Sterilität der Amblystomen.

Von den etwa dreissig Amblystomen, welche DUMÉRIL bis zum Jahre 1870 erhalten hatte, war bei keinem einzigen volle Geschlechtsreife eingetreten, weder Paarung noch auch blosse Eiablage war vorgekommen und die anatomisch untersuchten Individuen zeigten die Eier unreif und die Spermatozoiden zwar vorhanden, aber ohne die allen Salamandriden zukommende undulirende Membran, zwar nicht ohne alle Beweglichkeit, aber wie QUATREFAGES feststellte, nur unvollkommen beweglich¹⁾.

Auch die fünf Amblystomen, über welche ich hier berichtete, zeigten bis jetzt noch keinerlei Fortpflanzungserscheinungen.

Es ist offenbar ein sehr wenig stichhaltiger Einwand, wenn SACC²⁾ die Sterilität der aus Axolotl'n erzogenen Amblystomen von »schlechter Ernährung« herleitet. Warum pflanzen sich denn die Axolotl so leicht fort, die doch ganz gleich ernährt werden? Ich kann auch noch ausdrücklich versichern, dass meine Amblystomen ganz vortrefflich ernährt sind. Allerdings haben dieselben jetzt kaum das Alter von 1¹/₂

1) Compt. rend. T. 70. 1870.

2) Bull. Soc. Neuchâtel. Bd. VIII, p. 192, ein Referat darüber in TROSCHER'S Jahresbericht für 1869.

Jahren erreicht, allein die Axolotl pflanzen sich im zweiten Jahre bereits fort und die DUMÉRIL'schen Amblystomen waren 1870 zum Theil schon 5 Jahre alt.

Die Thatsache der Sterilität steht in grellem Widerspruch mit der Auffassung, als seien diese Amblystomen die regulären Vorposten der sich phyletisch weiter entwickelnden Gattung Siredon. Ich will zwar keineswegs behaupten, dass meine Rückschlagstheorie die Sterilität wirklich erklären könne, aber sie steht doch wenigstens nicht geradezu in Widerspruch mit ihr. Blosser Rückschlagsformen können zu Grunde gehen, ohne sich fortzupflanzen, die durch das Wirken einer unbekannteren phyletischen Lebenskraft hervorgerufene neue Form aber darf keine sterile sein, weil dies den »Zweck« den die Lebenskraft verfolgt, geradezu wieder aufhebt. Der Begriff der Lebenskraft aber schliesst den der Teleologie ein.

Uebrigens lässt sich die Sterilität der Amblystomen von unserem Standpunct aus wenn nicht vollkommen verstehen, so doch als eine nicht ganz isolirt stehende Erscheinung nachweisen. In dem oben angeführten Falle von *Lissotriton punctatus* wurden allerdings die weiblichen »Larven« geschlechtsreif und legten Eier, die männlichen aber enthielten zu derselben Zeit keine ausgebildeten Spermatozoiden im Hoden!

Andere derartige Fälle sind mir nicht bekannt; zur Zeit, als ich meine oben erwähnten Versuche mit Schmetterlingen anstellte, lag mir dieser Gesichtspunct noch fern, und so habe ich versäumt die künstlich erzeugten Rückschlagsformen auf die Entwicklung ihrer Generationsorgane zu untersuchen. Aber auch allgemeine Erwägungen führen zu der Vermuthung, dass atavistische Formen leicht steril bleiben können.

DARWIN¹⁾ findet die nächsten Ursachen der Sterilität einmal in der Einwirkung weit abweichender Lebensverhältnisse, und zweitens in der Kreuzung von Individuen mit weit abweichender Constitution. Abweichende Lebensverhältnisse sind es nun allerdings, welche die Metamorphose des Axolotl einleiten und von diesem Gesichtspunct aus würde es nicht überraschen können, wenn wir diejenigen Individuen steril finden, welche durch diese veränderten Lebensbedingungen gerade dadurch als besonders betroffen sich erweisen, dass sie in die Salamanderform zurückschlagen.

Damit ist noch keineswegs gesagt, dass Rückschlag immer und ausnahmslos von Sterilität begleitet wird, und man kann meiner Deutung der Axolotl-Metamorphose nicht einwerfen, dass durch Rück-

1) Origin of Species, 5. Edition, p. 325.

schlag niemals eine fortpflanzungsfähige Colonie des Axolotl habe entstehen können. Im Gegentheil beweisen die Eier-ablegenden weiblichen Tritonen-Larven JULLIEN'S geradezu, dass auch beim Rückschlag die Fähigkeit zur Fortpflanzung vollständig erhalten bleiben kann. Aus den erwähnten allgemeinen Ursachen der Sterilität lässt sich aber sogar ableiten, dass dabei die Fruchtbarkeit in verschiedenem Grade verloren gehen kann, und weiter lässt sich bis zu einem gewissen Punct verstehen, warum dieselbe beim Rückschlag in die Amblystoma-Form vollständiger verloren geht, als beim Rückschlag des Triton in die Perennibranchiaten-Form.

Wenn nämlich in diesen Fällen der Rückschlag durch Veränderung der Lebensbedingungen hervorgerufen wird, so darf man vielleicht vermuthen, dass auch die Grösse dieser Veränderung den Grad von Fruchtbarkeit mitbestimmen wird, den die atavistische Form beibehalten kann; noch mehr wird aber derselbe beeinflusst werden durch die Grösse des morphologischen Sprunges, der mit dem Rückschlag gemacht wird.

Wir wissen, dass die Vermengung sehr abweichender Constitutionen (z. B. bei Kreuzung verschiedener Arten) Sterilität hervorruft. Etwas Aehnliches geht wohl auch beim plötzlichen Rückschlag auf eine im ganzen Bau sehr abweichende Entwicklungsstufe vor sich. Auch hier findet gewissermassen die Vereinigung zweier sehr verschiedener Constitutionen in einem Individuum statt, eine Art von Kreuzung.

Unter diesem Gesichtspunct lässt es sich einigermaßen verstehen, warum Sterilität eine Folge des Rückschlages sein kann, dagegen erhalten wir damit noch keinen Aufschluss, warum bei gleicher Weite des morphologischen Sprunges dennoch in dem einen Fall völlige Sterilität, im andern relative Fruchtbarkeit eintritt. Die Grösse des morphologischen Abstandes ist genau dieselbe zwischen Axolotl und Amblystoma, wie zwischen Triton und seiner »geschlechtsreifen Larve«, die Verschiedenheit zwischen beiden Rückschlagsfällen liegt lediglich in der Richtung des Sprunges, der im ersten Fall gerade in umgekehrter Richtung gemacht wird, als im zweiten.

Gerade darin möchte ich den Grund der verschieden starken Affection des Fortpflanzungsvermögens suchen; nicht in der Richtung des Sprunges an und für sich, wohl aber in den Verschiedenheiten der Ontogenese, welche eben durch die Verschiedenheit der Sprungrichtung bedingt sind.

Der Rückschlag des Triton auf ein älteres phyletisches Stadium fällt zusammen mit dem Stehenbleiben auf einem jüngeren ontogenetischen Stadium, oder mit anderen Worten:

das ältere Stadium der Phylogenese, auf welches der Rückschlag stattfindet, ist vollständig noch in der Ontogenese eines jeden Individuums enthalten. Jeder Triton ist eine geraume Zeit seines Lebens hindurch Perennibranchiate; das zurückschlagende Individuum schlägt einfach dadurch auf die ältere phyletische Stufe zurück, dass es auf der Larvenstufe seiner individuellen Entwicklung stehen bleibt.

Ganz anders bei dem Rückschlag des Axolotl in die schon früher einmal erreichte, aber längst wieder aufgegebenene Amblystomaform! Diese ist in der Ontogenese des Axolotl nicht enthalten, sondern ist vollständig ausgefallen; seit einer langen Reihe von Generationen — so müssen wir annehmen — ist die Ontogenese immer nur bis zur Perennibranchiatenform gelangt. Wenn nun jetzt einzelne Individuen zum Rückschlag in die Amblystomaform veranlasst werden, so wird damit allerdings in morphologischer Beziehung kein grösserer Sprung gemacht, als beim Rückschlag des Triton zur Perennibranchiatenform, aber es liegt darin zugleich noch ein Sprung in anderer Beziehung, ein Sprung nämlich über eine lange Reihe von Generationen hinweg, zurück zu einer Thierform, welche die Art seit langer Zeit nicht mehr hervorgebracht hat, welche ihr gewissermassen fremd geworden ist. Wir hätten also auch hier das Aufpfropfen einer weit abweichenden Constitution auf die des Axolotl, oder — wenn man lieber will — die Vermengung zweier weit abweichender Constitutionen.

Natürlich bin ich weit entfernt, diese »Erklärung« für eine exacte ausgeben zu wollen, sie ist nichts weiter, als ein Versuch, das Moment zu bezeichnen, in welchem die Ursache der verschieden starken Affection des Fortpflanzungsvermögens zu suchen sein wird. Tiefer einzudringen und speciell nachzuweisen, auf welche Weise dieses Moment seine Wirkung zu Stande bringt, muss einer späteren Zeit vorbehalten bleiben. Für jetzt muss es genügen, darauf hingewiesen zu haben, dass überhaupt zwischen beiden Arten des Rückschlages ein wesentlicher Unterschied besteht, sowie einigermaßen verständlich gemacht zu haben, dass dieser Unterschied das ausschlaggebende Moment in Betreff der Sterilitätsfrage sein kann. Vielleicht wird sich das hier verborgene Gesetz dereinst so formuliren lassen: Atavistische Individuen verlieren die Fähigkeit der Fortpflanzung um so vollständiger, je länger die Generationsfolge ihrer Vorfahren ist, deren Ontogenese die phyletisch ältere Stufe, auf welche der Rückschlag erfolgt, nicht mehr enthielt.

Bietet sonach unsere Hypothese, welche die Umwandlung des Axolotl als Rückschlag deutet, zugleich die Möglichkeit, die Sterilität

der auf diese Weise entstandenen Amblystomen verstehen zu lernen, so ist im Gegentheil für die Anhänger einer phyletischen Lebenskraft — mag sie sich nennen wie sie will — die beobachtete Sterilität der Amblystomen nicht nur »un véritable énigme scientifique«, wie DUMÉRIEUX sich ausdrückt, sondern geradezu ein Paradoxon. Von einem solchen zweckthätigen, treibenden Princip sollte erwartet werden dürfen, dass es lebensfähige, nicht dass es dem Aussterben verfallene Neubildungen hervorbringe, und dies um so mehr, wenn es sich dabei um eine Combination von Structureigenthümlichkeiten handelt, welche sich, wenn sie auf andere Weise entsteht (nämlich aus andern Siredonarten) bereits längst als lebens- und fortpflanzungsfähig erwiesen hat. Wir kennen ja Amblystomaarten, die als solche sich fortpflanzen und von denen jede aus einer axolotlartigen Larve hervorgeht. Man kann also die sterilen Amblystomen, welche der Pariser Axolotl hervorbringt, nicht etwa als einen verfehlten Versuch der Lebenskraft deuten, eine Deutung, die freilich an und für sich schon abenteuerlich genug wäre!

Wenn nun aber gefragt wird, welche Veränderung der Lebensbedingungen es etwa gewesen sein könne, die das Amblystoma im See von Mexico¹⁾ wieder in die Siredonform zurückschlagen liess, so kann ich darauf freilich nur mit Vermuthungen antworten, die nur einen bedingten Werth beanspruchen können, so lange sie sich nicht auf eine genauere Kenntniss der dortigen Verhältnisse und der Lebensgewohnheiten der Axolotl wie der Amblystomen stützen können.

Im Allgemeinen lässt sich vermuthen, dass dieselben äussern Einflüsse den Rückschlag bedingten, welche früher die Bildung der Perennibranchiatenstufe hervorriefen.

Für diese Vermuthung sprechen einmal die hier mitgetheilten Versuche, denn offenbar ist es der Reiz der Luftathmung, welcher die jungen Axolotl zum Rückschlag in die Amblystomaform veranlasst, d. h. derjenige Reiz, unter dessen dominirendem Einfluss die Amblystomaform entstanden sein muss.

Dann aber verhält es sich ganz ähnlich bei den saison-dimorphen Schmetterlingen. Dort wird Rückschlag der Sommerbrut in die Winterform am leichtesten durch Einwirkung von Kälte hervorgerufen, d. h. durch diejenigen Einflüsse, unter deren Herrschaft sich die Winterform entwickelt hat.

1) Da wir die Herkunft der »Pariser Axolotl« nicht kennen, so muss ich mich in Folgendem auf den *Siredon mexicanus* Shaw beschränken.

Wir wissen allerdings, dass Rückschlag auch durch Kreuzung von Racen und Arten entstehen kann und ich suchte zu zeigen, dass Rückschlag bei Schmetterlingen auch durch andere Einflüsse als Kälte hervorgerufen werden kann, allein die nächstliegende Vermuthung bleibt doch offenbar die, der Rückschlag sei veranlasst worden durch Andauern derselben Einflüsse, welche die Perennibranchiatenform gewissermassen geschaffen hat. Dass diese sich unter dem Einfluss des Wasserlebens gebildet hat, leidet keinen Zweifel und so geht meine Vermuthung dahin, dass hypothetische *Amblystoma mexicanum*, die supponirte Stammform der heutigen Axolotl des Sees von Mexico möchte dadurch zum Rückschlag in die Perennibranchiatenform veranlasst worden sein, dass ihm die Möglichkeit, ans Land zu gehen entzogen und er zum Verharren im Wasser gezwungen worden sei.

Ich will übrigens nicht von vornherein jede andre Meinung zurückweisen. Es ist sehr wohl zu unterscheiden, zwischen den blossen Reizen, welche plötzlichen Rückschlag zu erzeugen im Stande sind und zwischen wirklichen Abänderungsursachen, welche direct oder indirect die Umprägung einer Art zur Folge haben. So wäre es a priori nicht undenkbar, dass Rückschlag durch Einwirkung eines Reizes eintrete, der mit der Entstehung der phyletisch älteren Form Nichts zu thun hat. Gewiss hat die Temperatur keinen, oder nur einen sehr geringen Antheil an der Bildung der Perennibranchiatenform gehabt, aber dennoch könnte an und für sich ganz wohl Kälte einer der Reize sein, welche dereinst das *Amblystoma* in die Siredonform zurückzuschlagen veranlassten und man könnte DE SAUSSURE nicht von vorn herein Unrecht geben, wenn er die Ansicht äussert, die niedrige Temperatur des mexicanischen Winters möchte die Umwandlung (des Axolotl's in das *Amblystoma*) verhindern, die dann »in dem heissen Zimmer der Reptilien« im Jardin des Plantes von Paris vor sich gegangen sei. Er stützt seine Ansicht damit, dass »Tschudi das *Amblystoma*« (natürlich eine andere Art) »im heissesten Theil der Vereinigten Staaten gefunden habe«. »Auf dem Plateau von Mexico aber schneit es jeden Winter und wenn der See auch nicht friert, so muss doch seine Temperatur sehr abnehmen bei der geringen Tiefe.«

Wenn aber auch dieser Ansicht keine theoretischen Bedenken entgegenstehen, so halte ich sie doch nicht für richtig. Ich bezweifle, dass die Temperatur es war, welche die Zurückverwandlung des *Amblystoma* in den Axolotl veranlasst hat, oder nach der Auffassung DE SAUSSURE'S, welche heutzutage die Umwandlung des Axolotl im See von Mexico verhindert, und zwar deshalb, weil jetzt aus allen Theilen der Vereinigten

Staaten bis nördlich von New - York hinauf Amblystomen bekannt geworden sind, ein Beweis, dass auch eine viel bedeutendere Winterkälte, als die des Hochlandes von Mexico kein Hinderniss für die Metamorphose des Axolotl ist, dass sich die Gattung in dieser Beziehung nicht empfindlicher zeigt, als unsere einheimischen Salamandridengattungen.

Mehr Beachtung scheinen mir die folgenden Bemerkungen DE SAUSURE'S zu verdienen, in welchen er auf die Beschaffenheit des mexicanischen Sees hindeutet: »Der Boden dieser Seen ist flach, so dass man unmerklich aus dem See in weite Sumpfreionen gelangt, ehe man festen Boden erreicht; vielleicht macht dieser Umstand den Axolotl unfähig, das Trockne zu gewinnen und verhindert die Umwandlung.«

Jedenfalls bietet der See von Mexico sehr eigenthümliche Lebensbedingungen für ein Amphibium. Mein verehrter Freund Herr Dr. v. FRANTZIUS machte mich darauf aufmerksam, dass dieser See — wie übrigens auch viele andere der mexicanischen Seen — schwach salzig ist. Zur Zeit der Eroberung von Mexico durch Ferdinand Cortez hat dieser Umstand die endliche Uebergabe der Stadt herbeigeführt, da die Spanier den Belagerten das Wasser abschnitten und das Seewasser nicht trinkbar ist. Die alten Mexicaner hatten bereits von den fernen Bergen her Wasserleitungen angelegt und auch heute noch ist die Stadt auf das durch Leitungen herbeigeführte Wasser angewiesen.

Dieser Salzgehalt würde nun an und für sich keine Ursache für den Rückfall in die Perennibranchiatenform sein können, wohl aber in Verbindung mit andern Eigenthümlichkeiten des Sees. Der flacheste Theil des Sees ist der östliche und nur in diesem Theil hält sich der Axolotl auf. Im Winter wehen nun regelmässig und anhaltend heftige Oststürme, welche von den Gebirgen herabfahren und das Wasser so gewaltig vor sich her treiben, dass es sich im westlichen Theil des Sees staut und dort häufig Ueberschwemmungen veranlasst, während von dem flachen Ostufer oft an 2000 Fuss völlig trocken gelegt werden¹⁾.

Hält man nun diese beiden Eigenthümlichkeiten zusammen: den Salzgehalt und periodisches Trockenliegen eines Theiles des Seebodens durch anhaltende Winde, so erhält man allerdings Lebensbedingungen für den Axolotl, wie sie sich wohl nur an wenigen Orten ebenso wiederfinden mögen. Freilich könnte man versucht sein, dieselben gerade in entgegengesetztem, meiner Theorie ungünstigem Sinne zu verwerthen, denn das Zurücktreten des Wassers von einem grossen Theil des Seebodens sollte — so könnte man denken — dem Thier den Uebergang

1) MÜHLENPFORDT, Versuch einer getreuen Schilderung der Republik Mejico, Hannover 1844. II, p. 252.

zum Landleben eher erleichtern, ja es geradezu dazu zwingen. Man vergisst aber dabei, dass der entblösste Seeboden eine sterile Fläche ist, ohne Nahrung und ohne Schlupfwinkel, vor Allem ohne Vegetation, und weiter, dass durch den ziemlich bedeutenden Salzgehalt des Wassers (spec. Gewicht = 1,0245) die ganze trocken gelegte Fläche von Salzkruste überzogen sein muss, ein Umstand, der die Ernährung auf dem Lande geradezu unmöglich machen wird. Hauptsächlich Chlornatrium und kohlensaures Natron sind in so beträchtlicher Menge im Wasser aufgelöst, dass es sich regelmässig als eine Kruste am Ufer des Sees niederschlägt, dort während der trocknen Jahreszeit gesammelt wird und unter dem Namen Tequisquite in den Handel kommt (MÜHLENPFORDT) ¹⁾.

So fehlt es also nicht an Anhaltspuncten zu der Vermuthung, dass eigenthümliche Verhältnisse dem Thiere seine Ernährung auf dem Lande schwieriger machte, als sie im Wasser ist und dies allein könnte genügt haben, dasselbe zur Gewohnheit reinen Wasserlebens zurückzuführen und damit auch zum Rückschlag in die Perennibranchiaten- oder Ichthyodenform.

Doch genug der Vermuthungen! Wir dürfen uns nicht beklagen, dass wir nicht im Stande sind aus der Ferne mit Bestimmtheit die Ursachen ausfindig zu machen, welche den Axolotl zwangen, das Amblystomastadium wieder aufzugeben, so lange wir nicht im Stande sind, den uns viel näher liegenden Fall von Rückschlag bei den FILIPPI'schen und JULLIEN'schen Tritonen anzugeben, und doch müssen auch hier allgemeine, die ganze Tritonencolonie betreffende Ursachen zu Grunde gelegen haben, da — in dem Falle von FILIPPI wenigstens — die überwiegende Mehrheit der Individuen im Larvenzustand verharrte. Versuche mit Tritonenlarven müssten hier grössere Klarheit schaffen können; sie hätten vor Allem festzustellen, ob der Rückschlag sich künstlich hervorrufen lässt und wenn dies der Fall ist: durch welche Einflüsse.

Nach den oben angeführten Erfahrungen bei Schmetterlingen, sowie nach den bei Axolotl'n erzielten Resultaten, würden wir bei Tritonen zu erwarten haben, dass der Rückschlag in die Ichthyodenform am ersten eintreten werde, wenn man den Reiz der Wasserumspülung der Kiemen wie des ganzen Körpers andauern lässt und gleichzeitig denjenigen Reiz abhält, unter dessen Einwirkung sich die Salamandridenform ausgebildet hat: den Reiz der Luftumspülung der Kiemen, der Haut- und der Lungenoberfläche. Ich hoffe später über derartige Versuche berichten zu können ²⁾.

1) A. a. O. p. 252.

2) Allerdings scheint SCHREIBERS in seinem oben schon angezogenen Aufsatz

Man wird meiner Rückschlagshypothese nicht vorwerfen wollen, dass sie auf der einen Seite bekämpfe, was sie auf der andern selbst postulirt: eine sprungweise Aenderung des Baues. Das Characteristische des Rückschlags liegt ja gerade in der sprungweisen Erreichung eines älteren d. h. früher bestandenen phyletischen Stadiums. Dass diese vorkommt, ist Thatsache, während die sprungweise Erreichung — um mich bildlich auszudrücken — eines vorwärts gelegenen Zieles (*sit venia verbo!*) noch niemals erwiesen oder auch nur wahrscheinlich gemacht worden ist.

Wenn es aber gelang in den heutigen Lebensbedingungen des Axolotl Momente zu finden, welche ihm das Leben auf dem Lande erschweren oder ganz unmöglich machen, die eingetretene Rückkehr zur Ichthyodenform also als motivirt erscheinen lassen, so kann auch die andre Seite meiner Hypothese durch Thatsachen gestützt werden, die Annahme der Axolotl sei in früherer Zeit schon Amblystoma gewesen.

Wir wissen durch HUMBOLDT¹⁾, dass der Spiegel des Sees von Mexico in verhältnissmässig neuer Zeit um ein Bedeutendes höher gelegen hat, als heute. Wir wissen ferner, dass das Hochland von Mexico mit Wald bedeckt war, während jetzt der Wald überall ausgerottet ist, wohin die Ansiedlungen des Menschen und speciell der Spanier gelangt sind. Darf man nun annehmen, dass etwa zur Diluvialzeit die Bergwälder sich bis zum Rande des damals noch tiefen, steiler abfallenden und bedeutend salzärmeren Sees erstreckten, so sind damit nicht nur wesentlich von den heutigen verschiedene Lebensbedingungen aufgewiesen, sondern auch solche wie sie für die Ausbildung einer Salamandridenart ganz besonders günstig waren.

Nach alle dem glaube ich, dass man meinem Versuch, die ausnahmsweise eintretende Metamorphose des Axolotl aus dem See von Mexico zu erklären, nicht den Vorwurf eines allzu luftigen Phantasiegebäudes wird machen können. Jedenfalls ist er die einzig mögliche Erklärung, welche jener andern entgegengestellt werden kann, die da annimmt, die gelegentliche Umwandlung des Axolotl sei nicht Rückschlag, sondern ein Versuch zum Fortschritt, und diese Annahme muss meines Ermessens schon aus rein theoretischen Gründen

Versuche mitgetheilt zu haben, aus denen — wie LEYDIG a. a. O. resumirt — hervorgeht, dass die letzte Verwandlung, d. h. Verlust der Kiemen »sich gewaltsam procrastiniren lasse«. Daraus folgt freilich noch nicht, dass die Versuchsthiere zugleich auch geschlechtsreif wurden. Ich konnte leider die Abhandlung selbst nicht nachsehen, da in dem citirten Bande der Isis von 1833 Nichts davon enthalten ist und ich für längere Zeit von einer grösseren Bibliothek entfernt lebe.

1) Siehe die angezogene Schrift von MÜHLENPFORDT, Bd. I.

von Jedem zurückgewiesen werden, der eine plötzliche Umwandlung der Arten wenigstens da für undenkbar hält, wo dieselbe mit Anpassungen an neue Lebensbedingungen verbunden ist, von Jedem, der Anpassungen nicht für das auf einen Schlag entstandene Werk einer Zauberkraft ansieht, sondern für das Endresultat einer langen Reihe von natürlichen wenn auch im Einzelnen kleinen und unscheinbaren Ursachen.

Sollte meine Deutung der Thatsachen die richtige sein, so würde allerdings diese Umwandlungsgeschichte keine so weit tragende Bedeutung haben, als wenn sie zu Gunsten der heterogenen Zeugung hätte aufgefasst werden dürfen. In diesem Falle nämlich hätte sie die Frage, ob Transmutation oder ob heterogene Zeugung, entschieden, indem sie die Existenz der Letzteren bewiese, jetzt dagegen bringt sie keine definitive Entscheidung, weil die Zurückweisung einer sprungweisen Umwandlung in einem Falle streng genommen dieselbe auch nur für diesen einen Fall als nicht vorhanden nachweist.

Aber es ist immerhin ein Beitrag zu ihrer allmäligen vollständigen Zurückweisung. Wenn ein Fall nach dem andern, der für heterogene Zeugung zu sprechen schien, als unhaltbar in diesem Sinne nachgewiesen wird, so muss endlich der Inductionsbeweis hinreichende Stärke erlangen, um als genügend anerkannt zu werden.

Wenn meine Deutung der Thatsachen richtig ist, so ergeben sich aber aus ihr einige Folgerungen, die ich hier am Schluss noch kurz berühren möchte.

Zuerst eine mehr äusserliche Sache.

Wenn der *Siredon mexicanus* Shaw nur durch gelegentlichen Rückschlag die Amblystomaform annimmt, niemals aber als solche sich fortpflanzt, sondern nur als *Siredon*, so ist das Verfahren der neueren Systematiker nicht zu billigen, welche die Gattung *Siredon* einfach aus dem System streichen und den *Siredon mexicanus* als unwillkommenen Zusatz unter der Gattung *Amblystoma* aufführen. So lange es nicht nur eine, sondern sogar mehrere lebende *Siredon*arten auf der Erde giebt, welche als solche und zwar nur als solche sich regelmässig fortpflanzen, so lange existirt auch die Gattung noch, und wenn wir auch die Hoffnung eines dereinstigen Wiederaufschwungs dieser *Siredon*arten zum *Amblystoma* den Systematikern nicht ganz rauben wollen, so entspricht es doch dem jetzt auf der Erde vorhandenen Thatbestand besser, wenn wir nach wie vor die Gattung *Siredon* unter den Gattungen der Fischmolche bestehen lassen und zu ihr alle diejenigen Arten rechnen, welche wie der Pariser Axolotl der *Siredon mexicanus* Shaw und wahrscheinlich auch *Siredon liche-*

noides nur ausnahmsweise, oder auf künstliche Einflüsse hin die Amblystomaform annimmt, ohne sich aber in dieser fortzupflanzen.

Dagegen wird man mit Recht alle diejenigen Arten zur Gattung Amblystoma ziehen, welche sich in diesem Zustand fortpflanzen und bei welchen die Perennibranchiatenstufe nur als Larvenzustand auftritt.

Im einzelnen Fall hier die Entscheidung zu treffen, wird hauptsächlich Sache der amerikanischen Forscher sein, von deren immer steigender Rührigkeit wir wohl in Bälde nähere Aufschlüsse über die Fortpflanzung der zahlreichen Amblystomaarten ihres Vaterlandes erhoffen dürfen. Ich würde mich freuen, wenn meine hier vorgetragenen Auseinandersetzungen zu solchen Untersuchungen den Anstoss liefern würden.

Die zweite Folgerung, auf welche ich hinwies, ist rein theoretischer Natur. Sie betrifft einen Zusatz zu dem von FRITZ MÜLLER und HAECKEL zuerst aufgestellten »biogenetischen Grundgesetz«. Dieses besteht bekanntlich in dem Satze: Die Ontogenese enthält in sich die Phylogenie, mehr oder weniger zusammengezogen, mehr oder weniger verändert. Wenn der Satz auch nicht streng bewiesen werden kann, da wir kein Mittel haben, die phyletische Entwicklung direct vor unsern Augen abrollen zu sehen, so kann doch seine Richtigkeit und seine Gültigkeit im Allgemeinen auf indirectem Weg in so hohem Grad wahrscheinlich gemacht werden, dass heute wohl wenige Forscher an ihr zweifeln, die sich mit Entwicklungsgeschichte und vergleichender Morphologie beschäftigt haben.

Nach diesem Satze nun müsste eine jede Stufe der phyletischen Entwicklung, wenn sie von einer später folgenden abgelöst wird, in der Ontogenese enthalten bleiben, also in Gestalt eines ontogenetischen Stadiums noch in der Entwicklung eines jeden Individuums zu Tage treten. Damit scheint nun meine Deutung der Umwandlung des Axolotl in Widerspruch zu stehen, denn der Axolotl, der früher einmal bereits Amblystoma war, enthält in seiner Ontogenese Nichts vom Amblystoma. Der Widerspruch ist indessen nur scheinbar. Sobald es sich wirklich um eine Weiterentwicklung handelt, also um die Erreichung einer neuen, vorher noch nicht dagewesenen Stufe, sobald findet sich auch die ältere Stufe in die Ontogenese aufgenommen vor. Es verhält sich aber nicht so, sobald die neue Stufe nicht wirklich neu ist, sondern früher schon einmal das Endstadium der individuellen Entwicklung dargestellt hat, oder mit anderen Worten: sobald es sich um Rückschlag nicht des einzelnen Individuums, sondern der Art als solcher auf das vorhergehende phyletische Stadium handelt, also um ein phyletisches Zurücksinken derselben. In diesem Falle wird

das frühere Endstadium der Ontogenese einfach eliminiert, es fällt aus, und wir können dann sein einstiges Vorhandensein nur daran erkennen, dass es gelegentlich als Rückschlagsform auftreten kann. So sinkt der Triton unter Umständen auf die Perennibranchiatenstufe zurück, aber nicht so, dass das Individuum zuerst Triton würde und dann sich zum Perennibranchiaten zurückverwandelte, sondern, wie ich oben schon hervorhob, einfach dadurch, dass es die Salamandridenstufe gar nicht mehr erreicht und auf der Stufe des Ichthyoden stehen bleibt. So ist auch der nach meiner Hypothese früher an den Ufern des Sees von Mexico lebende Salamandrine, das *Amblystoma mexicanum* auf die Stufe des Fischmolchs zurückgesunken und die einzige Spur, welche uns von seiner einstigen Entwicklungshöhe blieb, ist eben die in jedem Individuum mehr oder weniger enthaltene Neigung, unter günstigen Umständen die Salamanderstufe von Neuem zu erklimmen.

Die dritte und letzte Folgerung aber, welche meine Deutung der Thatsachen mit sich bringt, liegt in der veränderten Rolle, welche durch sie dem Rückschlag in der organischen Natur zugewiesen würde. Während man bisher atavistische Formen nur als vereinzelte Ausnahmefälle kannte, interessant zwar im hohen Grade für unsere Erkenntniss, aber bedeutungslos für den Entwicklungsgang der organischen Natur, würde ihnen jetzt eine reale Bedeutung in dieser letzteren Beziehung zuerkannt werden müssen.

Ich möchte annehmen, dass Rückschlag in doppelter Weise für die Erhaltung oder Wiederherstellung einer Lebensform massgebend werden kann. Einmal so, wie beim Axolotl, wo die neuere und organischer höher stehende Form aus äusseren Gründen unhaltbar wird und nun — da eine Weiterentwicklung nach anderer Richtung nicht möglich scheint — statt einfachen Aussterbens ein Rückschlag der Art auf die ältere und niedriger organisirte Stufe erfolgt. Zweitens aber in der Weise, dass die ältere phyletische Form überhaupt nicht aufgegeben wird, während sich die jüngere aus ihr heraus entwickelt, sondern dass sie periodisch mit der jüngeren abwechselt, so wie wir dies bei den saison-dimorphen Schmetterlingen sehen. Man wird schwerlich Etwas dagegen einwenden, wenn ich bei diesen den Wechsel von Sommer- und Winterform als einen periodisch eintretenden Rückschlag zu der phyletisch älteren Form (der Winterform) ansehe.

Mag der totale Rückschlag einer Art, wie ich sie für den Axolotl annehme, ein selten eintretender Fall sein, der periodisch oder cyclisch eintretende Rückschlag ist es gewiss nicht; er spielt

sicherlich eine sehr bedeutende Rolle beim Zustandekommen verschiedener Formen der alternirenden oder cyclischen Fortpflanzungsweise.

Nachschrift.

In vorstehender Abhandlung wurde schon angedeutet, dass mir die Ursachen, von welchen ich das Zurückschlagen des hypothetischen *Amblystoma mexicanum* in den heutigen Axolotl ableitete, nicht vollkommen zur Erklärung der Erscheinung auszureichen schienen. Einmal schienen mir dieselben zu localer Natur, da sie sich mit Sicherheit doch nur auf den Axolotl des Sees der mexicanischen Hauptstadt anwenden lassen, während doch auch der aus einem andern Theil von Mexico stammende Pariser Axolotl seine Erklärung verlangt. Andererseits aber schienen sie mir nicht zwingend genug. Denn sollten wir selbst später erfahren, dass auch der Pariser Axolotl aus einem Salzsee stammt, der ähnlichen Winden ausgesetzt ist wie der See von Mexico, so liegt doch in diesen Eigenthümlichkeiten der Seen immer nur ein Moment, welches der Larve die Metamorphose und die Gewinnung eines geeigneten neuen Wohnorts auf dem Lande erschwert. Die Unmöglichkeit, einen solchen zu erreichen, oder gar das gänzliche Fehlen eines solchen ergibt sich aber daraus nicht mit Nothwendigkeit.

Offenbar wäre es eine viel solidere Stütze für meine Hypothese, wenn es gelänge, in den physikalischen Verhältnissen des Landes Momente nachzuweisen, welche die Existenz von Amblystomen dort geradezu ausschliessen.

Lange Zeit hindurch wollte es mir indessen nicht gelingen solche Momente aufzufinden, und so schloss ich die vorstehende Abhandlung ab und übergab sie der Druckerei. Erst später brachte mich ein zufälliger Aufenthalt in einem der höchsten Thäler unserer Alpen, im Ober-Engadin, auf einen Gedanken, den ich jetzt, nachdem er an den bekannten Thatsachen geprüft ist, nicht anstehe für den richtigen zu halten.

Es fiel mir nämlich auf, dass im Ober-Engadin nur solche Amphibien leben, welche sich anhaltend oder doch häufig ins Wasser begeben; Frösche fand ich bis zu fast 7000 Fuss Meereshöhe, Tritonen noch in 6000 Fuss (bei Pontresina und über Samaden). Dagegen fehlte der auf dem Lande lebende Alpensalamander, *Salamandra atra*¹⁾, während

1) Vergl. FATIOT »Les Reptiles et les Batraciens de la haute Engadine«. Genève 1864. p. 7.

doch passende Aufenthaltsorte auch für diese Art in Menge vorhanden wären und es ihm an Nahrung so wenig fehlen würde, als seinen Verwandten, den Wassermolchen.

Es ist nun bekannt, dass die Luft im Ober-Engadin, wie auch in andern Hochthälern der Alpen, oft und lange Zeit hindurch ausserordentlich trocken ist¹⁾, und in diesem Umstand schien mir die Erklärung zu liegen, warum der schwarze Landsalamander dort fehlt, während seine nächsten im Wasser lebenden Verwandten sich in Menge vorfinden. Die Haut der nackten Amphibien bedarf durchaus der Feuchtigkeit, andernfalls trocknet sie ein und das Thier, eines wesentlichen Athmungsapparates beraubt, stirbt oft rascher dahin, als wenn man ihm ein wichtiges inneres Organ ausgeschnitten hätte. Decapitirte Frösche hüpfen noch lange umher, ein Frosch aber, der dem Behälter entsprungen eine Nacht hindurch in trockner Zimmerluft umhergewandert ist, findet sich am folgenden Tage mit trockner, staubüberzogener Haut in irgend einer Ecke halbtodt und stirbt vielleicht schon nach einem weiteren Tage, wenn man ihn ohne Feuchtigkeit lässt.

Damit stimmt Alles, was wir von der Biologie der Amphibien wissen. So entziehen sich alle Landsalamander im südlichen Italien der heissen und austrocknenden Luft des Sommers dadurch, dass sie sich in die Erde vergraben und dort einen Sommerschlaf durchmachen. So die interessante *Salamandrina perspicillata*²⁾, der auf dem Lande lebende Triton Sardinien's, der merkwürdige *Euproctus Rusconi* Gené³⁾ (*Triton platycephalus* Schreiber). Von *Geotriton fuscus* Gené erfahre ich durch Herrn Dr. WIEDERSHEIM, der die Lebensverhältnisse dieses niedersten europäischen Urodelen an Ort und Stelle studirte, dass er in Sardinien vom Juni bis in den Winter ununterbrochen fortschläft, während er an der Küste von Spezia und bei Carrara, wo er ebenfalls vorkommt, in sehr eigenthümlicher Weise dem Sommerschlaf ausweicht. Er zieht nämlich Nutzen von den zahlreichen Höhlen der dortigen Kalkformation und wird auf einige Monate des Jahres Höhlenbewohner. Sobald grosse Hitze eintritt, oft schon im Mai, zieht er sich in die Höhlen zurück und kommt erst im November an Regentagen wieder hervor. In diesem Schlupfwinkel verfällt er nicht

1) Ich erinnere nur an das dem Ober-Engadin eigenthümliche conservirte Rindfleisch, welches einfach durch Austrocknen an der Luft bereitet wird; auch an die Mumificirung ganzer menschlicher Leichen durch Austrocknen in freier Luft, wie sie auf dem grossen St. Bernhard Sitte ist.

2) Siehe WIEDERSHEIM, Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen. Würzburg 1875.

3) Siehe GENÉ, Memorie della Reale Acad. di Torino. T. I.

in Schlaf, sondern man findet ihn dort ganz munter und sein hauptsächlich mit Scorpionen angefüllter Magen beweist, dass er mit Erfolg nach Nahrung ausgeht; die feuchte Luft der Höhle macht ein Vergraben in die Erde überflüssig.

Nachdem es mir durch diese Erwägungen sehr wahrscheinlich geworden war, dass die austrocknende Luft des Ober-Engadins das Fehlen des schwarzen Landsalamanders bedinge¹⁾, lag die Frage nahe, ob nicht etwa das Fehlen von Amblystomen auf dem Hochlande von Mexico auf die gleiche Ursache zurückzuführen sei, ob nicht etwa auch dort eine solche Trockenheit der Luft herrsche, dass Amphibien oder wenigstens salamanderartige Amphibien auf dem Lande nicht ausdauern können. Die Höhe über dem Meere ist noch bedeutender (7000—8000') und die tropische Sonne wird in dem wasserarmen Lande noch rascher Alles austrocknen.

Da ich augenblicklich ohne Bücher war, die mich über die meteorologischen Verhältnisse von Mexico genügend hätten aufklären können, schrieb ich an Herrn Dr. v. FRANTZIUS, der durch langjährigen Aufenthalt in Centralamerika mit den dortigen climatischen Verhältnissen genau vertraut ist und bat ihn um seine Ansicht.

Ich erhielt die Antwort, dass allerdings auf der Hochebene von Mexico eine ganz ausserordentliche Trockenheit der Luft vorhanden sei. »Die hauptsächlichste Ursache der Trockenheit der Hochebenen liegt in der geographischen Lage, Configuration des Landes und dem physikalischen Bau. Der Nordostpassat treibt die Wolken gegen die Gebirge, an deren Kamm diese ihre Feuchtigkeit ablagern, ohne Etwas davon hinüber zu bringen; so lange der Nordostpassat weht, werden die Quellen der nach dem atlantischen Ocean strömenden Flüsse reichlich mit Feuchtigkeit gespeist, während auf dem westlichen Abhänge und namentlich auf der Hochebene die Wolken keinen Niederschlag bilden. Aber auch in der zweiten Hälfte des Jahres, während unserer Sommermonate, bringt die sogenannte Regenzeit nur wenig Regen²⁾, wenig im Vergleich zu den südlicher gelegenen Gegenden, in denen täglich die schweren tropischen Gewitterregen vom Himmel herabstürzen. Mexico liegt nämlich viel zu nördlich, um von dem Calmen-

1) Dass nicht etwa der in solcher Höhe bedeutend verminderte Luftdruck dabei in Frage komme, geht daraus hervor, dass *Salamandra atra* in andern Gegenden der Alpen, z. B. am Scesaplana bis zu 6000 Fuss hinaufsteigt, nach FATIO sogar mitunter noch höher (a. a. O. p. 5 f.).

2) Vergleiche das oben schon angezogene vortreffliche Buch von MÜHLENPFORDT über Mexico, Bd. I, p. 69—76.

gürtel erreicht zu werden, in dessen Bereich jene tropischen Regen angetroffen werden.«

Sonach stehe ich nicht an, in der das ganze Jahr über andauernden hochgradigen Trockenheit der Luft den Hauptgrund zu sehen, warum auf jenen Hochebenen keine Amblystomen vorkommen; sie können einfach dort nicht existiren und müssen vertrocknen, falls sie, dorthin gebracht, nicht im Stande wären ihre Lebensweise abzuändern und ins Wasser zu gehen. Wenn also in früheren Zeiten Amblystomen in Mexico gelebt haben, so blieb ihnen beim Eintritt der heutigen climatischen Verhältnisse nur die Wahl, unterzugehen oder sich aufs Neue ins Wasser zurückzuziehen, in welchem ihre ichthyodenartigen Vorfahren gelebt hatten. Dass dieses direct nicht möglich war, dass die Amblystomaform selbst, ohne Umwandlung ihres Baues, dazu nicht im Stande war, sehen wir an der Thatsache, dass auch in den Seen von Mexico keine Amblystomen vorkommen. Ein Zurückziehen ins Wasser konnte — wie es scheint — nur durch vollständigen Rückschlag auf die Ichthyodenform erreicht werden. Diese trat denn auch ein.

Meine Hypothese von der Umwandlung des Axolotl verlangt aber nicht nur den Nachweis, dass Amblystomen unter den heutigen Verhältnissen in Mexico nicht leben können, sondern auch den weiteren, dass früher andere Verhältnisse dort walteten und zwar solche, wie sie die Existenz von Landsalamandern ermöglichen.

Auf meine Frage, ob man annehmen dürfe, dass etwa zur Diluvialzeit die Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft auf der Hochebene von Mexico wesentlich andere waren als heute, erinnerte mich Herr v. FRANTZIUS an die oben schon angeführte Beobachtung HUMBOLDT'S¹⁾, welcher in der Umgebung des Sees von Tezcucó (Mexico) deutliche Spuren eines weit höheren ehemaligen Wasserspiegels auffand. »Sämmtliche Hochebenen waren sicher ehemals ebenso viele ausgedehnte Wasserbecken, die sich nach und nach mit Schutt füllten und noch füllen. Damals musste die Verdunstung so grosser Wasserflächen eine sehr feuchte Atmosphäre schaffen, welche der Vegetation günstig und der Lebensweise der nackten Amphibien angemessen war.«

Somit wäre denn auch von dieser Seite her meine Hypothese gestützt, und wir dürfen wohl mit einiger Sicherheit annehmen, dass noch am Beginn der Diluvialzeit die Wälder von Mexico in der Umgebung der Seen mit Amblystomen bevölkert waren, dass diese später aber, als die Seen mehr und mehr austrockneten und die Luft immer mehr

1) Essai politique sur le Royaume de la Nouvelle-Espagne. 1805. p. 294.

