Palaeontology. — *"Neotenie, Persistenz, Degeneration."* Von Dr. A. KIESLINGER, Wien. (Communicated by Prof. H. A. BROUWER).

(Communicated at the meeting of November 29, 1924).

Die einzelnen Merkmale eines Organismus stehen in Bezug auf ihre Organisationshöhe in einem gewissen Zusammenhange (Korrelation). Man hat daher in vielen Fällen geglaubt, aus der Entwicklungsstufe eines Organes auf den Rang der ganzen Form ("primitiv, differenziert") schliessen zu können. Es stellte sich heraus, dass dies nicht ganz richtig sei, dass strenggenommen jedes Organ seine eigene Wachstumsgeschwindigkeit besässe ("Heterochronie" der Organe), welche allerdings für bestimmte engere Gruppen bleibend und bezeichnend ist. Aber auch hier ergaben sich Unterschiede durch früheres oder späteres Eintreten des einen oder andern Merkmals. Je nach dem Standpunkt des Beschauers wurden diese Abweichungen vom Gewöhnlichen als Beschleunigung oder Hemmung des Wachstums aufgefasst. Der eine Vorgang wurde von GIARD als Progenese (3), der andere von KOLLMANN als Neotenie (1) bezeichnet. Spätere Autoren haben beide Vorgänge, die doch ihrer ursprünglichen Begriffsfassung nach Gegensätze bedeuteten, für gleich erachtet. In verschieden weiter Fassung geht besonders der erste Begriff durch das zoologische Schrifttum.

KOLLMANN ging von der Erscheinung aus, dass bei manchen Anuren und Urodelen die Verwandlung zum richtigen Zeitpunkte unterbleibt. Die Larven überwintern, werden grösser als gewöhnlich und können unter Umständen (manche Urodelen, bes. auffällig beim mexikanischen Axolotl, *Amblystoma tigrinum*) sogar geschlechtsreif werden, ohne die völlige Entwicklung erreicht zu haben. Dies nannte KOLLMANN Neotenie (partielle: das längere Beibehalten jugendlicher Merkmale, vollständige: das Andauern dieser Merkmale bis über die Zeit der Geschlechtsreife hinaus). Fragen wir hier nach der relativen und absoluten Stellung der Teilvorgänge, so ist das Normale hier das Eintreten der Geschlechtsreife zum normalen Zeitpunkt, das Abnormale liegt im Ausbleiben der Umwandlung, im Beibehalten der jugendlichen Merkmale bis in eine Zeit hinein, wo das Tier, an andern seiner Art gemessen, durchaus nicht mehr jung ist. Es liegt also eine wirkliche (nicht bloss relative) Verzögerung in

der Entwicklung ganzer Organgruppen vor. Wenn nur ein einzelnes Organ zurück bleibt, wäre besser von Epistase (EIMER) zu sprechen. Wir fassen zusammen: Neotenie hat dann statt, wenn bei sonst normal fortschreitendem Wachstum eine Organgruppe dauernd oder auf längere Zeit zurückbleibt, wenn ein in vieler Hinsicht erwachsenes Tier infantile Merkmale aufweist. Das Gegenteil, Progenese, hat statt, wenn bei sonst normalem Wachstum und normaler Entwicklung eine Organgruppe in Entwicklung und Funktion den übrigen vorauseilt. So haben GIARD und BONNIER (4) beide Vorgänge unterschieden [1]) und es ist bedauerlich, dass in der Folgezeit diese Begriffstrennung wieder verwischt wurde [2]).

J. E. V. BOAS hat 1896 den Erscheinungen der Neotenie eine eigene Arbeit gewidmet (5) und dabei auf die weite Verbreitung derartiger Erscheinungen im ganzen Tierreiche überhaupt hingewiesen. Den besonderen Wert dieser Erkenntnis sah er darin, dass dadurch viele Merkmale, die bisher als "primitiv" galten und sich schlecht in die sonstige systematische Stellung ihres Trägers einpassten, nunmehr mit Hilfe des Neotenie-Begriffes zwanglos erklärt werden konnten.

BOAS ist vielleicht in manchem zu weit gegangen. Er legt wenig Wert auf die Unterscheidung von Neotenie und Progenese [3]), zählt dagegen auch das Zurückbleiben einzelner Organe (doppelte Vagina bei einzelnen placentalen Säugern, Zurückbleiben einzelner Knorpel im Vorgang der Verknöcherung usw.) zu den Belegen für Neotenie, was wohl nicht dem ursprünglichen Begriffsumfang entspricht.

---

[1]) G. und B. bringen folgende Beispiele (zitiert nach BOAS): Ein Fall von teilweiser Neotenie liegt z. B. vor, wenn ein erwachsener Mensch das Milchgebiss beibehält, ein Fall von Progenese, wenn das Funktionieren der Geschlechtsorgane schon bei einem Kinde eintritt. Den ersten der beiden Fälle würden wir heute wohl als Epistase bezeichnen.

[2]) Vgl. u. a. die Erklärung von Neotenie und Progenese in „Kultur der Gegenwart" IV/1, Allgemeine Biologie 1915, S. 428 f. (E. GODLEWSKI).

[3]) Wenn B. am Ende seiner Arbeit (a. a. O.) sagt: „Sämtliche hier angeführte Fälle von Neotenie haben das Gemeinsame, dass das Tier auf einer Entwicklungsstufe geschlechtsreif wird, auf welcher seine übrigen Organe — alle oder einige — nicht die volle Ausbildung erreicht haben und dann überhaupt diese Ausbildung nicht erreichen. Manchmal findet aber eine vorzeitige Reife der Geschlechtsorgane, resp. eine verspätete Ausbildung gewisser anderer Organe statt, ohne dass Neotenie daraus resultiert...", so ist das auf Umwegen eine unfreiwillige Anerkennung der „Progenese" GIARDS.

Die Beschränkung des Begriffes Neotenie auf solche Formen, welche die völlige Ausbildung überhaupt nicht erlangen, möchte ich als unwesentlich ablehnen. Sagt doch z. B. KOLLMANN vom Axolotl (2, S. 268), er könne „Jahre hindurch oder sein ganzes Leben auf der Perennibranchiatenform stehen bleiben."

Derartige Einzelerscheinungen werden heute meist als Hemmungsbildung oder Epistase (EIMER) bezeichnet und "Neotenie" auf das Zurückbleiben ganzer grosser Organgruppen, welche den allgemeinen Habitus des Tieres bedingen, beschränkt. Der Unterschied zwischen Neotenie und Epistase ist also im wesentlichen ein gradueller. So hat es wohl auch KOLLMANN gemeint, wenn er vom Axolotl sagt (1, S. 393): ". . . . das Wort "Hemmungsbildung" ist hier nicht am rechten Platz, weil dieser Begriff gleichzeitig den eines pathologischen Eingriffes und den Hinweis der Lokalisierung auf einzelne Organe in sich schliesst".

Es hat einen gewissen Reiz, den Erscheinungen der Neotenie, welche in der lebendigen Tierwelt eine so grosse Rolle spielen, auch in der fossilen nachzuspüren und zwar sollen fossile Cephalopoden als Beispiel herangezogen werden.

H. SCHMIDT (Göttingen) hat Studien über Neotenie bei Goniatiten angestellt, über die er auf der Tagung der Paläontologischen Gesellschaft zu Eichstädt 1924 berichtet hat. Leider liegt diese Arbeit noch nicht im Druck vor, so dass hier nicht auf Einzelheiten eingegangen werden kann. SCHMIDT geht, wenn ich ihn recht verstanden habe, von einigen globosen Goniatitentypen aus. Diese kugeligen Jugendformen entwickeln sich einerseits zu solchen, welche die plumpe Gestalt beibehalten, anderseits zu andern, welche den Querschnitt ändern und flach werden. (Es liegen hier also „Divergenzformen" vor, wie ich dies seinerzeit [8, Nachtrag S. 140] genannt habe). Diejenigen Gehäuseformen nun, welche ihren runden Querschnitt beibehalten, hält SCHMIDT für neotenisch.

Was an SCHMIDTS Untersuchung vor allem auffällt, ist die geringe Bewertung der Lobenlinie, welche für ihn durch die Gehäuseform bedingt und daher ganz nebensächlich erscheint. Weit entfernt, das Ziel der Ammonitenforschung in einer unermüdlichen Graphologie der Loben zu suchen, möchte ich hier doch eine Apologie dieser missachteten Linien wagen. Es kann nicht scharf genug betont werden: Die Lobenlinie steht in nur sehr losem Zusammenhange mit der stereometrischen Gehäuseform. Ueberaus gross ist die Zahl der Konvergenzformen, grösser als die der alleinstehenden, nicht nur unter Ammoniten, sondern auch zwischen Ammoniten und Nautiliden. Zahlreiche Gehäuse gleichen einander in Form, Skulptur und Zuwachsstreifen so vollkommen, dass erst die auspräparierte Lobenlinie ihre wahre Natur enthüllt. Wenn irgend ein Teil des Ammonitengehäuses, so sind es die Kammerscheidewände, welche Rückschlüsse auf die Weichteile zulassen. Die Aussenschalen sind in ihrer Gestalt ein Kompromiss aus Umwelt und Eigenleben, sie umfassen einen geringen Formenschatz, der schon im Perm im Wesentlichen erschöpft ist und sich in der Folgezeit oftmals wiederholt. Was wüssten wir von allen Familien ohne jenes wichtigste Merkmal? Was wüssten wir überhaupt von den Ammoniten?

Zur globosen Körperform: Warum soll sie für Jugendformen allein charakteristisch, bei alten daher neotenisch sein? Ist der „*Arcestes*-Typus" nicht wahrscheinlicher das Ergebnis einer bestimmten Lebensweise, über die wir allerdings nichts wissen? Ich halte also in dem Goniatitenbeispiel den Schluss auf Neotenie für durchaus

nicht zwingend und will im Folgenden versuchen, einen solchen auf der Lobenlinie, die ich für ebenso bedeutend halte wie SCHMIDT die Gehäuseform, aufzubauen.

Die vorliegende Untersuchung basiert auf dem schönen Triasmaterial, das von der 2. Niederländischen Timorexpedition aufgesammelt wurde und von dem ich einen kleinen Teil bearbeitet habe (8 und 9).

Unter den Nautiliden der Triasformation spielt die Gattung *Proclydonautilus* eine Hauptrolle. Es sind meist scheibenförmige

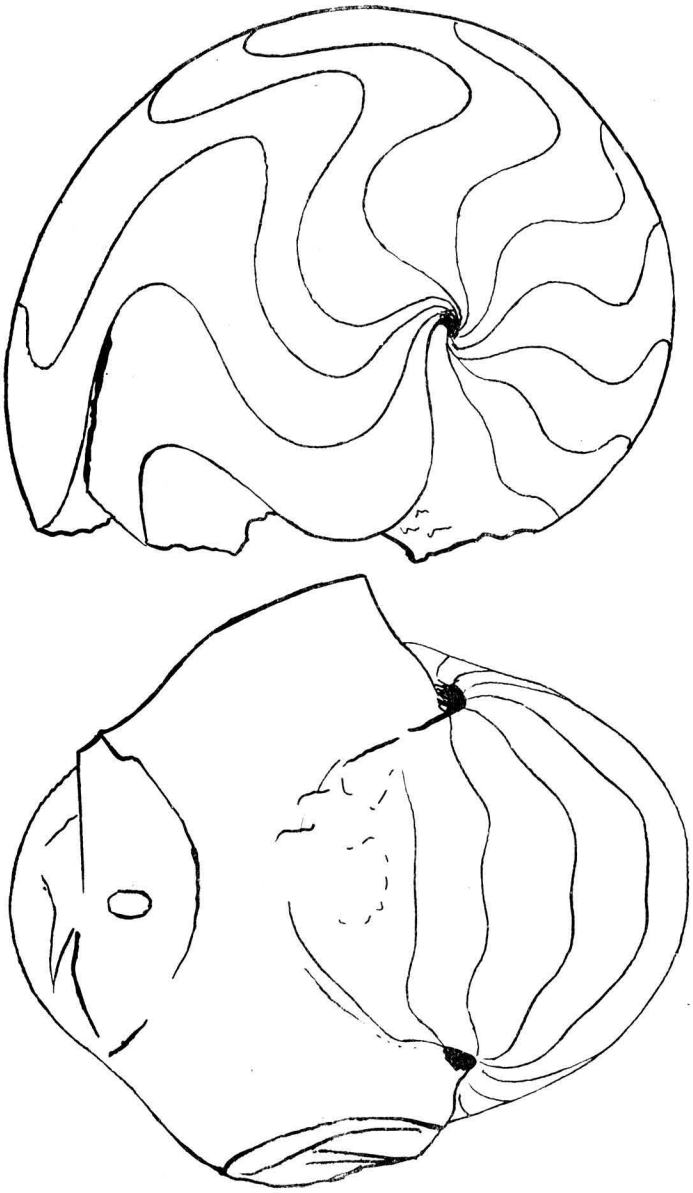

Fig. 1. *Proclydonautilus singularis* WELTER. Gekammerter Steinkern in $^2/_3$ der nat. Grösse, Timor (Nifoekoko). Obertriadische Hallstätter Kalke. Vereinfacht aus WELTER, a. a. O. Taf. XXXII, Fig. 7 und 14. Original in Delft.

Gehäuse mit weitgehender Einrollung (also engem Nabel) und einer für einen Nautilus sehr stark bewegten Sutur. (Bezeichnende

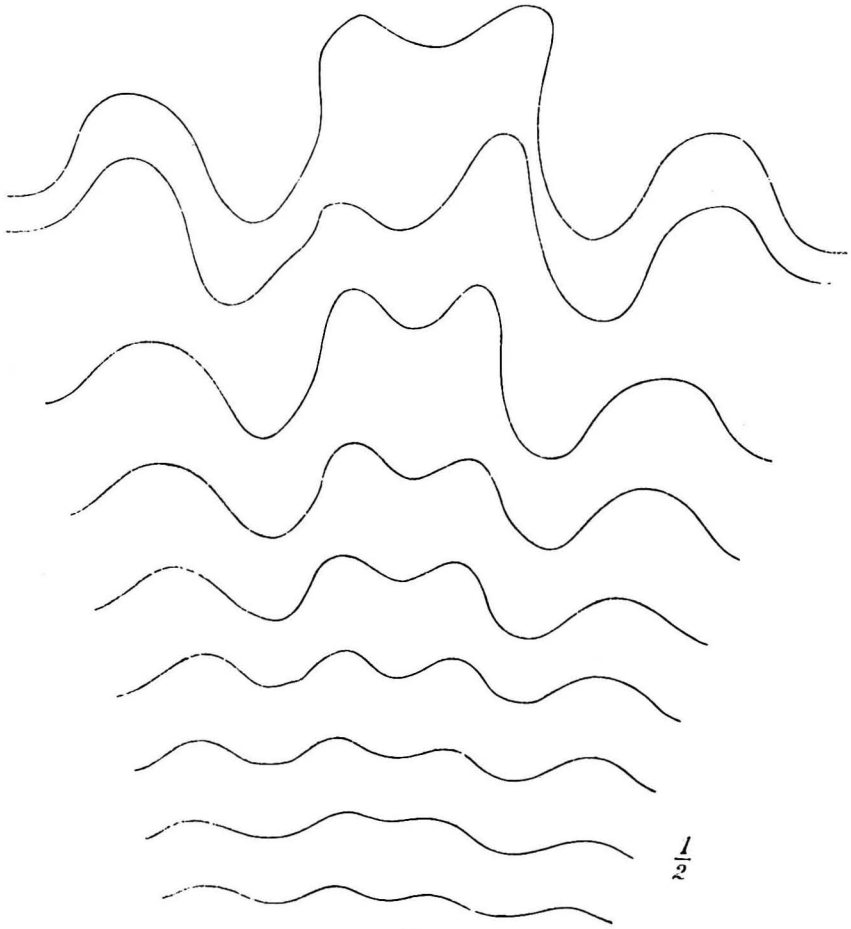

Fig. 2.
Abgewickelte Lobenlinie von *Proclydonautilus singularis* WELTER in $^1/_2$ natürlicher Grösse. Die Entwicklung vom einfachen *Paranautilus*-Stadium zur *Proclydonautilus*-Sutur ist deutlich zu sehen. Die Loben rechts u. links nicht ganz symmetrisch (Aus WELTER, a. a. O., Textfig. 82).

Formen in Fig. 6 u. 7). Die Jugendformen beginnen aber mit einfachen geraden Linien ("*Paranautilus*-Stadium"). Wiederholter Wechsel des Querschnitts, gelegentlich leichte Skulpturen ("*Cosmonautilus*") ermöglichen es, verschiedene "Arten" zu unterscheiden. Ich habe an anderer Stelle (8, Nachtrag) die innige biologische Verknüpfung dieser Formen aufgezeigt, die eine so scharfe Artentrennung, wie sie dem Paläontologen erwünscht wäre, unmöglich macht. Der enge Zusammenhang der einzelnen "Arten" von *Proclydonautilus* ist hier für uns von besonderer Bedeutung, denn er berechtigt uns, für diese Formen,

die alle sehr ähnlich sind und die gleiche Grösse erreichen, ein ungefähr gleichschnelles und gleichmässiges Wachstum anzunehmen. Dies ist eine der Grundlagen für das Folgende.

Im Jahre 1914 hat nun WELTER eine sonderbare neue Form unter

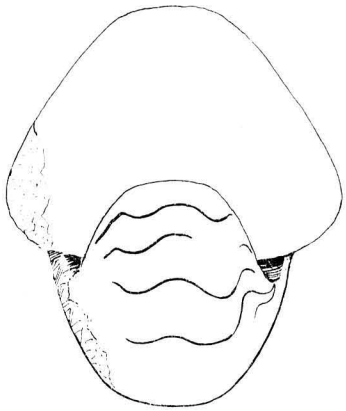

Fig. 3.
Jugendform eines grossen *Proclydonautilus singularis* WELTER aus Timor. Zu beachten die einfachen Loben. $^1/_2$ natürlicher Grösse. Nach KIESLINGER.

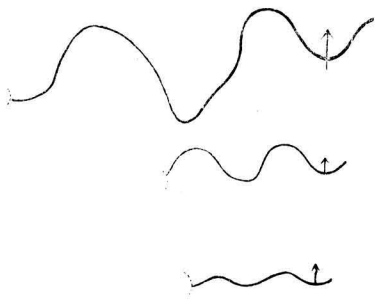

Fig. 4.
Drei Lobenlinien des Stückes von Fig. 3. $^1/_2$ natürlicher Grösse. Nach KIESLINGER.

dem Namen *Proclydonautilus singularis* aus Timor beschrieben (7, S. 211, Textf. 82, Taf. XXXII, Fig. 7 und 14). Fig. 1 und 2 sollen eine beiläufige Vorstellung geben. Im Jahre 1922 konnte ich auf Grund der Aufsammlungen der zweiten Timorexpedition die

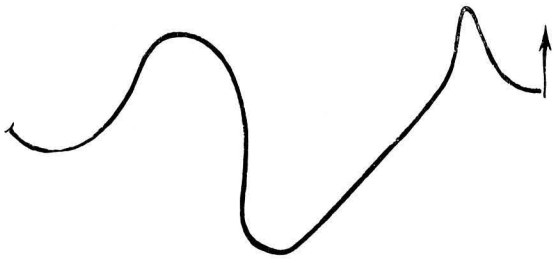

Fig. 5.
Reife Lobenlinie von *Proclydonautilus singularis* WELTER in $^1/_2$ natürlicher Grösse. Nach KIESLINGER.

Beschreibung WELTERS wesentlich ergänzen (8). Die neue Art ist schon durch ihre Querschnittsverhältnisse leidlich gut von ihren Nachbarn getrennt; was sie aber besonders auszeichnet, ist der Umstand, das die jugendliche "*Paranautilus*-Sutur" nicht wie bei allen nächsten Verwandten bei einem kleinen Durchmesser (höchstens

3—4 cm) verschwindet, sondern dass sie bis ca. 8 cm Durchmesser, also schon einem ansehnlichen Grössenstadium des Tieres, rein anhält und erst zwischen 9 und 13 cm Durchmesser sich zur reifen *Proclydonautilus*-Sutur umbildet (Fig. 2 bis 5). In Grössenstufen

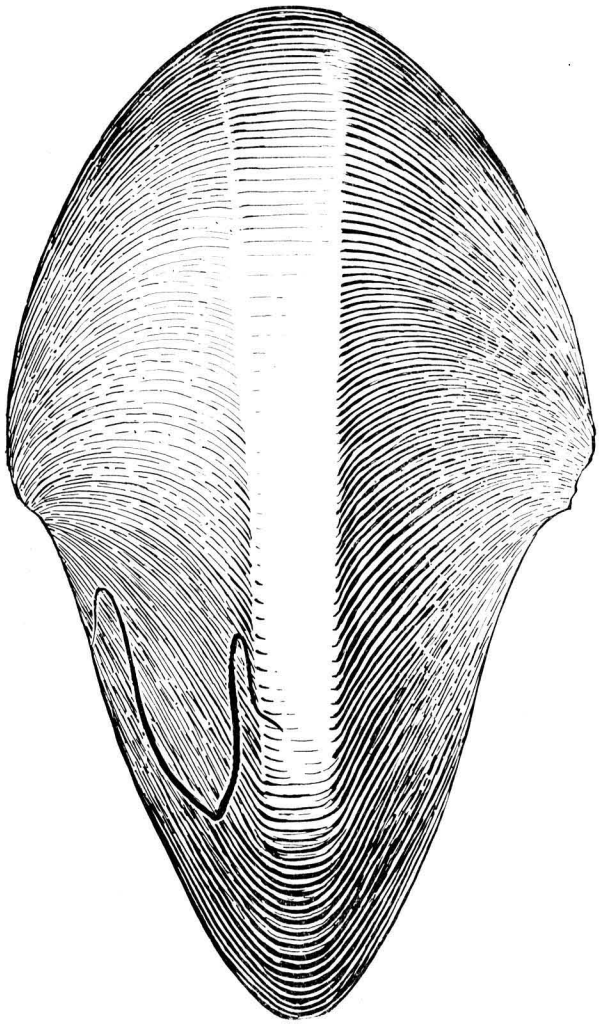

Fig. 6.
Ausgewachsenes Stück von *P. singularis*. $^1/_2$ natürlicher Grösse. Nach KIESLINGER.

also, in denen alle andern Clydonautilen schon eine ausgebildete Sutur haben (Fig. 7), zeigt *P. singularis* noch zweifellos jugendliche Merkmale. Erst viel später holt er das Versäumte ein und wächst normal weiter bis zur durchschnittlichen Höchstgrenze von 25 cm DM. (Fig. 6).

Hat hier vielleicht eine zeitweise Verlangsamung der Gesamt-

entwicklung stattgefunden? Wir haben oben gesehen, dass die innige Verwandtschaft und Durchkreuzung dieser Formen eine solche Annahme unwahrscheinlich macht. Viel deutlicher aber sprechen die regelmässig zunehmenden Abstände der Loben, von

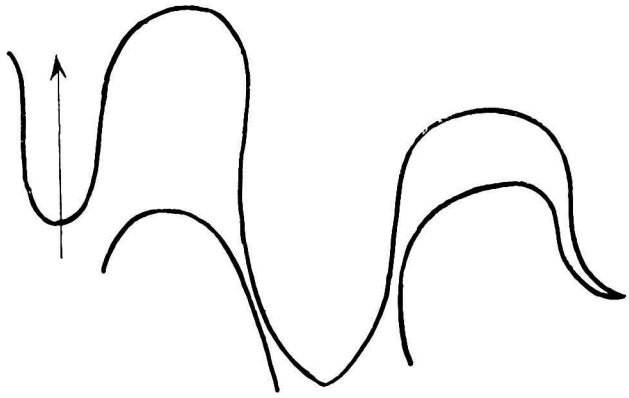

Fig. 7.
Lobenlinie von *Proclydonautilus Goniatites* HAUER in natürlicher Grösse. Man beachte die tiefen Loben trotz der geringen Grösse im Vergleich zu Fig. 2 und 3. Diese nur in halber Grösse! Nach KIESLINGER.

denen keiner aus der arithmetischen Reihe herausfällt. Eine Verzögerung des Wachstums und ein nachfolgendes rascheres Einholen des Versäumten (wie dies WELTER andeutet) liesse sich damit nicht vereinigen. Nun ist die Kammerscheidewand sicher einer der wenigen Teile des Cephalopodengehäuses, die mit der inneren Organisation, mit den Weichteilen in engem Zusammenhang stehen und Rückschlüsse auf dieselben zulassen. Wir haben somit bei sonst normaler Entwicklung ein auffallend langes Zurückbleiben der Lobenlinie und mit ihr sicher eines grossen Teiles der inneren Organe auf einem niederen Entwicklungsgrad, somit einen typischen Fall von Neotenie vor uns.

Vollständige (totale) oder teilweise (partielle) Neotenie im Sinne KOLLMANNS (1, S. 394)?

WILLEY sagt (11, S. 746) über den rezenten Nautilus auf Grund eingehender Studien am lebenden Tier: „It has been suggested, and I think in some quarters adopted as a dogma, that the formation and succession of septa (in Nautilus) is correlated with the recurrence of reproduction periods. This is not the case, since, according to my observations, propagation only takes place after the last septum is formed" und (S. 747) "The progressive growth of the animal is accompanied by the addition of new chambers, which

give increased buoyancy and so maintain the shell under the entire control of the animal until a limit is reached when the last air-chamber has been divided off, and then only does propagation commence". Also erst nach Vollendung des ganzen Gehäuses wird der Nautilus geschlechtsreif (und stirbt wahrscheinlich bald darauf). Mit einer gewissen Berechtigung dürfen wir dasselbe für die fossilen Nautilen annehmen und haben daher einen Fall einer teilweisen Neotenie vor uns.

Dadurch, dass die hier beschriebene Erscheinung nicht auf einzelne Individuen beschränkt, sondern allem Anschein nach für eine „Art" bezeichnend ist, fällt sie gleichzeitig unter EIMERS Begriff der Genepistase. Darunter verstand EIMER eine Artentrennung, hervorgerufen durch "das Stehenbleiben einer Anzahl von Individuen auf einer bestimmten Stufe der Entwicklungsreihe, während die übrigen in der Umbildung weiterschreiten" (10, S. 34).

Es ist verlockend, die Linien weiter zu verfolgen. Seit dem Perm haben wir neben anderen einfache, indifferente Gehäusetypen, die über das *Paranautilus*stadium überhaupt nicht hinausgehen. Während im Perm die Gruppe der "*Nautili simplices*", in der Trias die Gattung *Paranautilus* eine geringe Rolle spielen, sind diese "einfachen" Formen vom Lias an herrschend. Gelegentlich haben sie Ableger mit einer stärker differenzierten Lobenlinie (z.B. *Aturia*). Im Grossen und Ganzen aber bleibt es dabei. Die Schale scheint primitiv. Das Tier ist es sicher nicht, wie wir aus der Anatomie des rezenten Nautilus wissen. Ob wir es nicht mit einem Falle von Neotenie von einer grossartigen zeitlichen Erstreckung (also Genepistase im Sinne von EIMER) zu tun haben? Mit einer von jenen Formen, wie solche BOAS beschrieben hat, welche auf so sonderbare Weise primitive Merkmale in einem sonst hochentwickelten Gesamttypus enthalten? Besteht zwischen Neotenie und Persistenz ein Zusammenhang?

Zwei Arbeiten kommen dieser Problemstellung nahe: WILLEY hält den rezenten Nautilus (11, S. 810) für das Endglied einer Entwicklung und verallgemeinert: "Fixity of type is the expression of a completed evolution, and this is meant when a particular type is said to be highly specialised in a given direction. *Fixed types are very likely the same as persistent types*, and they have some properties in common amongst which are their limited range of variation and their defective power of regeneration". Das letzte Argument muss für unseren Fall sofort ausscheiden, weil die Regenerationsfähigkeit an Fossilien nicht nachweisbar ist. Dass persistente Typen

immer extrem spezialisierte seien, dürfte mit den bisherigen Erfahrungen schlecht zusammenstimmen. Gerade indifferente Typen (etwa *Lingula*) sind persistent, gerade extrem spezialisierte sterben rasch aus. So hoch organisiert der rezente Nautilus ist, so fehlt jeder Hinweis, dass er sich nicht nach irgend einer Richtung weiterbilden könne. Wiederholt im Mesozoikum und noch im Tertiär hat sich vom Stamme des einfachen "*Nautilus sensu stricto*" eine "*Aturia*-form" losgelöst. Warum soll dies in Zukunft unmöglich sein?

Wenn also auch die hohe Entwicklungsstufe des Nautilus zugegeben wird, so kann sie doch nicht als Endpunkt ("completed evolution") aufgefasst werden und ebensowenig dürfen die Begriffe "persistent" und "extrem spezialisiert" für kausal verbunden gehalten werden.

Die zweite Arbeit stammt von J. P. SMITH. Er hat eine überaus sorgfältige Untersuchung über die Auswirkung des "biogenetischen Grundgesetzes" bei Ammoniten angestellt und an der Ontogenie vieler Formen die Unterdrückung und Ineinanderschachtelung ("telescoping" GRABAU) vieler Stadien exakt nachgewiesen (6). Als Gegensatz zu dieser "acceleration of development" ("Tachygenesis" HYATT) führt er mehrere Vorgänge einer "retardation" an, die zu Entartung führen. Darunter gibt es auch ein "stretching the ontogeny": "as when a spezialised group remains longer in the larval and adolescent stages than did its ancestors, while finally reaching to the full perfection that they had attained". Also Neotenie. Schon das Stehenbleiben auf einer gewissen Organisationshöhe ("cessation of progress") ist für SMITH "the first step towards degeneration" und führt zunächst zu "fixed types", denen der weitere Verfall folgt. Dies stimmt gut mit den verschiedenen Experimenten, bei denen man Neotenie künstlich hervorgerufen hat, meist durch Unterernährung der Versuchstiere (BOAS, CHAUVIN, etc.).

Wir sehen also Neotenie in Verbindung mit zwei anscheinend gegensätzlichen Vorgängen, nämlich mit Persistenz und Degeneration. Vielleicht können spätere Ergebnisse den Widerspruch aufklären.

P. S. Der Verfasser ist Herrn Prof. Dr. H. A. BROUWER (Delft) für seine Bemühungen um die Drucklegung und Herrn Prof. Dr. J. WANNER (Bonn) für die Überlassung des Druckstockes zur Textfigur 2 zu verbindlichstem Danke verpflichtet.

LITERATUR.

1. J. KOLLMANN, Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, 7. Teil, 2. Heft 1883 (1885), S. 387–390.

In erweiterter Form: Hivernage des larves de Grenouilles et de Tritons d'Europe. Recueil Zool. Suisse 1. série tome 1 (1884), S. 88.

2. J. KOLLMANN, Die Anpassungsbreite der Batrachier und die Korrelation der Organe. Zoolog. Anzeiger (Leipzig) VII. 1884. S. 266.

3. GIARD, La castration parasitaire. Extrait du Bull. Scient. du Dép. du Nord, 2. série, 10. année, 1887, S. 23.

4. GIARD et BONNIER, Contribution à l'étude des Bopyriens. Travaux de l'Institut Zool. Lille etc. tome 5 1887, S. 195.

5. J. E. V. BOAS, Ueber Neotenie. Festschrift zum 70. Geburtstag von C. Gegenbaur. Leipzig 1896, II. Band S. 1.

6. J. P. SMITH, Acceleration of Development in fossil Cephalopoda. Leland Stanford Jun. University publications. University series 1914.

7. O. A. WELTER, Die obertriadischen Ammoniten und Nautiliden von Timor. Paläont. v. Timor, 1. Liefg. I, Stuttgart 1914.

8. A. KIESLINGER, Die Nautiloidea der mittleren und oberen Trias von Timor. Jaarboek van het Mijnwezen in Nederlandsch Oost-Indië. 1922. Verhandelingen I.

9. A. KIESLINGER, Untersuchungen an triadischen Nautiloideen. Paläontolog. Zeitschrift (Berlin). Im Druck.

10. G. H EIMER, Die Entstehung der Arten etc. I. Teil Jena 1888.

11. H. WILLEY, Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere, collected during the years 1895, 1896 and 1897, part VI. Cambridge Mass. 1902.

Wien, Oktober 1924.